



Montevideo
OFICINA REGIONAL
DE CIENCIA Y TECNOLOGIA
DE LA UNESCO PARA
AMERICA LATINA Y EL CARIBE



TOPICOS SOBRE HUMEDALES SUBTROPICALES Y TEMPLADOS DE SUDAMERICA

Ana Inés Malvárez
Editora
Universidad de Buenos Aires



OFICINA REGIONAL
DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA
DE LA UNESCO PARA
AMÉRICA LATINA Y EL CARIBE



***TOPICOS SOBRE HUMEDALES
SUBTROPICALES
Y TEMPLADOS
DE SUDAMERICA***

Ana Inés Malvárez
Editora
Universidad de Buenos Aires

Las ideas expresadas por los autores de los artículos firmados pertenecen a los mismos y no reflejan necesariamente las de la UNESCO. Las designaciones empleadas, las expresiones y la presentación adoptada para todos los materiales de esta publicación, no deben ser interpretadas por parte de algún país o territorio como una toma de partido en relación con su régimen político o con el trazado de sus fronteras.

Impreso en 1999 por la Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe - ORCYT - Montevideo - Uruguay

© UNESCO 1999

ISBN 92-9089-064-9

El interés y la valorización crecientes de los ecosistemas de humedal contrastan con las también crecientes presiones e intervenciones sobre los mismos. Asimismo, los importantes valores de este tipo de sistemas como refugio de especies, núcleos de biodiversidad o reguladores del régimen hidrológico local o regional (para dar sólo algunos ejemplos) se ven “amenazados” por presentar una alta susceptibilidad relacionada con su estrecha dependencia de las condiciones hidrológicas.

Es por estas razones que los humedales resultan en este momento un centro de atención crítico para cada vez más profesionales e instituciones que buscan ampliar y profundizar su conocimiento para definir pautas y medidas de conservación, intervención y manejo.

Una limitante en tal sentido es la escasez de material bibliográfico referido específicamente a nuestros sistemas de humedal y sus particularidades. La mayor parte de la bibliografía disponible se refiere a los humedales del Hemisferio Norte, cuyas características no siempre son generalizables, y los casos sudamericanos se encuentran dispersos en distintas revistas internacionales especializadas no siendo por lo tanto fácilmente accesibles.

En este contexto, este volumen se propone difundir los resultados de distintos estudios realizados sobre humedales de zonas subtropicales y templadas en Sudamérica.



En este propósito convergen dos objetivos principales:

- 1) Dar a conocer una porción del amplio y particular espectro de situaciones que presenta este tipo de ecosistemas en esta parte del continente.
- 2) Difundir este conocimiento, de manera accesible y en idioma castellano, a un público interesado en la problemática de los humedales.

La diversidad temática de los trabajos implicó organizar el volumen en dos partes.

La Parte I presenta casos de estudio que describen diferentes tipos de humedales. Se refieren allí casos de humedales fluviales, mareales y alimentados por precipitaciones, en un rango latitudinal que va desde el norte de Argentina hasta el sur de la Patagonia.

Por su parte, los trabajos incluidos en la Parte II analizan distintos aspectos funcionales, a diferentes escalas espaciales, desde los referidos a las relaciones con la hidrología hasta los relacionados con la oferta de hábitat para la fauna, incluyendo aquellos sobre características particulares de los procesos ecológicos.

Este volumen tiene como antecedente la selección de casos de estudio realizada en oportunidad del curso de posgrado “Aspectos ecológicos para la conservación y manejo de humedales”, dictado en noviembre de 1997 por el Laboratorio de Ecología Regional del Departamento de Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. En esa oportunidad, la Oficina Regional de Ciencia y Técnica para América Latina y el Caribe, en el marco del Programa MAB-UNESCO, auspició dicho curso y otorgó un subsidio para la publicación de los textos a utilizar en la materia. El volumen que reunía los casos de estudio resultó ser de interés tanto para su discusión en el seno del curso como para distintas instituciones y personas que nos lo solicitaron. Este hecho nos decidió a encarar la publicación de una nueva versión de este volumen de una manera que asegurara una difusión más amplia, completara ciertos aspectos faltantes y ampliara el número de casos presentados. Al proponer la idea a la ORCYT, una vez más encontramos un apoyo entusiasta y así decidimos iniciar el proyecto.

Esperamos que el propósito y los objetivos buscados sean alcanzados y que, de alguna manera, este trabajo contribuya a la integración de conocimientos dentro de nuestro ámbito, a una creciente y mejor comunicación entre los especialistas del tema y a una adecuada difusión, tanto de nuestras problemáticas específicas como de los valiosos esfuerzos que se realizan en esta parte del planeta por el conocimiento de los humedales.

Como editora, agradezco profundamente a todos los colegas que me confiaron sus trabajos y colaboraron conmigo en la revisión y, en algunos casos, reformulación de los trabajos originales, tanto de la primera versión del volumen como de la que aquí se presenta.

Manifiesto mi reconocimiento especial para la Dra. Cláudia S. Karez, Especialista Adjunta del Programa de Ciencias Ecológicas UNESCO/ORCYT Uruguay, quien apoyó permanentemente nuestras iniciativas. De igual manera quiero destacar la amistosa cooperación de Silvia Diez en los aspectos técnicos referidos a la publicación y su comprensión frente a nuestras dificultades.

Asimismo, agradezco a la Lic. Inés Gómez, de la Coordinación del Comité MAB-Argentino, CYTED (Dirección de Calidad Ambiental, Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable - SRNDS, Buenos Aires, Argentina), por haber sugerido la idea inicial que dió origen a este proyecto y habernos estimulado para su ejecución.

Por último, quiero expresar, en particular, mi gratitud a mi amigo y colega Roberto Bó quien, con su enorme generosidad, su optimismo inveterado y grandes dosis de humor, me ayudó a concluir los aspectos finales de este libro en el mes de enero de 1999.

Ana Inés Malvárez
 Universidad de Buenos Aires
 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



INDICE

Parte I

Humedales altoandinos del noroeste de Argentina. Su contribución a la biodiversidad regional <i>Sandra M. Caziani y Enrique J. Derlindati</i>	1
Los humedales del sur de Sudamérica <i>Marta B. Collantes y Ana María Faggi</i>	15
Mallines. Aspectos generales y problemas particulares <i>Estela Raffaele</i>	27
El Delta del río Paraná como mosaico de humedales <i>Ana Inés Malvárez</i>	35
Espartillares de la costa bonaerense de la República Argentina. Un caso de humedales costeros <i>Marcela Cagnoni</i>	55
Humedales del Uruguay. El ejemplo de los Humedales del Este <i>Mario Clara y Raúl Maneyro</i>	73
Los humedales del Chaco y del Pantanal <i>Jorge Adámoli</i>	87

Parte II

El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica <i>Juan José Neiff</i>	99
Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre <i>Roberto F. Bó y Ana Inés Malvárez</i>	151
El concepto de sucesión vegetal y su aplicación en sistemas de humedales deltaicos <i>Patricia Kandus</i>	173
Relación entre la estructura del paisaje en un humedal y la fauna silvestre: El carpincho (<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>) como caso de estudio <i>Rubén Darío Quintana</i>	189
Dinámica de la necromasa en dos bosques de humedal <i>Manuela Sarasola y Horacio Vera</i>	209
Los humedales como hábitat de aves acuáticas <i>Daniel E. Blanco</i>	219

PARTE I



Vega anegada en forma permanente y con turba, próxima al lago Fuego, al sur del Río Grande en la Ea. San Luis (Tierra del Fuego, República Argentina) - (M. Collantes)



Vista aérea de una “baia” en el Pantanal de la Ñeocolandia a 100 km al este de Corumbá (Brasil) - (J. Adámoli)



Un meandro del Río Bermejo en el Chaco Húmedo, a 150 km de Resistencia (Chaco, República Argentina) - (J. Adámoli)



HUMEDALES ALTOANDINOS DEL NOROESTE DE ARGENTINA: SU CONTRIBUCION A LA BIODIVERSIDAD REGIONAL

Sandra M. Caziani y Enrique J. Derlindati
*Consejo de Investigaciones,
Universidad Nacional de Salta,
Buenos Aires 177, 4400 Salta, Argentina
e-mail:caziani@ciunsa.edu.ar*

1

La Puna, planicie de altura de los Andes Centrales, se extiende en parte de Perú, Bolivia, Chile y Argentina, entre los 3500 y 4500 metros sobre el nivel del mar. En ella, numerosas cuencas endorreicas forman lagos y salares de diverso tamaño, los cuales constituyen parches de hábitats acuáticos en una matriz desértica. Los caudales de los ríos que las alimentan varían estacionalmente porque las escasas lluvias (100 a 400 mm) se concentran entre octubre y marzo (verano), y consecuentemente los niveles de agua en los lagos pueden variar también entre estaciones.

Estos humedales son muy variables espacial y temporalmente (por ejemplo en extensión del espejo, hidroquímica, etc.) y presenta una alta fragilidad ecológica, rasgos ambos asociados a causas naturales como: prolongadas sequías, alta irradiación, fuertes vientos y amplitudes térmicas extremas.

1. ASPECTOS GENERALES

La heterogeneidad ambiental provista por el contraste tierra-agua es aún mayor si se considera que a su vez los lagos son diferentes entre sí, en tamaño, profundidad, salinidad, bofedales asociados u origen de las aguas de recarga (nival, subterránea, subterránea termal, etc.). De este modo cada humedal provee hábitats, recursos y funciones alternativos para la región y para las especies. Un patrón consistente es la distinción entre lagunas profundas y salobres, de otras someras e hipersalinas. Las primeras, con perfiles más pronunciados, poseen abundante vegetación de macrófitas y albergan una diversa avifauna de patos, gallaretas y macáes. Las lagunas con gran desarrollo de costa son ricas en diatomeas y constituyen hábitat casi exclusivo de flamencos (Carballo 1988, Fjeldså y Krabbe 1990, Caziani y Derlindati 1995, Salusso *et al.* 1997a). En las zonas de inundación de los ríos se observan bofedales, cuya vegetación acolchonada reverdece en la estación de las lluvias, siendo utilizada para pastoreo por herbívoros nativos y domésticos (vicuñas, llamas, burros). En medio del paisaje desértico los humedales se destacan por la gran abundancia de aves acuáticas, muchas de las cuales son especies endémicas, raras o vulnerables. Además, son singulares por su alto grado de especialización, habitantes de aguas con salinidades extremas y grandes amplitudes térmicas diarias.

Una de las amenazas que enfrentan los humedales altoandinos es la modificación de sus perfiles por depósito de sedimentos y por drenaje. El sobrepastoreo, la extracción de leña y el uso de tierras y pastos para la construcción de viviendas, disminuyen la cubierta vegetal incrementando el riesgo de erosión hídrica de los suelos, de por sí poco desarrollados y frágiles. La minería en las cuencas, y la extracción de minerales de los salares (sulfatos, boratos y otros) pueden afectar a las aves directamente produciendo altas mortandades por intoxicación con metales pesados, especialmente en los flamencos (Amiard-Triquet *et al.* 1991, Ramo *et al.* 1992) e, indirectamente, a través de la contaminación de afluentes y lagos, o el bombeo de agua para utilizar en el proceso. El consumo de huevos por parte de los pobladores parecer ser importante en algunos humedales, por ejemplo en Laguna Colorada, Bolivia. La mayoría de estos procesos perjudica también la productividad del sistema humano y pueden llegar a influir negativamente en el régimen hídrico. De este modo la persistencia de la exclusiva fauna de estos lagos esta íntimamente unida al potencial de uso sustentable de los recursos del sistema altoandino.

El manejo de recursos en su enfoque tradicional se ha dirigido a la protección de los recursos en sí mismos. Sin embargo los objetivos del manejo han evolucionado desde la idea de “producción de recursos” hacia la de “protección de las fuentes” que producen estos recursos, o sea, hacia el manejo de ecosistemas. Los humedales son quizá uno de los mejores ejemplos de la aplicación de este nuevo enfoque, por la estrecha dependencia con sus cuencas, y porque son proveedores no solo de recursos sino también de funciones.

Los cambios en los niveles de agua son regla en este tipo de lagos (Mascitti y Caziani 1997). Períodos prolongados de sequía provocan la desaparición de algunos humedales y la disminución de otros, y destacan la importancia de la protección integrada de los humedales altoandinos con el fin de asegurar hábitats alternativos para la fauna. Los ciclos naturales de sequía de la Puna además de disminuir la superficie de los hábitat disponibles para las aves, eliminarían algunos tipos de ambientes y/o salinizarían otros. Esto se observaría particularmente en las lagunas salobres, las cuales al aumentar la evaporación y disminuir la recarga, perderían profundidad y se salinizarían aún más impidiendo el desarrollo de macrófitas (Salusso *et al.* 1997b). De este modo, las lagunas salobres se asemejarían a las lagunas someras-hipersaladas, tanto en su limnología como en el ensamble de especies. Por ejemplo, para los flamencos estos procesos representarían la pérdida en extensión de algunos hábitats (por la retracción general de los espejos), pero la transformación de otros, en sitios más adecuados para su alimentación. Además las fluctuaciones en la profundidad pueden afectar el éxito de las colonias de nidificación de flamencos (Casler *et al.* 1994, Cézilly 1995) o de gallaretas (Caziani y Derlindati, 1996).

A nivel internacional existen humedales de gran valor que se encuentran bajo alguna categoría de protección: la Reserva Nacional de Fauna Eduardo Avaroa (Bolivia), que incluye entre otras a Laguna Colorada; el Monumento Natural Nacional Salar de Surire y Parque Nacional Lauca (Chile), y el Monumento Natural Nacional Laguna de Pozuelos (Sitio RAMSAR, Reserva de la Biosfera) y

las Lagunas de Vilama (incluidas en la Reserva Provincial Altoandina de la Chinchilla, no implementada) (Argentina).

En particular, en el noroeste de Argentina, las lagunas altoandinas de Jujuy albergan avifauna con alto valor de conservación. Los flamencos de James y andino, y las gallaretas cornudas y gigantes (*Phoenicoparrus jamesi*, *P. andinus*, *Fulica cornuta*, *F. gigantea* respectivamente) han sido incluidas en el Libro Rojo de Aves Neotropicales (Collar y Andrew, 1988). A pesar de esto la única laguna incluida en una categoría de protección efectiva es la Laguna de Pozuelos.

Este capítulo pretende exponer aspectos ecológicos relevantes de estos ecosistemas, a partir de información obtenida en proyectos desarrollados en el marco del Programa de Humedales Altoandinos Argentina, desde octubre de 1994 a octubre de 1997. El PHAA es una iniciativa conjunta de la Cátedra de Ecología de la Universidad Nacional de Salta, y la Delegación Técnica Regional Noroeste de la Administración de Parques Nacionales. Los proyectos y el programa se originaron en la necesidad de proveer información ecológica relevante al manejo y conservación a largo plazo de áreas protegidas altoandinas, y en particular de las poblaciones de aves acuáticas. Se presenta como caso de estudio el sistema de Lagunas de Vilama (4.500 m), región altoandina de la Pcia. de Jujuy, y algunos aspectos relativos al Monumento Natural Laguna de Pozuelos (3600 m), Puna de la misma provincia.

Las Lagunas de Vilama

Las lagunas de Vilama están ubicadas en el altiplano de la Provincia de Jujuy, noroeste de la Argentina (4.500 m, 22°30'S y 66°50'O) (Fig. 1.2), 100 km al oeste de Monumento Natural Laguna de los Pozuelos. Incluyen numerosas lagunas salinas, con un total aproximado de 5.200 ha de espejos de agua (en épocas húmedas) cuyas cuencas se integran en un área de aproximadamente 380.000 ha.

Las pequeñas cuencas que conforman esta zona, se ubican en la provincia geológica Puna, que es la terminación austral del Altiplano boliviano y peruano, en una altiplanicie escalonada entre numerosos volcanes que constituyen la máxima altura de la Cordillera de Los Andes. La morfología predominante es de grandes conos y planicies de lavas e ignimbritas sobre la que se ubican cientos de pequeñas, y algunas grandes, lagunas. Las lagunas pequeñas a medianas son de agua dulce y más profundas, mientras que las dos mayores, Vilama y Palar, son muy someras, con alta evaporación y concentración de sales y un gran aporte de sedimentos volcánicos, presentando fluctuaciones de nivel.

La zona de Vilama se caracteriza por su aridez, con precipitaciones menores a 200 mm anuales, una temperatura media anual inferior a 6°C y grandes amplitudes térmicas diarias. Es de destacar que esta región se ubica a 1000 metros de altitud más que la de Pozuelos y que su clima es mucho más riguroso, determinando suelos esqueléticos con baja cobertura de gramíneas de hojas duras y escasa presencia de arbustivas (80 a 90% de suelo desnudo). Desde el punto de vista fitogeográfico, el área se encuentra en la Provincia Altoandina (Cabrera 1971). Predominan las estepas de "iros" (*Festuca spp.*), puro, o con tola (*Parastrephia spp.*) en los sitios más benignos. En laderas rocosas y pedregales se observan plantas en cojín como las yaretas y yaretilla (*Azorella compacta* y *Anthobryum sp.*). La vegetación de las vegas o bofedales (*Oxychloe sp.*), aunque menor en extensión, reviste gran importancia para los herbívoros, constituyendo la principal fuente de alimento para éstos, y los únicos sitios con alta disponibilidad de agua dulce.

Además del ambiente riguroso y la gran altitud, la región es de difícil acceso y casi no existen huellas para recorrerla. La población humana es muy escasa y no permanente, formada por pastores que residen en el pueblo de Lagunilla del Farallón. En noviembre o diciembre los pastores suben las llamas desde las cercanías del pueblo a las vegas de Vilama y en el transcurso de la estación húmeda regresan sólo esporádicamente a controlar los animales.

El área Vilama se encuentra dentro de una Reserva Provincial sin implementar y, por lo tanto, no cuenta con protección efectiva. Sin embargo existe un proyecto de Reserva Nacional de la Administración de Parques Nacionales (Marconi y Caziani 1996) y está en gestión su inclusión

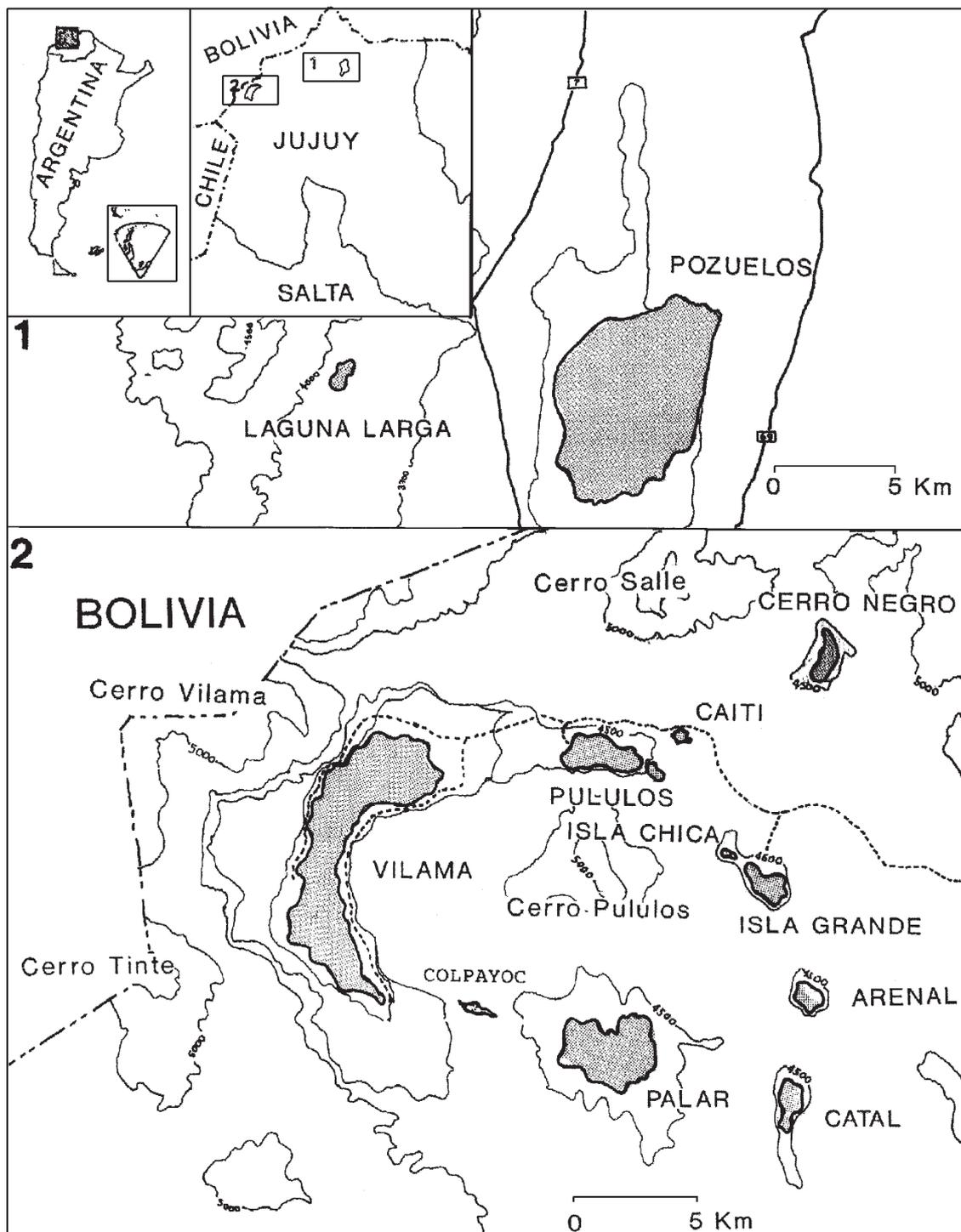


Fig. 1: Ubicación geográfica del Área Pozuelos (arriba, Laguna Runtuyoc fuera de escala) y Área Vilama (abajo) con las lagunas censadas. En el Área Vilama se indican en trazo punteado los recorridos realizados. El texto subrayado indica lagunas de difícil acceso.

1. Área Pozuelos, 3800 m: Laguna Pozuelos y Laguna Larga. Laguna Pozuelos es Reserva de la Biosfera (IUCN categoría IX) and Monumento Nacional (IUCN categoría II).
2. Área Vilama y Pululos, 4500 m (el área está incluida en una Reserva Provincial sin implementar, Reserva Altoandina de la Chinchilla). Laguna Vilama y Laguna Palar: fuertemente alcalinas sin macrófitas, y abundantes diatomeas, hábitat de flamencos de James y flamencos andinos. Lagos Pululos, Caití, Isla Grande, Cerro Negro, Arenal, Catal, Colpayoc: ligeramente salados con abundante vegetación sumergida

como sitio Ramsar (Derlindati *et al.* 1997), categoría de protección a nivel internacional. El área es considerada prioritaria para la conservación de aves en el Neotrópico (Wege y Long 1995) por la presencia de la gallareta cornuda (*Fulica cornuta*), cuyas mayores poblaciones han sido censadas en el área (Caziani y Derlindati, 1996).

2. METODOLOGÍA

Las lagunas se caracterizaron por su tamaño (a partir de imágenes LANDSAT), perfiles de profundidad, análisis físico-químico de aguas, presencia de macrófitas y componentes del plancton.

El tamaño de los espejos de agua fue medido mediante digitalización de imágenes LANDSAT de diversas fechas calculando la superficie mediante el programa AUTOCAD (Geólogo Néstor Aguilera) o con planímetro.

Las muestras de agua y plancton fueron tomadas en un solo sitio por laguna. Las muestras de aguas se colectaron en botellas neutras y ácidas. Los análisis físico-químicos de los cuerpos de agua comprendieron la cuantificación, según normas de APHA (1992), de los siguientes parámetros: alcalinidad y dureza total (en mg/l); color (en u.c.) y turbidez (en U.N.T), ambos en mg/l; pH, conductividad (us/cm), formas de nitrógeno inorgánico (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+), ortofosfatos y los iones principales (Ca^{+2} , Mg^+ , Na^+ , K^+ , Cl^- , SO_4^{2-} , F^- y hierro total) expresados en mg/l. Los análisis fueron realizados por la Dirección de Saneamiento Ambiental de la Provincia de Salta. En este trabajo se informan sólo algunas variables para dos de los muestreos.

Para el muestreo de plancton se filtró un volumen conocido de agua a través de redes de plancton, con malla de 150 mm para zooplancton y de 30 mm para fitoplancton, hasta su saturación. Las muestras se analizaron identificándose los principales grupos de organismos (Salusso *et al.* 1997a, Derlindati, 1998). Gran parte de las muestras de agua y limnológicas se encuentran en procesamiento dada su complejidad y gran variabilidad espacial y temporal. Las macrófitas fueron censadas en forma cualitativa y las diversas especies, colectadas y herborizadas para su determinación específica.

Los censos de aves se realizaron utilizando telescopios desde distintos puntos sobre la línea de costa. No existen obstáculos para la visión durante el censo porque no hay vegetación emergente. Se realizaron conteos por estimación del total de aves acuáticas excepto en las lagunas pequeñas donde se utilizaron conteos directos (Bibby *et al.* 1992). Nidos activos, pollos y jóvenes fueron contados directamente. Se consideró como número estimado el promedio de los conteos de dos observadores. Luego se estimaron las proporciones de las especies presentes, determinando al menos el 15% del total de individuos de la laguna. Para esto, se utilizaron decenas de campos visuales de telescopio tomados al azar. Luego se aplicaron las proporciones al total estimado de individuos de la laguna.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En base a la morfología, a las características físico-químicas de las aguas, y a las comunidades bióticas se distinguieron:

- a) lagunas salobres, no muy extensas, relativamente profundas, con abundantes macrófitas y ricas en especies de plancton.
- b) lagunas someras hipersalobres, de gran área superficial y sometidas a intensa evaporación, donde predominaron las diatomeas y cianofitas, siendo pobres en zooplancton (Salusso *et al.*, 1997a) (Tabla 1).

Este patrón de lagunas salobres e hipersalobres-alcalinas, y su fauna asociada, fue descrito cualitativamente por Fjeldså (1985) y Fjeldså y Krabbe (1990). También es consistente con observaciones a campo propias en lagunas altoandinas de Chile (Salar de Atacama, Salar de Surire, Lago Chungará, Laguna Miscanti, Laguna Meñique) y Bolivia (Laguna Colorada).

Tabla 1:
Lagunas de Vilama y sus características generales

Laguna 09/1993	Superficie	Salinidad	Pendiente macrófitas ^(a)	Riqueza de fitoplancton	Taxas de zoo plancton ^(c) predominantes ^(b)	Taxas de
Vilama	4590 ha	hipersalina	baja	-	BAS (diatomeas)	-
Palar	2250 ha	hipersalina	baja	-	BAS (diatomeas)	COP, CLA
Arenal	1620 ha	salina-hipers.	intermedia	M, Z, P, C	CHL, CYA, DIN	CON, CLA, COP, OST, INS
Catal	1080 ha	salina-hipers.	intermedia	M	CHL, CYA, DIN	COP, OST, INS
Isla Grande	450 ha	salina	intermedia	Z, C	CYA, CHL, FLA	CON, CLA, COP, OST, ANP, NEM, INS
Pululos	990 ha	salina	fuerte	M, Z, P, C	CYA, CHL, FLA	CLA, COP
Caití	180 ha	salina	fuerte	Z, C	CHL, CYA, DIN	CLA, COP, ANP, INS
Cerro Negro	900 ha	salina	fuerte	Z	CHL, CYA, DIN	CON, CLA, COP, OST, INS, ANE
Colpayoc	180 ha	salina	fuerte	M, Z, P	CYA, CHL, DIN	CLA, COP, AN

^(a) M: *Myriophyllum aquaticum*, Z: *Zannichellia palustris*, P: *Potamogeton* sp., C: *Chara vulgaris* (Salusso *et al.* 1997a).

^(b) CHL: Chlorophyta, CYA: Cyanophyta, DIN: Dinophyceae, FLA: Flagelados (Euglenophyta y Criptophyceae).

^(c) CON: Conchostraca, CLA: Cladocera, COP: Copepoda, OST: Ostracoda, ANP: Anphipoda, NEM: Nematoda, ANE: Annelidae, INS: Insecta.

Tabla 2:
Características hidroquímicas e hidrofísicas dominantes.
Enero 1997, mediados estación húmeda.

Laguna	Conductividad $\mu\text{s/cm}$.	Alcalinidad mg/l.	Cloruros mg/l.	Sodio mg/l.	Sulfatos mg/l.	Fósforo Total mg/l.
Vilama	481	180	30	60	25	0.24
Palar	*	*	*	*	*	*
Arenal	22500	85	5900	5290	3100	1.80
Catal	40300	940	11500	11270	4230	2.60
Pululos	2290	360	325	355	355	0.30
Caití	56000	23000	23650	13800	1840	0.60
Isla Grande	8050	600	2200	1655	430	0.60
Cerro Negro	1270	109	185	218	125	0.70
Colpayoc	2970	595	390	713	2030	1.10

* La laguna en esta fecha se encontraba totalmente seca

Tabla 3:

Características hidrofísicas e hidroquímicas dominantes.
Octubre 1997, fin estación seca.

Laguna	Conductividad μs/cm.	Alcalinidad mg/l.	Cloruros mg/l.	Sodio mg/l.	Sulfatos mg/l.	Fósforo Total mg/
Vilama	268800	804	50000	48000	40000	5.50
Palar	108300	890	30000	25000	10000	27.00
Arenal	3800	316	260	600	1200	0.09
Catal	24720	640	6480	5000	2990	5.10
Pululos	1380	290	166	178	250	1.30
Caití	1150	230	50	200	190	2.10
Isla Grande	4480	360	970	850	450	3.90
Cerro Negro	1130	140	190	200	140	2.30
Colpayoc	3630	720	270	740	580	5.50

En un análisis general, el cual incluyó información sobre las lagunas de Vilama, la salinidad en lagos salinos e hipersalinos de Argentina se encontró asociada fundamentalmente a las condiciones de evaporación más que al sustrato mineral (Drago y Quirós 1996) y, por lo tanto, indirectamente, relacionada con la morfología de los cuerpos de agua.

La medición de la superficie de los espejos de agua de Pozuelos y de las lagunas de Vilama a partir de imágenes LANDSAT permitió documentar grandes variaciones de tamaño (Tablas 4 y 5), de las cuales Pozuelos representa el ejemplo extremo. A pesar de ser el humedal más extenso de la Puna argentina (16000 ha), experimenta retracciones plurianuales como resultado de intensas y prolongadas sequías (Tabla 4). Durante este siglo, la laguna se secó casi por completo en varias oportunidades, contándose con tres registros fehacientes: 1958 (Igarzabal, com. pers.), 1983 (Ruocco, informe interno/APN), desde 1993 a 1996 (Mascitti y Caziani 1997).

Tabla 4:

Laguna de los Pozuelos, espejo de agua estimado a partir de imágenes satelitales LANDSAT en distintas fechas, y datos de campo confiables.

Año de la imagen/dato	Superficie en hectáreas
1958 ^(a)	casi seca
- /07/68	15.000
03/07/72	10.320
19/06/75	10.010
14/03/76	5.160
08/09/80	11.610
29/07/81	10.640
1983 ^(b)	casi seca
27/04/87	16.470
- /09/93 ^(c)	840

^(a) Igarzabal, com. pers.

^(b) Ruocco, informe interno/APN

^(c) La mitad era barro.

Tabla 5:

Lagunas de Vilama, superficie total de los espejos de agua de las lagunas de Vilama, Palar, Pulos, Isla Grande, Catal y Arenal, a partir de imágenes LANDSAT de distintas fechas.

Año de la imagen	Superficie en hectáreas
1981	4.235
1987	5.523
1991	3.880
1993	8.910

Los períodos de retracción de las lagunas coincidieron de modo general con ciclos de sequía (Fig 2, Tablas 4 y 5).

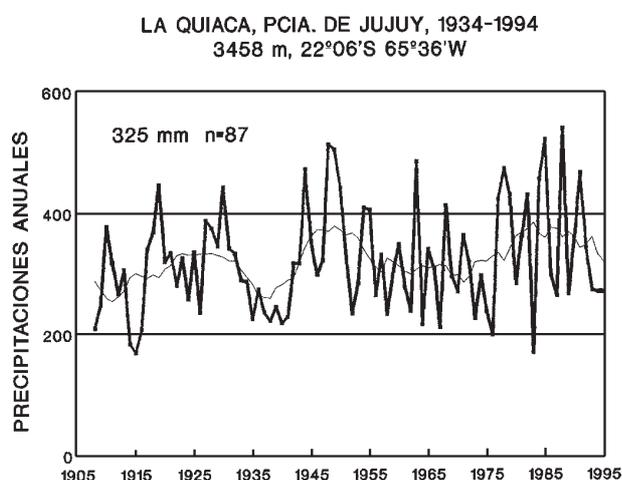


Fig. 2: Precipitaciones anuales en La Quiaca. Se utilizó esta localidad como parámetro porque su correlación con las precipitaciones de otras localidades de la Puna es muy alta ($p < 0.001$ o menores), siendo la única estación meteorológica de la región con registros desde principios de siglo. Se analizó la serie de tiempo mediante "smoothing" y se observaron ciclos amplios (línea de puntos), sin embargo no existe tendencia secular significativa (Powell y Steele 1995). Puede pensarse que nos encontramos en el inicio de un nuevo ciclo seco (Datos de Bianchi y Yañez 1992 y Estación Meteorológica de La Quiaca).

La estación meteorológica más cercana a la región, con registros antiguos, es La Quiaca (325 mm anuales, 1908-1995). Sus precipitaciones se encuentran asociadas positivamente con las de Cieneguillas, Cusi-Cusi y Abra Pampa (r de Spearman, $p < 0.001$), tal que es razonable suponer que similares ciclos de sequía y lluvia afectan a casi toda la Puna jujeña. Al utilizar los datos de mayor extensión temporal (La Quiaca) para observar tendencias seculares, el análisis de series de tiempo no detectó diferencias con respecto a una pendiente cero ($p < 0.05$), ni ciclos interanuales muy marcados más allá de lo observado a simple vista en la Fig. 2. Para los ciclos observados ($n=12$) el intervalo de confianza al 95% indica valores de 2.8 a 4.2 años, o sea aproximadamente ciclos de 3 a 4 años.

La retracción de los espejos de agua lleva a profundas modificaciones en los cuerpos de agua, por eliminación de parte del hábitat, e hipersalinización de otros. Sin embargo, aunque el sistema Vilama parece experimentar retracciones menos severas que Pozuelos, se desconocen los mecanismos de recarga hídrica. En especial, la recarga subterránea o de aguas termales, parece ser muy importante en este tipo de humedales (Baudino com.pers.). Para Vilama ni siquiera se dispone de información meteorológica, ni de localidades cercanas. La Laguna de Pozuelos, Monumento Natural con una documentada historia de espectaculares retracciones, nunca ha sido monitoreada desde el punto de vista hídrico.

La composición de los ensambles de aves difirió entre los dos tipos de lagunas. En las lagunas hipersaladas (Vilama y Palar) predominaron las especies de flamencos de James y andino. Las otras lagunas, de avifauna más rica, son hábitat de gallaretas, macáes y patos. A partir de los datos de campo y fuentes bibliográficas se construyó la Tabla 6, que resume distribución geográfica, abundancia local, uso de hábitat y grupo trófico.

Tabla 6:

Abundancia local, rango geográfico (como extensión de presencia Maurer 1994), status migratorio, hábitat y grupo trófico para las especies presentes en los censos (Olrog 1956, Canevari 1980, Ruocco 1983, Canevari 1985, Scott y Carbonell 1986, Almonacid 1988, Laredo 1989, Almonacid 1990, Mascitti y Castañera 1991, Nicolossi 1993, Maier y Kelly 1994).

Especies	Abund. local	Rango geográfico	Status migratorio	Hábitat	Grupo trófico
<i>Phalaropus tricolor</i>	alta	América	M. Neártico	LS	IN
<i>Tringa flavipes</i>	alta	América	M. Neártico	LS	IN
<i>Calidris bairdii</i>	alta	América	M. Neártico	LS	IN
<i>Himantopus melanurus</i>	baja	América	Residente	LS	IN
<i>Gallinula chloropus</i>	baja	América	Residente	LS	VA
<i>Pluvialis dominica</i>	baja	América	M. Neártico	LS	IN
<i>Anas flavirostris</i>	alta	Neotrópico	Residente	LS, VG	H, VA
<i>Anas georgica</i>	alta	Neotrópico	Residente	LS, VG	H, VA
<i>Fulica americana</i>	alta	Andes	Residente	LS	VA
<i>Chloephaga melanoptera</i>	alta	Andes	M. Altitudinal	LS, VG	H
<i>Phoenicopterus chilensis</i>	alta	Andes	M. Altitudinal	LS	P
<i>Oxyura ferruginea</i>	alta	Andes	M. Altitudinal	LS	IN
<i>Charadrius alticola</i>	alta	Puna	Residente	LS	IN
<i>Lophonetta specularoides</i>	alta	Puna	Residente	LS, VG	H, VA
<i>Anas Puna</i>	alta	Puna	Residente	LS, VG	H, VA
<i>Larus serranus</i>	alta	Puna	Residente	LS	O
<i>Podiceps occipitalis</i>	alta	Puna*	Residente	LS	IN
<i>Phoenicoparrus jamesi</i>	alta	Puna	M.altitudinal	LS	P
<i>Fulica cornuta</i>	alta	Puna	Residente	LS	VA
<i>Vanellus resplendens</i>	alta	Puna	Residente	LS, VG	IN
<i>Anas cyanoptera</i>	alta	Puna*	Residente	LS	H, VA
<i>Phoenicoparrus andinus</i>	baja	Puna	M.altitudinal	LS	P
<i>Fulica gigantea</i>	baja	Puna	Residente	LS	VA
<i>Recurvirostra andina</i>	baja	Puna	Residente	LS	IN

*: subespecie

LS: Lagunas salobres VG: Vegas (bofedales)

IN: Consumidores de invertebrados O: Omnívoros P: Filtradores de plancton-bentos H: Consumidores de hierbas VA: Cons. de vegetación acuática.

La relación entre abundancia local y rango geográfico se distingue de la asociación positiva reportada en la literatura (Lawton 1993, Gaston 1994, Maurer 1994), resaltando la gran proporción de especies endémicas que habitan la Puna y los Andes Centrales en general (Fjeldså 1985) (Fig. 3).

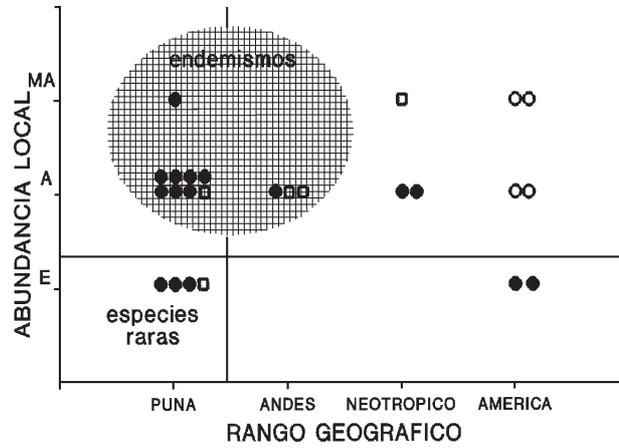


Fig. 3: Relación entre rango geográfico y abundancia local. Se observa el predominio de especies endémicas. Las líneas separan las especies raras según los dos criterios. Puntos llenos: especies residentes. Puntos vacíos: migrantes neárticos. Cuadrados: Migrantes altitudinales

10

Gran parte de las poblaciones más abundantes corresponden a especies endémicas o vulnerables (Fig. 4).

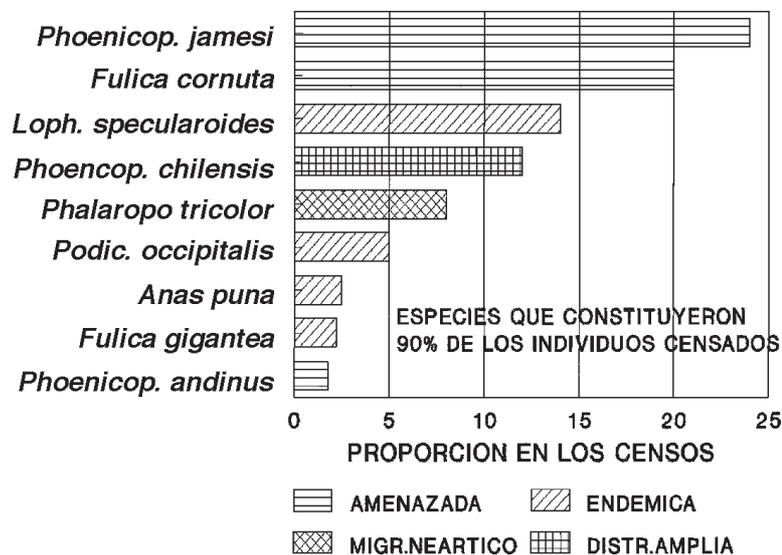


Fig. 4: Contribución global de los humedales altoandinos: proporción de individuos de las especies más abundantes considerando el total de individuos censados en todos los humedales. Cuarenta y cinco por ciento de los individuos censados correspondieron a dos especies amenazadas (flamenco de James y gallareta cornuda), el flamenco andino (vulnerable también), aunque en menor proporción, fue una de las nueve especies más abundantes.

En las lagunas salobres de Vilama fue censada la población más grande de gallareta cornuda (*Fulica cornuta*) de todo su rango de distribución, 8.988 individuos en octubre de 1995 (Caziani y Derlindati 1996). En enero de 1997 se registró el máximo número de flamencos andinos y de James en la Puna jujeña desde 1994 (6.192 y 8.514 individuos respectivamente) los cuales representaron el 18% de las poblaciones totales de estas aves (I Censo Internacional Simultáneo de Flamencos Sudamericanos, datos inéditos). La laguna de Vilama, junto con las lagunas Colorada y Kalina en Bolivia, todas a altitudes superiores a los 4.200 m, incluyeron a más del 50% de la población total del flamenco de James. Este flamenco nidificaría ocasionalmente en Vilama, sin embargo el único intento que se registró (en enero de 1996) fracasó cuando los nidos quedaron en seco al retraerse parte de la laguna. La laguna de Pozuelos y otros cuatro cuerpos de agua de Chile y Bolivia, albergaron más de la mitad de la población del flamenco andino, en el mismo censo donde cien lagunas fueron relevadas en un lapso de una semana. Pozuelos es también uno de los sitios invernales más importantes para esta especie durante sus movimientos altitudinales (Mascitti y Caziani, 1997).

Asociados a estas lagunas se observaron también vertebrados mamíferos terrestres de alto valor de conservación y/o escasos en otras áreas similares pero más accesibles, como suris (*Pteronemia pennata*), keus (*Nothoprocta pentlandii*), cóndores (*Vultur gryphus*), agachonas (*Attagis gayi*), el gato andino (*Felis jacobita*) y la vicuña (*Vicugna vicugna*) (600 individuos en octubre 1997 en las cuencas de Vilama).

A pesar de la gran variabilidad espacial y temporal de estos humedales, es posible realizar predicciones sobre la composición del plancton y la avifauna en base a la morfología del humedal. Es posible predecir también la dirección de cambio frente a la desecación. Varias de las lagunas saladas sufrieron un proceso de hipersalinización durante el período de nuestro estudio, y plancton y avifauna se modificaron del modo esperado, asemejándose a los sistemas hipersalinos.

Los tipos de lagunas caracterizados varían en su representación en ambas áreas. En el área Pozuelos, la laguna de Pozuelos es el espejo dominante (Fig. 1.1). En el Área Vilama, los lagos de Vilama, aunque con menor superficie de espejos de agua que Pozuelos, son más heterogéneos y parecen haber sido menos afectados por los ciclos de sequía. Esto determinó que en un período crítico como el de los últimos años (1993-1996), el Área Vilama sustentó mayor riqueza y abundancia de aves acuáticas que el Área Pozuelos. Por lo expuesto, una de las recomendaciones que surgieron de este estudio ha sido proponer la inclusión del Sistema de Lagunas de Vilama en alguna categoría de protección, como complemento del Monumento Natural Laguna de Pozuelos.

En el altiplano, la ocurrencia de ciclos interanuales secos y húmedos, la aridez del clima y la condiciones de alta evaporación contribuyen a explicar las grandes variaciones espaciales y temporales de sus humedales. Esta variabilidad natural de los hábitats, junto al hecho de que estos sistemas comparten poblaciones, muchas de éstas de alto valor de conservación, destaca la importancia de:

- a) realizar estudios a gran escala, que enfoquen los humedales altoandinos de Bolivia, Chile, Perú y Argentina como un solo gran sistema
- b) considerar la protección y el manejo integrado de los lagos de altura.

REFERENCIAS CITADAS

- ALMONACID, R. V. 1988. Notas sobre el estado de las poblaciones de la gallareta cornuda (*Fulica cornuta*) en la Provincia de Tucumán, Argentina. El Hornero 13:34-38.
- ALMONACID, R. V. 1990. Observaciones sobre la utilización del hábitat y la diversidad de especies de aves en una laguna de la Puna Argentina. El Hornero 13:117-128.
- AMIARD-TRIQUET, C., D. PAIN Y H. T. DELVES. 1991. Exposure to trace elements of flamingos living in a biosphere reserve, the Camarge (France). Environmental pollution 69:193-210.

- APHA. AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION. 1992. Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales. Díaz de Santos, S. A.(ed), Madrid, España, 665 pp.
- BIANCHI, R. Y E. YAÑEZ. 1992. Las precipitaciones en el Noroeste Argentino. 2da. edición, INTA, Salta, Argentina.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS Y D. A. HILL. 1992. Bird Census techniques. Academic Press, London.
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 14:1-14.
- CARBALLO, H. A. 1988. Composición química de Lagunas Posibles Hábitat de Flamencos en el Altiplano Andino de la Region de Antofagasta, Chile. Actas del I Taller Internacional de Especialistas en Flamencos Sudamericanos. Corporación Nacional Forestal y Sociedad Zoológica de Nueva York. San Pedro de Atacama, Chile.
- CASLER, C. L., E. E. ESTÉ Y H. M. PARDO. 1994. Breeding of the greater flamingo in western Venezuela. Colonial Waterbird 17:28-34.
- CANEVARI, P. 1980. Notas de campo. Manuscrito.
- CANEVARI, P. 1985. Los Parques Nacionales y la Conservación de los Ambientes Acuáticos en la Argentina. En: Informe de la XXXI Reunión Anual del Buró Internacional para el estudio de las aves acuáticas. Scott, D. A. *et al.* (eds). Paracas, Perú.
- CAZIANI, S. M. Y E. DERLINDATI. 1995. Las lagunas altoandinas de la Provincia de Jujuy, Argentina, como hábitat para las aves acuáticas. V Congreso de Ornitología Neotropical, Asunción, Paraguay, agosto de 1995.
- CAZIANI, S. M. Y E. DERLINDATI. 1996. *Fulica cornuta* en la Laguna de Pululos y otras cercanas, Puna árida del Noroeste de Argentina. Threatened Waterfowl Specialist Group News 9:34-39.
- CÉZILLY, F. ET AL. 1995. Interannual Variation in Greater Flamingo Breeding Success in Relation to Water Levels. Ecology 76:20-26.
- COLLAR, N. J. Y D. ANDREW. 1988. Birds to watch: the ICBP world checklist of threatened birds. Cambridge, UK. ICBP Technical Publication Nro. 8.
- DERLINDATI, E. 1998. Los flamencos de James y andino (*Phoenicoparrus jamesi* y *P. andinus*): patrones de abundancia y características de sus hábitats en los lagos altoandinos de Jujuy, Argentina. Tesis de Grado, Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Salta.
- DERLINDATI, E., S. M. CAZIANI Y P. MARCONI. 1997. Ficha Informativa de los Humedales: Sitio Ramsar Lagunas de Vilama. Programa de Humedales Altoandinos, Argentina. Convención Internacional Ramsar, Suiza.
- DRAGO, E. Y R. QUIRÓS. 1996. The hydrochemistry of the inland waters of Argentina: a review. International Journal of Salt Lake Research 4:315-325.
- FJELDSA, J. 1985. Origin, evolution, and status, of the avifauna of the Andean Wetlands. pp. 85-112 en P. A. Buckley *et al.* Neotropical Ornithology, Washington D. C. American Ornithologist's Union (Ornithological Monographs 36).
- FJELDSA, J. Y N. KRABBE. 1990. Birds of the High Andes. Apollo Books, Svendborg, Denmark.
- GASTON, K. J. 1994. Rarity. Chapman y Hall, London.
- LAREDO, C. D. 1989. Conteo de Chorlos y comentarios de la Avifauna de la Laguna de Pozuelos (Jujuy, Argentina). Informe Inédito.
- LAWTON, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. TREE 8:409-413.
- MAIER, R. Y A. KELLY. 1994. Laguna Colorada and Eduardo Avaroa National Reserve, Bolivia. Cotinga 1:36-41.

- MARCONI, P. Y S. M. CAZIANI. 1996. Evaluación del estado de conservación del Monumento Natural Laguna de los Pozuelos y propuesta de manejo integrado de este y otros humedales de la Puna Argentina. Informe Final. Convencion Internacional Ramsar, Suiza.
- MASCITTI, V. Y M. CASTAÑERA. 1991. Avifauna y mastofauna asociada a la cuenca de la Laguna de Pozuelos. En: J. J. García Fernández y R. Tecchi (eds). La Reserva de Biosfera Laguna de Pozuelos: un ecosistema pastoril en los Andes Centrales. UNESCO.
- MASCITTI, V. Y S. M. CAZIANI. 1997. La retracción de la Laguna de los Pozuelos (Argentina) y los cambios asociados en la comunidad de aves acuáticas. En: M. Liberman (ed). Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña: Manejo de Areas Frágiles de los Andes. Instituto de Ecología, Universidad de San Andres, La Paz.
- MAURER, B. A. 1994. Geographical Population Analysis: Tools for the Analysis of Biodiversity. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- NICOLOSSI, G. 1993. Censos de flamencos en Laguna Vilama, abril 1993. Informe Interno de la Administración de Parques Nacionales.
- OLROG, C. H. 1956. Contenidos estomacales de aves del noroeste argentino. El Hornero 10:158-163.
- POWELL, T. M. Y J. H. STEELE. 1995. Ecological Time Series. Chapman y Hall, New York.
- RAMO, C., C. SANCHEZ Y L. H. SAINT-AUBIN. 1992. Lead poisoning of greater flamingo *Phenicopterus ruber*. Wildfowl 43:220-222.
- RUOCCO, H. F. 1983. Lista de aves del Monumento Natural Laguna de Pozuelos. Informe Administración de Parques Nacionales.
- SALUSSO, M., S. M. CAZIANI Y S. M. MORAÑA. 1997a. Distribución del plancton en relación a los caracteres limnológicos, y la avifauna de lagunas de la Puna jujeña.
- SALUSSO, M., S. M. MORAÑA Y S. M. CAZIANI. 1997b. Patrones hidroquímicos en lagunas de la Puna jujeña. II Congreso Argentino de Limnología, Buenos Aires.
- SCOTT, D. A. Y M. CARBONELL (eds) 1986. Inventario de Humedales de la Región Neotropical. IWRB Slimbridge y IUCN Cambridge.
- WEGE D. C. Y A. J. LONG. 1995. Key areas for threatened birds in the Neotropics. BirdLife International, BirdLife Conservation Serie Nro. 5.

LOS HUMEDALES DEL SUR DE SUDAMERICA

Marta B. Collantes

*Centro de Ecofisiología Vegetal (CEVEG - CONICET),
Serrano 669, 1414 Buenos Aires, Argentina*

Ana María Faggi

*Centro de Principios Farmacológicos y Botánicos (CEFYBO - CONICET),
Serrano 669, 1414 Buenos Aires, Argentina*

15

El sur de Sudamérica es una región muy interesante desde el punto de vista biogeográfico que ha despertado el interés de los geobotánicos desde muy temprano. Una descripción de la vegetación de esta región de principios de siglo proviene de Dusén (1905) quien acompañó a la expedición sueca de Otto Nordenskjöld. Los trabajos más recientes sobre la vegetación del área continental son los de Roig *et al.* (1985, a y b) y Pisano (1977). El sector argentino de Tierra del Fuego fue relevado por Collantes *et al.* (1987, 1989, 1990) y el chileno por Pisano (1977). En todos los trabajos mencionados los humedales han llamado la atención de los distintos autores por su composición florística y por su importancia como recurso forrajero.

En el sur de Sudamérica se encuentran representadas dos grandes regiones fitogeográficas: la estepa magallánica del sur de Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego (Hueck y Seibert, 1972) y los bosques subantárticos, en el oeste en la parte continental y cubriendo el oeste y el sur de Tierra del Fuego (Cabrera, 1971). Ambas regiones son ricas en humedales. La Fig. 1 presenta las grandes unidades de la vegetación natural.

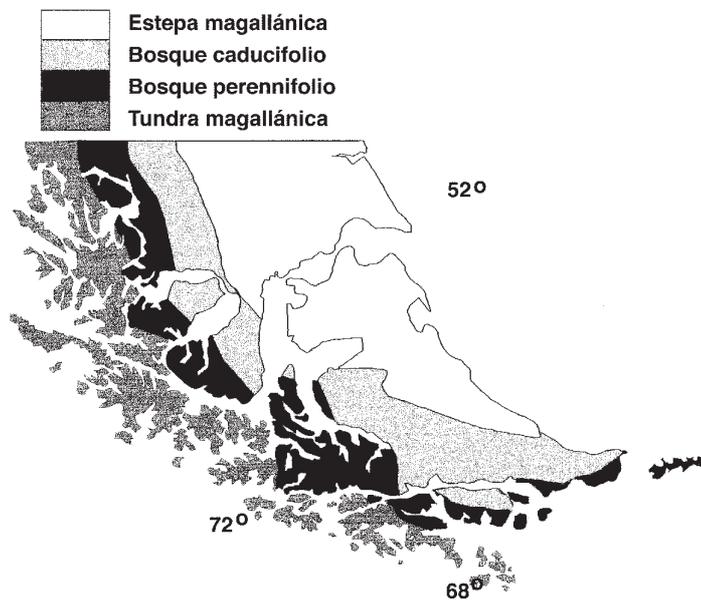


Fig 1: Grandes regiones de vegetación natural del extremo meridional de Sudamérica

1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA CONSIDERADA

Las comunidades que aquí se tratan están inmersas en el paisaje patagónico donde distinguimos un sector andino y otro extraandino. El paisaje de la estepa magallánica del segundo sector es abierto, de grandes llanuras, cerros aislados y mesetas recortadas. La característica más llamativa de la vegetación ligada a la topografía es el diseño de «pampas» y «vegas». Las «pampas» son tierras altas de suelo drenado, cubiertas de coironales (pastizales de *Festuca gracillima*) y las «vegas», en el fondo de valles y cañadones producidos por derretimiento de los hielos pleistocénicos, son terrenos pantanosos con praderas húmedas de ciperáceas. Las «vegas» o «mallines», que llegan a constituir el 30 % de la superficie en el sur de la región esteparia, abarcan en Tierra del Fuego unos 1700 km² y representan un ecosistema rico en biomasa y productividad (Collantes *et al.*, 1991), de gran importancia en la economía ganadera. El sector andino es mucho más heterogéneo por el modelado glacial y por presentar un relieve mucho más pronunciado.

1.1 Clima

La Patagonia meridional se halla en la latitud del clima marítimo de costa oeste que influye sobre toda su extensión por ser muy angosto el continente. La Cordillera de los Andes frena a los vientos del oeste por lo que la mayoría del área es un desierto, con escasas lluvias de invierno que siguen la tendencia del régimen mediterráneo de más al norte. Características notables son la alta nubosidad y los vientos huracanados prevalecientes del oeste. La nubosidad se mantiene

durante casi todo el año y tiene un máximo estival (Burgos, 1985), aún en las zonas de bajas precipitaciones, lo cual afecta el balance de radiación. Las precipitaciones experimentan un gradiente creciente de E a W y varían entre 200 a 3.000 mm, con valores aún menores en el norte del sector continental, donde pueden alcanzar 150 mm. El régimen térmico se caracteriza por la escasa amplitud térmica anual dentro de un rango de temperatura relativamente bajo. En el sector oriental continental hay 150 días con temperaturas mayores o iguales a 10° C (temperatura activa), este período se va acortando hacia el W y el S., y está ausente en la cordillera. De acuerdo a Frederiksen (1988), el carácter marítimo del clima de esta región es mayor en el Pacífico que sobre el Atlántico, siendo la amplitud térmica anual de 4,3° C en la zona perhúmeda y de 10,2° C en la zona semiárida.

Hacia el Estrecho de Magallanes, la menor altura de la cordillera permite el pasaje de mayores lluvias. El régimen en Tierra del Fuego es, sin embargo, más frío que a igual latitud en Europa, por efecto de la corriente fría de las Malvinas en contraste con la cálida del Atlántico Norte: Es por ello que la vegetación, sin perder los rasgos de aridez «mediterránea», presenta similitudes con áreas marítimas más boreales, como la costa escandinava (brezales enanos de *Empetrum*, géneros de pastizales boreales, turberas).

Es esta combinación infrecuente de un clima árido con muchos aspectos marítimos y un fuerte componente «boreal» lo que otorga a la estepa fuegiana un interés particular como ecosistema.

La nieve en la estepa no es abundante y dura poco tiempo, salvo que un frente polar ingrese al área. El déficit hídrico comienza a manifestarse en setiembre y se prolonga hasta abril. Esta fuerte sequía, extraña en un clima marítimo y frío, se debería a los fuertes vientos (Endlicher y Santana Aguila, 1988; Korembliit y Forte Lay 1991), que tienen velocidades medias de 30 km.h⁻¹.

1.2 Suelos

Los suelos de los humedales se caracterizan por presentar influencia de agua en el perfil o estar anegados. Comprenden los histosoles en las turberas, que son suelos orgánicos con lenta descomposición de la materia orgánica por saturación de agua y baja temperatura y los molisoles en las vegas, los cuales son suelos minerales con abundante materia orgánica. En las zonas de las marismas hay alfisoles.

2. CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN DE LOS HUMEDALES

Los humedales del sector continental del extremo sur de Sudamérica son muy diversos y comprenden mallines o vegas, pantanos, turberas, comunidades perilacunares, marismas, bosques y matorrales costeros de inundación.

Su estructura y composición florística varía según el relieve, sustrato, período de inundación, pH, salinidad, alcalinidad, condiciones mesoclimáticas y grado de uso (Fig. 2 y 3). Este último factor es de suma importancia por cuanto los humedales, especialmente los gramíneos, son las áreas que más presión de pastoreo reciben ya que presentan la mejor oferta forrajera. En cambio los humedales de la tundra magallánica en la zona de los canales chilenos y costa oeste y sur de Tierra del Fuego no han sufrido casi disturbios antrópicos. Esto se debe a que esta región se encuentra prácticamente inhabitada, por las condiciones ambientales y de aislamiento, desfavorables a la explotación económica.

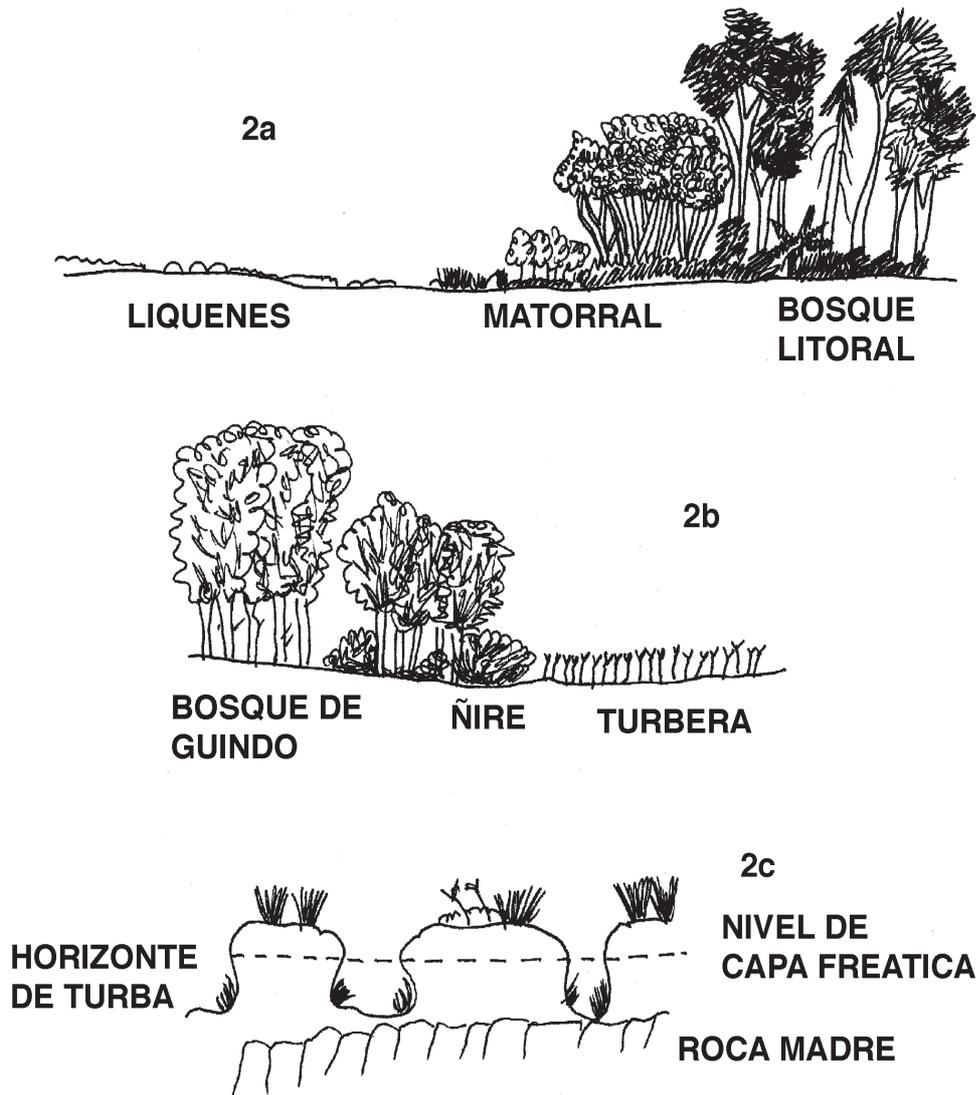


Fig. 2: a) Perfil de la vegetación costera de los canales chilenos; b) bosque litoral de guindo; c) perfil de una turbera.

2.1 Marismas

En el estuario de Río Gallegos (desembocaduras de los ríos Gallegos y Chico) y en la Bahía de San Sebastián (Tierra del Fuego), las marismas constituyen el primer cordón de vegetación. Colonizan suelos sumamente arcillosos y salinos, periódicamente inundados, donde crece *Salicornia ambigua*, pionera que forma alfombras de menos de 5 cm de altura, con altas coberturas que llegan al 100%. En estos ambientes tan extremos el jume sólo es acompañado por una gramínea: *Puccinellia biflora*. En ambientes menos inundados prosperan otras especies halófilas como *Frankenia chubutensis*, *Limonium brasiliense*, *Atriplex aff. macrostyla*, *Puccinellia glaucescens* y *Suaeda argentinensis*, marcando la transición a los matorrales halófilos de mata verde (*Lepidophyllum cupressiforme*).

La mata verde, una compuesta de hojas pequeñas, persistentes, de fuerte olor, es un endemismo que forma matorrales en terrazas fluviales y bordes de laguna. El desarrollo de su variante más húmeda exige inundaciones periódicas, por lo cual puede considerarse dentro de los humedales salinos. Forma un matorral muy abierto con coberturas que no sobrepasan un 60%, sobre suelos de baja permeabilidad y aireación. La mata verde crece aisladamente o en pequeños grupos. Entre las matas desarrollan otras halófilas como *Puccinellia mendozina*, *Poa ibari* y *Senecio miser*.

El pastizal de *Puccinellia* cubre una amplia zona en la Bahía de San Sebastián en Tierra del Fuego, en posición de llanura baja, sobre planos de marea antiguos. Está dominado por *Puccinellia magellanica*, *Puccinellia biflora* y *Salicornia ambigua*. Los suelos son, según la clasificación FAO-UNESCO (1988), *Solonchak órtico* (pH 7.7 a 8.7).

La alfombra de *Salicornia* se encuentra también en las rías de la desembocadura de los ríos Grande, Chico, Cullen, etc., dominadas ampliamente por la rastrera suculenta *Salicornia ambigua*, sobre suelos *Solonchak gleico*. Este tipo de comunidad se halla también en el fondo de lagunas de la Bahía de San Sebastián.

Las playas de la región magallánica en el sector chileno están bañadas por el mar, pero reciben simultáneamente un aporte importante de agua dulce, por lluvias o por escurrimiento desde tierras más altas, por arroyos, cursos menores y de las capas freáticas. Así, en este sector existe una actividad permanente de enriquecimiento y pérdidas de sales del suelo, que da a estas marismas un carácter diferente al de las atlánticas. Las comunidades más que halófilas son tolerantes a la sal en mayor o en menor medida. Se incluye aquí a la vegetación litoral diversa compuesta por comunidades liquénicas, pastizales y asociaciones herbáceas cuyas composiciones florísticas dependen del sustrato y de la salinidad.

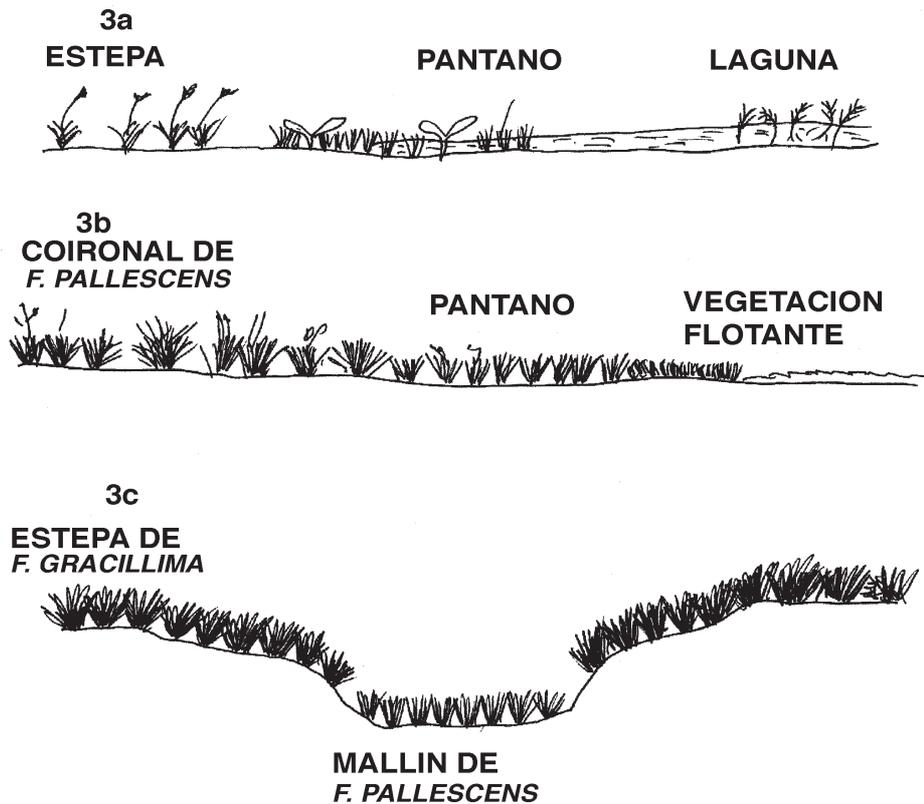


Fig. 3: a) Vegetación perilacunar de una laguna permanente; b) vegetación perilacunar de una laguna temporaria; c) vegetación de una cañada.

2.2 Comunidades perilacunares y de cubetas de deflación

Un rasgo muy característico del relieve son las lagunas permanentes (Fig. 3a) y temporarias, así como numerosas cubetas de deflación que surcan el paisaje de las mesetas. Existen diversas comunidades con ciperáceas, gramíneas y otras hierbas que crecen en los bordes, de cobertura variable según el período de inundación, ya que estas lagunas, especialmente las del sector oriental, son muy poco profundas y suelen secarse en el verano.

Las lagunas temporarias en el sector oriental deben su origen al clima periglacial que soportó esta zona (Fig. 3b). Corresponden a hundimientos en el suelo por fusión del hielo del permafrost originándose áreas deprimidas con modelado eólico posterior, constituyendo las actuales lagunas que permanecen casi secas en el verano. Presentan una serie de comunidades pioneras con muy baja riqueza florística, dependiente de la humedad, salinidad y tipo de sedimento. Son muy susceptibles a la erosión hídrica y eólica agravadas notablemente por el pisoteo y pastoreo del ganado. Las especies más conspicuas son *Plagiobothrys calandrinoides*, *Acaena platyacantha*, *Hordeum santacruceense*, *Veronica peregrina ssp. xalepensis*, *Eleocharis albibracteata*, *Limosella australis*, *Arenaria serpens*, entre otras herbáceas, gramíneas y graminoides. La gran variabilidad de gradientes actuantes determina la heterogeneidad de la vegetación lacunar y perilacunar.

Hacia el oeste santacruceño, con mayor humedad, las condiciones de salinidad disminuyen y el vegetado corre por cuenta de gramíneas, graminoides y herbáceas (*Deschampsia antarctica*, *Juncus scheuchzerioides* y *Limosella australis*) con menor presencia de elementos indicadores de salinidad.

Tanto en Tierra del Fuego (Bahía de San Sebastián) como en Santa Cruz (Bajo La Leona), existen matorrales de *Lepidophyllum cupressiforme* (mata verde) asociados a lagunas de gran tamaño. *L. cupressiforme* se presenta en los albardones, formando matorrales densos sobre suelos salinos de tipo *Solonetz*.

En Tierra del Fuego en las costas oeste de las grandes lagunas excavadas en los sedimentos terciarios, sobre suelos *Solonetz gleicos* (pH 6.9 a 8.8) existen comunidades salinas dominadas por *Hordeum lechleri* y con la presencia de halófitas como *Puccinellia spp.*, *Salicornia ambigua* y *Poa atropidiformis*.

2.3 Mallines o vegas

Las vegas o mallines se definen como comunidades edáficas cuyo terreno está temporaria o permanentemente inundado o anegado. En la región Magallánica la baja temperatura media, alta nubosidad, y características litológicas, así como la presencia de horizontes impermeables arcillosos (Pisano 1977), favorecen la existencia de estas comunidades que ocupan entre 15 y 20% de la superficie (Roig *et al.* 1985a). Poseen gran utilidad económica actual como campos de pastoreo estivales de alta productividad para ovinos y vacunos (Anchorena 1985, Anchorena y Collantes 1989, Posse *et al.* 1996). Además, contribuyen a la regulación del flujo de agua en las cuencas; son hábitats de una muy rica y variada avifauna, y poseen una alta producción de biomasa. Es probable que numerosos problemas ecológicos que se han venido acentuando en los últimos años (desecamiento de lagunas, enmalezamiento, encauzamiento del agua en los valles, el aumento de las poblaciones de avutardas en las vegas, etc.) dependan del efecto antrópico sobre estas comunidades, en relación a eventos climáticos como las sequías.

En la mayoría de las vegas el horizonte impermeable puede limitar la percolación, pero puede existir un lento escurrimiento horizontal que impide la acumulación de sales en el suelo, y surge así una napa freática de agua dulce subsuperficial o incluso que aflora sobre la superficie del suelo, dando origen a suelos hidromórficos con alta concentración de materia orgánica que forma un humus no saturado y de alta acidez que tiende a disminuir con la profundidad (Pisano 1977). La vegetación es herbácea, higrofitica y pratiforme, formada por gramíneas y ciperáceas densamente cespitosas (Pisano 1977). Por otro lado, según la humedad y disposición del terreno

se encuentran las vegas húmedas que están situadas en el centro o próximas a él, con alta concentración de agua, y las vegas xéricas que están hacia los bordes.

La disponibilidad de forraje para el ganado ovino se da principalmente en primavera y verano, y coincide con aspectos fundamentales de la reproducción de las ovejas, tales como la crianza de los corderos. Además, las ovejas recuperan peso y acumulan reservas para la próxima estación invernal en las vegas, y alcanzan el estado necesario para un buen celo en la época de servicio (otoño). En muchas vegas se observa una notable disminución de la altura de la vegetación y gran pobreza de composición florística, lo cual sugiere un exceso de pastoreo y pisoteo.

Regionalmente, encontramos diferentes tipos de vegas por influencia del clima, de la roca, de la topografía y de la composición florística. Así en Santa Cruz *Festuca pallescens* es el componente principal de las vegas de los cañadones ya que encuentra allí el factor de compensación a la aridez general reinante. Es preciso señalar que dicha especie es dominante en la estepa subandina clímax (Chubut y norte de Santa Cruz) y no se la encuentra en Tierra del Fuego.

Los pastizales con *Festuca pallescens* en cauces suaves de inundación se ubican en los cañadones que surcan las mesetas y que reciben agua de lluvias y de los deshielos (Fig. 3c). Los suelos son ácidos, muy profundos, presentan fuerte infiltración y están enriquecidos con el material fino proveniente de la estepa colindante. La vegetación es un coironal de *Festuca pallescens* cuya composición florística varía de este a oeste al aumentar las precipitaciones. Cuando el escurrimiento mantiforme es fuerte, el suelo se presenta degradado, descalzando las matas o creciendo las mismas en pedestal. La erosión que desencadena el pastoreo produce la acumulación de material fino en estos cañadones, desvirtuándose el carácter de humedal por invasión de elementos xéricos de la estepa.

En Tierra del Fuego distinguimos dos tipos principales de vegas: las anegadas en forma permanente y con presencia de turba en el perfil de suelo y las húmedas o anegadas temporariamente (Collantes *et al.* 1987). Las primeras se encuentran al sur del río Grande, sobre *histosoles*, suelos que poseen un horizonte *hístico* o de turba, con pH superficial de 5 a 6. Se hallan permanentemente anegadas y poseen una composición dominada por varias especies de *Carex* (*C. canescens*, *C. magellanica*, *C. atropicta*), *Deyeuxia poaeoides* y *Alopecurus magellanicus*. La biomasa total es de unos 2.000 kg/ha y son sólo accesibles al ganado en verano.

Las vegas húmedas se encuentran al norte del río Grande, asentadas sobre suelos que varían por el contenido de la materia orgánica y por la influencia de agua en el perfil. Ocupan las partes más bajas o centrales de los valles o cubetas y tienen anegamiento frecuente. Como dominantes encontramos a *Juncus scheuchzerioides* y *Carex vallis-pulchrae* junto a *Caltha sagittata*, rastrera rizomatosa creciente con el pastoreo y entre las gramíneas, *Deschampsia antarctica*, *Hordeum halophilum* y *Festuca magellanica*. Se pueden distinguir dos variantes: la vega neutrófila, en los paisajes terciarios, de alta productividad (2400 kg/ha de biomasa en verano) y la vega acidófila, sobre acarreos cuaternarios, menos productiva y más degradada por el pastoreo (980 kg de biomasa). Los ovinos hacen un uso intenso de ellas en verano, escaso en otoño y primavera y nulo en invierno.

El pastizal de suelos húmedos con *Hordeum pubiflorum* es una pradera gramínea húmeda sobre suelo turboso y compactado, rico en musgos. Cubre bajos, depresiones, fondos de valles y márgenes de ríos y lagunas. Junto a *Hordeum pubiflorum* crece *Deschampsia caespitosa* y *Carex gayana*. Se la observó especialmente en el sector occidental en el valle de río Turbio y en Última Esperanza. En Tierra del Fuego se ubican en las zonas más externas de los valles o en suaves cañadones o bajos, con anegamiento esporádico. Los suelos son molisoles con hidromorfismo en el subsuelo. Las especies típicas son *Hordeum pubiflorum*, *Acaena magellanica*, *Poa pratensis* y *Carex macrosolen*. Se hallan muy degradadas por el sobrepastoreo, como lo indican grandes coberturas de *Acaena magellanica* o *Azorella trifurcata* y la fuerte compactación, debido a la accesibilidad para el ganado casi durante todo el año, salvo en inviernos muy rigurosos.

Son frecuentes los mallines de trébol, más xéricos que la unidad anterior, que están caracterizados por una especie introducida que se ha naturalizado en la región, el trébol blanco (*Trifolium repens*) junto a otras hierbas y gramíneas.

2.4 Praderas pantanosas

Se observan praderas de alta cobertura, que conforman comunidades diversas en lugares cenagosos en márgenes de ríos, lagunas permanentes o desembocaduras de los arroyos. *Hordeum lechleri* domina mientras haya abundante agua, pero si ésta disminuye, invaden elementos exóticos pratenses como trébol blanco, diente de león, etc. En márgenes de arroyos permanentes, se observa también una asociación herbácea dominada por *Senecio smithii* que puede alcanzar el metro de altura.

En el área de los canales chilenos *Poa robusta* forma una pradera densa en mosaico con matorrales costeros, bosques de ñire, lagunas temporarias litorales o el bosque de *N. betuloides*.

2.5 Vegetación semisumergida con *Hippuris vulgaris*

Es típica de lagunas de poca profundidad o arroyos de agua mansa, donde las plantas arraigan en el barro y sobresalen del nivel del agua. Varía desde comunidades puras a pastizales donde dominan gramíneas (*Glyceria multiflora*, *Deyeuxia neglecta*). Está presente tanto en Chile como en Argentina.

2.6 Vegetación de las turberas

Constituyen carpetas densas, verde intensas, ricas en especies que presentan una intrincada trama radicular en suelo orgánico, negro y húmedo. Algunas especies de arbustos postrados o en cojín, ciperáceas, juncáceas y briófitas pueden ser importantes por su frecuencia o cobertura. La napa freática es muy superficial (10-20 m) y se observa en riberas de ríos, embanques fluviales y márgenes de vertientes. Es característica la presencia de montículos de hasta 50 cm de altura, originados por el congelamiento y descongelamiento periódicos (Fig. 2c).

En las zonas del bosque decido de *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* y en menor medida en las del bosque siempreverde de *N. betuloides*, cuando la napa de agua alcanza la superficie, las comunidades dominadas por el musgo *Sphagnum magellanicum* reemplazan al bosque. La absorción de agua por el musgo hace que la comunidad se eleve con respecto al nivel general del suelo y así junto con la incorporación directa de agua por las lluvias esto determina el bajo contenido mineral del agua. Las especies más frecuentemente asociadas son *Empetrum rubrum*, *C. magellanica*, *C. canescens*, *Gunnera magellanica* y *Marsippospermum grandiflorum*.

Las turberas del sector de los canales chilenos y costa oeste y sur de Tierra del Fuego difieren según el sitio que ocupan. Se distingue así la tundra magallánica y la montana. En la primera precipitaciones superiores a los 2000 mm marcan el límite entre las turberas de alta pluviosidad con *Donatia fascicularis* y las de baja (1000 a 2000 mm anuales) con *Sphagnum magellanicum*, similar a la antes descrita.

La turbera de *Donatia* forma cojines esponjosos de elevada cobertura; *Schoenus antarcticus* da a la turbera el carácter de pastizal. A veces se observa un estrato superior leñoso de ñire o de *Pilgerodendron uviferum*. La capa freática está muy alta y con frecuencia el agua surge al pisarla. Si la turbera es discontinua, se observan pozos llenos de agua.

En lugares empantanados, en partes bajas de los bosques, en claros o en litorales marítimos donde se acumula agua de desagües crece una turbera de *Marsippospermum grandiflorum*.

La tundra montana crece en laderas pronunciadas o cimas de montañas y acusa fuerte drenaje. En las turberas con drenaje el agua si bien forma pantanos, se renueva permanentemente,

circulando entre los montículos. El ñire (*N. antarcticus*) de pequeño porte forma el estrato superior.

Las turberas que se originan por fusión de hielo están dominadas por *Astelia pumila* y *Bolax caespitosa*, se ubican en la cercanía del límite de la nieve permanente. Hay otras turberas cubiertas por agua dulce temporaria o periódicamente por agua nival o pluvial.

2.7 Bosque litoral de guindo

El bosque perennifolio costero aparece en los litorales marítimos, bordeando los glaciares o constituyendo galerías en cursos de agua (Fig. 2a y b). En su formación típica es tetraestratificado, pobre en fanerógamas, pero muy rico en criptógamas. A *Nothofagus betuloides* (guindo, 15 m), se asocian *Pilgerodendron uviferum*, *Drimys winteri*, *Tepualia stipularis*, *Pseudopanax laetevirens*, arbustos altos, un tercer estrato rico en helechos y un cuarto de musgos, hepáticas y líquenes. En la medida que el bosque se abre ingresan elementos de las turberas. Muchas especies, inclusive leñosas, se comportan como epífitas, germinando sobre la constante y fuerte masa de criptógamas que cubre los troncos y ramas. Otras especies exploran el sustrato criptogámico con sus rizomas, y emergen en partes más altas donde disponen de mayor cantidad de luz. Numerosas especies emiten raíces adventicias en sus ramas, favorecidas por la masa criptogámica siempre húmeda. Estas adaptaciones son especialmente útiles para las condiciones de vida de suelos poco drenados, inundados o de pobre aireación.

2.8 Matorrales costeros

En área de los canales chilenos hay diversos matorrales ricos en líquenes, a modo de bandas paralelas a la playa de hasta 2 m de altura (Roig *et al.* 1985b). Por lo general domina *Pernettya mucronata*. Se observan además *Chilotrichum diffusum*, *Hebe elliptica* y *Escallonia serrata* como principales arbustos. Hay además gramíneas y hierbas. Estas comunidades litorales poseen una serie de elementos comunes como *Gunnera magellanica* y *Acaena magellanica*. De vez en cuando se observan ejemplares aislados de coihue o canelo dentro del matorral.

En Tierra del Fuego existen matorrales de *C. diffusum* que bordean vegas, en los valles, con rasgos hidromórficos en el subsuelo, ricos en especies higrófitas. Los matorrales de bordes de vegas por cercanía al agua y a las praderas húmedas de los valles, están fuertemente influenciados por el pastoreo, que ha abierto el estrato arbustivo y alterado la composición del herbáceo, a tal punto que dominan las especies cosmopolitas de prados como *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale* y *Rumex acetosella* junto a otras indicadoras de disturbio como *Acaena tenera*, *Trisetum spicatum*, *Azorella trifurcata*, *Hypochoeris incanna*, etc.

2.9 Bosque de ñire

El ñire (*Nothofagus antarcticus*) se caracteriza por presentar una gran plasticidad y ocupar así distintos ambientes de Patagonia, desde xéricos hasta inundados. En este último caso se ubica en suelos marginales a los pantanos o lagunas temporarias costeras. Los árboles son vigorosos y están acompañados por un estrato arbustivo denso de *Berberis buxifolia* y *Chilotrichum diffusum*. En el estrato inferior, *Gunnera magellanica* encuentra un habitat óptimo y puede cubrir gran parte del suelo.

3. CONCLUSIONES

Los humedales del extremo meridional de Sudamérica se caracterizan por su gran diversidad tanto fisonómica como florística, a pesar de la alta latitud en que se encuentran. Esto podría explicarse tanto por las características oceánicas de su clima como por estar asociados a diferentes sustratos y regímenes hidrológicos. Desde el punto de vista de la conservación son hábitats muy

importantes que se deben preservar ya que constituyen un refugio para la avifauna. Debido a su alta productividad forrajera, muchas de estas comunidades, dominadas por gramíneas y ciperáceas, son usadas intensivamente por el ganado y en algunos casos presentan signos marcados de degradación caracterizados por una gran compactación causada por el pisoteo y por la invasión de especies exóticas y rastreras. Su integridad también está amenazada por la contaminación con hidrocarburos en áreas de explotación petrolera.

En el caso de las marismas y humedales costeros deberá tenerse en cuenta el riesgo de inundación previsible en los próximos 50 años por el ascenso medio del nivel del mar a causa del calentamiento climático global.

BIBLIOGRAFÍA

- ANCHORENA, J. 1985. Recursos naturales y aptitud de uso ganadero. Dos cartas 1:40000 para la región magallánica. En: Boelcke, O., Moore, D. M. y Roig, F. A. (eds) *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*, pp 695-733. CONICET (Argentina), Royal Society (UK) e Instituto de la Patagonia (Chile).
- ANCHORENA, J. Y M. B. COLLANTES 1989. Utilización del paisaje por ovinos en Tierra del Fuego. En: *Resúmenes de la XIV Reunión Argentina de Ecología*, p 165. Asociación Argentina de Ecología. Jujuy.
- BURGOS, J. J. 1985. Clima del extremo sur de Sudamérica. En: Boelcke, O.; Moore, D. M. y Roig, F. A. (eds) «*Transecta Botánica de la Patagonia Austral*». CONICET (Argentina), Royal Society (Gran Bretaña) e Instituto de la Patagonia (Chile).
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14(1-2): 1-42.
- COLLANTES, M. B., *ET AL.* 1987. Las comunidades edáficas de la región magallánica de Tierra del Fuego. XIII Reunión de la Asociación Argentina de Ecología, Bahía Blanca.
- COLLANTES, M. B., J. ANCHORENA Y G. KOREMBLIT. 1989. A soil nutrient gradient in magellanic *Empetrum* heathlands. *Vegetatio*, 80: 183-193.
- COLLANTES, M. B., J. ONTIVERO Y O. BIANCIOTTO. 1990. Análisis de las comunidades de *Nothofagus* spp de Tierra del Fuego. *Parodiana*. 6 (1): 441-451.
- COLLANTES, M. B., F. GARCÍA NOVO Y G. KOREMBLIT 1991. Efecto de la exclusión del pastoreo sobre la biomasa aérea de pastizales fueguinos. XV Reunión de la Asociación Argentina de Ecología. Rosario.
- DUSÉN, P. 1905. Die Pflanzenvereine der Magellansländer nebst einem Beiträge zur Ökologie der magellanischen Vegetation. *Sv. Esp. till Magellansländerna* III (10): 351-523.
- ENDLICHER, W. Y A. SANTANA AGUILA. 1988. El clima del sur de la Patagonia y sus aspectos ecológicos. Un siglo de mediciones climatológicas en Punta Arenas. *Ans. Inst. Pat. Cs. Nts., Punta Arenas (Chile)*, 18:57-86.
- FAO-UNESCO 1988. Soil map of the world. Revised legend. World Soil Resources. Report 60. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- FREDERIKSEN, P. 1988. Soils of Tierra del Fuego. A satellite-based land survey approach. *Folia Geographica Danica* 18: 1-159. + annex.

- HUECK, K. Y P. SEIBERT. 1972. Vegetationskarte von Südamerika. Stuttgart, N.Y.
- INTA 1990. Atlas de suelos de la República Argentina. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD ARG. 85/019. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Centro de Investigaciones de Recursos Naturales. Argentina.
- KOREMBLIT, G. Y J. A. FORTE LAY 1991. Contribución al estudio agroclimático del norte de Tierra del Fuego (Argentina). Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Nats, Punta Arenas, Chile. Vol. 20 (1):125-134.
- PISANO, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. I Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile). Vol 8: 121-250.
- POSSE, G., J. ANCHORENA Y M. B. COLLANTES. 1996. Seasonal diets of sheep in the steppe region of Tierra del Fuego, Argentina. J. Range Manage. 49:24-30
- ROIG, F. A., *ET AL.* 1985a. Las comunidades vegetales de la Transecta Botánica de la Patagonia Austral. Primera parte: La vegetación del área continental. En: O. Boelcke, Moore, D. M. y Roig, F. A. (eds), Transecta Botánica de la Patagonia Austral, pp. 350-456. CONICET (Argentina), Royal Society (Gran Bretaña) e Instituto de la Patagonia (Chile).
- ROIG, F. A., O. DOLLENZ Y E. MÉNDEZ. 1985b Las comunidades vegetales de la Transecta Botánica de la Patagonia Austral. Segunda parte: La vegetación de los canales. En: O. Boelcke, Moore, D. M. y Roig, F. A. (eds), Transecta Botánica de la Patagonia Austral, pp. 350-456. CONICET (Argentina), Royal Society (Gran Bretaña) e Instituto de la Patagonia (Chile).

MALLINES: ASPECTOS GENERALES Y PROBLEMAS PARTICULARES

Estela Raffaele

*Centro Regional Universitario Bariloche, UNC,
Unidad Postal Universidad (8400) S. C. de Bariloche,
Pcia. de Río Negro, Argentina.
Fax: + 54 2944 422 111
e-mail: estela@bariloche.com.ar*

27

1. ASPECTOS GENERALES

La palabra *mallín* significa en lengua mapuche tierra pantanosa, bañado o estero (Erize 1960). Los mallines, al igual que las turberas, son formaciones netamente diferenciadas de las áreas circundantes por su tipo de suelo altamente orgánico, en cuencas con alto contenido hídrico y flora característica (Raffaele 1993). En Patagonia, los mallines son ambientes típicos, de alta productividad de especies palatables para el ganado vacuno y ovino y, por lo tanto, son de alto interés económico en la región. Se localizan a lo largo de todo el gradiente ambiental Oeste-Este, desde la cordillera de los Andes (2000 mm de precipitación) hasta la estepa (300 mm de precipitación). Se encuentran asociados a una gran variedad de comunidades, desde bosques lluviosos de *Nothofagus* hasta estepas en ambientes áridos y semiáridos. El principal disturbio natural que toleran los mallines, independientemente de su ubicación en el gradiente ambiental, son las grandes fluctuaciones de la napa freática. Además, en la estepa son sometidos a altas presiones de pastoreo. En la cordillera se presentan menos disturbados por el pastoreo, aunque se encuentran bajo condiciones ambientales más rigurosas (permanecen más meses cubiertos por nieve y la estación de crecimiento de las plantas es más corta) (Raffaele 1993).

Auer (1950) y Markgraf (1981, 1983 y 1984) consideraron a estos ambientes como diagnósticos para la cronología post-glacial. Iriondo *et al.* (1974) citaron algunas características comunes a todos los mallines basándose en observaciones realizadas en la zona cordillerana de Río Negro y Chubut: poseen suelos orgánicos; pueden presentarse en terrenos llanos, cóncavos o con pendientes pronunciadas; están permanentemente inundados con aguas corrientes o estancadas, por lo general transparentes. Sus aguas tienen poco oxígeno y mucho anhídrido carbónico, comparado con las aguas libres asociadas. Poseen microrrelieves caracterizados frecuentemente por túmulos y se congelan durante el invierno. Constituyen un sistema dinámico propio, apreciándose una asociación vegetal típica y distinta del paisaje en que se encuadran.

Se han descripto varios tipos de mallines tomando distintos aspectos de los mismos. Marcolín *et al.* (1978) estudiaron una muestra de mallines que consideraron representativa de su variedad. Desde el punto de vista hidrológico los parámetros que observaron fueron: (1) tipo de cuenca, (2) definición de bordes, (3) flujo de entrada y salida de mallín, (4) existencia de zonas salinizadas y (5) vertientes. Estos autores definieron, de acuerdo a su forma, tres tipos de mallines: compactos, alargados y dendríticos teniendo en cuenta que su forma presenta correspondencia con el diseño de la red de drenaje.

Movia *et al.* (1978) definen los mallines como praderas y matorrales de hidrófitas. A su vez clasifican a los mismos en mallines de la zona ecotonal y de la zona boscosa, siendo éstos últimos los más parecidos a turberas. Según Montaldo (1976) los mallines son comunidades de plantas que se desarrollan sobre suelos planos y húmedos ubicados en situaciones intermontanas con una vegetación y un suelo de características propias.

Iriondo *et al.* (1974) proponen la pendiente como variable principal para determinar tipos de mallines. Consideran que este factor rige directa e indirectamente las modificaciones de las otras variables (vegetación, suelo, dinámica del agua, etc). González Arzac (1985) define a los mallines como aquellas porciones muy húmedas de las laderas caracterizadas por un suelo oscuro y profundo con exceso de humedad y tapizado por una densa vegetación herbácea. Distingue dos tipos de mallines, que pueden asignarse a dos fases de su desarrollo. En la fase temprana el mallín está representado por una estrecha faja húmeda, generalmente con un eje de drenaje central. En la fase madura el mallín posee gran acumulación de material vegetal y una elevada cobertura de especies que lo tapizan. En el mismo fluye agua de origen subterráneo sobre varios canales de drenaje. Según Casamiquela (1987), son cuerpos sedimentarios que rellenan los cañadones patagónicos de génesis postglacial o actual coronados por un suelo húmico, propicio para el crecimiento de una asociación vegetal típica. En la provincia de Santa Cruz se los denomina "vegas".

Marcolín (com. pers. 1992) propone una definición exclusivamente hidrológica: "ecosistema natural con características hidromórficas más o menos acentuadas debidas al escurrimiento superficial y subsuperficial del agua de lluvia y al aporte de acuíferos, por recarga ascensional y lateral". Si el balance hídrico es favorable las sales (si existieran) son lavadas quedando el suelo desprovisto de ellas. En caso contrario, las sales se acumulan determinando condiciones edáficas de salinidad y/o alcalinidad.

En el presente trabajo se considera que la clasificación que mejor describiría estos ambientes debería basarse en el factor hidrológico, dado que es el factor ambiental principal en los humedales ("wetlands") y que la vegetación funciona en proporción a los insumos de agua. Específicamente, la cantidad, la intensidad de flujo y la calidad de agua son los componentes principales del ambiente hidrológico de humedales.

2. EL REGIMEN DE DISTURBIOS

La disponibilidad de agua y pastos verdes que proporcionan los mallines de estepa, durante todo el año, expone a estos ambientes a una mayor presión de pastoreo y su consecuente degradación (del Valle 1993). Actualmente existe en Patagonia gran interés en establecer indicadores que permitan detectar diferentes estados de degradación de los mallines debido al sobrepastoreo. Del Valle (1993) propone un catálogo de estados de los mallines y un catálogo de transiciones entre estados. El sobrepastoreo, mayor disturbio antrópico sobre los mallines de estepa, altera la dinámica del agua en el perfil del suelo, ocasionando grandes cambios de "estado". La disminución de la cobertura vegetal, por pastoreo continuo, induce una mayor tasa evaporativa sobre el suelo desnudo y crea condiciones para la erosión y aumento en la concentración de sales. Esta degradación actúa sobre dos aspectos: (1) aumento del escurrimiento superficial y de la remoción de sedimentos y (2) alteración de las propiedades físico-químicas del suelo.

Si bien existen trabajos de mallines que toman aspectos edáficos, geomorfológicos, hídricos (por ejemplo, Marcolín *et al.* 1978), de su flora (Durañona 1980, Boelcke *et al.* 1985) y hasta algunos ejemplos que estudiaron aspectos palinológicos (Markgraf 1981, 1983 y 1984), existen muy pocas evidencias que analicen la dinámica y respuesta de la vegetación de estas comunidades ante disturbios naturales (p. ej. régimen de fluctuación de la napa de freática) y antrópicos (p. ej. sobrepastoreo). Como parte de la definición de las características de un sistema, es necesario determinar el tamaño, frecuencia e intensidad del disturbio producido por agentes específicos (Sousa 1984) y cómo las especies de interés responden a estos eventos. Estas especies pueden ser especies raras, las cuales deseamos mantener o incrementar, o especies exóticas, las cuales queremos eliminar. En los mallines de estepa, por ejemplo, el ganado es el principal agente de disturbio, el cual puede crear diferentes tamaños de áreas sin vegetación, dependiendo de la intensidad y frecuencia del pastoreo, y por lo tanto, crear diferentes nichos regenerativos para las especies de interés. El sobrepastoreo en combinación con fluctuaciones importantes en la napa freática pueden intensificar la remoción de la cobertura vegetal y cambiar la disponibilidad de micrositios para la regeneración diferencial de especies. Keddy *et al.* (1989) define disturbio como cualquier evento que permite la regeneración mediante semillas enterradas. Esta definición es más amplia que la de Grime (1979), el cual define disturbio como cualquier evento que remueve biomasa de una comunidad de plantas. Si bien estas dos definiciones son similares, puede haber casos donde los disturbios remuevan el sustrato y expongan las semillas, sin matar la planta adulta o sin remover la hojarasca. Van der Valk (1986), por ejemplo, mostró que la presencia de hojarasca reduce la germinación de las especies de humedales durante años muy secos. No solamente la presencia de hojarasca, sino también el tipo de hojarasca pueden producir germinaciones diferenciales en este tipo de sistemas (Keddy, 1989).

El conocimiento de la composición de los bancos de semillas, las historias de vida de las especies y sus potenciales respuestas a la variación ambiental es útil para comprender la dinámica de la vegetación de los humedales (Haukos y Smith, 1993; Raffaele, 1993). Esta información básica es necesaria para planificar la restauración y evaluar técnicas de manejo (Van der Valk y Pederson, 1989). La relación entre el disturbio natural (altos niveles de agua o cambios en las fluctuaciones del régimen de agua) y la regeneración mediante semillas enterradas no ha sido estudiado en los mallines de la Patagonia. Sólo existen estudios "de casos" que contemplan la relación entre el banco de semillas de un mallín de altura y la vegetación (Raffaele, 1996). Sin embargo, existen numerosas evidencias en diferentes tipos humedales del hemisferio norte que plantean que la composición florística de los bancos de semillas muchas veces determinan la composición y estructura de la vegetación (por ejemplo, Leck, 1989; Haukos y Smith, 1993).

3. BANCOS DE SEMILLAS Y DINAMICA DE LA VEGETACION

Son varios los factores que influyen en la distribución y mantenimiento de semillas en los humedales. Entre ellos, los más importantes son: capacidad de enterramiento de las semillas, patrones de inundación (profundidad, duración y períodos de fluctuación del agua), características físicas y

químicas del sustrato y disturbios (Leck, 1989). Por ejemplo, en sitios que están continuamente inundados se encuentran pocas semillas (por ejemplo, Pederson, 1981). Por el contrario, se ha observado mayor tamaño y diversidad de bancos de semillas en sitios con sustratos emergentes (túmulos), donde las semillas pueden acumularse (Titus, 1988). Estos patrones están relacionados con la habilidad de las semillas de algunas especies acuáticas de flotar y con los requerimientos de la dispersión. Por ejemplo, la dispersión fenológica de algunas especies necesita coincidir con períodos de niveles de agua bajos. Si la dispersión ocurre a lo largo de varios meses, las posibilidades de retener semillas en el sistema aumentan.

El tamaño y composición de los bancos de semillas en este tipo de sistemas puede también estar influenciado por los factores químicos del sustrato o suelo. Por ejemplo, los suelos salinos pueden restringir la germinación de algunas especies (Ungar y Riehl 1980). Existen evidencias en los mallines de la estepa, que son sometidos al sobrepastoreo continuo, de la existencia de un reemplazo de especies (Juncáceas por *Distichlis* sp.), junto con la aparición de grandes concentraciones de sales en superficie debido a la mayor erosión del suelo. *Distichlis* sp. es considerada una especie indicadora de deterioro de mallines (del Valle 1993). Probablemente, otra causa a considerar, además de la reducción de biomasa por pastoreo, sea que las juncáceas y ciperáceas tengan baja germinación en condiciones salinas, mientras que *Distichlis* sp. posea alta germinación en suelos con dichas características.

Un aspecto importante para analizar es el tipo de régimen de fluctuación de agua: fluctuaciones impredecibles y predecibles. Ambientes con fluctuaciones predecibles generalmente, están relacionados a mareas, p. ej. zonas estuariales o "fresh water tidal marshes". Los ambientes con fluctuaciones impredecibles no están comunicados con ambientes acuáticos relacionados a mareas y las fluctuaciones de agua son más amplias y esporádicas, por ejemplo los pantanos ("swamp" y "flood meadows"). Los mallines se encontrarían dentro de este grupo de ambientes (Tabla 1) (Raffaele y Ruggiero, 1995, Raffaele, 1996).

Thompson (1978) planteó la hipótesis de que la densidad de semillas enterradas está positivamente correlacionada con los disturbios. Por lo tanto, los sistemas que experimentan mayor cantidad de ciclos de fluctuaciones deberían poseer bancos de semillas más grandes, transitorios (Thompson y Grime 1979) y reflejar la vegetación de superficie. Es decir, que la correlación entre la vegetación de superficie y la flora del banco de semilla debería ser alta (Haukos y Smith 1993). Por el contrario, los ambientes con fluctuaciones impredecibles, presentan bancos persistentes (*sensu* Thompson y Grime 1979), bajas correlaciones entre la vegetación de superficie y la del banco de semillas. En general, estos ambientes tienen vegetación perenne, rizomatosa y con pocas especies anuales, como por ejemplo los mallines y turberas de Patagonia (Tabla 1).

Tabla 1:

Relaciones entre los tipos de bancos de semillas, fluctuaciones de la dinámica del agua, tipos dominantes de vegetación y la correlación entre la vegetación de superficie y la del banco de semillas en las tierras pantanosas "wetlands" del hemisferio norte. Basado sobre Haukos y Smith (1993) y Thompson y Grime (1979).

Fluctuación del agua	Tipo de banco de semillas	Tipo de vegetación de superficie	Correlación entre vegetación y banco
impredecible	persistente	perenne	baja
predecible	transitorio	anual	alta

En un caso de estudio, ubicado en el Parque Nacional Nahuel Huapi, provincia de Río Negro (Argentina) a 1500 m s. n. m. se analizó la correlación entre la composición del banco de semillas y la de la vegetación de superficie (Raffaele 1996). Este mallín está dominado por *Juncus bufonius*, *Caltha sagittata* y *Carex subantarctica*, todas ellas especies perennes. El banco de semillas y esporas presentó una composición cuya correlación con las especies dominantes fue baja o nula, independientemente de la estación del año considerada. Las especies comunes, tanto en primavera como en otoño fueron *Blechnum penna-marina*, *Juncus stipulatus*, *Carex subantarctica* y *Mimulus parviflorus*. Estas características, asociadas a las fluctuaciones impredecibles de agua y a la fenología de sus especies, sugieren que el banco de semillas de ese mallín no es importante en la dinámica de la vegetación. Sin embargo, deberían analizarse muchos más mallines a lo largo del gradiente ambiental, de manera de poder desarrollar hipótesis más integrales que contemplen la dinámica de estos sistemas, considerando variables ambientales, fenología de las especies, dispersión de las especies, períodos de las fluctuaciones del agua (p. ej. inundado, húmedo y seco) y por último, presión de pastoreo. Este tipo de información básica resulta imprescindible para comprender el funcionamiento de estos sistemas, analizar el deterioro y, por último, evaluar técnicas de manejo.

REFERENCIAS

- AUER, V. 1950. Las capas volcánicas como base de la cronología post-glacial de Tierra del Fuego. Rev. Inv. Agric. 3:49-208.
- BOELCKE, O. , D. , M. MOORE, Y F. A. ROIG, 1985. Transecta botánica de la Patagonia Austral. p.81-97. En: Boelcke, O., D. M. Moore and F. A. Roig (eds). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argentina), Instituto de la Patagonia (Chile), Royal Society (Gran Bretaña).
- CASAMIQUELA, R. 1987. Toponimia indígena del Chubut. Publicación del Gobierno de la Provincia de Chubut, 170 pp.
- DEL VALLE, H. F. 1993. Mallines del ambiente árido. Pradera salina y estepa arbustivo-graminosa en el NW del Chubut. En: Paruelo, J. M., M. B. Bertiller, T. M. Schlichter y F. R. Coronato (eds). Secuencias de Deterioro en Distintos Ambientes Patagónicos. Su Caracterización mediante el Modelo de Estados y Transiciones. Convenio Argentino-Alemán Cooperación Técnica INTA-GTZ
- DURAÑONA, G. 1980. Evaluación de la producción forrajera de mallines a través de la producción animal. Informe final del plan 1655. INTA, EERA, Bariloche, Argentina.
- ERIZE, E. 1960. Diccionario comentado Mapuche-Español. Cuadernos del Sur. Instituto de Humanidades. Universidad Nacional del Sur.
- GRIME, J. P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Process. J. Wiley. Chichester, England.
- GONZALEZ ARZAC, E. L. F. 1985. Fitosociología en el área de Alicurá (Provincia de Río Negro y Neuquén). Tesis Doctoral UNLP.
- HAUKOS, D. A. Y L. M. SMITH, 1993. Seed bank composition and predictive ability of field vegetation in playa lakes. Wetlands 13:32-40.
- IRIONDO, M. H., J. ORELLANA, Y J. NEIFF, 1974. Sobre el concepto de mallín cordillerano. Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit. 5: 45-52.

- KEDDY, P. A. 1989. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetlands plants: a 4-years field experiment. *Can. J. Bot.* 67: 708-716.
- KEDDY, P. A., WISHEU, I. C., SHIPLEY, B. Y GAUDET, C. 1989. Seed banks and vegetation management for conservation: toward predictive community ecology. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press INC.
- LECK, M. A. 1989. Wetland seed banks. En: Leck, M. A., V. T. Parker, y R. L. Simpson (eds) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press INC.
- MARCOLIN, A., G. DURAÑONA, R. ORTIZ, M. SOURRUILLE, M. LATOUR Y G. LARRANA. 1978. Caracterización de mallines en un área del sudoeste de la Provincia de Río Negro. 8a. Reunión Argentina de la Ciencia del Suelo. *Rev. INTA*.
- MARKGRAF, V. 1981. Modern pollen dispersal in Argentina. *Palynology* 5: 43-63.
- MARKGRAF, V. 1983. Late and post-glacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43-70.
- MARKGRAF, V. 1984. Late Pleistocene and Holocene vegetation history of temperate Argentina: Lago Morenito, Bariloche. *Diss. Bot.* 72: 235-254.
- MONTALDO, P. 1976. Análisis ecológico de mallines de Aysén. *Agro Sur* 4: 106-110.
- MOVIA, C. , G. OWER Y C. PEREZ, 1978. Praderas y matorrales de hidrófitas (mallines). En: Estudio de la Vegetación de la Provincia de Neuquén. Tomo 1: Relevamiento pp: 128 -129.
- PEDERSON, R. L. 1981. Seed bank characteristics of the Delta Marsh, Manitoba: Application for wetland management. En: B. Richardson (ed), *Selected Proceedings of the Midwest conference on wetlands values and management*. pp:61-69. *Freshwater Soc. Navarre, Minnesota*.
- RAFFAELE, E. 1993. Estructura y dinámica de la vegetación de un mallín de altura sometido a perturbaciones experimentales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- RAFFAELE, E. 1996. Relationship between seed and spore banks and vegetation of a mountain flood meadow (mallín) in Patagonia, Argentina. *Wetlands* 16: 1-19.
- RAFFAELE, E. Y A. RUGGIERO, 1995. Short term effects of removing the most abundant species on plant species co-occurrences at a spatial microscale. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 361-371.
- SOUSA, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of ecology and systematics* 15: 353-391.
- THOMPSON, K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *J. Biogeogr.* 5: 425-430.
- THOMPSON, K. Y J. P. GRIME, 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- TITUS, J. 1988. Soil seed bank of a hardwood floodplain swamp in Florida. *Castanea* 72: 201-210.
- UNGAR, I. A. Y T. E. RIEHL. 1980. The effects of seed reserves on species composition in zonal halophyte communities. *Botanical Gazzete* 141: 447-452.

VAN DE VALK, A. G. 1986. The impact of litter and annual plants on recruitment from the seed bank of a lacustrine wetland. *Aquat. Bot.* 24: 13-26.

VAN DE VALK, A. G. Y PEDERSON, R. L. 1989. Seed banks and the management and restoration of natural vegetation. En: M. A. Leck, Parker, V. T., y Simpson, R. L. (eds) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press INC.

EL DELTA DEL RIO PARANA COMO MOSAICO DE HUMEDALES

Ana Inés Malvárez

*Laboratorio de Ecología Regional, Departamento de Ciencias Biológicas,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,
Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4o. piso (1428) Buenos Aires, Argentina.
Tel.: 54-11-4576-3300 - Fax: 54-11-4576-3384 int. 212
E-mail: inesm@bg.fcen.uba.ar*

35

1. INTRODUCCION

El interés que, desde el punto de vista ecológico y biogeográfico, despierta la región del Delta del río Paraná se debe a sus características únicas y particulares dentro de la República Argentina.

Estas características no surgen, a diferencia de otras regiones del país, por presentar elementos de flora y fauna exclusivos o propios. Por el contrario, como fuera señalado por Burkart (1957), desde el punto de vista de su flora la región no presenta casi endemismos debido a la génesis reciente del paisaje, factor al que podría agregarse la ausencia de barreras geográficas para la dispersión.

Por otra parte, la presencia de los corredores fluviales del río Paraná y del río Uruguay han permitido la penetración de especies de linaje subtropical, chaqueño y paranaense. Estas especies coexisten con otras provenientes de las llanuras templadas, pampeana y mesopotámica, dentro de las cuales se inserta la región. Se conforma así un espectro de distintas comunidades, que es propio de esta región, donde predominan los ecosistemas de humedal debido a la importancia de las inundaciones de los grandes ríos.

Es esta coexistencia de especies junto con la yuxtaposición de diferentes comunidades lo que constituye, a la vez, un atributo exclusivo de la región y la base principal de la diversidad y riqueza observadas.

Surge así el interés por explicar cuáles son las condiciones ambientales de la región que permiten la existencia y permanencia de este amplio espectro de especies y comunidades, diferenciándola del entorno regional.

En este trabajo el tema se aborda desde la aproximación de la ecología regional. Su desarrollo involucró considerar a la región como un todo, analizando su heterogeneidad interna y elaborando una zonificación basada en unidades de paisaje.

Características generales del área de estudio

La región del Delta del río Paraná se extiende en la porción inferior de la cuenca de este río a lo largo de aproximadamente 300 km, entre las latitudes de 32° 5'S, al sur de la ciudad de Diamante (Entre Ríos) y 34°29'S en las cercanías de la ciudad de Buenos Aires (Fig. 1).

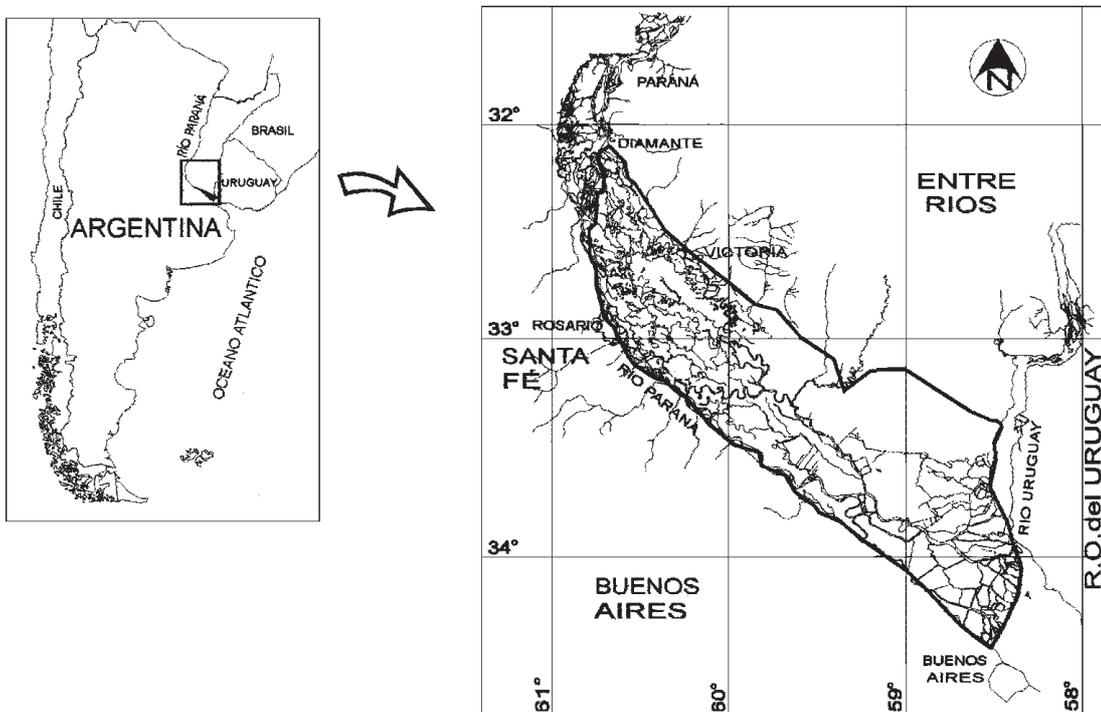


Fig. 1: Mapa de ubicación general de la región de estudio

La superficie total abarcada cubre aproximadamente 17.500 km² (Bonfils, 1962) dentro de la cual se incluyen las zonas actualmente sujetas a procesos fluviales como así también las zonas anegables, sin influencia fluvial, situadas al sur de la provincia de Entre Ríos.

La región conforma una extensa y morfológicamente compleja planicie inundable cuyos límites definidos la separan de las regiones vecinas.

Aguas arriba, su inicio se encuentra al cambiar el río Paraná la dirección de su curso y abandonar su posición sobre la margen izquierda de la llanura aluvial para adosarse a la margen derecha de

la misma. Esta última constituye el borde occidental - meridional de la región. Su límite septentrional está definido por la barranca continua sobre la que se asientan las tierras altas de la llanura entrerriana.

Clima

Según la clasificación climática de Köppen-Geiger (Strahler y Strahler, 1992) la región se caracteriza por un tipo climático Cfa, o sea templado con lluvias todo el año y temperatura media del mes más cálido superior a 22° C.

Para su caracterización, y dada la escasez de estaciones meteorológicas dentro de la región (sólo la estación Mazaruca, provincia de Entre Ríos), se acudió también a los registros de localidades situadas en el borde de la misma (Paraná y Victoria).

En las localidades mencionadas las temperaturas medias anuales se encuentran entre los 16,7°C y los 18°C, siendo el total de precipitación anual de alrededor de 1000 mm (Servicio Meteorológico Nacional, 1980).

Si se efectúan los balances hídricos según el método de Thornthwaite y Mather (1955) se observa que, si bien no se registra un neto período de déficit hídrico en el año, hay utilización del agua del suelo en el período estival. Esto implica que, pese a ser los veranos ligeramente más lluviosos, pueden ocurrir durante los mismos situaciones de limitación de agua, dependiendo las mismas de la capacidad de retención hídrica de los suelos, las distintas vías de ingreso y egreso del agua, de variaciones de la temperatura a escala microclimática, etc. Sin embargo, el sistema de humedales de la región genera un efecto de modificación sobre las principales variables climáticas que modera tanto las temperaturas extremas como la deficiencia hídrica temporaria, lo que origina condiciones más parecidas a las subtropicales húmedas que a las templado subhúmedas de la zona circundante.

Geomorfología

Los dos factores relevantes en la geomorfología de la región del Delta del Paraná son las características y actividad fluvial del río Paraná y los procesos de ingresión y regresión marinos ocurridos durante el Holoceno.

Las improntas en el paisaje de esta última ingresión, asociada con el episodio conocido como "Hypsithermal" u Óptimo Climático (Iriondo, 1988), son manifiestas en casi toda la región

El estudio más integrador sobre la evolución de la región, desde el punto de vista geomorfológico, fue realizado en 1978 por Iriondo y Scotta. El mismo, realizado con utilización de imágenes satelitarias LANDSAT, fue profundizado con análisis posteriores (Iriondo y Altamirano, 1988). A través de estos estudios se identificaron las principales unidades a escala 1: 500.000 y se explicaron los distintos procesos que llevaron a la génesis del paisaje actual.

En forma sintética, según los autores citados, se desarrollaron cuatro fases, principalmente desde el inicio del Holoceno.

La primera, situada en el Holoceno inferior o Pleistoceno tardío, es una fase fluvial antigua que dejó como impronta una extensa llanura de drenaje impedido situada en la porción superior de la región. Esta llanura está modificada por procesos aluviales recientes.

La segunda está constituida por una ingresión marina que tuvo su máximo en el Holoceno medio. Durante la misma, se formó un extenso cordón litoral sobre la margen izquierda de la cuenca, así como lagunas litorales, deltas y estuarios de afluentes menores. Durante el período de regresión y descenso de las aguas, situado aproximadamente 4.000 años A.P. se formaron sucesivas pla-

yas paralelas, también sobre la margen izquierda, que en una extensión de alrededor de 220 km se encuentran al sur del cordón litoral.

La tercera fase corresponde a un período situado en el Holoceno superior y es, esencialmente, una fase estuárica. Durante la misma, con posterioridad al descenso de las aguas del mar, el río Paraná transportaba menor caudal y cantidad de sedimentos (posiblemente debido a un clima más seco que el actual). Las mareas llegaron hasta la altura de la ciudad de Rosario y su acción morfogénica fue muy importante generando una extensa llanura de mareas, con formación de una red de profundos canales.

La fase cuarta es reciente y comprende procesos fluviales actuales originados principalmente por la acción del río Paraná. Durante la misma se formaron: las fajas de bancos, islas y meandros que acompañan al curso principal del río Paraná y sus distributarios principales; una llanura de meandros generada por la migración lateral de distributarios angostos pero muy activos del río (ubicada principalmente en la porción superior) y, por último, el delta en sentido estricto en la zona de confluencia con el río de la Plata.

Suelos

La información sobre los suelos de la región es escasa y está referida principalmente al Delta Inferior. El único estudio que abarcó la región en su totalidad fue el de Bonfils (1962). A este autor se debe una de las zonificaciones más utilizadas hasta la actualidad. En ella el Delta se divide en: Delta Antiguo, Predelta, Bajíos Ribereños y Bajo Delta. Estas unidades agrupan situaciones muy diversas y la más exhaustivamente descrita a nivel de suelo es la porción terminal: el Bajo Delta.

Estudios posteriores (Wermter *et al.*, 1977; Gómez y Ferrao, 1986) profundizaron en esta porción y, según los mismos, los suelos predominantes del área pertenecen al orden de los Entisoles y, en menor medida, al de los Molisoles, reconociendo a nivel de suborden, en su mayoría, un régimen ácuico de humedad.

Hidrología

La hidrología de la región presenta un patrón complejo debido a que existen varias fuentes de agua con comportamiento distinto:

- Las precipitaciones locales, de régimen estacional.
- Los grandes ríos, cuyos regímenes de inundación actúan aislada o conjuntamente según la zona de la región de que se trate.

La mayor parte de la región está influenciada por el régimen hidrológico del río Paraná. Sin embargo, inciden también, y de manera importante, los regímenes de inundación del río Gualeguay (en partes de las porciones media e inferior del Delta) y del río Uruguay en la porción final de la región. También en esta última adquieren mayor importancia los efectos de las mareas que afectan las aguas del río de la Plata, en forma diaria, y los de las sudestadas (vientos del sector SE). Estos suelen producir ascensos importantes del nivel de las aguas, con influencia hasta Rosario en el caso de las primeras y hasta Zárate, en el de las segundas (LATINOCONSULT, 1972).

Vegetación

Como ya ha sido observado, la vegetación de la región del Delta ha sido objeto de interés por parte de distintos naturalistas e investigadores. Sin embargo, las dificultades de acceso y la gran extensión del área determinaron que los estudios hayan sido escasos y, en su mayoría, consistan en descripciones aisladas.

El primer modelo interpretativo sobre la vegetación utilizando métodos fitosociológicos fue realizado por Morello (1949) en las islas del río Paraná situadas frente a Rosario. En él se describen las distintas comunidades encontradas y se propone un esquema sucesional de las mismas.

Burkart (1957) realizó la primera recopilación bibliográfica sobre la vegetación de la región completándola con información de sus propias prospecciones. Como resultado identificó y caracterizó 35 comunidades diferentes, constituyendo su trabajo la primera aproximación a la caracterización de la región entera. Estas comunidades abarcan desde fisonomías de bosque hasta praderas de gramíneas flotantes, lo cual es una indicación de la alta diversidad presente.

Por otra parte, la fuerte relación entre la vegetación y la geomorfología fue analizada en dos trabajos previos (Malvárez, 1987; 1993).

2. METODOLOGÍA

El modelo que se siguió en la presente zonificación de la región del Delta está basado en asumir que la escala adecuada para describir, en una primera aproximación, su heterogeneidad ambiental es la escala de paisaje.

Las macrovariables utilizadas en la delimitación de unidades fueron:

- 1) Los patrones de paisaje en términos de tipo y disposición de distintos elementos, originados en procesos morfogenéticos.
- 2) El régimen hidrológico diferenciado por patrón temporal de inundación y tipo de entrada principal, dirección y sentido del agua.

Los patrones de paisaje se identificaron a través de análisis e interpretación de imágenes LANDSAT F.C.C. (escala 1: 500.000) y bandas 5 y 7 (escala 1: 250.000) con apoyo de fotografías aéreas de áreas seleccionadas en escala 1: 100.000 y 1: 20.000.

El análisis del régimen hidrológico se basó en zonificaciones existentes (Mujica, 1979; Minotti *et al.*, 1988) así como en el análisis comparativo de imágenes de distintas estaciones y fechas que permitieron estimar el área cubierta por las aguas en cada período (creciente-estiaje).

En la caracterización de las distintas unidades se utilizaron nuevamente las dos macrovariables anteriores sumadas a la vegetación, descrita en términos de fisonomía, formas de vida y principales especies vegetales presentes.

3. RESULTADOS

Unidades de paisaje del delta del río Paraná

Como resultado de los criterios de zonificación aplicados se identificaron las siguientes once unidades de paisaje, caracterizándose las mismas por patrones de paisaje, régimen hidrológico y tipo de vegetación predominante (Fig. 2).

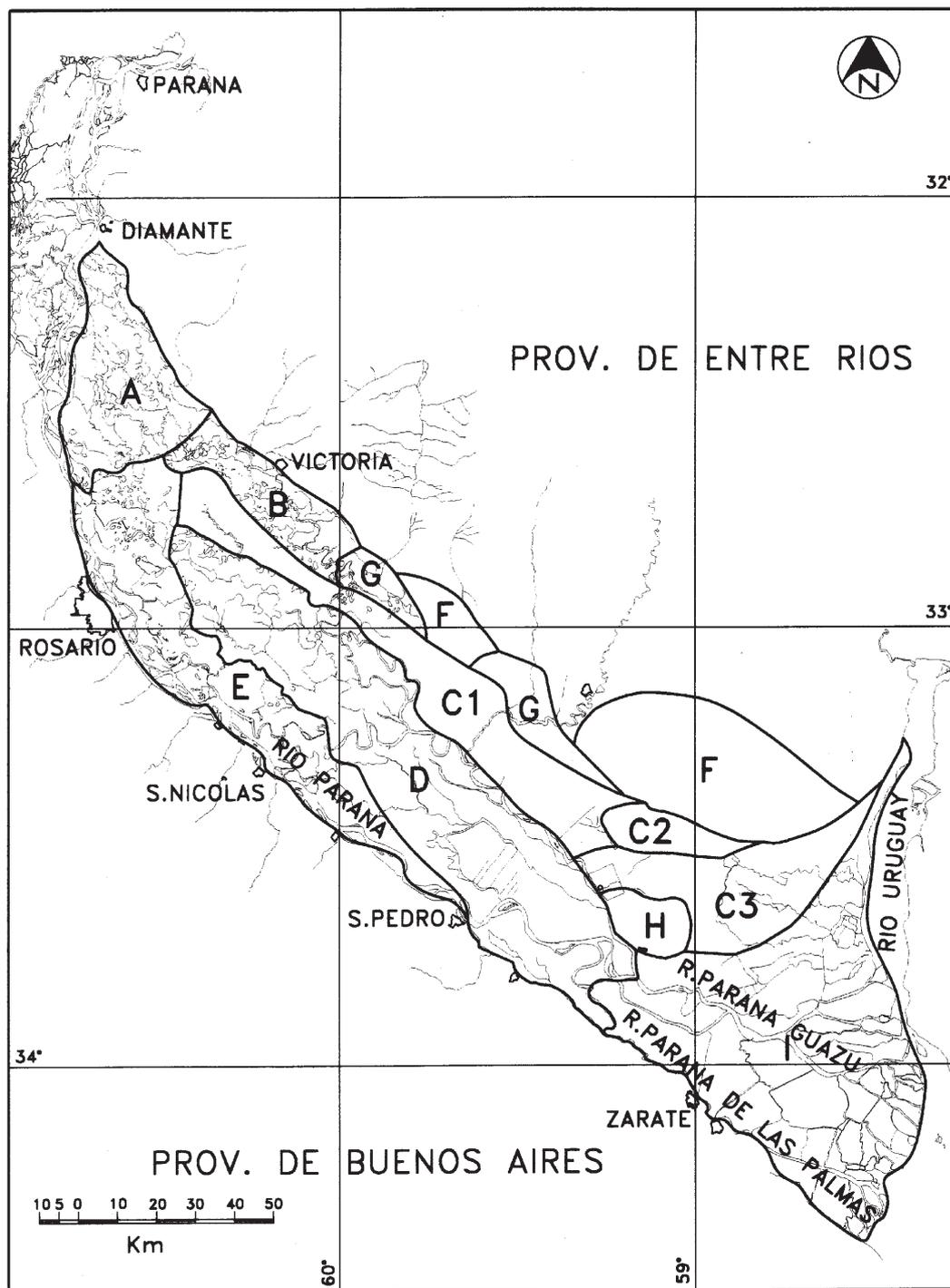


Fig. 2: Zonificación de la región del Delta del Río Paraná.

UNIDADES: A. Bosques, praderas y lagunas de llanura de meandros; B. Isletas de praderas de albardones bajos; C . Praderas de cordones y depresiones; C . Praderas con isletas de bosque de cordones y depresiones; C . Bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones; D. Praderas de antigua llanura de mareas; E. Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná; F. Praderas y sabanas de la antigua llanura litoral; G. Arbustales de antiguos deltas; H. Praderas de la isla de Ibicuy; I. Pajonales y bosques del Bajo Delta.

A. Bosques, praderas y lagunas de llanura de meandros

Esta unidad cubre una superficie equivalente al 7 % de la región. Su diseño es muy complejo y está formado por la superposición de dos patrones (Iriondo y Scotta, 1978). El primero corresponde a una llanura aluvial antigua (llanura de avenamiento impedido, según los citados autores) semejante al que se encuentra aguas arriba. Está caracterizado por la presencia de numerosas lagunas no vegetadas, de gran tamaño, rodeadas por áreas bajas con inundación semipermanente que, en conjunto, representan aproximadamente el 45% de la unidad. El segundo se origina por la actividad de los numerosos distributarios del río Paraná que cruzan la planicie aluvial en el cambio de dirección que da inicio a la región. Los mencionados distributarios, que cubren el 5% de la unidad, se caracterizan así por formar un intrincado patrón de espiras de meandro que se superpone al patrón anterior, así como albardones altos en algunos tramos de su curso (llanura de meandros finos, Iriondo y Scotta, 1978.).

En la Fig. 3 se esquematiza la conformación del patrón del paisaje. Los albardones o espiras de meandro altas representan las porciones topográficamente más elevadas y poseen fisonomías de bosque con una composición semejante a la descrita por Burkart (1957) para los timbozales (de *Cathormion polyanthum*) o curupizales (de *Sapium haematospermum*). También se presentan asociaciones semejantes en composición florística al Bosque Fluvial Mixto Subclimácico del citado autor, comunidad de alta riqueza específica en la región.

Las pendientes medias con inundación temporaria presentan praderas de herbáceas gramínoformas altas con dominancia de *Panicum prionitis* (paja de techar), que forma un estrato muy denso de hasta tres metros de altura.

Las porciones inferiores de las medias lomas o bordes de lagunas, con inundación semipermanente o permanente, presentan ambientes de bañado con praderas de herbáceas latifoliadas medianas (*Polygonum* spp.; *Alternanthera philoxeroides*) o gramínoformas (*Paspalum repens*; *Echinochloa helodes*).

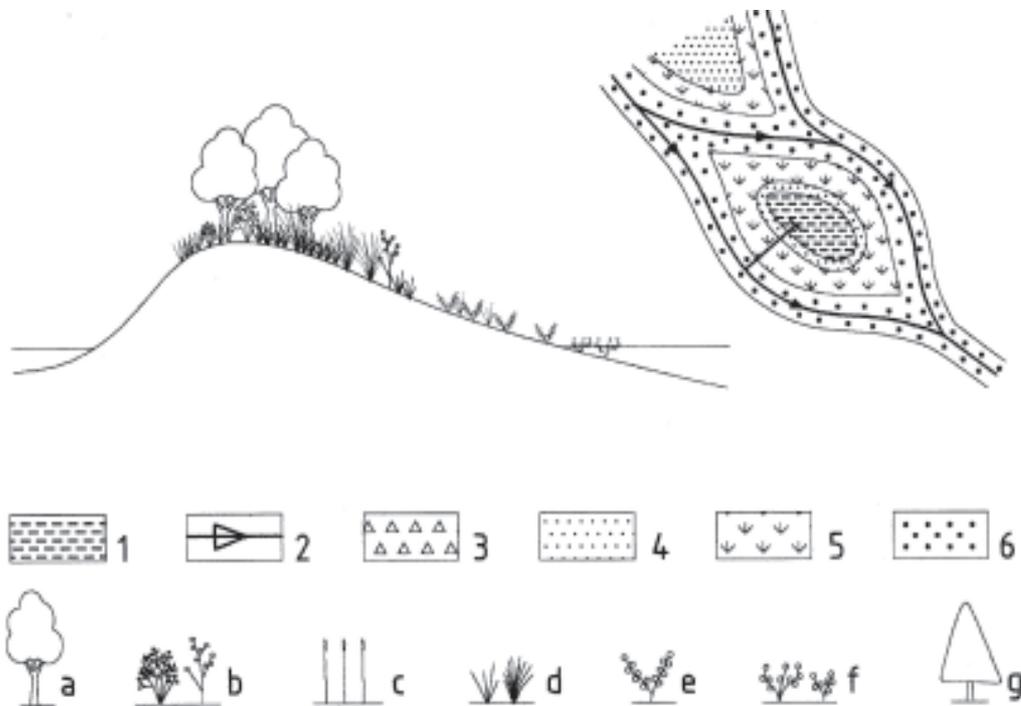


Fig. 3: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad A. Bosques, praderas y lagunas de llanura de meandros.

Referencias. Elementos de paisaje: 1. Cuerpos de agua libre (lagunas); 2. Cursos de agua (arroyos, riachos y ríos); 3. Areas drenadas para explotación forestal; 4. Bajos con inundación semipermanente a permanente; 5. Medias lomas o altos relativos con inundación temporaria a semipermanente; 6. Altos con inundación temporaria. Formas de crecimiento: a. Arbol; b. Arbustos; c. Herbáceas equisetoides. d. Herbáceas graminiformes. e. Herbáceas latifoliadas. f. Herbáceas acuáticas. g. Vegetación implantada (forestación).

B. Isletas de praderas de albardones bajos.

Esta unidad, que abarca el 4% de la región, se asienta sobre un patrón de paisaje original caracterizado tanto por cursos de agua de dirección NO-SE bordeados por albardones bajos, como por extensas lagunas que están rodeadas por áreas de bañado (Fig 4).

Este patrón, característico de la citada planicie de avenamiento impedido, fue modificado drásticamente luego del evento de inundación de los años 1982-83 dado que todas las áreas bajas fueron cubiertas por las aguas que cubrieron, a partir de ese momento, la mayor parte de la superficie de la unidad.

El lento drenaje determinó que sólo permanecieran, como porciones relativamente altas, los remanentes de los antiguos albardones, que se destacan dentro de la extensión del agua formando isletas.

Este drenaje lento obedece a la escasa pendiente la unidad y a la presencia del extenso cordón litoral que conforma el límite sur de la misma actuando como barrera al escurrimiento de las aguas, que sólo tiene lugar a través del río Victoria.

Es probable también que procesos de sedimentación hayan colmatado los cursos, disminuyendo la profundidad de los mismos y su capacidad de encauzar el drenaje.

Las isletas de antiguos albardones presentan praderas de herbáceas graminiformes altas con algunos árboles aislados, principalmente ejemplares de *Salix humboldtiana* (sauce). Estas praderas constituyen asociaciones pauciespecíficas dominadas por *Panicum grumosum* (carrizo); *Echinochloa polystachya* o *Panicum elephantipes* (canutillo), con herbáceas latifoliadas y herbáceas acuáticas acompañantes.

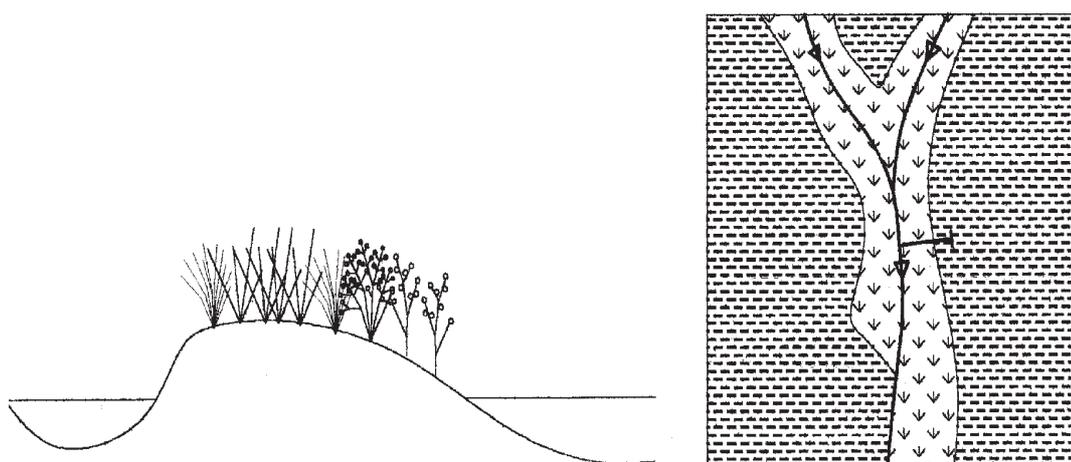


Fig. 4: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad B. Isletas de praderas de albardones bajos. Referencias: ídem Fig. 3.

C. Unidades de cordones paralelos y depresiones

Tal como es referido por Iriondo y Scotta (op. cit.) el patrón de paisaje de estas unidades fue elaborado durante la regresión del mar por depósitos sucesivos de arena aportada por el río Paraná, en la mayor extensión, y, en menor medida, por el río Uruguay.

Estos depósitos formaron una serie de cordones paralelos separados por depresiones cuya impronta es bien definida, tanto en fotos e imágenes como en el terreno.

Este patrón se extiende al sur del cordón litoral bordeando a éste a lo largo de toda su extensión y constituye la base, en términos del paisaje, para la identificación de tres unidades que difieren en términos de régimen hidrológico y, por lo tanto, en vegetación:

- C₁ Praderas de cordones y depresiones
- C₂ Praderas con isletas de bosque de cordones y depresiones
- C₃ Bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones

C₁. Praderas de cordones y depresiones

Esta unidad, cubre el 9 % de la región y se caracteriza por estar sujeta al régimen hidrológico del río Paraná, cuyas aguas cubren en forma semipermanente las porciones topográficamente más elevadas (cordones) y en forma permanente las más bajas (depresiones).

La Fig. 5 esquematiza el patrón de paisaje característico de la unidad. Puede considerarse que los cordones inundados en forma semipermanente constituyen la matriz del paisaje. Ocupan aproximadamente el 50% de la unidad y están cubiertos por praderas de herbáceas latifoliadas medianas como *A. philoxeroides*, *Polygonum* spp. o *Ludwigia* spp., y numerosas herbáceas acuáticas como acompañantes.

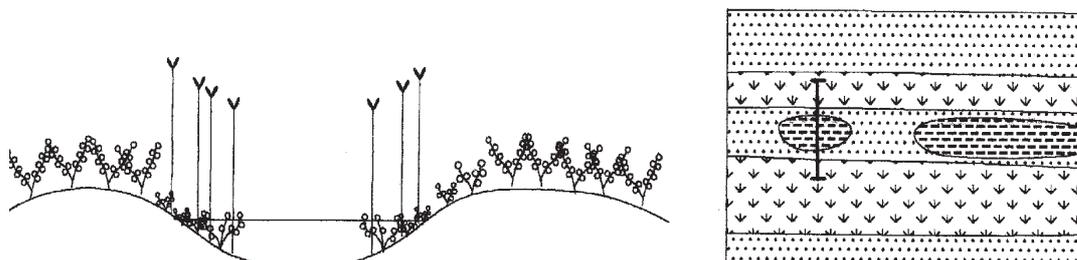


Fig. 5: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad C₁. Praderas de cordones y depresiones. Referencias: ídem Fig. 3. ¹

C₂. Praderas con isletas de bosque de cordones y depresiones

Esta unidad, que cubre escasamente el 1,7 % de la región, tiene como característica que está expuesta a las crecientes del río Paraná sólo en años de inundación extraordinaria. Por ello, los cordones han sido menos erosionados, son más altos y se inundan sólo esporádicamente.

El patrón del paisaje (no representado gráficamente a esta escala) presenta una matriz formada por el conjunto de las depresiones intercordones que ocupa alrededor del 50% de la unidad. Esta matriz se inunda en forma semipermanente debido a la escasa pendiente y a la orientación de los cordones (SO-NE) que dificultan el drenaje, sumado a la escasez de vías de escurrimiento encauzado. La vegetación dominante es la pradera de herbáceas latifoliadas y graminiformes bajas, con presencia de especies halófilas debido al contenido de sales en los horizontes subsuperficiales del suelo, las que ascienden a la superficie en períodos de mayor escasez de agua.

C₃. Bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones

El patrón de paisaje de la unidad C₃, cuya extensión involucra casi un 7% de la región, presenta diferencias con los anteriores. Una de las principales es poseer una red regularmente densa de antiguos canales de marea por los que se integra parcialmente la red de drenaje actual. Esta está orientada hacia el río Uruguay, lo que determina la influencia de este último en el régimen hidrológico. Un nivel alto de este río actúa como barrera en el drenaje y, por lo tanto, determina mayor permanencia de las aguas dentro de la unidad.

De todas maneras, el régimen de la unidad está influenciado principalmente por el río Paraná, que determina los períodos de mayor inundación y la intensidad de la misma. La entrada de agua en dichos períodos adopta la forma de flujo mantiforme.

44

El patrón de paisaje presenta una matriz, que abarca más del 30% de la unidad, conformada por los cordones y los albardones de arroyos, con alto grado de interconexión (Fig. 6). Dentro de esta matriz están incluidas las depresiones, que representan parches con mayor inundabilidad hacia la parte central más deprimida. Las depresiones pueden alcanzar gran extensión ocupando hasta 40% del área.

Los cordones y albardones están sujetos a inundación sólo temporaria y están cubiertos por bosques bajos dominados principalmente por *Acacia caven*. Las porciones de media loma, de inundabilidad semipermanente presentan praderas de herbáceas graminiformes y latifoliadas medianas.

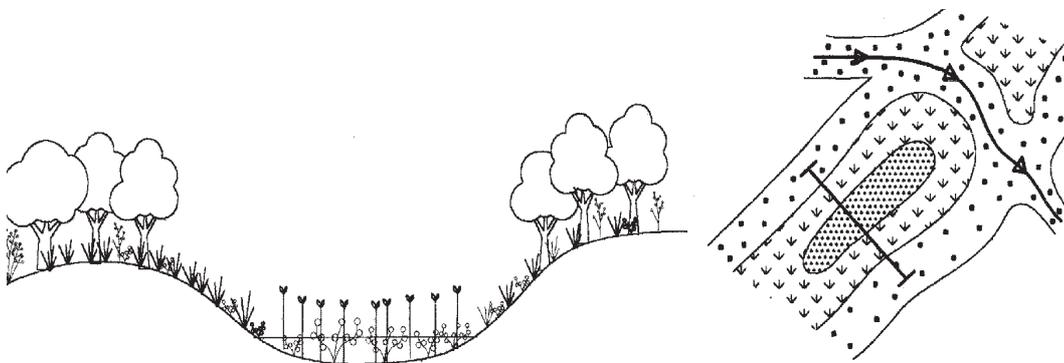


Fig. 6: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad C₃. Bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones. Referencias: ídem³ Fig. 3.

D. Praderas de antigua llanura de mareas

Es una planicie de muy escasa pendiente cuyo patrón del paisaje está originado en la antigua llanura de mareas de la fase estuárica desarrollada durante el Holoceno (según Iriondo y Scotta, op. cit.). Ocupa una gran extensión dentro de la región, representando alrededor del 20% de la misma.

Sus límites oeste y sur, que la separan de la unidad E, son poco definidos ya que los procesos actuales del río Paraná y sus distributarios han remodelado las viejas formas del paisaje generando otras nuevas típicamente fluviales como, por ejemplo, anchas fajas de meandros.

La red de canales de marea encauza parcialmente las aguas de inundación conformando cauces de riberas planas y bajas que disectan la vasta extensión de bañados de la planicie inundada.

El patrón de paisaje es relativamente simple y está constituido por una matriz de amplias zonas inundadas en forma semipermanente a permanente, que suelen contener parches de áreas de mayor inundabilidad (Figura 7). Estas zonas abarcan aproximadamente el 50% de la unidad. Las lagunas ocupan escasa extensión (2%). Los canales de marea, así como los cursos de agua actuales, atraviesan esta matriz generando corredores, bordeados por áreas más elevadas donde la inundación es semipermanente, representando una superficie cercana al 10% de la unidad.

La matriz inundable presenta praderas de herbáceas latifoliadas medianas como *Polygonum* spp. o *Ludwigia* spp. , acompañadas por distintas especies de hábito flotante o sumergido. En los bordes de laguna se presenta una pradera de herbáceas equisetoides altas (*Schoenoplectus californicus*).

En las riberas, algo más elevadas pero también sometidas a prolongados períodos de inundación, se encuentran praderas de herbáceas graminiformes altas como *Cyperus giganteus*, si el período de inundación es menor, *Panicum prionitis*.

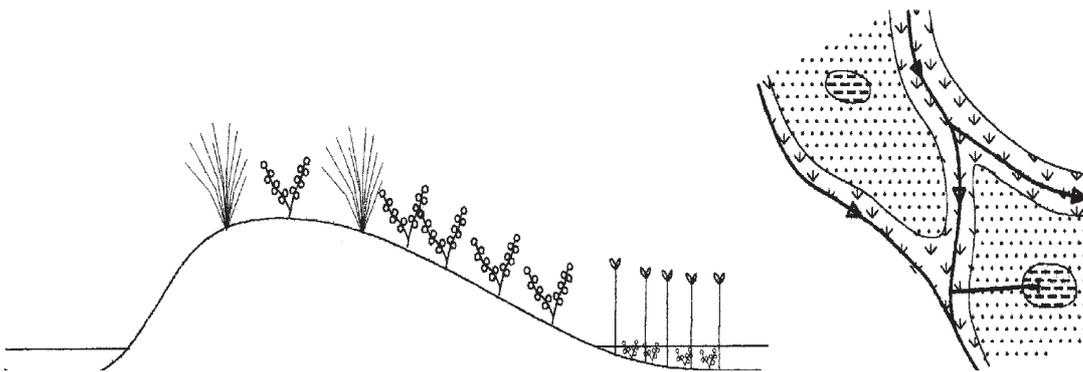


Fig. 7: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad D. Praderas de antigua llanura de mareas. Referencias: ídem Fig. 3

E. Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná

Es una unidad compleja desde el punto de vista del patrón de paisaje. Está originada por los procesos actuales de sedimentación y erosión del río Paraná y sus principales distributarios en la planicie aluvial y su extensión equivale al 12% de la región.

El cauce del río Paraná presenta un diseño típicamente trenzado, con divisiones dentro del mismo en varios brazos que encierran bancos e islas (Iriondo, 1993).

Una característica saliente es el dinamismo que presentan los procesos geomórficos, lo que implica un cambio permanente en los elementos, tanto en la forma como en el funcionamiento.

El patrón se conforma por secuencias de altos, o crestas, y depresiones (Fig. 8). Sobre estas secuencias se desarrolla un gradiente con porciones inundables en forma temporaria a permanente y lagunas en las partes más deprimidas. Los altos pueden ser resultado de los depósitos fluviales en los bancos e islas, o constituir espiras de meandro. Las porciones deprimidas, a su vez, son resultado de depresiones entre espiras sucesivas o entre bancos adosados progresivamente. En este último caso pueden generarse lagunas de una profundidad de hasta 6 m (Iriondo y Drago, 1972; Drago, 1989).

Los altos, con inundación temporaria, presentan principalmente bosques monoespecíficos dominados por *S. humboldtiana*, especie que junto con *Tessaria integrifolia* es típica de las etapas iniciales de colonización de bancos e islas. En posiciones de inundabilidad temporaria a semipermanente pueden encontrarse praderas de herbáceas graminiformes altas como *Panicum grumosum* (carrizo) o *Panicum rivulare* (carrizo).

Dependiendo de la longitud del gradiente de inundación se encuentran, hacia las posiciones más deprimidas, comunidades de herbáceas latifoliadas medianas dominadas por *Polygonum* spp. (cataysales); *Ludwigia* spp. (verdolagales) o de herbáceas graminiformes flotantes como *P. elephantipes* (canutillo) o *Echinochloa polystachya*, que ocupan los madrejones con agua en circulación.



Fig. 8: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad E. Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná. Referencias: ídem Fig. 3

F. Praderas y sabanas de la antigua laguna litoral

Esta unidad está constituida por una extensa planicie correspondiente a la antigua albufera formada durante la ingresión marina holocénica y representa un 10% de la superficie de la región (Fig. 9).

Su escasa pendiente origina el predominio de áreas anegables por precipitaciones en toda su extensión. La característica más relevante es la anisotropía marcada del paisaje, cuyos elementos se distribuyen de manera diferencial según distintas direcciones, no conservándose un patrón repetitivo a través de toda la unidad.

La fisonomía predominante en la matriz es la de una pradera de herbáceas graminiformes bajas, cuyos dominantes pertenecen más al elenco de especies de la llanura mesopotámica que al de las especies fluviales (*Panicum milioides*, *Agrostis hygrometrica*).

Las isletas de sitios de alto presentan también praderas de herbáceas graminiformes bajas con elementos como *Stipa hyalina* o *Carex bonariensis*. Sobre las mismas suelen encontrarse ejemplares de especies arbóreas, principalmente *Prosopis nigra*, formando isletas de bosque o sabanas. Es común también encontrar aquí manifestaciones de xerofilia como la presencia de cactáceas. Los canales de marea presentan praderas de herbáceas graminiformes bajas típicas de ambientes inundables como *Luziola peruviana*, acompañadas por distintas especies acuáticas, flotantes o arraigadas.

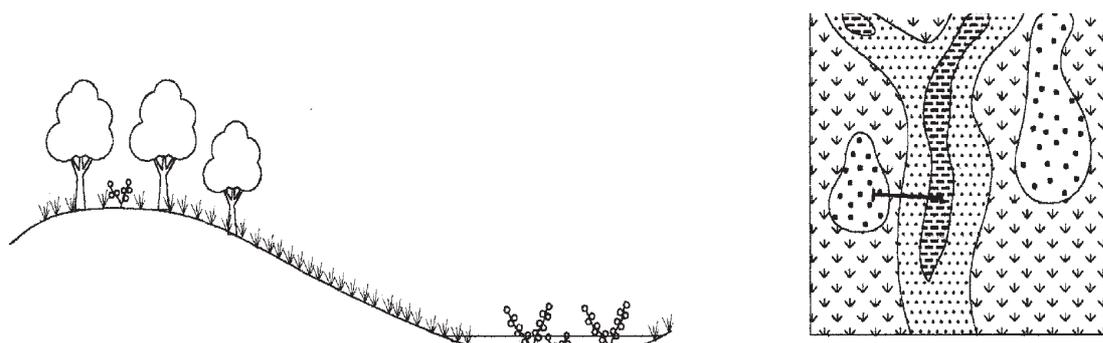


Fig. 9: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad F.
Praderas y sabanas de la antigua laguna litoral Referencias: ídem Fig. 3

G. Arbustales de antiguos deltas

Se trata de los antiguos deltas de los ríos Nogoyá, Clé y Gualeguay (Fig. 10).

La matriz de áreas de inundación temporaria presenta fisonomías de arbustal y de bosques bajos de *A. caven*, con praderas de herbáceas acuáticas en los bajos o bañados. En las márgenes de los cursos principales se encuentran fisonomías de bosque con especies típicas de ambientes ribereños (p. ej.: *S. humboldtiana*).



Fig. 10: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad G. Arbustales de antiguos deltas Referencias: ídem Fig. 3

H. Praderas de la isla de Ibicuy

Esta unidad está constituida por la isla de Ibicuy, originada anteriormente a la ingesión marina, que quedó incluida dentro de la región durante la regresión del mar (Iriondo y Scotta, 1978).

48

La homogeneidad en el patrón de paisaje se refleja en la vegetación en el predominio de praderas de graminiformes bajas cuya composición incluye especies pertenecientes a las comunidades de Gramillar y Pradera Entrerriano-Bonaerense descritas por Burkart (1957) (Fig. 11). El cordón medanoso que rodea a esta unidad presenta fisonomías de pradera incluyendo especies psammófilas.

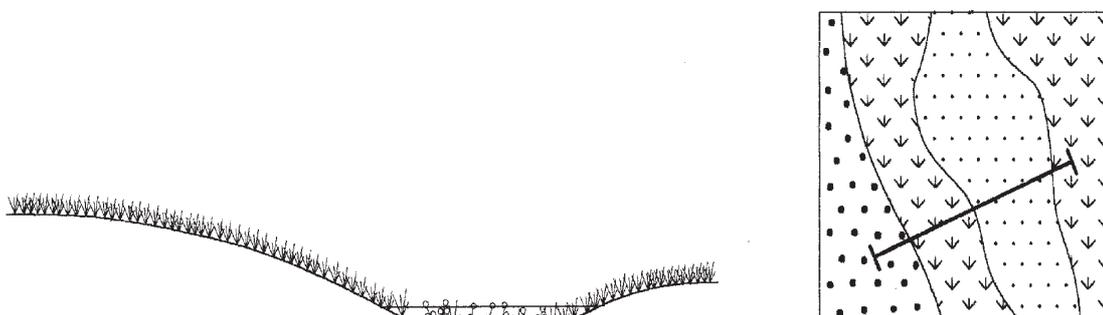


Fig. 11: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad H. Praderas de la isla de Ibicuy. Referencias: ídem Fig. 3

I. Pajonales y bosques del Bajo Delta

Es la única porción deltaica en sentido estricto, con un régimen hidrológico bidireccional diferenciado, lo que determina condiciones de mayor humedad y mayor permanencia de agua en los suelos y tiene su correlato en la vegetación de la unidad (Fig 12).

A las porciones altas de albardón corresponde una fisonomía de bosque, de gran complejidad en estratos y de alta diversidad específica, representada por la comunidad denominada Monte Blanco por Burkart (1957) aludiendo a su nombre local.

Esta comunidad contiene especies paranaenses provenientes del corredor del río Uruguay y otras que ingresan por el río Paraná. Probablemente, es la presencia de suelos permanentemente húmedos uno de los factores que explican su desarrollo en un clima regional más seco. En la actualidad, el Monte Blanco se halla casi totalmente desaparecido y su desplazamiento se debe a la utilización de los albardones para la forestación con especies de salicáceas (sauces y álamos).

Los tipos de vegetación natural que ocupan las áreas deprimidas son las praderas de herbáceas altas, tanto graminiformes (como *Scirpus giganteus*) como equisetoides (*S. californicus*). Estas especies forman asociaciones de muy baja diversidad. En particular, la dominada por *S. giganteus* (cortadera) cubre grandes extensiones en las porciones media y distal de la unidad.

En esta comunidad, denominada "pajonal", la saturación permanente de los suelos en las áreas deprimidas y la fluctuación diaria de la napa, muy cercana a la superficie, determinan condiciones de anaerobiosis. Esto conlleva la predominancia de la acumulación de la materia orgánica con formación de suelos muy ácidos, compuestos por restos vegetales sin descomponer.

Gran parte de estas áreas han sido drenadas para ser forestadas, ampliando así el área original de plantación de salicáceas que, como se ha dicho, fue la de los albardones.

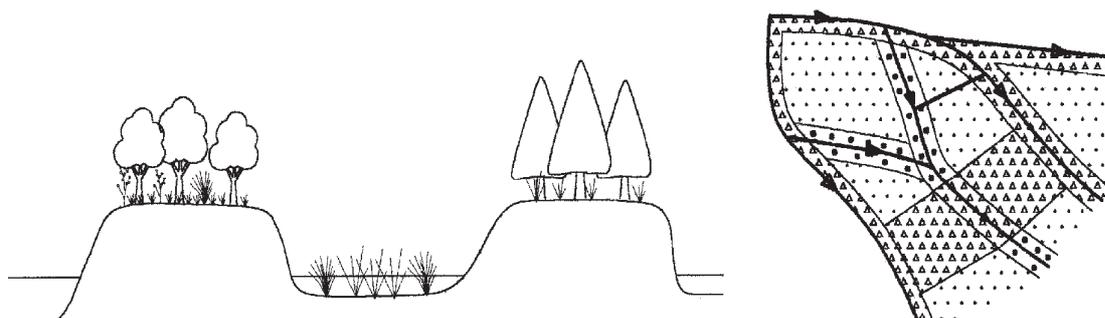


Fig. 12: Esquema de transecta tipo y patrón de paisaje de la unidad I. Pajonales y bosques del Bajo Delta. Referencias: ídem Fig. 3

4. CONCLUSIONES

La región dista de ser homogénea. A escala regional coexisten distintos tipos de patrones de paisaje y distintos regímenes hidrológicos que permiten, en primera instancia, separar a las unidades identificadas como sistemas con estructura y funcionamiento diferenciado. Esta heterogeneidad, sus probables causas y sus consecuencias pueden ser analizadas en distintas aproximaciones.

La región como macromosaico de humedales.

Puede definirse a la región como un vasto macromosaico de humedales donde influyen las características del paisaje de cada unidad pero donde éstas están subordinadas al régimen hidrológico de la unidad en su conjunto.

Brinson (1993) propone un gradiente de flujo de agua y nutrientes para comparar diferentes sistemas de humedal. Este gradiente puede ejemplificarse por la secuencia de tres tipos de sistemas. Los sistemas “dadores” (o exportadores) reciben agua sólo por precipitación y la exportan junto con nutrientes. Los “conductores” (o transferidores) reciben agua y sedimentos por flujos superficiales y los transfieren aguas abajo. Finalmente, los “receptores” (o acumuladores) reciben principalmente por descargas subterráneas y la pierden por flujos superficiales.

Podría interpretarse así que la mayor parte de las unidades funcionan principalmente como sistemas conductores o transportadores sin producirse acumulación o exportación netas, más que en sectores localizados o acotadamente en el tiempo. Es el caso de las unidades sujetas a las inundaciones del río Paraná, ya sea que el origen del paisaje sea la propia actividad morfogénica del río o esté dado por procesos más antiguos.

En particular, y con excepción de la unidad que corresponde a la antigua laguna litoral, el resto de la región se presenta como un macrosistema fluvial (Neiff, 1995; Neiff *et al.*, 1994) que funciona como una unidad ecológica en tanto que está sujeta a flujos internos de materia y energía.

En esta interpretación, las unidades de paisaje conformarían diferentes sistemas que componen el macrosistema. La localización de cada unidad constituye una característica importante en tanto que define el nivel y el tipo de influencia fluvial y, con ello también, su régimen hidrológico y el grado de estabilización o conservación del paisaje.

Heterogeneidad interna de las unidades de paisaje

En términos generales hay una fuerte relación entre las características del drenaje y la heterogeneidad ambiental interna de cada unidad. Las unidades con patrón de paisaje más complejo son, principalmente, las que están caracterizadas por redes de drenaje internas de mayor densidad. Los cursos de agua no sólo constituyen un elemento más del paisaje, sino que generan modelado dentro del mismo y, con ello, mayor número de gradientes topográficos internos, lo que aumenta la cantidad de elementos con distinto hidroperíodo. Por el contrario, las unidades de patrón menos complejo constituyen, en general, extensas planicies inundables en forma mantiforme, con redes de drenaje de baja densidad.

Los gradientes topográficos internos y sus características hidrológicas diferenciadas son otra fuente de heterogeneidad ambiental.

La mayor parte de los ambientes de alto, sujetos a inundación temporaria, están constituídos por fisonomías de bosque cuya mayor complejidad estructural y riqueza se encuentra en las unidades A e I, probablemente debido a la mayor estabilidad y mayor altura de los albardones.

En las unidades con menor influencia de los flujos concentrados, los ambientes de alto presentan comunidades leñosas con fisonomías menos desarrolladas estructuralmente, tales como bosque abierto, sabana o arbustal.

Los ambientes de media loma, que abarcan la secuencia del gradiente topográfico entre “alto y bajo” constituyen interfases transicionales. Estos ambientes, sujetos a períodos de anegamiento o inundación temporaria a semipermanente, son los que presentan mayores diferencias fisonómicas y florísticas entre las distintas unidades. Las diferencias están asociadas a la conformación general del patrón de paisaje de cada unidad que determina la expresión diferencial del hidrociclo.

Por último, los ambientes de bajo con inundación permanente también presentan diferencias. En este caso se asocian al carácter del régimen hidrológico de la unidad dado que dependen del flujo de agua, de su energía y de la presencia de condiciones de anaerobiosis. Esto puede determinar diferentes condiciones de transporte y circulación o condiciones de acumulación lo que da lugar a distintas respuestas a nivel de especies y comunidades.

La región como mosaico dinámico en el tiempo

Una dimensión importante en la interpretación de la diversidad y complejidad de la región es el cambio a través del tiempo.

Primeramente, el concepto de “pulso” definido por Junk *et al.* (1989) para planicies aluviales establece la importancia de la recurrencia periódica de las fases de inundación en la organización de los ecosistemas. En este sentido, es posible explicar que la distribución de muchas comunidades y de especies en el espacio no necesariamente tiene límites estables a través del tiempo sino que éstos pueden observar variaciones estacionales o interanuales. Esto se acentúa especialmente en los ambientes sujetos a inundación temporaria y semipermanente de las unidades con mayor influencia fluvial.

Por otro lado, en la mayor parte de estos sistemas, debido a los efectos morfogenéticos del agua en movimiento, el cambio de las condiciones es constante por causa de los procesos de erosión y sedimentación. Se generan así permanentemente áreas nuevas sujetas a colonización. En el caso del Delta, las comunidades dominadas por sauce (*S. humboldtiana*) son un ejemplo de adaptación a condiciones de alta inestabilidad geomórfica. Los alisales de *T. integrifolia* y su relación con el régimen de sedimentación fueron estudiados por Reboratti *et al.* (1987) como ejemplo de comunidades adaptadas a una alta dinámica de sedimentos.

Otro aspecto importante es la relación entre las formas del paisaje generadas por procesos geomórficos históricos y su relación con los procesos actuales. En gran parte de la región esto lleva a una modificación permanente de los elementos del paisaje, lo que es acompañado por cambios en la vegetación. Ejemplo de ello son las unidades de origen marino actualmente sujetas a la influencia fluvial.

En algunos casos, pueden quedar improntas de larga duración o permanentes en el mosaico del paisaje como resultado de eventos infrecuentes que pueden ser considerados catastróficos (Bravard y Gilvear, 1996). El caso de la unidad B es un ejemplo drástico de cambio abrupto en el paisaje, en las comunidades y en las especies como respuesta al evento de inundación de 1982-83.

Las condiciones de cambio permanente a distintas escalas temporales y espaciales, tales como las que se desarrollan en gran parte de la región, se consideran como una forma de aumento de la heterogeneidad de un área, lo que determina mayores posibilidades para la instalación de distintas especies que coexisten en situaciones de no-equilibrio (Pickett, 1980; Forman y Godron, 1986; Veblen, 1992; Malanson, 1993).

Agradecimientos

Los resultados que resume este trabajo fueron obtenidos con el apoyo económico de las siguientes instituciones: CONICET (PIA 074/88) y Universidad de Buenos Aires (UBACYT EX053 y EX214).

BIBLIOGRAFIA

- BONFILS, C. G. 1962. Los suelos del Delta del río Paraná. Factores generadores, clasificación y uso. *Revista de Investigaciones Agrícolas*. T. XVI (3): 257-370, Buenos Aires.
- BRAVARD, J. P. Y D. J. GILVEAR. 1996. Hydrological and geomorphological structure of hydrosystems. En: Petts, G. E. y C. Amoros (eds) *Fluvial Hydrosystems*. pp. 98-116. Chapman & Hall. Londres.
- BRINSON, M. M. 1993. Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands* 13 (2). pp. 65-74.
- BURKART, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana*, 11 (3): 457-561
- DRAGO, E. 1989. Morphological and hydrological characteristics of the floodplain ponds of the Middle Paraná River (Argentina). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22 (3): 183-190.
- FORMAN, R. T. T. Y M. GODRON. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons. New York.
- GÓMEZ, L. A. Y F. FERRAO. 1986. Carta semidetallada de suelos del área Arroyo Ñancay-Brazo Largo. Escala 1:50000. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Castelar. 160 pp.
- IRIONDO, M. 1988 b. Guía de campo nº 4. Llanura aluvial del Río Paraná. Simposio Internacional sobre el Holoceno en América del Sur. INQUA -CADINQUA. Paraná. 20 pp.
- IRIONDO, M. Y L. ALTAMIRANO. 1988. Guía de campo nº 1. Delta del Paraná. Simposio Internacional sobre el Holoceno en América del Sur. INQUA-CADINQUA. Paraná. 29 pp.
- IRIONDO, M. Y E. DRAGO. 1972. Descripción cuantitativa de dos unidades geomorfológicas de la llanura aluvial del Paraná Medio, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* XXVII (2) : 143-154.
- IRIONDO, M. Y E. SCOTTA. 1978. The evolution of the Paraná River Delta. *Proceedings of the International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary*: 405-418. INQUA. San Pablo.
- IRIONDO, M., 1993. El Litoral. En: M. Iriondo (ed) *El Holoceno en la Argentina*. vol.2.pp. 1-21 CADINQUA (INQUA-AGA-CONICET). Buenos Aires.
- JUNK, W. J., P. B. BAYLEY 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* pp.110- 127. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 106.
- LATINOCONSULT S. A. 1972. Estudio integral para el desarrollo del Delta Bonaerense. Ministerio de Economía. Dirección de Proyectos. Provincia de Buenos Aires.
- MALANSON, G. P. 1993. *Riparian Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. Gran Bretaña.
- MALVÁREZ, A. I. 1987. Informe: Delta. Medio natural regional. En: *Planificación de áreas protegidas*. Documentos de trabajo. Convenio APN-CFI. Volumen 10. 29 pp.

- MALVÁREZ, A. I. 1993. El Delta del río Paraná como región ecológica. En: Iriondo, M. (ed) El Holoceno en la Argentina. vol. 2.: 81-93. CADINQUA (INQUA-AGA-CONICET) Paraná.
- MINOTTI, P., G. FERNÁNDEZ Y E. CORLEY. 1988. Regionalización del régimen de inundaciones en el Delta del río Paraná. En: Adámoli, J. y A. I. Malvárez (eds). Condicionantes ambientales y bases para la formulación de alternativas productivas en la región del Delta del río Paraná. Informe final del Proyecto UBACYT 135.
- MORELLO, J. H. 1949. Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario. Tesis del Museo de La Plata N° 133. La Plata.
- MUJICA, F. 1979. Estudio ecológico y socioeconómico del Delta Entrerriano. Parte I. Ecología. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Paraná.
- NEIFF, J. J. 1995. Large rivers of South America: toward the new approach. XXVI SIL Congress. Conferencia Plenaria. San Pablo, Brasil.
- NEIFF, J. J.; M. H. IRIONDO Y R. CARIGNAN. 1994. Large Tropical South American Wetlands: An Overview. Proceedings of the International Workshop on The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones: 156-165. MAB-UNESCO-IHP-Center for Streamside Studies. Seattle.
- PICKETT, S. T. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. Bull. Torrey Bot. Club 107: 238-248.
- REBORATTI, H. J., J. J. NEIFF Y M. ROMANO, 1987. Estructura de los "Alisales" de *Tessaria integrifolia* (Ruiz Pavón). Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral. 18 (1): 77 - 83.
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 1980. Estadística climatológica. Serie B n° 6. Fuerza Aérea Argentina. Buenos Aires, Argentina. 156 pp.
- STRAHLER, A. H. Y A. N. STRAHLER, 1992. Modern physical geography. John Wiley and Sons, Nueva York.
- THORNTHWAITE, C. W. Y J. R. MATHER, 1955. The water balance. Drexel Institute of Technology, Laboratory of Climatology. Publications in Climatology. 8 (1). Centerton, Nueva Jersey.
- VEBLEN, T. T. 1992. Regeneration dynamics. En: Plant Succession: Theory and prediction. Glenn-Lewin, D. C.; Peet, R. K. y T. T. Veblen (eds.) pp. 152-187. Chapman & Hall. Londres.
- WERMBTER, R., L. A. GÓMEZ, V. NAKAMA Y D. RAMALLO, 1977. Carta de suelos del Delta Entrerriano. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Castelar, 197 pp.

ESPARTILLARES DE LA COSTA BONAERENSE DE LA REPUBLICA ARGENTINA. UN CASO DE HUMEDALES COSTEROS

Marcela Cagnoni

*Laboratorio de Ecología Regional, Departamento de Ciencias Biológicas,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,
Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4o. piso (1428) Buenos Aires, Argentina.
Tel.: 54-11-4576-3300 int. 212 - Fax: 54-11-4576-3384
E-mail: marce@bg.fcen.uba.ar*

55

INTRODUCCION

La zona costera constituye un ambiente particular donde es posible encontrar la interfase tierra, agua y aire. Esta triple conjunción puede aún ser más compleja si se tiene en cuenta que puede existir una mezcla de agua dulce y salada (ambientes mixohalinos: un estuario o una albufera).

Los sistemas costeros pueden ser clasificados según distintos criterios (geomorfológico, biológico o cultural), los cuales no siempre pueden coincidir. De acuerdo con su origen, existen costas glaciarias, biogénicas, asociadas a cadenas montañosas, etc. Desde el punto de vista cultural, el uso por parte del hombre de estos sistemas ha variado con el tiempo. En un principio han sido utilizados como fuente de alimento y más tarde para el desarrollo comercial e industrial o para fines recreativos y deportivos. (Carter, 1988)

Existen distintos tipos de ecosistemas costeros: manglares, pantanos salados, arrecifes de coral, ecosistemas asociados a las dunas o médanos costeros. Su presencia está determinada principalmente por procesos físicos (intensidad del oleaje, arena transportada por el viento y corrientes de marea).

La mayoría de las comunidades asociadas a este tipo de ambientes están constituidas por especies altamente especializadas, las cuales presentan áreas de distribución geográfica restringidas. En general, están caracterizadas por un bajo número de especies.

Los organismos que viven en este tipo de ambientes requieren de ciertas adaptaciones fisiológicas, metabólicas y comportamentales para poder superar el estrés ambiental al que están sometidos. En líneas generales, es posible distinguir dos tipos de estrés: los físicos (intensidad del oleaje, inundación periódica por las mareas, exposición a la desecación y a la temperatura) y los químicos (salinidad, condiciones reductoras).

Los pantanos salados se desarrollan en general en regiones costeras localizadas en latitudes medias y bajas que circundan cuerpos de agua salada (cerca de la desembocadura de ríos, en las bahías, en las planicies costeras protegidas o alrededor de las albuferas). Estas áreas presentan una pendiente suave que facilita la anegabilidad y el asentamiento de la vegetación y una protección adecuada contra la energía de las olas y las tormentas. En la franja latitudinal comprendida entre los 30° norte y 30° sur (regiones tropicales y subtropicales) son reemplazados, aunque no enteramente, por los manglares; presentando una posición subordinada, adyacente a estos últimos (Mitsch y Gosselink, 1993)

Aquellos dominados por distintas especies del género *Spartina* son característicos de la zona costera templada del hemisferio occidental y dentro de los ecosistemas costeros son los que presentan la mayor superficie (Long y Woolhouse, 1979).

56

Los principales factores físicos y químicos que determinan el tipo, estructura, extensión dentro de su rango geográfico y dinámica de estos ecosistemas son: la latitud, las características del ambiente (tipo de costa, intensidad del oleaje, grado de protección), las fluctuaciones en el nivel del mar, la amplitud y alcance de las mareas, la disponibilidad y la tasa de depositación de los sedimentos, los flujos de entrada de agua dulce y la salinidad.

Hidrología, depositación y acreción de los sedimentos

La inundación periódica y predecible producida por las mareas es uno de los principales factores que condicionan el desarrollo de este tipo de ecosistema. Las mareas actúan de forma antagónica. Por un lado, producen estrés debido a que causan sumersión, salinizan los suelos y promueven la anaerobiosis; sin embargo, subsidian al sistema porque remueven el exceso de sales, reestablecen las condiciones aeróbicas y proveen nutrientes.

Los ritmos de las mareas presentan un patrón diario, mensual y estacional. Son generadas por la fuerza gravitacional de la luna y su magnitud depende de la posición de la luna respecto al sol.

El área de influencia de las mareas varía tanto local como regionalmente y depende en primer término de la configuración de la línea de costa.

Una característica importante de este tipo de pantanos es la presencia de una red de canales de marea, la cual alcanza su máximo desarrollo en la zona cercana a su límite adyacente al cuerpo de agua circundante, por ejemplo: un estuario. Estos canales actúan como conductos de intercambio de materia y energía entre los dos sistemas (pantano-estuario). Cuando la marea sube los canales interceptan el flujo de agua y lo canalizan hasta que se produce el desborde aguas arriba. A partir de este momento, el flujo se torna mantiforme, fluye según la pendiente

(hacia el límite inferior del pantano) y se produce la irrigación de toda la superficie. Desde el punto de vista morfológico, estos canales se asemejan a los arroyos terrestres, pero su hidrodinámica es totalmente diferente dado que están sujetos a un flujo de agua bidireccional. Cuando la marea baja el agua se vuelve a canalizar y retorna al estuario o al mar.

La colonización y el establecimiento de la vegetación en este ambiente favorece la depositación de los sedimentos o, al menos, la retención de los mismos. La sedimentación progresiva trae aparejados cambios en la hidrología debido a que el flujo de agua se ve retardado dentro de los canales. Se produce un retrabajado de los sedimentos en forma lateral y vertical, lo que facilita la posterior acreción de los mismos.

El desarrollo y la estabilidad de estos ecosistemas están determinados principalmente por dos procesos: la acreción de sedimentos y la sumersión de la costa originada por un aumento del nivel del mar que ocasiona la subsidencia del pantano. La prevaencia de uno u otro determina marcadas diferencias en la estructura y dinámica del sistema. La subsidencia del pantano permite que las inundaciones por parte de las mareas sean más frecuentes, que el aporte de sedimentos sea mayor y que predominen condiciones de anaerobiosis, lo que trae aparejado una menor degradación de la materia orgánica. Si la tasa de acreción es mayor, las inundaciones son menos frecuentes, disminuye el aporte de sedimentos de origen marino y se produce una mayor oxidación de la materia orgánica. Las condiciones locales ejercen un control en el balance entre los procesos de acreción y sumersión.

La acreción vertical depende de tres factores: (i) el tipo y abundancia de sedimentos disponibles, (ii) la energía disponible para la resuspensión y el transporte, ya sea por el oleaje o por las mareas y (iii) la capacidad de la vegetación para retener los sedimentos.

La energía provista por las mareas ejerce su influencia en los procesos fisiográficos, químicos y biológicos que tienen lugar en este tipo de pantanos. Determinan en gran medida las tasas de depositación y pérdida de sedimentos, los flujos de entrada y salida de compuestos inorgánicos y orgánicos, la salida de toxinas y regulan el potencial redox de los sedimentos.

Los límites superior e inferior de la superficie ocupada por estos ecosistemas se encuentran generalmente acotados a los niveles de inundación alcanzados por las mareas. El límite inferior depende de la duración y magnitud de la inundación, del efecto mecánico del oleaje, de la disponibilidad de sedimentos y de la tasa de erosión. El límite superior generalmente coincide con el límite de inundación que alcanzan las mareas extremas.

El origen de los sedimentos que se depositan es variable, pueden ser provenientes de los sistemas terrestres adyacentes y llegar a través de los ríos o cursos de agua dulce que desembocan en el estuario o mar adyacente; de origen marino por retrabajado de sedimentos de conchillas e ingresar al sistema por las mareas o sedimentos orgánicos generados *in situ*. La granulometría también es variable.

La amplitud y la frecuencia de las mareas, así como la variación estacional en el caudal de los cursos de agua dulce que llegan al pantano, determinan la velocidad de las corrientes y la capacidad de acarreo de sedimentos. Cuando la marea sube y se produce el desborde de los canales de marea, la depositación de los sedimentos es diferencial. En los bordes de los canales se depositan los sedimentos de granulometría más gruesa originándose microelevaciones. A medida que el flujo laminar inunda toda la superficie del pantano, se van depositando los sedimentos más finos. Esas pequeñas elevaciones con respecto a las zonas más bajas son más productivas ya que presentan mayor drenaje y un aporte ligeramente superior de nutrientes.

Biogeoquímica de los suelos

Los suelos que se desarrollan en este tipo de ambientes son orgánicos y dependiendo de las condiciones de oxidación presentes varía el grado de descomposición de la materia orgánica. Cuando el agua inunda y permanece durante un período de tiempo determinado, el aire contenido en los poros del suelo es desplazado, la difusión del oxígeno disminuye y se generan condiciones de anaerobiosis. La tasa de disminución del oxígeno depende principalmente de la temperatura y de la disponibilidad de materia orgánica. La pérdida de oxígeno repercute en los procesos fisiológicos de las plantas, la respiración a nivel radicular se ve reducida y se modifican las tasas de absorción de nutrientes. La disponibilidad de ciertos nutrientes disminuye y pueden sintetizarse compuestos tóxicos.

El desarrollo y la zonación de la vegetación están relacionados con numerosos factores químicos, de los cuales los más importantes son: la salinidad del agua, la disponibilidad de nutrientes, en particular el nitrógeno, y el grado de anaerobiosis, el cual controla la tasa de descomposición y la disponibilidad de nutrientes.

El nitrógeno es el macronutriente más limitante en estos sistemas. Se encuentra presente como nitrógeno orgánico (formando parte de la materia orgánica acumulada) o inorgánico (amonio o nitrato). El suelo que se desarrolla en este tipo de pantanos es típicamente orgánico, por lo tanto, el porcentaje de amonio presente en él muchas veces representa menos del 1% del contenido total de nitrógeno del suelo. Si se tiene en cuenta solo los iones inorgánicos nitrogenados, el amonio se encuentra en concentraciones mayores que los nitratos (uno o dos órdenes de magnitud) debido a las condiciones cercanas a la anaerobiosis presentes en el agua del suelo.

La presencia de los distintos tipos de compuestos inorgánicos nitrogenados está relacionada con la actividad bacteriana (amonificación, nitrificación, desnitrificación y fijación).

Las principales entradas de nitrógeno al sistema son debidas a: los flujos de agua subterránea, la entrada de las mareas, la precipitación y la fijación del nitrógeno atmosférico por parte de ciertos microorganismos. Las salidas se deben a: volatilización, desnitrificación, sedimentación y a la salida de las mareas. La absorción de amonio por parte de las raíces, no sólo depende de la disponibilidad del nutriente, sino también del estrés generado por un bajo drenaje y por un bajo potencial redox. Bajo estas condiciones, la tasa de absorción de amonio puede reducirse entre un 40 y 60 %.

El fósforo junto con el nitrógeno son nutrientes limitantes en la mayoría de los ecosistemas. En los suelos de los pantanos salados se acumula en concentraciones altas y aparentemente no actuaría como recurso limitante.

Ciertos micronutrientes como el hierro y el magnesio están disponibles en concentraciones altas y bajo sus formas reducidas, debido a las condiciones anaeróbicas presentes. En ciertas situaciones pueden llegar a actuar como agentes tóxicos y no como recursos limitantes.

Los distintos compuestos derivados del azufre también juegan un papel importante en la química del suelo de estos sistemas, ya sea por su toxicidad o por la función que desempeñan como reservorios de energía proveniente de la degradación de compuestos orgánicos. Al igual que en el caso del nitrógeno, en los procesos de óxido-reducción del azufre intervienen distintas especies de microorganismos.

Las principales fuentes de sulfatos en el sistema son: el agua de mar que contiene una concentración alta de los mismos y la degradación de la materia orgánica. Debido a las condiciones de anoxia presentes en los suelos, estos compuestos son reducidos por la acción de cierto tipo de bacterias. El ácido sulfídrico es extremadamente tóxico para las plantas, su presencia puede ocasionar la muerte o respuestas negativas en el crecimiento de los individuos.

Cuando los suelos están en contacto con el aire (períodos de exposición) los sulfitos son oxidados a sulfatos por la acción de microorganismos. Estos compuestos en contacto con el agua reaccionan produciendo ácido sulfúrico cuya presencia produce una disminución del pH de los suelos. La acidificación también puede ocasionar la muerte o afectar el crecimiento de ciertas especies vegetales.

En este tipo de ambientes existen cierto tipo de bacterias que, en presencia de luz y dióxido de carbono, pueden sintetizar materia orgánica utilizando el ácido sulfídrico como dador de electrones. Este tipo de reacción tiene lugar principalmente bajo condiciones anaeróbicas.

Se ha estimado que aproximadamente el 70% de la energía producida por la productividad primaria neta fluye a través del pantano contenida en distintos compuestos inorgánicos derivados del azufre. Krairapanond et al. (1991) señalan que el azufre de origen orgánico es la fracción más abundante dentro del contenido total de azufre presente en el suelo.

La síntesis de metano es llevada a cabo por cierto tipo de bacterias y en general se encuentra en bajas concentraciones en aquellos suelos que presentan altas concentraciones de sulfatos.

Las sales contenidas en el agua que fluye por los canales e inunda el pantano son retenidas en el suelo. La salinidad es uno de los principales factores que determina la productividad del sistema y cumple un papel importante en la selección del tipo de especies que pueden establecerse. A su vez, depende de diversos factores: la frecuencia de inundación por el régimen de mareas, la lluvia, la presencia de canales de marea y las características de las pendientes de drenaje, la textura del suelo, la vegetación, la profundidad de la napa freática, los flujos de entrada de agua dulce y los depósitos fósiles salinos.

Los suelos de la zona baja del pantano que son inundados frecuentemente, tienen una salinidad casi constante y muy semejante a la del agua de mar adyacente. Por otro lado, los suelos que se desarrollan en la zona superior y que son inundados sólo en ciertas ocasiones (durante las mareas extremas), presentan largos períodos de exposición atmosférica, lo que puede conducir a la presencia de altas o bajas concentraciones salinas.

Las lluvias frecuentes tienden a lavar las sales de los suelos de la zona alta, mientras que los períodos largos de exposición atmosférica pueden conducir a un aumento de la concentración de sales en el suelo. La presencia de canales de marea o pendientes de drenaje más abruptas promueven la pérdida de la salinidad del suelo. Los suelos ricos en limos o arcillas tienden a reducir las tasas de drenaje y retienen más sales. La vegetación ejerce su influencia en la salinidad del suelo; por un lado, reduce la evaporación del agua circundante pero la transpiración incrementa la pérdida de agua. El efecto neto dependerá del tipo de vegetación presente y de las características del medio. Por otro lado, las plantas también modifican el balance iónico de los suelos ya que las raíces sustraen selectivamente los iones presentes en la solución del suelo. Cuando la napa freática se encuentra cerca de la superficie, las fluctuaciones de la salinidad en el agua del suelo son menores. Los flujos de entrada de agua dulce por ríos, arroyos o aguas subterráneas tienden a diluir la concentración de sales tanto en el pantano como en el estuario adyacente. La presencia de depósitos fósiles en el sustrato puede producir un incremento de la concentración de sales en la zona periférica radicular.

Efectos de la biota

Aunque son los procesos físicos los que probablemente dominan en estos sistemas, los efectos ejercidos por la biota también son significativos. En primer lugar, es la responsable de la producción de los sedimentos de origen orgánico generados *in situ*. Además ejerce un control sobre el medio físico a través de distintas vías: las gramíneas emergentes amortiguan el efecto generado por el oleaje, la cobertura vegetal disminuye la velocidad del agua lo que facilita la depositación de

sedimentos, los cambios originados por las plantas en la concentración salina del medio circundante pueden modificar la tasa de depositación de arcillas, la presencia de raíces y rizomas incrementa la estabilidad de los sedimentos y su resistencia a la erosión, numerosas especies de invertebrados filtran detritus en suspensión y los devuelven al medio.

Ambientes y vegetación

Teniendo en cuenta las características de la elevación del terreno y la magnitud, duración y alcance de las inundaciones por las mareas, es posible dividir el pantano en dos zonas.

La zona superior o alta (“high marsh”) es inundada irregularmente y su límite superior está condicionado al alcance de la inundación producida por las mareas altas extremas. Las especies netamente terrestres pueden desplazar a las características de la zona pantanosa por ser competidoras más efectivas. Se caracteriza por presentar, al menos, diez días de exposición atmosférica continua.

La zona inferior o baja (“intertidal marsh”) es inundada diariamente, su extensión está acotada a los límites de influencia del régimen de inundación de las mareas diarias (alta y baja). En su límite inferior (cercano al mar o estuario) las inundaciones periódicas pueden llegar a limitar el establecimiento y crecimiento de numerosas especies ya que debe existir un período de, al menos, dos o tres días continuos de exposición atmosférica para que las semillas puedan germinar.

La vegetación de estos sistemas está constituida por especies tolerantes a altos tenores salinos del medio, pero no necesariamente son plantas halófilas. Los factores principales que controlan el tipo de vegetación presente son el grado de exposición, la salinidad, la temperatura, el tipo de sedimentos y el régimen de mareas.

Los pantanos salados se caracterizan por ser ambientes que presentan una baja riqueza y diversidad específicas.

Los géneros más conspicuos, teniendo en cuenta su distribución a nivel regional, son: *Spartina*, *Salicornia* y *Juncus*; sin embargo, la distribución de las especies de dichos géneros a nivel local es restringida.

A lo largo del gradiente ambiental mar-tierra o estuario-tierra, es posible detectar diferentes niveles de inundación, los cuales, en muchos casos, se corresponden con distintas franjas de vegetación paralelas entre sí. Sin embargo en otros lugares, este patrón no es tan marcado y el pantano salado está constituido por un mosaico de distintos parches que corresponden a distintos tipos de vegetación. Por lo tanto, un pantano presenta una compleja zonación y estructura vegetal, animal y microbiana, en la cual todos los organismos están adaptados al estrés originado por fluctuaciones en el tenor salino, períodos alternados de inundación y exposición y variaciones más o menos extremas de temperatura diaria y estacional.

El género *Spartina* Schreb.

El género *Spartina* está constituido por 16 especies, las cuales son rizomatosas, perennes y tolerantes a las condiciones salinas del medio. Aunque es predominantemente un género de plantas que habitan en los pantanos salados y otros hábitats salinos (dunas y bancos de arena), la distribución de este género no está confinada a los suelos salinos ya que existen especies que se encuentran en otro tipo de hábitats (praderas, banquinas o pantanos de agua dulce).

La mayoría de las especies son de origen americano, solo tres especies (*S. maritima*, *S. neyrautii* y *S. anglica*) parecen haber tenido su centro de origen en otras regiones del globo.

Distribución mundial y zonación de la vegetación (Tabla 1)

Las áreas más extensas de los pantanos de *Spartina* se encuentran localizadas en la costa atlántica de América del Norte entre la desembocadura del río St. Lawrence y el Golfo de México. Sin embargo, también existen extensiones importantes en la costa atlántica de América del Sur, la costa de California y las costas del NW de Europa.

Spartina maritima se extiende desde Sudáfrica hasta el NW de Europa. Las costas del SE del Reino Unido constituyen el límite norte de su rango de distribución.

Los pantanos salados europeos contienen una flora relativamente diversa. Muchos de ellos han sido invadidos por *Spartina anglica*, un híbrido producto del entrecruzamiento de *S. alterniflora* y *S. maritima*. Otras especies importantes son: *Salicornia perennis*, *Puccinellia maritima*, *Armeria maritima* y *Glaux maritima*.

Los pantanos mediterráneos están dominados por *Juncus acutus*, en Australia las especies más importantes son *Salicornia australis* y *Sueda nova-zelandiae* y en Japón *Triglochis maritima*, *Salicornia brachystachya* y *Limonium japonicum*.

En América del Norte (exceptuando las latitudes altas), estos pantanos están dominados por poblaciones casi puras de *Spartina alterniflora* y *S. patens* en la costa oriental; en el sector costero occidental se encuentran presentes comunidades mixtas que incluyen, además de las dos especies mencionadas anteriormente, a *Spartina foliosa*, *Salicornia virginica*, *Puccinellia pumila* y *Carex lyngbyei*, entre otras.

En Sudamérica se encuentran principalmente representados en la costa atlántica entre los 30° y 50° S. En Argentina, dada su latitud y los tipos de costa presentes, alcanzan un buen desarrollo. Los espartillares costeros están dominados por *Spartina densiflora* y *S. alterniflora*.

En líneas generales es posible encontrar el siguiente patrón de vegetación para los pantanos salados de América del Norte: en la zona intermareal (pantano bajo) cercana al estuario, bahía o en las elevaciones de los canales de marea, la especie dominante es *Spartina alterniflora*. En la zona superior (pantano alto) es reemplazada por *S. patens*, la cual, en algunos sitios, puede estar acompañada por *Distichlis spicata*. En la zona adyacente al espartillar, tierra adentro, pueden encontrarse stands puros de *Juncus gerardi*.

Los pantanos salados del Golfo de México presentan un patrón similar al anterior, pero en esta región la extensión de la comunidad dominada por *S. alterniflora* está más restringida y *Juncus roemerianus* reemplaza a *J. gerardi* en la zona alta.

Aunque los pantanos salados presentan una baja diversidad a nivel de su macroflora, existen numerosos microorganismos que viven en la superficie o dentro de los suelos. Es posible encontrar diversas especies de algas arraigadas a la vegetación, bentónicas o libres en el agua circundante. Las bacterias aeróbicas y anaeróbicas cumplen un papel muy importante dentro del sistema.

Distribución en Argentina

En Argentina se encuentran presentes, principalmente en la costa de la provincia de Buenos Aires, alcanzando su máxima extensión en la Bahía de Samborombón. En la costa patagónica también suelen encontrarse asociados a las fosas de marea pero su distribución es más restringida. A nivel local a este tipo de ambientes se los suele denominar “cangrejales”.

Tabla 1:

Distribución mundial del género *Spartina* (Datos de Mobberley, 1956)

ESPECIES	DISTRIBUCION Y HABITAT
Grupo I	
<i>S. arundinacea</i> Carmich.	Especie rara. Se encuentra presente en dos grupos de islas geográficamente separadas: Tristan de Cunha (37° S-12° W) y las islas de St. Paul y Amsterdam (38° 5' S-77° 5' W).
<i>S. coarctata</i> Brong.	Bancos de arena y dunas. Sus hábitats óptimos se encuentran por encima de la zona intermareal. Costa E de América del Sur (30°-45° S).
<i>S. spartinae</i> Hitch.	Bancos de arena y dunas costeros y en una variedad amplia de hábitats continentales. Alrededor de la costa del Golfo de México en América del Norte y en hábitats más continentales en el norte de Argentina y Paraguay.
Grupo II	
<i>S. alterniflora</i> Lois.	Pantanos salados intermareales a lo largo de la costa E de América del Norte (25°-50° N) y a lo largo de la costa E de América del Sur (10°-40° S).
<i>S. foliosa</i> Trin.	Pantanos salados intermareales a lo largo de la costa W de América del Norte (20°-40° N).
<i>S. longispica</i> Haum.	Pantanos salados intermareales a lo largo de la costa E de América del Sur (30°-40° S).
<i>S. maritima</i> Fern.	Pantanos salados intermareales y albuferas en la costa W de Europa (36°-52° N) y en las costas E y S de África (15° N-34° S).
<i>S. anglica</i> Hubbard	Pantanos salados intermareales en la costa W de Europa (48°-57° N).
<i>S. neyrautii</i> Fouc.	Especie muy rara. Pantanos salados intermareales alrededor de San Sebastián en el N de España (44° N).
Grupo III	
<i>S. bakeri</i> Merr.	Bancos de arena en las costas de lagos salinos y de agua dulce en Florida y S de Georgia (26°-32° N).
<i>S. caespitosa</i> Fern.	Zonas disturbadas cerca de la costa E de América del Norte (40°-45° N).
<i>S. cynosuroides</i> Roth.	Bordes de los pantanos salados en los estuarios salobres a lo largo de la costa E de América del Norte (30°-40° N).
<i>S. densiflora</i> Brong.	Zonas más secas de los pantanos salados costeros en la costa E de América del Sur (30°-50° S).
<i>S. gracilis</i> Trin.	Alrededor de las márgenes de lagos continentales alcalinos en América del Norte (25°-60° N).
<i>S. patens</i> Muhl.	Pantanos salados y bancos arenosos que se encuentran por encima de la zona intermareal en la costa E de América del Norte (20°-50° N).
<i>S. pectinata</i> Link.	Pantanos de agua salobre costeros, pantanos de agua dulce y praderas en América del Norte (30°-50° N).

En la zona de la Bahía de Samborombón, el esquema es similar al descrito para América del Norte. *S. alterniflora* se desarrolla formando stands puros en la zona adyacente al estuario o mar, *S. densiflora* reemplaza a *S. patens* y *Juncus acutus* es la especie que acompaña o constituye stands más o menos puros en las zonas más altas (Ringuelet, 1938; Vervoorst, 1967).

En algunos sitios esta zonificación puede no ser tan marcada y los distintos tipos de comunidades se encuentran formando mosaicos de vegetación (Cagnoni y Faggi, 1993), tal es el caso de las comunidades salinas de la Reserva de Vida Silvestre Campos del Tuyú. Esta reserva se encuentra localizada en el Partido de General Lavalle, en el extremo sur de la Bahía de Samborombón (36° 15' S-56° 55' W). Su superficie es de 3.000 ha, de las cuales aproximadamente el 90 % corresponden a comunidades salinas características de zonas de marismas mientras que en el 10 % restante se encuentran representadas otro tipo de comunidades (pastizales, matorrales y talares).

A lo largo del gradiente ambiental estuario-tierra (Figura 1, Tabla 2) se observan las siguientes comunidades:

1. Espartillar de *Spartina alterniflora*: es una comunidad monoespecífica presente en toda la bahía. Se desarrolla en áreas muy influenciadas por las mareas, presenta largos períodos de anegamiento.
2. Comunidad de *Salicornia ambigua*: es una comunidad monoespecífica que se desarrolla en las zonas costeras de la ría de Ajó y de la bahía. En esta zona se alternan los períodos de anegamiento y de exposición.
3. Espartillar de *Spartina densiflora*: es la comunidad más extensa de la reserva. Si bien soporta un régimen de mareas, los períodos de exposición son más prolongados que en las comunidades anteriores. El esparto es la especie dominante y se asocian *Apium sellowianum*, *Limonium brasiliense*, *Juncus acutus* y *Cortaderia selloana*.
4. Espartillar de *Spartina densiflora* y *Salicornia ambigua*: se localiza en relieves más elevados que soportan períodos de inundación más cortos. Este tipo de espartillar es más rico en especies y al esparto se asocian *Salicornia ambigua*, *Distichlis spicata*, *Malvella leprosa* y *Juncus acutus*. La mayor frecuencia de esta última especie indicaría una mayor grado de sedimentación y su concomitante maduración.

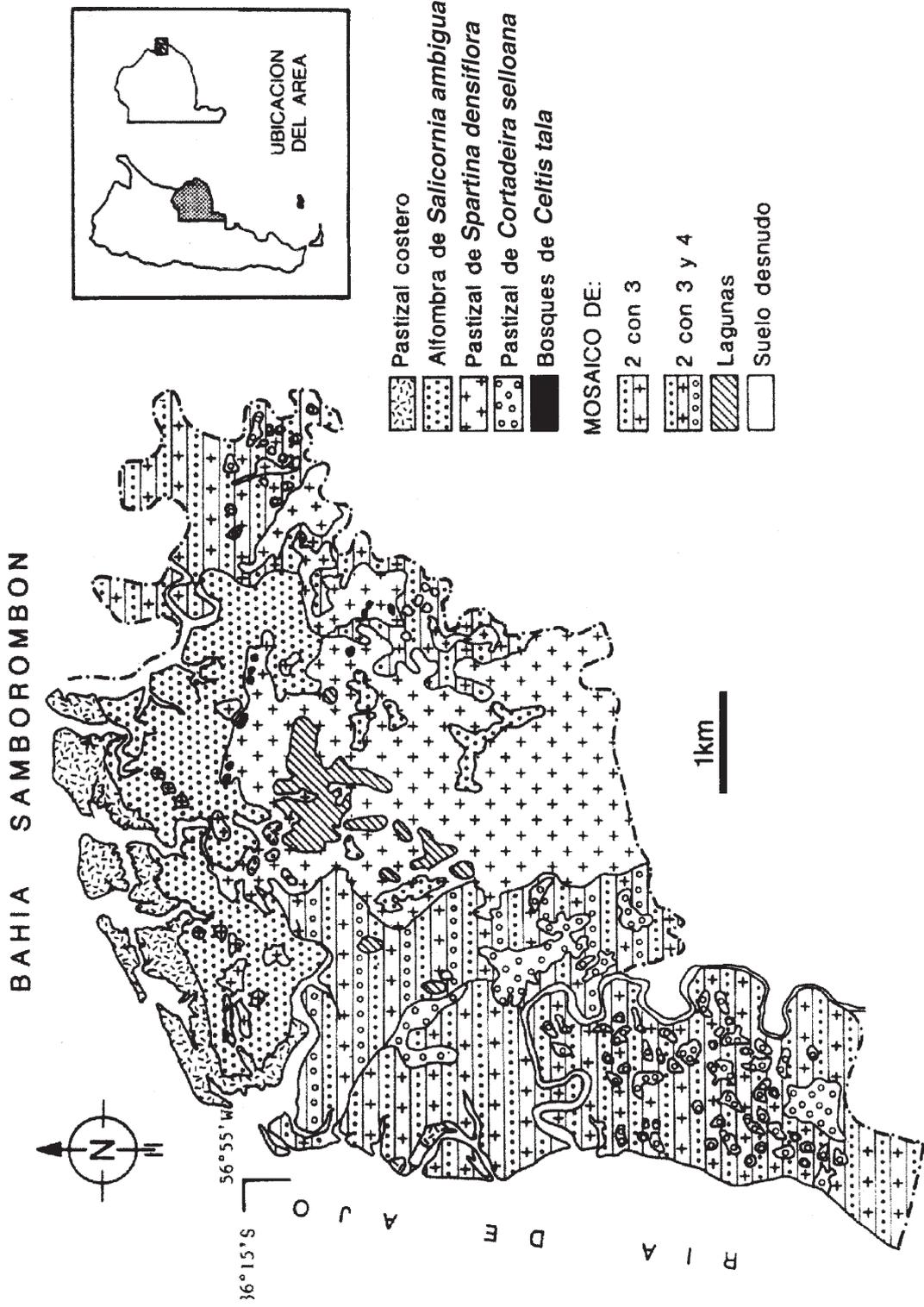


Fig. 1: Mapa de vegetación de la Reserva de Vida Silvestre Campos del Tuyú (Cagnoni y Faggi, 1993).

Tabla 2:

Tabla de constancia de los relevamientos de la Reserva de Vida Silvestre Campos del Tuyú. SF: *Spartina alterniflora*; SA: *Salicornia ambigua*; SD: *Spartina densiflora*; SS: *S. densiflora* con *S. ambigua*. I: 1-19%; II: 20-39%; III: 40-59%; IV: 60-79%; V: 80-100%.

Comunidad	SF	SA	SD	SS
<i>Spartina alterniflora</i>	V			
<i>Salicornia ambigua</i>		V		V
<i>Spartina densiflora</i>			V	V
<i>Limonium brasiliense</i>			III	II
<i>Apium sellowianum</i>			III	I
<i>Agropyron scabrifolium</i>			II	II
<i>Cortaderia selloana</i>			II	II
<i>Baccharis pingrae</i>			I	IV
<i>Juncus acutus</i>			I	III
<i>Ambrosia tenuifolia</i>			I	III
<i>Poa lanuginosa</i>			I	II
<i>Melilotus indicus</i>			I	I
<i>Spergularia ramosa</i>			I	I
<i>Conyza bonariensis</i>			I	I
<i>Sonchus oleraceus</i>			I	I
<i>Ipomoea sp.</i>			I	
<i>Scirpus maritimus</i>			II	
<i>Eryngium pandanifolium</i>			I	
<i>Aster squamatus</i>			I	
<i>Polygonum aviculare</i>			I	
<i>Distichlis spicata</i>				III
<i>Centaurium pulchellum</i>				II
<i>Hordeum stenostachys</i>				II
<i>Malvella leprosa</i>				II
<i>Cirsium vulgare</i>				II
<i>Carex sororia</i>				I
<i>Cyperus cayennensis</i>				I
<i>Stenotaphrum secundatum</i>				I
<i>Bacopa monnieri</i>				I
<i>Medicago lupulina</i>				I
<i>Lolium multiflorum</i>				I
<i>Apium leptophyllum</i>				I
<i>Melilotus albus</i>				I
<i>Solidago chilensis</i>				I
<i>Podocoma hirsuta</i>				I
<i>Physalis viscosa</i>				I
<i>Carduus acanthoides</i>				I
<i>Lolium perenne</i>				I
<i>Solanum gracilius</i>				I
<i>Atriplex patagonica</i>				I

En Punta Rasa o en la albufera de Mar Chiquita, la zonación de la vegetación cambia. En el primer caso, existen cordones de médanos adyacentes al mar que limitan la entrada de las mareas. La comunidad de *S. alterniflora* no se encuentra presente y en la zona de marismas, las comunidades de *S. densiflora* y *Juncus acutus* se desarrollan formando bandas más menos paralelas a la costa (Faggi y Cagnoni, 1991). En la albufera de Mar Chiquita, los espartillares de *S. densiflora* se desarrollan bordeando la laguna. Adyacentes a ellos aparecen las comunidades de *J. acutus* y *Distichlis spicata* y en las zonas más altas, el hunquillar se enriquece con especies típicas del pastizal pampeano (Faggi *et al.*, 1997).

La Reserva de la Biosfera Mar Chiquito (Partido Mar Chiquita, Pcia. de Buenos Aires, 37° 30' S-57° 15' W) tiene por finalidad conservar bajo un sistema de uso sustentable, 26.200 ha de marismas, pastizales, dunas y albufera, de las cuales 21.600 ha se hallan bajo dominio privado, 1.600 ha pertenecen a la Nación y 3.000 ha a la Provincia de Buenos Aires.

La laguna de Mar Chiquita es la única albufera propiamente dicha de la República Argentina. Cubre unas 4.600 ha y posee una cuenca tributaria de alrededor de 10.000 km². Tiene una profundidad máxima oscilante entre 4,9 m en las crecientes y 1,8 m en las bajantes. Su profundidad y superficie ha venido decreciendo por la sedimentación, acrecentada por la construcción de un puente y las escolleras en la ciudad de Mar Chiquita que obstruyen el drenaje natural. Debido a que predominan suelos de aptitud ganadera o forestal, el área ha conservado en cierta medida su aspecto natural. Sin embargo, la quema de la vegetación de la zona de marismas para el rebrote, modificó la cubierta vegetal e incidió en la fauna. Las marismas han sido pastoreadas y los campos más altos, cultivados con girasol, maíz y trigo.

A lo largo del gradiente ambiental océano-tierra (Figura 2, Tabla 3) se observan las siguientes comunidades principales:

1. Comunidad de *Spartina densiflora* y *Juncus acutus*: se localiza por detrás de la línea de médanos. Los suelos son arcillo-arenosos. A las dos especies dominantes se asocian *Triglochin striata*, *Puccinellia glaucescens*, *Heliotropium curassavicum*, *Sonchus asper* y *Malvella leprosa*, junto a otras especies halófilas. También se encuentran presentes especies propias de pastizales, que son indicadoras de alteración en las condiciones del sitio (*Phyla canescens*, *Lolium multiflorum*, *Chaetotropis chilensis*, entre otras).
2. Comunidad de *Distichlis spicata*: se desarrolla en relieves intermedios. Las especies acompañantes son: *Spartina densiflora*, *Salicornia ambigua*, *Chenopodium album* y *Blackstonia perfoliata*. Dentro de esta comunidad, en microrelieves más altos, suelen observarse manchones aislados de *Juncus acutus*.
3. Comunidad de *Spartina densiflora*: se ubica en la zona de marismas formando una faja de ancho variable alrededor de la albufera. Es la comunidad más influenciada por el régimen de mareas. Los suelos son profundos, imperfectamente drenados, con un horizonte superficial arcilloso rico en materia orgánica, limitados por la salinidad y el drenaje. Presenta como especies preferentes: *Hymenoxis anthemoides*, *Eryngium ebracteatum*, *Juncus microcephalus*, *Xanthium cavanillesii* y *Limonium brasiliense*. El efecto del fuego y la canalización favorecen la participación de especies de ambientes de agua dulce y de pastizal.
4. Comunidad de *Juncus acutus*: hacia el oeste limita con el pastizal pampeano, es rica en especies (50) y su estructura varía de acuerdo al uso. Los suelos son limo-arcillosos. Entre las especies características de esta unidad encontramos: *Scirpus cerneus*, *Nothoscordum inodorum* y entre las preferentes: *Apium sellowianum* y *Samolus valerandii*. Dependiendo del grado de salinidad edáfica se incorporan: *Spartina densiflora*, *Salicornia ambigua* y *Distichlis spicata*. El pastoreo y el rozado abren el canopeo, disminuyendo la participación del junco y permitiendo la invasión de especies del pastizal, en particular, las gramíneas (*Stipa papposa*, *S. neesiana*, *Lolium multiflorum*, *Stenotaphrum secundatum* y *Bromus* spp.), así como especies ruderales (*Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare*).

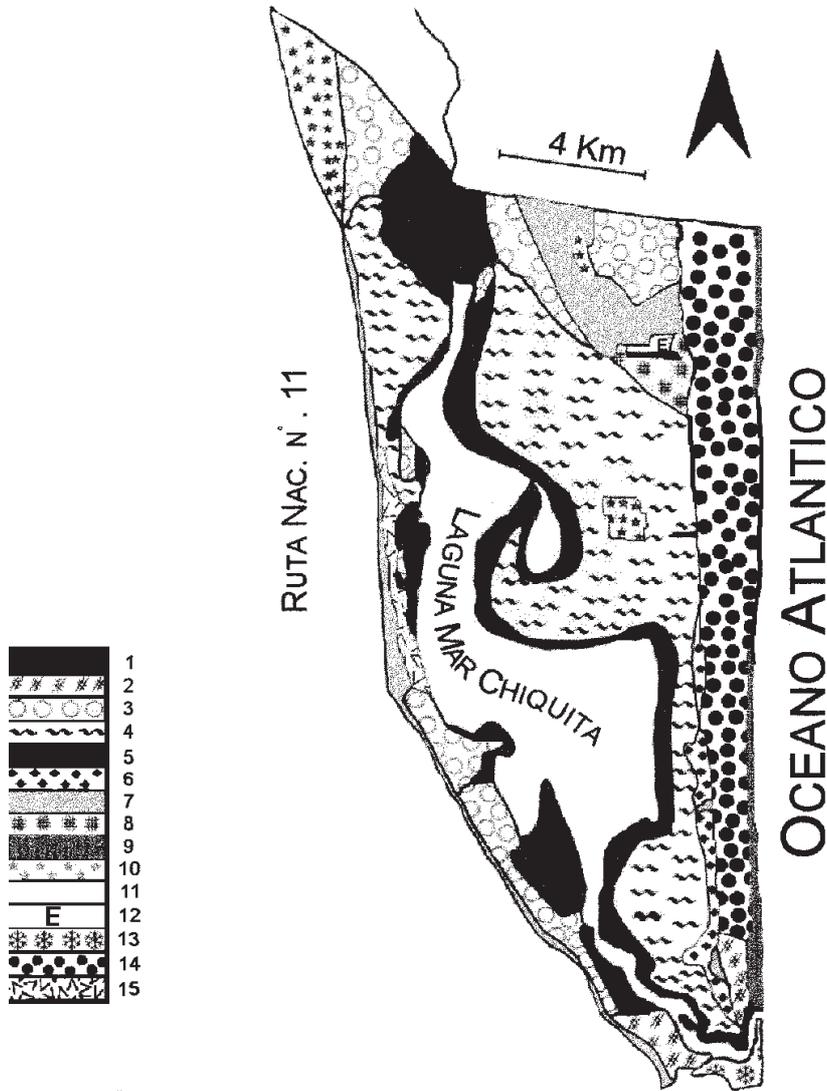


Fig. 2: Mapa de vegetación de la Reserva de la Biosfera Mar Chiquito (Faggi et al., 1997). Comunidades: 1. *Pinus pinaster/Eucalyptus* sp., 2. *Cortaderia selloana*, 3. *Juncus acutus*, 4. *Distichlis spicata*, 5. *Spartina densiflora*, 6. *S. densiflora* y *J. acutus*, 7. *Stipa papposa*, 8. *Stipa hyalina*, 9. *Spartina coarctata*. Otras áreas: 10. Cultivos, 11. Cuerpos de agua, 12. Estancia, 13. Centro urbano. Mosaicos de: 14. *Panicum racemosum* con *Acacia longifolia*, 15. *S. papposa* con *J. acutus*.

Ecofisiología de las especies dominantes

La tolerancia de las especies a la duración de la inundación es variable. Muchas de las especies del género *Spartina* pueden tolerar más de tres horas bajo sumersión, mientras que otras especies pertenecientes a los géneros *Suaeda* o *Puccinellia* sólo pueden sobrevivir durante períodos mucho más cortos. Muchas de las especies presentes en este tipo de ambientes, se caracterizan por ser tolerantes a la salinidad pero no necesariamente requieren de altos tenores salinos para desarrollarse. Se ha comprobado que pueden crecer en medios no salinos.

Parrondo *et al.* (1978,1981) han estudiado el efecto de la salinidad y el anegamiento en el crecimiento de *Distichlis spicata*, *Spartina alterniflora* y *S. cynosuroides*. Altos niveles de salinidad y anegamiento en el medio afectan más al crecimiento radicular que al de los vástagos y modifican la tasa de absorción de ciertos nutrientes.

Tabla 3:

Tabla de constancia de los relevamientos de la Reserva Mar Chiquito. SD: *Spartina densiflora*; SJ: *S. densiflora* con *J. acutus*; DS: *Distichlis spicata*; JA: *Juncus acutus*. I: 1-19%; II: 20-39%; III: 40-59%; IV: 60-79%; V: 80-100%.

Comunidad	SD	SJ	DS	JA
<i>Spartina densiflora</i>	V	V	V	I
<i>Salicornia ambigua</i>	IV	II	III	II
<i>Distichlis spicata</i>	III	III	V	II
<i>Chaetotropis chilensis</i>	I	III	III	IV
<i>Lolium multiflorum</i>	II	I	I	III
<i>Centaureum pulchellum</i>	I	II	III	II
<i>Phyla canescens</i>	I	II	I	II
<i>Cirsium vulgare</i>	I	I	I	II
<i>Plantago myosuroides</i>	I	I	I	I
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	I	I		V
<i>Solidago chilensis</i>	I	I		I
<i>Paspalum vaginatum</i>	I	I		I
<i>Rumex crispus</i>	I	I		
<i>Conyza bonariensis</i>	I	I		
<i>Blackstonia perfoliata</i>	I		II	
<i>Polypogon monspeliensis</i>	I		II	II
<i>Scirpus americanus</i>	I		II	II
<i>Gamochoaeta spicata</i>	I			I
<i>Picrosia longifolia</i>	I			I
<i>Cortaderia selloana</i>	I			
<i>Bromus mollis</i>	I			
<i>Eryngium echinatum</i>	I			
<i>Carduus acanthoides</i>	I			
<i>Hymenoxys anthemoides</i>	I			
<i>Juncus acutus</i>		V	II	V
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>		II	III	IV
<i>Crepis cetosa</i>		I	I	I
<i>Apium sellowianum</i>		I		III
<i>Juncus imbricatus</i>		I		I
<i>Calystegia sepium</i>		I		I
<i>Melilotus indicus</i>		I		
<i>Setaria geniculata</i>		I		
<i>Deyeuxia viridiflavescens</i>		I		
<i>Brassica nigra</i>		I		

Comunidad	SD	SJ	DS	JA
<i>Triglochin striata</i>		I		
<i>Puccinellia glaucescens</i>		I		
<i>Heliotropium curassavicum</i>		I		
<i>Conyza sp.</i>		I		
<i>Sonchus asper</i>		I		
<i>Malvella leprosa</i>		I		
<i>Ambrosia tenuifolia</i>			III	II
<i>Carex extensa</i>			II	II
<i>Hypochoeris microcephala</i>			III	I
<i>Cressa truxillensis</i>			II	I
<i>Anagallis arvensis</i>			I	I
<i>Chenopodium album</i>			II	
<i>Silene gallica</i>			I	
<i>Sisyrinchium iridifolium</i>			I	
<i>Centaurea calcitrapa</i>				II
<i>Bromus catharticus</i>				II
<i>Samolus valerandi</i>				I
<i>Scirpus cernuus</i>				I
<i>Nothoscordum inodorum</i>				I
<i>Cynodon dactylon</i>				I
<i>Agropyron repens</i>				I
<i>Plantago macrostachys</i>				I
<i>Hordeum jubatum</i>				I
<i>Plantago lanceolata</i>				I
<i>Stipa papposa</i>				I
<i>Mentha pulegium</i>				I
<i>Melica brasiliana</i>				I
<i>Taraxacum officinale</i>				I
<i>Oxypetalum solanoides</i>				I
<i>Paspalum dilatatum</i>				I
<i>Juncus lesueurii</i>				I
<i>Medicago lupulina</i>				I
<i>Eryngium serra</i>				I
<i>Poa bonariensis</i>				I
<i>Pluchea sagittalis</i>				I
<i>Eleocharis bonariensis</i>				I

Pezeshki y Delaune (1990) estudiaron el efecto de las condiciones de anaerobiosis en la elongación radicular de *S. patens*. La presencia de bajos potenciales de óxido-reducción en los suelos de este tipo de ambientes, reducen la elongación de las raíces y, por lo tanto, afectan la capacidad de esta gramínea para alcanzar horizontes más profundos y utilizar nutrientes adicionales.

Pezeshki *et al.* (1991) señalan que bajo prolongadas condiciones de anaerobiosis en el suelo (bajo potencial redox) las raíces de *S. patens* presentaban cambios a nivel anatómico relacionados con la estructura celular de la corteza radicular.

Koch *et al.* (1990) observaron que la presencia de ácido sulfídrico en los suelos de los pantanos salados o de agua dulce inhibe la actividad de la enzima ADH (alcohol deshidrogenasa), la cual cataliza la última etapa de la fermentación alcohólica. La disminución de la actividad de esta enzima repercute a distintos niveles: menores concentraciones de ATP, ADP y AMP, conducen a una disminución de la tasa de absorción de amonio lo que se ve reflejado en una disminución del crecimiento de las plantas.

Productividad Primaria

Los pantanos salados se encuentran entre los sistemas más productivos del mundo. Las estimaciones de la productividad primaria neta oscilan entre 100 g C / m² año para los pantanos antárticos y 1500 g C / m² año para ciertos pantanos de América del Norte. Sin embargo, estos valores pueden estar subestimados dado que son el resultado de estudios realizados en sistemas que presentan una exportación continua de materia y se han calculado teniendo en cuenta principalmente la biomasa aérea.

La productividad primaria tiende a disminuir con la latitud, los pantanos salados que se encuentran localizados en latitudes altas (48° N) presentan valores de productividad cercanos a la mitad de los que se encuentran en latitudes más bajas (30° N) (Turner, 1976).

A nivel local (dentro del sistema) existen diferencias en la productividad debidas, principalmente, a las discontinuidades morfológicas del terreno y a la frecuencia y duración de la inundación de las mareas. En líneas generales, los márgenes de los canales de marea son las zonas más productivas. En estos sitios la inundación es más regular, el anegamiento es menor y hay mayor aporte de nutrientes. Los pantanos bajos son más productivos que los altos.

La productividad subterránea a menudo tiende a ser mayor que la aérea. Se ha comprobado que en sistemas donde las condiciones edáficas son adversas, las especies vegetales tienden a invertir gran parte de su energía en la producción radicular.

Las plantas vasculares son las que contribuyen en mayor medida a la productividad primaria del sistema, no existen diferencias en el aporte de las especies dominantes (*Spartina alterniflora*, *S. patens*, *Distichlis spicata*, *Juncus roemerianus*) (Hopkinson *et al.*, 1978). Las algas bentónicas también juegan un papel importante aunque su producción sea menor.

BIBLIOGRAFIA

- CAGNONI, M. Y A. M. FAGGI., 1993. La vegetación de la Reserva de Vida Silvestre Campos del Tuyú. *Parodiana* 8(1):101-112.
- CARTER, R. W. G., 1988. Coastal environments. An Introduction to the Physical, Ecological and Cultural Systems of Coastlines. Academic Press. London. 617 pp.
- FAGGI, A. M. Y M. CAGNONI, 1991. La vegetación de Punta Rasa (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Parodiana* 6(2):363-374.
- FAGGI, A. M., M. CAGNONI Y P. OTERO, 1997. Mar Chiquito: Nueva Reserva de la Biosfera. Actas 6^o Encuentro de Geógrafos de América Latina 1:1-8.
- HOPKINSON, C. S., J. G. GOSSELINK Y R. T. PARRONDO, 1978. Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. *Ecology* 59(4):760-769.
- KRAIRAPANOND, N., R. D. DELAUNE Y W. H. PATRICK, 1991. Seasonal distribution of sulfur fractions in Louisiana salt marsh soils. *Estuaries* 14(1):17-28.
- KOCH, M. S., I. A. MENDELSSOHN Y K. L. MCKEE, 1990. Mechanism for hydrogen sulfide-induced growth limitation in wetland macrophytes. *Limnol. Oceanogr.* 35(2):399-408.
- LONG, S. P. Y H. W. WOOLHOUSE, 1979. Primary production in *Spartina* marshes. En: *Ecological Processes in Coastal Environments*. R. L. Jefferies y A. J. Davy (eds) Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 333-352.
- MITSCH, W. J. Y J. G. GOSSELINK, 1993. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold. New York.
- MOBBERLEY D. G., 1956. Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. *Iowa State Coll. J. Sci.* 30: 471-574.
- PARRONDO, R. T., J. G. GOSSELINK Y C. S. HOPKINSON, 1978. Effects of salinity and drainage on the growth of three salt marsh grasses. *Bot. Gaz.* 139(1):102-107.
- PARRONDO, R. T., J. G. GOSSELINK Y C. S. HOPKINSON, 1981. Influence of salinity on the absorption of rubidium by *Spartina alterniflora* and *Distichlis spicata*. *Bot. Gaz.* 142(2):402-407.
- PEZESHKI, S. R. Y R. D. DELAUNE, 1990. Influence of sediment oxidation-reduction potential on root elongation in *Spartina patens*. *Acta Oecologica* 11(3):377-383.
- PEZESHKI, S. R., S. W. MATTHEWS Y R. D. DELAUNE, 1991. Root cortex structure and metabolic responses of *Spartina patens* to soil redox conditions. *Environmental and Experimental Botany* 31(1):91-97.
- RINGUELET, E., 1938. Estudio fitogeográfico del Rincón de Viedma. *Rev. Fac. Agr.* XXI: 15-186.
- TURNER, R. E., 1976. Geographic variations in salt marsh macrophyte production: a review. *Contributions in Marine Science*. University of Texas 20:47-68.
- VERVOORST, F. 1967. La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. INTA. Buenos Aires. 262 pp.

HUMEDALES DEL URUGUAY. EL EJEMPLO DE LOS HUMEDALES DEL ESTE

Mario Clara y Raúl Maneyro

*Facultad de Ciencias, Sección Zoología Vertebrados,
Iguá 4225, (11400) Montevideo, Uruguay
Tel.: 598-2-525 8618 int. 149 - Fax: 598-2-5258617
E-mail: mclara@fcien.edu.uy - rmaneyro@fcien.edu.uy*

73

1. LOS ECOSISTEMAS DEL URUGUAY

Los principales ambientes que se encuentran en el Uruguay son las praderas, los bosques, las serranías y los humedales. Las primeras ocupan más del 80% constituyendo el ecosistema más representativo del país pero, a su vez, el que ha sufrido el mayor impacto antrópico. En la actualidad las praderas con composición herbácea prístina constituyen una rareza, principalmente a causa de las actividades agropecuarias no planificadas.

Los bosques nativos constituyen algo más de 600000 ha y pueden clasificarse según su arquitectura y composición florística en:

- a. ribereños o de galería (aledaños a cursos de agua),
- b. parque (con baja densidad y riqueza específica),
- c. de quebrada (tapizan este tipo de accidente geográfico) y
- d. palmares (asociaciones vegetales con predominancia de *Butia capitata*, con algunas especies arbóreas y arbustivas asociadas).

Los principales impactos sobre el ecosistema bosque lo constituye la tala indiscriminada para obtener leña y madera, aumentar la superficie agrícola y, probablemente, la introducción de especies animales domésticas.

Por otra parte, las serranías, son ambientes de gran relevancia paisajística y que, particularmente en el caso de la fauna, albergan endemismos. La explotación de minerales desde largo tiempo atrás y la forestación en épocas más recientes, han impuesto a este ambiente grandes variaciones.

Finalmente, los humedales del Uruguay constituyen ecosistemas muy diversos no solamente desde el punto de vista paisajístico sino también en lo referente a la riqueza y abundancia de las formas de vida que albergan. Existen en el Uruguay humedales de agua salada, como la costa atlántica que se extiende entre Punta del Este (departamento de Maldonado) y el Arroyo Chuy (departamento de Rocha) en el límite con Brasil y de agua dulce, como los conformados por la rica red hidrográfica que baña el territorio uruguayo. Entre los principales ríos se destaca la cuenca del Río Negro que corre en dirección NE - SW, dividiendo al país en dos, donde se encuentran tres represas para generación de energía hidroeléctrica y la cuenca de Río Uruguay (límite con Argentina), con sus afluentes (ríos Cuareim, Arapey, Queguay y Daymán).

Además, el Uruguay posee grandes extensiones de bañados y lagunas de agua dulce entre los que se destacan los del SE, declarados Area Ramsar y Reserva de Biosfera (MAB). Entre los humedales salobres, lagunas costeras como las lagunas de Rocha y Garzón, con barras arenosas muy dinámicas, conforman ambientes con altos índices de diversidad biológica. Finalmente, la costa de Río de la Plata, constituye un humedal de gran relevancia paisajística y socioeconómica, constituyendo un caso muy particular debido a las grandes fluctuaciones de salinidad a causa de las corrientes marinas y los aportes dulceacuícolas de las cuencas de los ríos Uruguay, Paraná y la suya propia.

2. LAS FUNCIONES DE LOS HUMEDALES DEL URUGUAY

Entre las funciones más importantes que cumplen los humedales del Uruguay se destaca la capacidad de los mismos para actuar como verdaderas “esponjas naturales”. Debido a que el país no presenta lluvias estacionales, sino que éstas se distribuyen a lo largo de todo el año, los bañados y lagunas cumplen un rol importante como amortiguadores de crecientes e inundaciones. Esta capacidad es consecuencia de su potencial para retener grandes cantidades de agua y permitir la lenta evaporación de la misma. Por otra parte, constituyen el tipo de ecosistema más productivo del país, optimizando los flujos energético y de la materia.

Esta dinámica hace que los mismos alberguen altos valores de diversidad y entre las formas de vida existentes se encuentren especies endémicas, amenazadas de extinción, de interés internacional, etc.

Constituyen una fuente de ingresos para una serie de trabajadores rurales, pues brinda una serie de recursos alternativos. La caza de la nutria o el oficio del quinchador, son actividades directamente relacionadas con el ecosistema.

La costa atlántica y del río de la Plata han sido y son utilizadas tradicionalmente, como áreas turísticas de esparcimiento y recreación, a causa no sólo de la bondad de las aguas que las bañan, sino también de su belleza escénica.

Finalmente, y no por último menos importante, los humedales han sido redescubiertos desde el punto de vista de la educación ambiental y el ecoturismo, con experiencias aún incipientes pero muy satisfactorias. Con la reciente incorporación de los temas ambientales a las actividades curriculares de las ramas de la educación formal, los humedales brindan un excelente campo de demostración de funcionamiento de un ecosistema autóctono. De esta forma cumplen un papel muy importante en los procesos de sensibilización de las generaciones futuras.

3. LOS PRINCIPALES IMPACTOS SOBRE LOS HUMEDALES DEL URUGUAY

A pesar de las funciones ya descritas y de su justificada importancia, los humedales del Uruguay han sido objeto de diversos impactos por parte del hombre.

Uno de los principales impactos sobre los humedales costeros ha sido la urbanización, en particular en los departamentos de Montevideo, Canelones, Maldonado y Rocha. El ambiente más afectado ha sido la costa rioplatense y atlántica, donde la modificación de la dinámica de la costa ha producido cambios en el paisaje y la biota. También como consecuencia del aumento de la superficie utilizada para construcciones, se han perdido diversos cuerpos de agua lénticos de carácter semipermanente que existían detrás de la faja de dunas. Por otra parte, el aumento de la densidad poblacional sin una planificación adecuada, trajo como consecuencia la contaminación con efluentes y basura ciudadana.

La belleza escénica de estos humedales costeros atrajo y continúa atrayendo también a muchos turistas al país. Esta actividad, que puede parecer inocua, se ha transformado en una nueva amenaza, debido también a la carencia de políticas de ordenamiento territorial, que regulen y restrinjan las acciones y lugares para desarrollar actividades de esparcimiento.

Recientemente ha ocurrido un incidente que afectó en forma significativa la costa atlántica. Se trató de un derrame de petróleo producido por un barco cisterna que impactó contra un accidente de la plataforma continental. Como consecuencia del mismo la costa fue contaminada con petróleo y diversas especies de fauna de mamíferos y peces, registraron mortalidades masivas. Si bien se trató de un fenómeno excepcional, en la cercanía de Punta del Este se encuentra la boya petrolera de José Ignacio, donde, a menudo, suceden pequeños derrames en las operaciones de trasvase, que llegan a las costas. Las arenas reciben también en forma esporádica, contaminantes provenientes de barcos que realizan “alijes” en zonas no permitidas para esta actividad.

Respecto a los humedales de agua dulce, uno de los principales impactos lo constituye el uso y liberación de biocidas y fertilizantes. Estos provocan grandes cambios en la composición de su biota y una consecuente modificación no sólo en el momento puntual, sino a gran escala temporal, pues modifica los procesos de coevolución a largo plazo.

Otro impacto registrado es la captura indiscriminada y no selectiva de especies ictícolas. En este caso no se trata de pesca artesanal sino de pesca clandestina a escala industrial, cuyo destino final es llevar el producto obtenido fuera de las fronteras. Generalmente los artes de pesca utilizados están prohibidos por tratarse de redes o trasmallos que no permiten una captura selectiva y la forma de operarlos se transforma en destructiva, debido a que los mismos son colocados interceptando cursos de agua, atrapando a todos los individuos que toman contacto con estos artes de pesca.

Con el crecimiento del cultivo de arroz en Uruguay, aumentó también la superficie de humedales afectados por obras de riego, canalización y desecación. Se trata de un impacto sumamente relevante, debido a la difícil reversibilidad del mismo. Con la pérdida del tapiz vegetal original y la consecuente desaparición de la fauna asociada, se resigna un ecosistema de altos índices de biodiversidad para transformarlo en un monocultivo. Las obras de canalización y la dinámica del agua necesarias para un cultivo exitoso, hace que millones de litros de agua dulce sean vertidos al mar a través del Canal Andreoni, constituyendo no sólo un impacto directo sobre los bañados que son desecados, sino también sobre la playa La Coronilla que, habiendo constituido una hermosa playa oceánica dos o tres décadas atrás, hoy se ha transformado en la receptora de los contaminantes vertidos a través del mencionado canal.

Finalmente, un impacto menos significativo, pero con fuerte arraigo en la población rural, es la realización de quemadas esporádicas de la vegetación de bañados, en particular pajonales, con el

objetivo de lograr, en algunos casos, que los renuevos del mismo sirvan como pastura y en otros, con el simple objeto de “limpiar” la zona. Este concepto se basa, fundamentalmente, en el refugio potencial de especies de ofidios ponzoñosos o en la posibilidad de perder ganado en terrenos anegadizos.

4. LOS HUMEDALES DEL ESTE

Los Humedales del Este en Uruguay conforman un ecosistema de aproximadamente 560000 ha, incluyendo partes de los departamentos de Cerro Largo, Treinta y Tres y Rocha. Pertenecen, fundamentalmente, a la cuenca de la laguna Merín. Esta cuenca ha sido modificada profundamente al ser construídos varios canales de desagüe que transportan agua desde el norte del departamento de Rocha hasta el océano Atlántico.

Estos humedales han sido reconocidos como de importancia internacional para la conservación de la diversidad biológica, ya que presentan un número importante de hábitats y especies en riesgo de extinción (Lagomarsino *et al.* 1988).

Esta área es Reserva de Biosfera de la UNESCO (desde 1976) y área Ramsar (desde 1984). Dentro de los Humedales del Este encontramos: la costa, lagunas costeras, bañados y turberas, ríos y arroyos y humedales artificiales como, por ejemplo, arrozales y tajamares. Cada uno de estos ecosistemas presenta una diversidad biológica propia.

4.1. El paisaje característico de los Humedales del Este

Desde el punto de vista geológico, el departamento de Rocha presenta un basamento cristalino, que es estable hace aproximadamente 460-500 millones de años (Montaña y Bossi, 1995). Con un área aproximada de 10000 km² presenta, desde el punto de vista geomorfológico, cuatro zonas bien diferenciadas (Montaña y Bossi, *op. cit.*):

- planicies de la laguna Merín
- serranías de fundamento rocoso de origen volcánico (desde el Cretácico hasta el Terciario)
- áreas de subsuelo granítico y metamórfico que sufre levantamiento desde hace 400 millones de años.
- franja costera, presentando cuencas lacunares que participan de un proceso de levantamiento desde hace pocos miles de años.

Sugio (1984) afirma que las planicies costeras se caracterizan por presentar ambientes naturales muy dinámicos, que se encuentran en continuo cambio, con o sin la influencia del hombre. Este dinamismo todavía puede observarse en la actualidad en las barras arenosas de las lagunas costeras, con sus ciclos naturales de apertura y cerrado.

4.1.1. La costa

La costa atlántica uruguaya tiene una longitud aproximada de 200 km, extendiéndose desde el este de la localidad de Punta del Este hasta la frontera con Brasil. Dentro de la definición de humedales de la Convención de Ramsar de 1971, las zonas costeras se consideran humedales hasta una profundidad de 15 m en momentos de marea baja.

En la actualidad, mucha de la vegetación característica de la costa se ha visto afectada por la acción del hombre, ya sea por la construcción de nuevos balnearios o por la construcción de caminería. Además, la faja costera se utiliza con fines forestales, con la idea de fijar las dunas y así crear la posibilidad de construir.

En la franja costera que se encuentra entre la laguna de Garzón y la de Rocha se encuentra un relicto de vegetación psamófila que representa una muestra de cómo estaba conformada la asociación vegetal de la costa del Uruguay. El área cubierta por este relicto es de 16 ha. Mencionamos aquí esta formación por encontrarse en la zona de los Humedales del Este y por ser una asociación vegetal en alto riesgo de extinción.

Las especies que conforman este matorral espinoso son especies comunes en el Uruguay, pero su asociación representa una formación única para la costa. Este matorral espinoso (Alonso, com. pers.) de baja altura (no más de 3 m) está conformado por arbustos y tunas. Entre ellos se encuentran *Schinus engleri*, *Colletia paradoxa*, *Ephedra tweediana*, *Cereus uruguayensis*, *Opuntia arechavaletae* y *Senecio argentinensis*. Esta formación se puede observar de forma interrumpida y siempre en parches relictuales, a lo largo de la costa de los departamentos Canelones, Maldonado y Rocha (Alonso y Leoni, 1994).

Este tipo de vegetación constituía el tapiz vegetal que se encontraba antiguamente en las dunas. A medida que se ha antropizado la costa, este tipo de vegetación ha dado paso a bosques artificiales de pinos, eucaliptos y acacias.

Algunos de los vertebrados característicos para el área costera son: dentro del grupo de los reptiles, las tortugas marinas *Caretta caretta*, *Chelonia mydas* (generalmente observándose de esta última, ejemplares juveniles, tanto a lo largo de la costa atlántica como del río de la Plata) y *Dermochelys coriacea*, que llega normalmente a las costas de los departamentos al este de Montevideo. Hay registros de *Pantodactylus s. schreibersi*, *Philodryas patagoniensis* y *Oxyrophus r. rhombifer*.

Los anfibios más comunes se encuentran en charcos temporales que se forman entre el cordón de dunas, existiendo registros de *Leptodactylus ocellatus*, *L. gracilis* e *Hyla pulchella*. *Melanophryniscus montevidensis* se encontraba a lo largo de la costa rochense pero, en la actualidad, sus poblaciones han disminuido de manera preocupante.

Las aves costeras observadas durante el verano austral pertenecen, por un lado, a aves migradoras del hemisferio norte, como p.ej. representantes de las familias Scolopacidae y Charadriidae (chorlos). También se observan especies de aves marinas de las familias Procellariidae (petreles), Diomedidae (albatros) y Stercorariidae (gaviotas de rapiña), migradoras del invierno austral. Entre otras se pueden observar *Diomedea melanophrys*, *Procellaria aequinoctialis* y *Oceanites oceanicus*, existiendo también registros de *Stercorarius skua*, *S. pomarinus* y *S. parasiticus*. De la familia de las gaviotas (Laridae) se encuentran presentes *Larus dominicanus*, *L. belcheri* y *L. macullipennis*.

Los mamíferos encontrados para la región, se restringen a las especies de pinnípedos (*Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens*), de los cuales se encuentran colonias en las islas costeras oceánicas del Uruguay. Además, durante las migraciones estivales, se han avistado varias especies de cetáceos en la costa rochense. Algunos de ellos son *Pontoporia blainvillei*, *Physeter macrocephalus*, *Megaptera novaengliae* y *Balaenoptera physalus*.

4.1.2. Las lagunas costeras

El Uruguay cuenta con un cordón de lagunas costeras a lo largo de su costa atlántica, que se continúa en la costa del estado de Rio Grande do Sul, en Brasil. Comienza en las inmediaciones del balneario de Punta del Este y se continúa hasta la frontera uruguayo-brasilera.

La laguna del Sauce es una de las de mayor tamaño y no presenta conexión con el océano. Le sigue hacia el este la laguna de José Ignacio que, en la actualidad y por acción del hombre, permanece conectada con el océano durante todo el año. Continúan hacia el este la laguna de Garzón y la laguna de Rocha. Ambas se encuentran muy cerca de la costa y presentan un

régimen de apertura y cerrado de barras arenosas que las separan del océano. La laguna de Castillos, que en la actualidad es la única que se encuentra bajo protección, se une con el océano Atlántico a través del arroyo Valizas. Este arroyo también presenta un régimen de apertura y cerrado de la barra de su desembocadura. Continúa la laguna Negra, que naturalmente no presenta conexión con el océano pero que, en la actualidad, desagua a través del canal Andreoni hacia la costa. Finalmente se encuentra la laguna Merín, que es la de mayor tamaño y se ubica en la frontera entre Uruguay y Brasil.

Se pueden observar aquí, básicamente, cuatro tipos de lagunas: a. las que no presentan unión con el océano (lagunas del Sauce y Negra), b. las que se encuentran en permanente conexión (laguna de José Ignacio), c. la laguna Merín como sistema independiente por su tamaño y d. las lagunas de barra arenosa (lagunas de Rocha, de Garzón y de Castillos).

Tomaremos como ejemplo la laguna de Rocha, por su valor paisajístico, su alta diversidad biológica y como representante único por estar poco modificada por la acción del hombre.

La laguna de Rocha presenta varios subsistemas ecológicamente importantes:

- Ecosistemas de bañado a lo largo de su perímetro
- Ecosistemas fluviales ya que varios arroyos desembocan en ella
- Ecosistemas costeros, representados por la barra arenosa y sus conexiones con el océano y
- el ecosistema lacunar propiamente dicho.

La laguna de Rocha representa, desde el punto de vista hidrológico, un sistema polimítico. Se encuentran cinco afluentes que la nutren de agua dulce (Clara, 1994). La cuenca de esta laguna tiene una superficie de 1312 km². Los mayores problemas ambientales a los que se encuentra sometida, son el impacto del turismo desordenado y la no existencia de leyes de protección específicas para este ecosistema. Se debe tener en cuenta además, que el área circundante es de propiedad particular. En la actualidad el número de vecinos que poseen costa sobre la laguna es de 24.

En lo referente a la vegetación encontramos: sobre la costa, vegetación predominantemente psamófila propia de las dunas arenosas, compuesta por *Philoxeros portulacoides*, *Panicum racemosum*, *Hydrocotyle bonariensis*, *Senecio crassiflorus*, *Calystegia soldanella*, *Androtrichum triginum* y *Croton campestris*. Sobre las planicies de inundación, vegetación predominantemente halófila como *Paspalum vaginatum*, *Schoenoplectus californicus*, *Spartina densiflora*, *Hydrocotyle bonariensis* y *Juncus acutus*. Entre las dunas se encuentran zonas uliginosas, con predominancia de *Juncus acutus*.

En las áreas de bañados se pueden encontrar *Erythrina crista-galli*, *Hibiscus cisplatinus*, *Iris pseudacorus*, *Canna glauca*, *Typha latifolia* y *Sagittaria montevidensis*.

La fauna macrobentónica de la mencionada laguna, se compone de algunas especies de macroinvertebrados como p.ej. *Laenoeris culveri*, *Nephtys fluviatilis*, *Erodona mactroides*, *Balanus improvisus*, *Melita mangrovi*, entre otros (Cardezo, 1989). El camarón *Penaeus paulensis*, se explota en forma comercial por los pobladores locales, junto con varias especies de peces que pescadores artesanales capturan desde hace muchos años, formando parte ya de la tradición de la zona, tales como *Brevoortia sp.*, *Odonthestes sp.*, *Paralichtys sp.*, *Micropogonias furnieri*, *Pogonias cromis* y *Mugil liza*.

En los alrededores de la laguna de Rocha se encuentran también varios cuerpos de agua temporales que albergan varias especies de anfibios como *Leptodactylus gracilis* y *L. ocellatus*, las que han sido registradas para la barra de la laguna de Rocha en 1995 (Maneyro *et al.* 1995). Esta última especie se caracteriza por construir nidos de espuma en los meses de noviembre y diciembre y porque la prole, que presenta un comportamiento gregario, es vigilada por la hembra

(Vaz-Ferreira y Gerhau, 1975). Se encuentra también *Hyla pulchella*, observándose comunmente machos vocalizando en tallos de juncos de *Schoenoplectus californicus*. Otro hílido que ha sido registrado entre los meses de setiembre y abril (Maneyro, op.cit.) en los charcos temporales de la región, es *Scinax squalirostris*. *Bufo arenarum* es uno de los anfibios de mayor tamaño que se registra en la zona.

Los reptiles que se han registrado en la región son *Philodryas patagoniensis*, *Hydromedusa tectifera* y *Oxyrophus r. rhombifer*, entre otros.

Las aves son el grupo de vertebrados del que se posee mayor cantidad de información. La laguna de Rocha es un área de descanso preferencial para aves migradoras tanto invernales como estivales, del grupo de charadriiformes, siendo las familias Scolopacidae y Charadriidae las más destacadas.

Las especies presentes de ambas familias son:

Familia Charadriidae

Pluvialis dominica
Charadrius semiplamatus
Charadrius falklandicus
Charadrius collaris
Vanellus chilensis
Oreopholus ruficollis
Zonibyx modestus

Familia Scolopacidae

Calidris fuscicollis
Limosa haemastica
Tringa flavipes
Tringa melanoleuca
Tringa solitaria
Tringytes subruficollis
Arenaria interpres

La riqueza específica de estos grupos demuestra la importancia de esta región como área de descanso para los mismos.

La familia Sternidae (gaviotines) se encuentra muy bien representada en la zona. Se pueden observar allí especies muy interesantes desde el punto de vista de la conservación. Así, de las doce especies de gaviotines registradas para el cono sur de América, nueve han sido observadas en números importantes en la zona costera de los Humedales del Este (*Gelochelidon nilotica*, *Sterna trudeaui*, *S. hirundo*, *S. hirundinacea*, *S. vittata*, *S. superciliaris*, *S. eurygnatha*, *S. maxima* y *Phaetusa simplex*).

En la laguna de Rocha se encuentra, además, una de las mayores concentraciones de *Cygnus melancoryphus* de la región, con números de hasta 15000 individuos. Además de cisnes de cuello negro se pueden observar ejemplares de *Coscoroba coscoroba*.

El flamenco de Chile (*Phoenicopterus chilensis*) se encuentra alimentándose en estas lagunas salobres en números de hasta 100 individuos.

En el área de la laguna de Rocha han sido registradas alrededor de 150 especies de aves a lo largo de dos años de estudio. Los registros levantados semanalmente han cubierto un gran interrogante en lo que respecta a la llegada y partida de las especies de aves migradoras (Rudolf et al., 1994). Han sido registradas nueve especies de visitantes estivales y seis especies de visitantes invernales. Además han sido registradas 21 especies residentes, seis especies de aves de paso y 30 especies de vagantes.

Se puede observar alimentándose a *Fulica leucoptera* y *F. rufifrons*, *Anas flavirostris* y *A. georgica*, *Podiceps major* y *P. rollandy* *Phalacrocorax olivaceus*, entre otras. Entre las rapaces encontramos a *Circus buffoni*, *Rosthramus sociabilis*, *Milvago chimango* y *Elanus leucurus*.

Al oeste de la laguna de Rocha se encuentra una laguna de agua dulce de 26 ha de superficie. Anualmente anidan allí colonias de *Plegadis chihi* y *Larus maculipennis* registrándose varios cientos de individuos (Käufler, 1995). La alta concentración de parejas y la eficiencia en la nidificación y puesta, muestran que el ambiente es propicio para la cría de los juveniles, asegurando así el éxito en los siguientes períodos de nidificación (Bezzel y Prinzing, 1990). Junto a estas especies se han registrado la nidificación de Podicipediformes (p. ej. *Podiceps rolland* y *P. major*), Anseriformes (p. ej. *Chauna torquata*, *Cygnus melancoryphus*, *Coscoroba coscoroba*) y algunos Passeriformes (Käufler, op. cit.).

Los mamíferos presentes en la zona de las lagunas costeras son *Myocastor coypus*, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Cerdocyon thous* y varias especies de tamaño pequeño como *Scapteromys tumidus*, *Holochilus brasiliensis*, *Oligoryzomys flavescens*, *O. delticola* y *Akodon azarae*. Estas cinco especies de roedores se encuentran generalmente conviviendo en los ambientes de juncales y pajonales. Depredadores de estas últimas son *Cerdocyon thous* y *Lutreolina crassicaudata*, que habitan también en los mismos ambientes. Félidos como *Felis geoffroyi* también suelen observarse en la zona.

4.1.3. Bañados y turberas

Se deben distinguir los bañados turbosos que se encuentran en las zonas inundables de los alrededores de la laguna Negra, de aquellos que se encuentran en depresiones de las praderas que no son turbosos. Los primeros son pobres en especies vegetales, siendo predominantes *Scirpus giganteus* y *Zizaniopsis bonariensis*. Se observan parches delimitados conformados por esta vegetación. En espacios acuáticos se pueden observar plantas flotantes, de los géneros *Salvinia*, *Lemna*, *Wolffiella*, *Ricciocarpus* y *Eichhornia*. Los ecotonos entre estos ambientes y las áreas más secas implican una mayor riqueza específica de macrófitas acuáticas.

80

En los bañados no turbosos se pueden observar *Cephalanthus glabratus*, *Luziola peruviana*, *Paspalum lividum* y *Echinodorus longiscapus*.

Estos ambientes se destacan por una alta riqueza específica en los grupos de anfibios, aves y mamíferos.

En lo que se refiere a los anfibios, en los Humedales del Este se pueden encontrar 25 especies de las 41 presentes en el Uruguay (61 %). En los bañados se encuentran poblaciones de *Hyla pulchella*, *H. sanborni*, *Scinax squalirostris*, *Pseudis minutus*, *Physalaemus biligonigerus*, *Leptodactylus ocellatus* y *Bufo dorbignyi*. También existen registros del único anfibio ápodo que se encuentra en Uruguay, *Chthonerpeton indistinctum*. Esta especie fosorial se encuentra en suelos barrosos entre las raíces de plantas acuáticas.

Entre los reptiles, existen registros de *Caiman latirostris* para la región. Esta especie se encuentra registrada en el Libro Rojo de la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (UICN) en la categoría I y para la Convención CITES se encuentra en el Apéndice II. Se puede encontrar también a *Acanthochelys spixii*, presente en la lista del Libro Rojo de la UICN en la categoría U (insuficientemente conocida).

En lo referente al grupo de las aves, en los ambientes de bañado se pueden observar a□: *Serpophaga nigricans*, *Himenops perspicillata*, *Chauna torquata*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Furnarius rufus*, *Agelaius thilius*, *Tachyris rubigastrea*, *Anas versicolor* y *Gallinula chloropus*, entre otras. En el caso de *Agelaius flavus*, que en el Uruguay se encuentra en franca regresión, se han detectado algunas poblaciones reducidas que anidan en ambientes de este tipo.

Los mamíferos se encuentran representados por *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Myocastor coypus*, *Holochilus brasiliensis*, *Oligoryzomys delticola*, *O. flavescens*, *Scapteromys tumidus* y *Akodon azarae*. Los depredadores registrados son *Cerdocyon thous*, *Procyon cancrivorus* y *Felis colocolo*.

En este tipo de ambientes se ha extinguido el *Blastoceros dichotomus*, cuyos últimos registros datan de los años '50.

La diversidad biológica de estos ambientes se encuentra comprometida por la construcción de grandes obras de desecación, que han modificado la hidrología de la región, eliminando la vegetación natural de extensas áreas y afectando así los hábitats para la fauna.

5. LA GESTION AMBIENTAL EN EL DEPARTAMENTO DE ROCHA

El departamento de Rocha presenta características propias en lo referente a la gestión ambiental. Su desarrollo ha desembocado en extensas áreas ocupadas por arrozales y praderas ganaderas. Este desarrollo se debe principalmente a la diversidad y disponibilidad de los recursos naturales que se encuentran en la región (Damiani, 1993).

Un punto importante a tener en cuenta para el Uruguay, es la falta de un marco jurídico específico en lo que se refiere al ordenamiento territorial y a la organización de áreas protegidas. Otro punto a tener en cuenta es la diversidad de oficinas públicas que tienen ingerencia en la toma de decisiones ambientales. Desde 1971 hasta comienzos de 1990, existía el Instituto Nacional para la Preservación del Medio Ambiente (INPMA), que funcionaba como una oficina adjunta al Ministerio de Educación y Cultura (MEC). El marco en el que funcionaba este organismo era interinstitucional, contando con miembros del gobierno y de los intereses privados. En la actualidad, el Ministerio de Cultura (MEC), a través de la Comisión del Patrimonio Histórico, Artístico y Cultural de la Nación, supervisa los hallazgos arqueológicos y apoya proyectos al respecto en el área.

A partir de 1990, el Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA) es el responsable de dar los lineamientos en lo referente al ordenamiento territorial a nivel nacional. El MVOTMA, al ser un ministerio muy nuevo, carece de la tradición y el apoyo político necesarios para llevar a cabo planes de ordenamiento amplios. De todas formas, existen ciertos avances en lo referente a este punto, ya que el MVOTMA ha comenzado con algunas acciones al respecto en la zona.

Otro organismo que cumple funciones en el departamento de Rocha es el gobierno departamental, la Intendencia Municipal de Rocha (IMR), el más importante en el momento de la toma de decisiones, ya que representa a los actores sociales y políticos.

El Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) que, por intermedio de la Dirección General de Recursos Naturales (DGRRNN) nuclea, a su vez, a la Dirección de Suelos y Aguas, cumple importantes funciones en lo referente a la gestión ambiental. Bajo su jurisdicción se encuentran también la Comisión Nacional de Estudio Agroeconómico de la Tierra (CONEAT) y la Dirección Forestal.

El Ministerio de Defensa (MD) posee importantes superficies de tierra en el departamento de Rocha, los Parques de San Miguel y Santa Teresa. El Ministerio de Transporte y Obras Públicas (MTO), por otro lado, a través de la Dirección Nacional de Hidrografía, regula los temas referentes al uso de las aguas, tanto las navegables como los recursos hídricos propiamente dichos.

El Ministerio de Turismo (MT) se encuentra encargado de fomentar planes para la región. Encontramos también a la Oficina de Planeamiento y Presupuesto (OPP), que cumple funciones de apoyo a través de la programación presupuestaria y la planificación de las diferentes áreas del país.

El Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA), dependiente del MGAP, realiza importantes investigaciones en el área en lo referente al cultivo del arroz.

Además de los organismos antes mencionados encontramos a las Organizaciones No Gubernamentales (ONGs) locales y nacionales, que cumplen un rol importante en lo que respecta al planteo de las problemáticas referentes a los Humedales del Este. En la zona de los Humedales del Este se encuentran trabajando dos proyectos que cuentan con financiación externa (Alerta a la Vida y el Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable de los Humedales del Este, PROBIDES). En 1997 este Programa, PROBIDES, presentó los Avances del Plan Director para esta región donde se plantean propuestas para la zonificación y estrategias para la gestión de la cuenca de la laguna Merín.

De lo anteriormente descrito se puede ver que será muy difícil tomar decisiones a corto o mediano plazo en lo que respecta a gestiones ambientales, ya que los decisores son muchos y debe de haber un consenso para las mismas.

BIBLIOGRAFIA

- ACHAVAL, F. Y A. OLMOS, 1997. Anfibios y Reptiles del Uruguay. Barreiro y Ramos S.A., Montevideo. 128 pp.
- ALONSO, E. Y C. LEONI, 1994. Monte psamófilo espinoso. Una imagen de lo que fue la costa uruguaya. Bañados del Este. Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable de los Humedales del Este. 2:12.
- BEZZEL, E. Y R. PRINZINGER, 1990. Ornithologie, 2. Auflage. Eugen Ulmer Vlg., Stuttgart.
- CARDEZO, M. J., 1989. Caracterización de la fauna macrobentónica de la Laguna de Rocha (Uruguay). Tesis de Licenciatura, Universidad de la República, Facultad de Humanidades y Ciencias. 95 pp.
- CLARA, M., 1994. First approach of a management plan for Laguna de Rocha, Rocha Municipality, Uruguay, South America. Ministry of Transport, Public Works and Water Management, Lelystad, Holanda. 32 pp.
- DAMIANI, O., 1993. Gestión ambiental de los humedales de la cuenca de la Laguna Merín. N° 6: Marco Jurídico-Institucional de la gestión ambiental del departamento de Rocha. Centro Interdisciplinario de Estudios sobre el Desarrollo, Uruguay, Serie Investigaciones N° 107.
- KÄUFLE, P., 1995. Nestbau, Brutmerkmale und Reaktionen zu Nestnachbarn von Brillensichler (*Plegadis chihî*) und Patagonienmöwe (*Larus maculipennis*) an der Laguna de las Nutrias im Südosten Uruguays. Diplomarbeit, Philipps Universität Marburg, Fachbereich Biologie, Zoologie. 104 pp.
- LAGOMARSINO, F.; R. RODRÍGUEZ; J. RUDOLF; R. SPÍNOLA Y F. RILLA, 1988. Area Ramsar del Uruguay, ¿Desarrollo o destrucción? Rev. Medio Ambiente. Chile. 9(1): 63-77.
- MANEYRO, R.; F. FORNI Y M. SANTOS. 1995. Anfibios del departamento de Rocha. Serie de Divulgación Técnica I, Probides. 24 pp.
- MONTAÑA, J. R. Y J. BOSSI. 1995. Geomorfología de los humedales de la cuenca de la Laguna Merín en el departamento de Rocha. Univ. de la República, Fac. de Agronomía, PROBIDES. 32 pp.
- RUDOLF, J. C., S. UMPIÉRREZ, M. RETAMOSA, R. RODRÍGUEZ-MAZZINI, M. SANTOS Y M. CLARA. 1995. Comunidad de aves de la barra de la laguna de Rocha (Uruguay): diversidad y tiempo de permanencia. V Congreso de Ornitología Neotropical, Asunción, Paraguay:37.

SUGIO, K. 1984. Fluctuaciones do nivel marinho nos últimos milenios. Rev. Mus. Paulista, 29:125-141.

VAZ FERREIRA, R. Y A. GERHAU, 1975. Comportamiento epimelético de la rana común *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae). I. Atención a la cría y actividades alimentarias y agresivas relacionadas. Physis, 34(88):1-14.

ANEXO:

Glosario de los nombres científicos y vernáculos utilizados en el texto

<i>Acanthochelys spixii</i>	tortuga de canaleta
<i>Agelaius flavus</i>	dragón
<i>Agelaius thilius</i>	alférez
<i>Akodon azarae</i>	ratón de campo
<i>Anas flavirostris</i>	pato barcino
<i>Anas georgica</i>	pato pardo
<i>Anas versicolor</i>	pato capuchino
<i>Androtrichum triginum</i>	pasto
<i>Arctocephalus australis</i>	lobo fino
<i>Arenaria interpres</i>	revuelvepedras
<i>Balaenoptera physalus</i>	rorcual común
<i>Balanus improvisus</i>	balano
<i>Blastoceros dichotomus</i>	ciervo de los pantanos
<i>Brevoortia sp.</i>	lacha
<i>Bufo dorbignyi</i>	sapito de jardín
<i>Bufo arenarum</i>	sapo grande
<i>Butia capitata</i>	palma butiá
<i>Caiman latirostris</i>	yacaré
<i>Calidris fuscicollis</i>	chorlito rabadilla blanca
<i>Calystegia soldanella</i>	
<i>Canna glauca</i>	achira
<i>Caretta caretta</i>	tortuga falsa carey
<i>Cephalanthus glabratus</i>	sarandí colorado
<i>Cerdocyon thous</i>	zorro de monte
<i>Cereus uruguayensis</i>	tuna
<i>Circus buffoni</i>	gavilán alilargo
<i>Colletia paradoxa</i>	espinas de la cruz
<i>Coscoroba coscoroba.</i>	ganso blanco
<i>Croton campestris</i>	crotón
<i>Cygnus melancoryphus</i>	cisne de cuello negro
<i>Charadrius collaris</i>	chorlito de collar
<i>Charadrius falklandicus</i>	chorlito doble collar
<i>Charadrius semiplamatus</i>	chorlo semipalmado
<i>Chauna torquata</i>	chajá
<i>Chelonia mydas</i>	tortuga verde
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	picaflor común
<i>Chthonerpeton indistinctum</i>	cecilia
<i>Dermochelys coriacea</i>	tortuga laúd
<i>Diomedea melanophrys</i>	albatros de ceja negra
<i>Echinodorus longiscapus</i>	cucharón
<i>Eichhornia crassipes</i>	camalote
<i>Elanus leucurus</i>	halcón blanco
<i>Ephedra tweediana</i>	cola de caballo
<i>Erodona mactroides</i>	almeja



<i>Erythrina crista-galli</i>	ceibo
<i>Felis geoffroyi</i>	gato montés
<i>Fulica leucoptera</i>	gallareta de alas blancas
<i>Fulica rufifrons</i>	gallareta frente roja
<i>Furnarius rufus</i>	hornero
<i>Gallinula chloropus</i>	polla de agua
<i>Gelochelidon nilotica</i>	gaviotín pico corto negro
<i>Hibiscus cisplatinus</i>	hibisco
<i>Himenops perspicillata</i>	viudita negra de bañado
<i>Holochilus brasiliensis</i>	rata de agua chica
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	paragüita
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	carpincho
<i>Hydromedusa tectifera</i>	tortuga cabeza de víbora
<i>Hyla sanborni</i>	ranita enana
<i>Hyla pulchella</i>	rana trepadora
<i>Iris pseudacorus</i>	iris
<i>Juncus acutus</i>	junco
<i>Laenoeris culveri</i>	poliqueto
<i>Larus belcheri</i>	gaviota cola banda negra
<i>Larus dominicanus</i>	gaviota común
<i>Larus macullipennis</i>	gaviota chica capuchón pardo
<i>Lemna sp.</i>	planta flotante
<i>Leptodactylus gracilis</i>	rana saltadora
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	rana común
<i>Limosa haemastica</i>	becasina de mar
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	comadreja colorada grande
<i>Luziola peruviana</i>	pasto de bañado
<i>Megaptera novaengliae</i>	ballena jorobada
<i>Melanophryniscus montevidensis</i>	sapito de Darwin
<i>Melita mangrovi</i>	poliqueto
<i>Micropogonias furnieri</i>	corvina blanca
<i>Milvago chimango</i>	chimango
<i>Mugil liza</i>	lisa
<i>Myocastor coypus</i>	nutria
<i>Nephtys fluviatilis</i>	poliqueto
<i>Oceanites oceanicus</i>	petrel de las tormentas chico
<i>Odonthestes sp.</i>	pejerrey
<i>Oligoryzomys delticola</i>	ratón colilargo grande
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	ratón colilargo chico
<i>Opuntia arechavaletae</i>	tuna
<i>Oreopholus ruficollis</i>	chorlo canela
<i>Otaria flavescens</i>	lobo común
<i>Oxyrophus r. rhombifer</i>	falsa coral
<i>Panicum racemosum</i>	paja
<i>Pantodactylus s. schreibersi</i>	camaleón marrón
<i>Paralichtys sp.</i>	lenguado
<i>Paspalum lividum</i>	pasto
<i>Paspalum vaginatum</i>	pasto
<i>Penaeus paulensis</i>	camarón
<i>Phaetusa simplex</i>	gaviotín pico grande amarillo
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	biguá común
<i>Philodryas patagoniensis</i>	parejera
<i>Phloxeros portulacoides</i>	
<i>Phoenicopterus chilensis</i>	flamenco
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	ranita de cuatro ojos

Physeter macrocephalus
Plegadis chihi
Pluvialis dominica
Podiceps major
Podiceps rolland
Pogonias cromis
Pontoporia blainvillei
Procellaria aequinoctialis
Pseudis minutus
Ricciocarpus sp.
Rosthramus sociabilis
Sagittaria montevidensis
Salvinia sp.
Scapteromys tumidus
Scinax squalirostris
Scirpus giganteus
Schinus engleri
Schoenoplectus californicus
Senecio argentinensis
Senecio crassiflorus
Serpophaga nigricans
Spartina densiflora
Stercorarius parasiticus
Stercorarius pomarinus
Stercorarius skua
Sterna eurygnatha
Sterna hirundinacea
Sterna hirundo
Sterna superciliaris
Sterna vittata
Sterna maxima
Sterna trudeaui
Tachyuris rubigastrea
Tringa melanoleuca
Tringa solitaria
Tringa flavipes
Tringytes subruficollis
Typha latifolia
Vanellus chilensis
Wolffiella sp.
Zizaniopsis bonariensis
Zonibyx modestus

cachalote
cuervillo de cañada
chorlo pampa
macá grande
macacito común
corvina negra
franciscana
petrel negro barba blanca
rana boyadora
briofita
halcón caracolero
flecha de agua
helechito de agua
rata de pajonal
ranita hocicuda
junco
molle rastrero
junco
senecio
senecio
tiqui tiqui oscuro
junco
gaviota de rapiña chica
gaviota de rapiña pomarina
gaviota de rapiña grande
gaviotín del Brasil
gaviotín común
golondrina de mar
gaviotín pico amarillo
gaviotín antártico
gaviotín real
gaviotín antifaz negro
siete colores de laguna
chorlo de patas amarillas
chorlo solitario
chorlito de patas amarillas
chorlito acanelado
totora
tero
planta flotante
junco
chorlo pacho tostado

LOS HUMEDALES DEL CHACO Y DEL PANTANAL

Jorge Adámoli

*Grupo de Estudios sobre Ecología Regional (GESER),
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,
Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4o. piso, (1428) Buenos Aires, Argentina
Tel.: 54-11-4576-3300 int. 214 - Fax: 54-11-4576-3384
E-mail: jorge@bg.fcen.uba.ar*

87

1. INTRODUCCION

Brasil contiene uno de los más bellos, extensos y diversos conjuntos de humedales del mundo: el Pantanal. Los esfuerzos por mantener la integridad funcional del conjunto de ecosistemas que lo configuran, son crecientes y han generado diversas respuestas positivas, no sólo por parte de los gobiernos estatales y federal, sino también importantes contribuciones de organismos internacionales (Adámoli, 1995). Las argumentaciones pueden diferir en los enfoques y objetivos, pero sistemáticamente incluyen dos definiciones clave:

- El mayor humedal del mundo
- El humedal más diverso del mundo.

Más importante que verificar el grado de exactitud de dichos postulados, lo esencial es rescatar la línea argumental que con tanto éxito utilizan los colegas brasileños, para utilizarla en la conservación de los humedales chaqueños, ya que comparten similares atributos en cuanto a belleza, extensión y diversidad (Morello y Adámoli, 1968).

Tengo el privilegio de haber trabajado intensamente en ambas regiones, de haberlas recorrido infinidad de veces en todos los medios posibles, de haberlas estudiado y descrito tanto a las escalas de las imágenes satelitarias, como a nivel de los relevamientos de sus comunidades vegetales. Trabajé en las porciones argentina, paraguaya, boliviana y brasileña del Chaco, así como en las partes brasileña, boliviana y paraguaya del Pantanal. Para ambas regiones elaboré mapas en los que fueron divididas en subregiones ecológicas, describiendo las características ambientales y las comunidades que las integran (Morello y Adámoli 1968, Adámoli *et al.* 1972, Adámoli, 1982). Tanto en el Chaco como en el Pantanal, hay subregiones fuertemente inundables cuya definición como humedales es obvia. Otras subregiones presentan características intermedias que también corresponden a la definición de humedales, aunque durante los años secos resulte difícil imaginar que puedan satisfacerse los requisitos funcionales de los mismos.

Todo esto me permite intentar comparar algunos elementos comunes entre ambas regiones, no para competir por primeros puestos, sino para utilizar argumentos que demostraron ser exitosos para el Pantanal, a favor de proyectos conservacionistas y de desarrollo sustentable para el Chaco. Más que eso, permitiría también formular proyectos integrados a nivel del Mercosur.

2. CARACTERIZACION COMPARATIVA

2.1. Localización y superficie

El Pantanal tiene una superficie de 138.000 km² que se extienden, fundamentalmente, sobre la margen izquierda del río Paraguay, en territorio brasileño. Los ríos tributarios corren de Este a Oeste. Se extiende desde los 16° S hasta los 21° S lo que equivale a poco menos de 600 km en línea recta (Figura 1). Tiene un ancho máximo de 250 km, entre los meridianos de 55° O y 57° 30' O.

A diferencia del Pantanal, el Chaco se extiende fundamentalmente sobre la margen derecha de los ríos Paraguay y Paraná, a lo largo de 1.400 km en línea recta (900 km sobre el Paraguay y 500 km sobre el Paraná), entre los paralelos de 19° S y 31° S (Figura 2). Los ríos tributarios corren de oeste a este. La superficie total de la región chaqueña es de aproximadamente 1.000.000 km² de los cuales, el Chaco Húmedo, que concentra la mayor oferta de humedales, ocupa alrededor del 25 %, correspondientes a una franja de aproximadamente 200 km de ancho entre los meridianos de 58° O y de 60° O. Es importante resaltar que se tendrán en cuenta otros conjuntos de humedales chaqueños ubicados mucho más al Oeste, vinculados fundamentalmente con los ríos Pilcomayo y Bermejo, y en menor medida Timaní, Juramento/Salado y Dulce.

2.2. Rasgos biogeográficos

En el Pantanal predomina la influencia biogeográfica de la región de los Cerrados. El linaje amazónico se expresa básicamente a lo largo de la planicie de inundación del río Paraguay, mientras que la Provincia Paranaense se manifiesta en el área de los tributarios del sudeste. El sur del Pantanal, es de linaje claramente chaqueño (Adámoli, 1982), lo que será tenido en cuenta a la hora de analizar las respectivas superficies.

Biogeográficamente el Chaco es, en sí, una unidad biogeográfica, aunque con componentes fuertemente contrastantes como son el Chaco Húmedo y el Chaco Seco. En los pajonales del Sudeste (Bajos Submeridionales) existen fuertes influencias pampeanas. Los linajes amazónico y paranaense se manifiestan en las planicies de inundación de los ríos Paraguay y Paraná, y en los bosques en galería del este de la región. Por el oeste, también en ambientes sujetos a modelado fluvial, aparecen elementos florísticos vinculados con las Yungas.

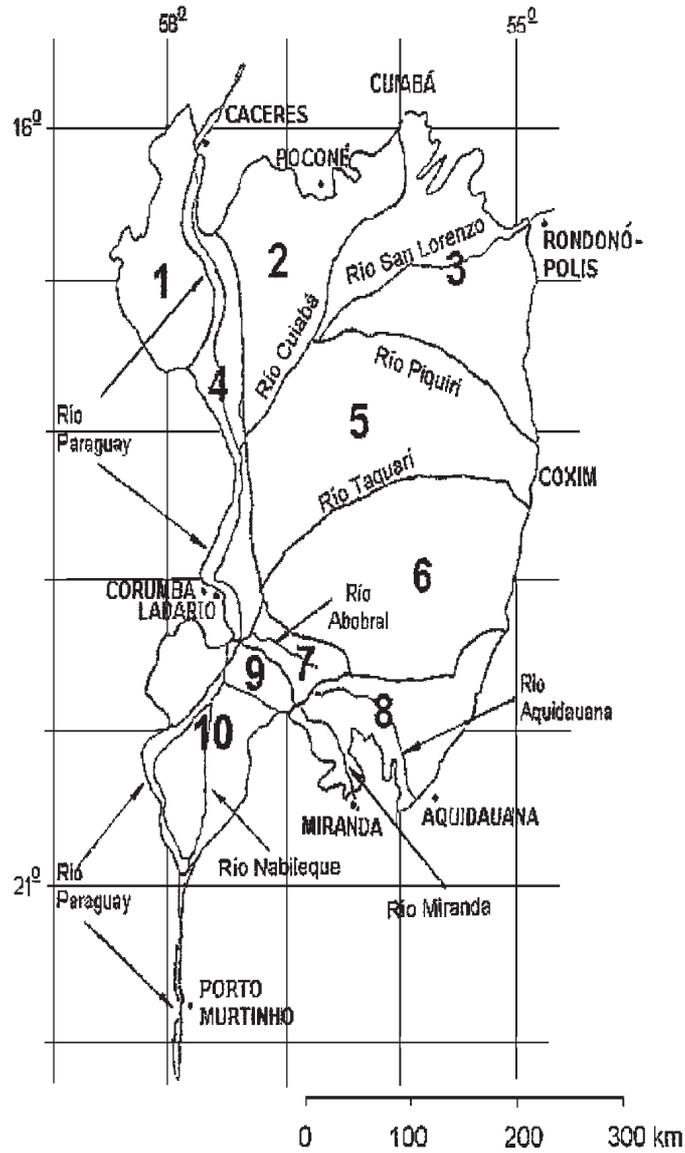


Fig. 1: Subregiones del Pantanal Matogrossense. 1. Pantanal de Cáceres, 2. Pantanal de Poconé, 3. Pantanal de Barão de Melçao, 4. Pantanal del Paraguay, 5. Pantanal de los Paiaguás, 6. Pantanal del Nhecolândia, 7. Pantanal de Abobral, 8. Pantanal del Aquidauana-Negro, 9. Pantanal de Miranda, 10. Pantanal de Nabileque.

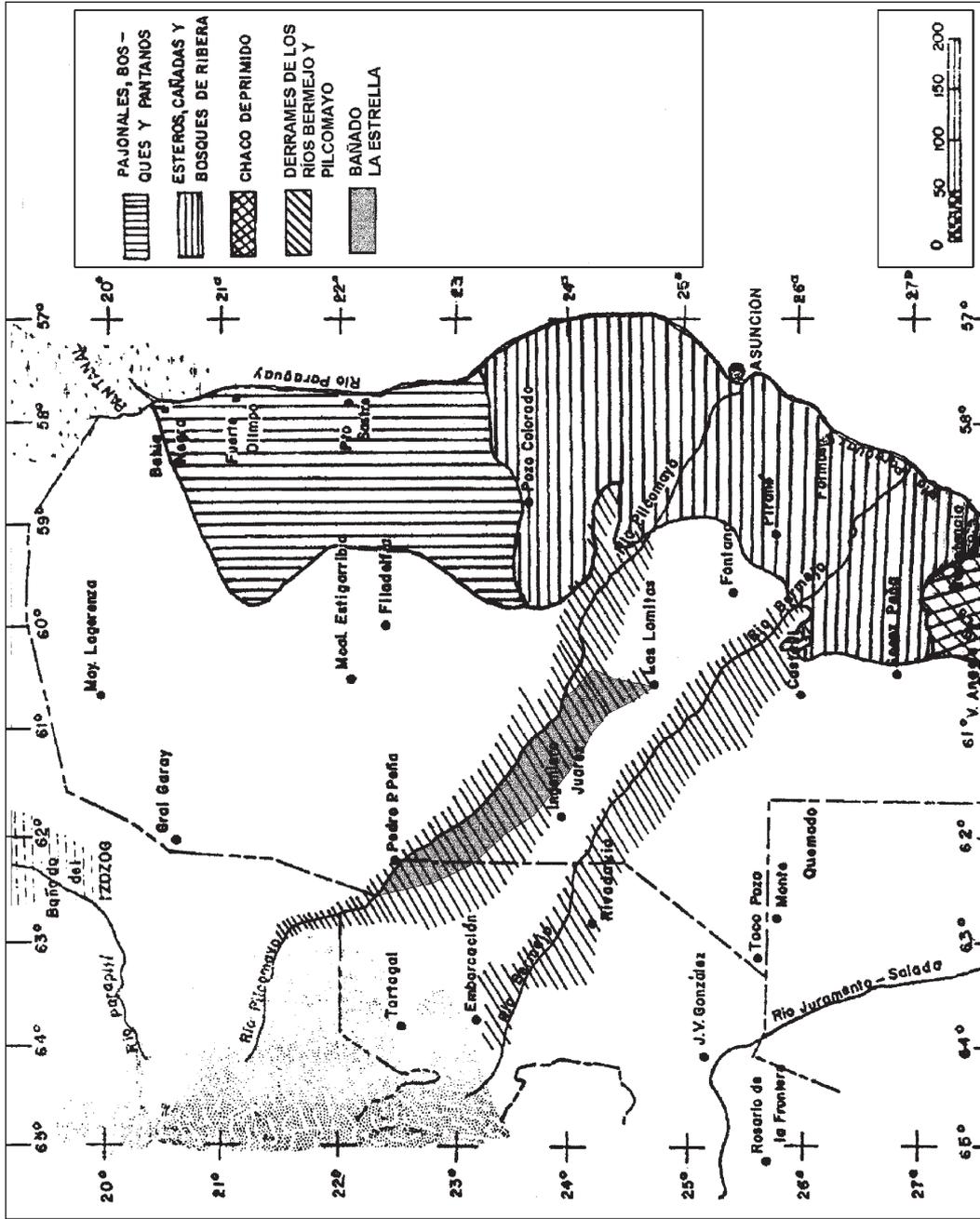


Fig. 2: Humedales del Chaco

2.3. Rasgos climáticos

Precipitaciones

En el Pantanal las lluvias medias anuales varían entre 900 mm en el sudoeste y casi 2.000 mm en el norte y nordeste, mientras que en el Chaco las precipitaciones siguen un claro gradiente longitudinal, con registros máximos de 1.300 mm en el este y mínimos de 500 mm en el oeste, valores que en los bolsones áridos son sensiblemente inferiores. En ambas regiones las lluvias presentan concentración estival. En el Chaco húmedo el período seco es menos riguroso que en el Pantanal, mientras que en el Chaco Seco el período sin lluvias y el déficit hídrico alcanzan valores muy superiores a los del Pantanal (OEA, 1969).

Temperatura

Las temperaturas medias anuales varían en torno de 24°C en el Pantanal, y de 26°C a 18°C en el Chaco. Las amplitudes térmicas anuales son mucho más pronunciadas en el Chaco que en el Pantanal. En el Chaco Seco (una faja ubicada en las proximidades de la frontera entre Salta, Chaco y Formosa y cubriendo todo Santiago del Estero), se registra el denominado Polo de Calor de América del Sur (Prohaska, 1959), con una máxima absoluta del orden de los 48°C, valor muy superior al registrado en el Pantanal. Asimismo, las mínimas en el Chaco son sensiblemente inferiores a las del Pantanal. Mientras que en el Pantanal las heladas son excepcionales, en el Chaco ocurren en toda la región durante varios días al año, con intensidad y frecuencia que aumentan hacia el sur de la región (OEA, 1969).

2.4. Infraestructura

Existen importantes diferencias en cuanto a la oferta de infraestructura que presenta cada región. Es importante tener en cuenta estos elementos para el diseño de una política para la conservación y el desarrollo sustentable. Con políticas débiles una mayor infraestructura instalada puede actuar como factor que potencie la pérdida de recursos, mientras que con políticas activas, puede ser un poderoso elemento para una gestión positiva.

Ciudades

Dentro del Chaco existe un gran número de ciudades y pueblos: capitales provinciales como Resistencia, Formosa y Santiago del Estero; ciudades grandes como Metán, Reconquista, Sáenz Peña, Pirané, La Banda y centenares de ciudades menores, pueblos y localidades de pequeño porte.

Dentro del Pantanal por el contrario, no existe ningún núcleo urbano. Las mayores concentraciones humanas ocurren en las sedes de las grandes estancias. Las ciudades como Corumbá, Miranda, Aquidauana, Coxim, Rondonópolis, o Cáceres, están en la inmediata periferia de la región, pero estrictamente asentadas sobre ambientes que no forman parte del Pantanal. Esta discusión es importante, pues los criterios para comparar ambas regiones deben ser equivalentes. Es la misma situación de ciudades como Asunción, Corrientes, o Santa Fe, con respecto al Chaco. Otras ciudades como Cuiabá y Campo Grande, tienen una fuerte actividad turística vinculada con el Pantanal, a pesar de encontrarse a distancias del orden de los 100 kilómetros de la región, situación equivalente a las ciudades de Tucumán y Salta, e inclusive Córdoba, La Rioja y Catamarca, en relación al Chaco.

Centros de investigación científica y tecnológica

En el Pantanal existen campos experimentales dependientes de entidades federales como la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), de las universidades o gobiernos

estadales o de los organismos de conservación, todos los cuales tienen sus sedes administrativas fuera de la región. Por el contrario, las diversas ciudades chaqueñas son sede de numerosas universidades nacionales, estaciones experimentales y agencias de extensión del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), así como numerosos organismos científicos y técnicos vinculados con las administraciones nacional o provinciales.

Red vial

La única ruta de jerarquía que atraviesa el Pantanal es la que une Campo Grande con Corumbá, parcialmente pavimentada. Mucho más precaria es la ruta Transpantaneira que une Poconé con Porto Jofre. No hay una red de caminos que permita realizar una visita completa por la región puesto que, aparte de las dos rutas mencionadas, sólo existen sendas de acceso desde alguna de las ciudades periféricas, a los establecimientos rurales.

Por el contrario, la red vial que atraviesa la región chaqueña incluye gran número de rutas nacionales y provinciales pavimentadas a lo largo de miles de kilómetros, así como numerosas rutas que, si bien son insuficientes, permiten recorrer en todos los sentidos a la región.

Ferrocarriles

La línea que une San Pablo con la ciudad boliviana de Santa Cruz de la Sierra, (pasando por Campo Grande y Corumbá), es la única que atraviesa el Pantanal, por el sur de la región. Por el contrario, la región chaqueña tiene una amplia red ferroviaria que, a pesar de la clausura de gran cantidad de ramales, mantiene su valor estratégico.

Agricultura

Las restricciones ambientales del Pantanal, determinan que la agricultura ocupe superficies ínfimas. Una superficie levemente mayor está ocupada por pasturas cultivadas, no obstante lo cual representa un bajísimo porcentaje del total regional.

Por el contrario, grandes extensiones de la región chaqueña están ocupadas por la agricultura, como la poderosa actividad algodonera con centro en la Provincia del Chaco, cultivos de poroto y soja, particularmente en la faja occidental del Chaco Salteño, agricultura irrigada de larga tradición en Santiago del Estero, y las arroceras, de gran desarrollo en Chaco y Formosa.

Electricidad

En el Pantanal no existe red eléctrica, con excepción de la línea que lo atraviesa, llevando el fluído hasta Corumbá. Todos los pueblos de la región chaqueña, cuentan con energía eléctrica.

3. ¿CUAL ES EL LIMITE HASTA EL CUAL UNA SUBREGION PUEDE SER DESCRITA COMO UN HUMEDAL?

Esta es una pregunta clave, en términos generales para quienes trabajan con humedales y, en particular, para que un análisis de relaciones entre el Pantanal y el Chaco pueda hacerse sobre bases efectivamente comparables. El tema pasa por la falta de precisión espacial en las definiciones de humedales. Una laguna en el medio de una región desértica es un humedal, lo cual no habilita a caracterizar a dicha región como un macrohumedal. Por otra parte, el Delta del Paraná contiene varias comunidades no, o excepcionalmente inundables (Kandus y Adámoli, 1993, Malvárez, 1997). Si bien dichas comunidades no se encuadran dentro de las definiciones de humedales, las profundas relaciones funcionales, los intercambios energéticos y de nutrientes, el papel de estos ambientes de tierra firme como refugios o sitios de nidificación de numerosas especies que se alimentan en los humedales propiamente dichos, han generado un consenso generalizado sobre el papel clave que desempeñan a un nivel regional o al menos subregional, lo que llevó a considerar al conjunto como parte de un macrosistema de humedales.

Seguramente, el tema debería ser planteado combinando los conceptos de la Ecología del Paisaje y de la Biología de la Conservación. Una unidad espacial formada por una matriz de humedales *sensu stricto*, que contenga a un conjunto de parches y corredores de unidades formadas por “no humedales”, debería ser considerada un macrohumedal, como es el caso del Delta. La distribución espacial de los elementos, la conectividad entre ellos, las relaciones entre tamaño y forma de los humedales y de los no humedales y especialmente datos que permitan decidir sobre distancias críticas entre humedales *sensu stricto*, serían elementos que deberían formar parte de los criterios de decisión. En el otro extremo, una región árida con algunos humedales *sensu stricto* dispersos, no conectados, y separados por grandes distancias entre sí, no podría ser calificada como un macrohumedal.

La mayor parte del Chaco Húmedo, así como la mayor parte del Pantanal, podrían calificarse sin dificultades como macrohumedales o “humedales subregionales”. La discusión más importante para los fines específicos de este trabajo, pero sobre todo para la definición de los conceptos funcionales que permitirían definir a los macrohumedales, se daría en torno a las subregiones o unidades territoriales intermedias es decir, que contienen humedales, pero sólo en una proporción reducida de su área total. La proporción del territorio ocupada por los humedales *sensu stricto* sería una buena aproximación para este tipo de definiciones, pero no sería suficiente. Tomando como ejemplo a la Pampa Seca, la misma quedaría al margen de una definición regional de macrohumedales, pero considerando al sistema de las lagunas Encadenadas, formarían un importante macrohumedal de nivel subregional, donde pesaría mucho la forma y la conectividad que presentan sus elementos componentes.

4. CRITERIOS PARA COMPARAR LA OFERTA DE HUMEDALES DEL CHACO Y DEL PANTANAL

Para poder comparar la oferta de humedales de las regiones del Chaco y del Pantanal, es necesario establecer criterios de inclusión (y por descarte de exclusión), lo suficientemente explícitos como para poder ser revisados y eventualmente rebatidos.

Un primer tema crítico se refiere a la planicie de inundación del río Paraguay, cuyo funcionamiento es condicionado por la topografía del Pantanal y condiciona, a su vez, a la mayor parte de los procesos regionales (Adámoli y Pott, 1996). Como tal, no caben dudas acerca de su inclusión en el cómputo de humedales de la región.

De acuerdo con mis propios criterios sobre el límite Sur del Pantanal, esta región termina en la confluencia del río Paraguay y el Nabileque, pues a partir de allí cambian el régimen hidrológico y la fluviomorfología (Adámoli, 1995). Esta precisión es importante, porque a partir de dicho punto hasta la desembocadura en el río Paraná, la planicie del río Paraguay conforma una unidad.

Existen numerosas razones para establecer una unidad funcional entre las planicies de los ríos Paraguay y Paraná. Cualquier división de carácter regional en determinado nivel de ambas planicies sería arbitraria. Por tal motivo, excluyo a las porciones formadas por ambos ríos de la contabilidad de humedales chaqueños, para formar una nueva unidad. Esta exclusión permite, a su vez, pensar en el mencionado eje fluvial como la columna vertebral del portentoso sistema de humedales sudamericanos que tienen al Pantanal como componente Norte, al Delta en el Sur, al complejo de los esteros del Iberá, las cañadas correntinas, y los esteros del Ñeembucú como aporte oriental y al Chaco como aporte occidental.

Excluyo de la contabilidad de humedales del Pantanal a los denominados Pantanales de Jacadigo, Nabileque y Bodoquena, porque los mismos presentan un claro linaje chaqueño. No los incluyo en el Chaco, sino que formo con los mismos un conjunto Chaco-Pantanal.

El sector este del Pantanal difícilmente calificaría como humedal, porque en él las inundaciones, cuando ocurren, son localizadas, muy cortas y de niveles muy bajos. No lo incluyo en el Pantanal, pero dejo constancia de su presencia en otro rubro.

Entre la oferta de humedales del Chaco incluyo obviamente a todas las subregiones del Chaco Húmedo, a las que les sumo otras subregiones vinculadas con los grandes ríos que atraviesan el Chaco Seco:

- a. El interfluvio Teuco-Bermejito anualmente inundado por las crecientes del Bermejo, que presenta gran cantidad de lagunas, cañadas y espiras de meandros con agua durante todo el año (Adámoli *et al.* 1990) Incluyo en el mismo a las Lagunas San José y Yema.
- b. El área del Bañado La Estrella que canaliza las aguas desbordadas por el río Pilcomayo, como consecuencia de la colmatación del curso del mismo en las proximidades del límite entre Salta y Formosa. No incluyo al Estero Patiño, que antiguamente recibía los desbordes del Pilcomayo, por no disponer de información actualizada sobre el estado del mismo (registra un importante desecamiento).
- c. Los Bañados del Quirquincho en la Provincia de Salta, que reciben a los derrames de los ríos Dorado y Del Valle. No incluyo a los Bañados de Figueroa en Santiago del Estero, porque debido al conjunto de obras de Cabra Corral, Miraflores y El Tunal, así como por los canales construídos, los mismos estarían en proceso de desecación.
- d. Las salinas del Chaco Seco y Arido y los ambientes tributarios.
- e. La Laguna Mar Chiquita en Córdoba y el conjunto de bañados del río Dulce que la alimentan por el Norte.

Las superficies correspondientes a cada uno de los elementos componentes arriba descritos, fueron estimadas en forma puramente indicativa, tomando como base los mapas publicados por la OEA para la Cuenca del Plata (OEA, 1969) y los relevamientos locales en la región chaqueña (Morello y Adámoli, 1968, Adámoli *et al.* 1972) y en el Pantanal (Adámoli, 1995).

Humedales estrictamente chaqueños

Subregiones del Chaco Húmedo	120.000 km ²
Interfluvio Teuco-Bermejito	10.000 km ²
Bañado La Estrella extendido	10.000 km ²
Laguna Mar Chiquita y Bañado del Dulce	7.000 km ²
Bañados del Quirquincho	2.000 km ²
Salinas del Chaco Seco y Chaco Arido	3.000 km ²
Total	152.000 km²
Humedales del área Chaco-Pantanal	10.000 km²
Humedales del Pantanal inundable	100.000 km²
Porción no o poco inundable del Pantanal	30.000 km²
Humedales del eje Paraguay-Paraná-Delta	30.000 km²
Conjunto Iberá, cañadas correntinas, Ñeembucú	25.000 km²
TOTAL DE HUMEDALES DEL GRAN EJE N-S	347.000 km²

5. CONCLUSIONES

Como fue planteado al comienzo, el objetivo de este trabajo es reproducir una estrategia que el Brasil utilizó con gran éxito para promocionar al Pantanal como gran atracción a nivel nacional e internacional. Esto le permite captar importantes recursos esencialmente del turismo, pero también de organismos internacionales interesados en la conservación y en el desarrollo sustentable.

Dentro de las estrategias de conservación, cabe pensar en las posibilidades a nivel nacional, como también una estrategia a nivel del Mercosur, tomando como columna vertebral a los ríos Paraguay-Paraná.

Es importante destacar que una estrategia que involucre al Chaco debe tener un eje en el Chaco Húmedo, pero es evidente que el conjunto del Chaco, con todos los ambientes de humedales incluídos en el Chaco Seco y el Chaco Arido, por su gran y diversa oferta de recursos naturales, y también por los aspectos mencionados al comienzo vinculados con la sólida oferta de infraestructura, constituye un potencial muy poco explorado en los términos arriba mencionados.

BIBLIOGRAFIA

- ADÁMOLI, J., R. NEUMAN, A. D. RATIER DE COLINA Y J. MORELLO, 1972. El Chaco Aluvional Salteño. Rev. Ing. Agr. INTA, 3, IX (5): 165-237.
- ADÁMOLI, J., 1982. O Pantanal e suas relacoes fitogeográficas com os Cerrados: discussao sobre o conceito de "Complexo do Pantanal". Anais XXXII Cong. Nac. de Bot., Teresina, pp. 109-119.
- ADÁMOLI, J., E. B. SENNHAUSER, J. M. ACERO, Y A. J. RESCIA, 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* (17), 491-500.
- ADÁMOLI, J., 1995. Diagnóstico do Pantanal: características ecológicas e problemas ambientais. Brasília, Minist. do Meio Ambiente - Prog. Nac. do Meio Ambiente. 50 pp.
- ADÁMOLI, J. Y A. POTT, 1996. Caracterización ecológica y fitosociológica del Pantanal de Paiaguás. Pastizales y Sabanas en América Latina. Sarmiento, G. y Cabido, M. (eds) CYTED CIELAT, Venezuela.
- KANDUS, P. Y J. ADÁMOLI, 1993. Freshwater marsh vegetation response to flooding patterns in the lower delta of the Parana river. *Wetlands Ecol. and Manag.* 2-4. pp.213-222.
- MALVÁREZ, I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones de paisaje. Tesis Doctoral, UBA, Buenos Aires, 167 p.
- MORELLO, J. Y J. ADÁMOLI, 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. II. INTA, Serie Fitogeográfica (10), 1-126.
- ORGANIZACIÓN DE ESTADOS AMERICANOS (OEA), 1969. Cuenca del Plata: estudio para su planificación y desarrollo. 3 vols.
- PROHASKA, 1959. El Polo de Calor de América del Sur. IDIA: 141.

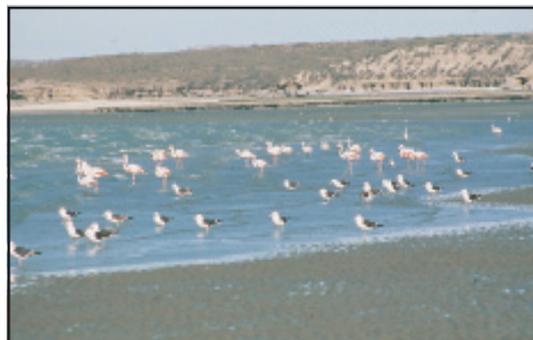
PARTE II



Carpinchos (*Hydrochaeris hydrochaeris*)
descansando en un bosque en galería
aledaño a un arroyo
(Villaguay, República Argentina) - (R. D. Quintana)



Algunas actividades humanas afectan los
humedales a través de la modificación del
régimen hidrológico. Zanjas de drenaje
para forestaciones
(Bajo Delta, República Argentina) - (R. F. Bó)



Aves acuáticas costeras en la Península de Valdés
(Provincia de Chubut,
República Argentina) - (D. Blanco)



Erythrina crista-galli
Felis geoffroyi
Fulica leucoptera
Fulica rufifrons
Furnarius rufus
Gallinula chloropus
Gelochelidon nilotica
Hibiscus cisplatinus
Himenops perspicillata
Holochilus brasiliensis
Hydrocotyle bonariensis
Hydrochoerus hydrochaeris
Hydromedusa tectifera
Hyla sanborni
Hyla pulchella
Iris pseudacorus
Juncus acutus
Laenoeris culveri
Larus belcheri
Larus dominicanus
Larus macullipennis
Lemna sp.
Leptodactylus gracilis
Leptodactylus ocellatus
Limosa haemastica
Lutreolina crassicaudata
Luziola peruviana
Megaptera novaengliae
Melanophryniscus montevidensis
Melita mangrovi
Micropogonias furnieri
Milvago chimango
Mugil liza
Myocastor coypus
Nephtys fluviatilis
Oceanites oceanicus
Odonthestes sp.
Oligoryzomys delticola
Oligoryzomys flavescens
Opuntia arechavaletae
Oreopholus ruficollis
Otaria flavescens
Oxyrophus r. rhombifer
Panicum racemosum
Pantodactylus s. schreibersi
Paralichtys sp.
Paspalum lividum
Paspalum vaginatum
Penaeus paulensis
Phaetusa simplex
Phalacrocorax olivaceus
Philodryas patagoniensis
Philoxeros portulacoides
Phoenicopterus chilensis
Physalaemus biligonigerus

ceibo
 gato montés
 gallareta de alas blancas
 gallareta frente roja
 hornero
 polla de agua
 gaviotín pico corto negro
 hibisco
 viudita negra de bañado
 rata de agua chica
 paragüita
 carpincho
 tortuga cabeza de víbora
 ranita enana
 rana trepadora
 iris
 junco
 poliqueto
 gaviota cola banda negra
 gaviota común
 gaviota chica capuchón pardo
 planta flotante
 rana saltadora
 rana común
 becasina de mar
 comadreja colorada grande
 pasto de bañado
 ballena jorobada
 sapito de Darwin
 poliqueto
 corvina blanca
 chimango
 lisa
 nutria
 poliqueto
 petrel de las tormentas chico
 pejerrey
 ratón colilargo grande
 ratón colilargo chico
 tuna
 chorlo canela
 lobo común
 falsa coral
 paja
 camaleón marrón
 lenguado
 pasto
 pasto
 camarón
 gaviotín pico grande amarillo
 biguá común
 parejera

 flamenco
 ranita de cuatro ojos

EL REGIMEN DE PULSOS EN RIOS Y GRANDES HUMEDALES DE SUDAMERICA

Prof. Juan José Neiff

*Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL)
Casilla de Correo 222 , 3400 Corrientes, Argentina-
email: neiff@arnet.com.ar*

99

1. INTRODUCCION

A partir de los trabajos publicados por ecólogos y biogeógrafos en las últimas décadas, el concepto de HUMEDAL ha demostrado ser inesperadamente fecundo y operativamente aceptable para los latinoamericanos.

Estas áreas caracterizadas por anegamiento y/o inundación más o menos periódico poseen mayor diversidad ambiental y genética que lo que se ha visualizado tiempo atrás. Entendemos que, aprovechando el conocimiento acumulado en los últimos años, podemos intentar una síntesis del tema, especialmente cuando no se dispone hoy de información global a nivel de Sudamérica.

De la revisión de literatura disponible se advierte que los trabajos científicos para humedales producidos en Sudamérica han tenido una escasa difusión y en algunos casos han sido ignorados a la hora de formular generalizaciones sobre el funcionamiento de estos paisajes dentro de la biósfera. Como resultado, muchas de las hipótesis y conceptos producidos en el viejo mundo, son inapropiados para los grandes humedales de Sudamérica (Neiff *et al.*, 1994).

La percepción global de Sudamérica ha sido lograda en varios trabajos de síntesis como los de Fittkau *et al.* (1969), Cabrera y Willink (1973), UNESCO (1981), Morello (1984). Especialmente esta última contribución ayuda a comprender la importancia geográfica y ecológica de las llanuras húmedas en Sudamérica respecto de otras masas continentales.

Se ha señalado que una de las características que distinguen a Sudamérica es la existencia de grandes humedales, 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 encuentra 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 sobrelevados: los macizos de Guayana, de Brasilia, y la cordillera de los Andes, son los grandes centros de distribución de materiales sólidos que reciben las grandes llanuras del subcontinente, como lo señala Morello (1984) y Potter (1994). Esta peculiaridad ha tenido una influencia decisiva cuando se considera tiempos evolutivos, y distingue a Sudamérica del resto de las masas continentales.

La mayor parte de las aguas superficiales de Sudamérica escurren en sentido O-E (ríos Amazonas, Orinoco) y la mayor parte del agua y de los 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 al origen orográfico y a las transformaciones biológicas que ocurren en las extensas planicies de inundación de estos ríos, pueden ser:

- a) **de aguas blancas:** con gran cantidad de arena fina y limo proveniente de los Andes;
- b) **de aguas negras:** con pocos sedimentos y gran cantidad de materia orgánica disuelta y particulada;
- c) **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 escurre superficialmente mayor cantidad de agua respecto de la superficie continental (Neiff, 1997) lo que 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 han recibido y acumulado disturbios ocurridos en la biosfera desde entonces.

Esta característica de Sudamérica resulta muy importante cuando se trata de hacer modelos predictivos de impactos por contaminación u otros disturbios antrópicos, debido a la predominancia de los fenómenos de transporte de elementos (agua, sedimentos, organismos), a diferencia de los *sistemas-lago* que actúan como *acumuladores* de disturbios.

En posición intermedia se encuentran los humedales, donde temporalmente pueden predominar los procesos de acumulación o los de transporte de elementos. Esto obliga a expresar los valores de abundancia de determinado elemento (nutrientes, animales, vegetales) sobre unidades de volumen o sobre unidades de caudal según corresponda. Aquí se explican algunos errores que se cometen frecuentemente al expresar las unidades de abundancia del plancton, o de nutrientes, u otro elemento, o el análisis de complejidad (diversidad, por ej.) para sistemas de río o para grandes humedales.

Igualmente importante es comprender que en los lagos la mayor parte de los flujos de energía y de materiales se dan en sentido vertical, predominando la energía potencial. En los ríos predominan la energía cinética y la gran mayoría de flujos (organismos, sedimentos, etc.) se da en sentido horizontal. Los humedales de anegamiento pueden combinar ambas tendencias y aún encontrarse más cerca de los lagos funcionando como sistemas acumuladores (ej, el Iberá). Los humedales fluviales, cuanto más conectados estén a los pulsos del curso del río, más se comportan como sistemas de transformación y de transferencia de elementos (ej, humedales de las islas actuales de los ríos).

La pendiente de los ríos (o tramo de él) determina que sean de escurrimiento rápido, de tendencia definitivamente vectorial o, como en los ríos de llanura, el escurrimiento sea lento e, incluso, de dirección cambiante. Estos últimos son llamados equipotenciales (Gonzalez Bernaldez, 1981). Ambos tipos de cuencas permiten explicar la extensión, elasticidad, regímenes de variabilidad de los humedales incluidos en ellas y las consecuencias en la organización biótica resultante del mayor o menor movimiento del agua.

La identidad propia de los grandes humedales (wetlands, bañados, banhados, brejos) involucrados en Sudamérica impide caracterizarlos como ecotono. La palabra "ecotono" o transición ecológica utilizada por Clements (1905), y más recientemente aplicada para definir a los humedales (Di Castri *et al.*, 1988; Naiman *et al.*, 1989) y, en especial a las planicies de inundación (Junk *et al.*, 1989; Risser, 1990) ha sido fuertemente cuestionada por Tiner (1993), Neiff (1990b), Neiff *et al.* (1994), Gopal (1994) y otros autores, porque funcionalmente no son "sistemas de transición entre tierra y agua". Esto implica un error conceptual que puede ser peligroso no sólo para el diagnóstico de estos sistemas complejos, sino también para el análisis del impacto de cualquier intervención antrópica.

Varios autores coinciden en la identidad propia de los grandes humedales (Gopal, 1994; Mitsch y Gosselink, 1993; Neiff *et al.*, op. cit.). Los bañados y planicies de inundación son reconocibles como mosaicos de ecosistemas altamente dinámicos, de bordes lábiles, donde la estabilidad y la diversidad están condicionadas primariamente por la hidrología y los flujos de materiales.

Nuestros trabajos de campo en Sudamérica han revelado, por otra parte, la existencia de extensas regiones de humedales, que configuran verdaderos **macrosistemas** de origen y características fisiográficas diversas. Son típicos de las grandes llanuras interiores del continente; poseen áreas de decenas de miles de kilómetros cuadrados y, en conjunto, constituyen sistemas cuyo entendimiento requiere un enfoque metodológico y conceptual propio. Indudablemente este conjunto adquiere especial interés para la comprensión biogeográfica de la Región Neotropical.

Definición y características esenciales

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

“Sistema 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”

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, debido a 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 climas cálidos y húmedos. 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.

102

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 este motivo, es necesario considerarlas macrosistemas. Dentro de estos macrosistemas 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, y 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.

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 del 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 en base a estructura y dinámica de la vegetación, el efecto del fuego, y otros factores.
- La **reciente**, utilizando 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 de los que 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 incluídos 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/evapotranspiración + 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 oxido-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.

Tabla 1:

Elasticidad de algunos grandes humedales

Sistema	Area (*)	Area (+)	Fuente	Cociente de elasticidad
Chaco Oriental	42	3,4	Neiff, en prep.	12,35
Pantanal (Mato Grosso)	131	11	Hamilton <i>et al.</i> , 1996	11,90
Paraná	38	5	Neiff, en prep.	7,6
Iberá	12	7,8	Neiff, en prep.	1,54

(*) área máxima en km² x 10³

(+) área mínima en km² x 10³

Al tomar el cociente de elasticidad en la Tabla 1, se obtiene valores de 12,35 para el Chaco Oriental; 11,90 para el Pantanal (Mato Grosso); 7,6 para el Bajo Paraná y solamente del 1,54 para Iberá. Estos valores cobran interés para interpretar la riqueza de especies y/o de bioformas, la cobertura ocupada por uno u otro tipo de vegetación; pero también cuando es necesario diseñar viviendas, o caminos, o estructuras de servicio, o sistemas de alerta y emergencia.

Sin duda alguna, a diferencia de los sistemas terrestres y acuáticos típicos, los humedales constituyen macrosistemas de alta variabilidad espacio-tiempo. Ello no implica asumir que son sistemas de baja estabilidad.

Los sistemas pulsátiles (como ríos y humedales) se comportan como sistemas en permanente desequilibrio, en los que la variabilidad temporal es una compleja función dependiente de las entradas y salidas de energía y materiales en distintos sitios de la cuenca y de las oportunidades combinatorias de las poblaciones en la misma para ajustar su distribución y abundancia (Neiff, 1990b). Entonces el “equilibrio” sólo puede ser percibido como la envolvente de fluctuación del sistema en una serie histórica de tiempo.

Por lo expresado, *la gran mayoría de los humedales de Sudamérica no son ecotonos o interfases entre ecosistemas acuáticos y terrestres* como fue conceptualizado para la generalidad de los humedales, por Holland, 1988 (FIDE: MAB Digest 4, UNESCO, 1991). Las características de los grandes humedales sudamericanos no están esencialmente descritas por “...un conjunto de características definidas singularmente por escalas de espacio y de tiempo y por la fuerza de las interacciones entre estos mismos sistemas” (en referencia a los sistemas adyacentes a los humedales) *sino por la capacidad de transformación interna de estímulos que ellos tienen, en el espacio geográfico que ocupan los humedales, y sobre los sistemas que reciben su influencia.*

En Sudamérica hay dos tipos bien definidos de Pantanales. Uno de ellos es arenoso, con campos de dunas eólicas, fósiles, escorrentía superficial no organizada, numerosos cuerpos de agua aislados en aguas bajas a intermedias; se los puede denominar humedales de anegamiento o “pantanales”.

La capa impermeable puede estar a escasa distancia de la superficie, o a decena de metros de profundidad. Según la posición de la misma pueden darse dos fases: a) de acumulación (o saturación); b) de inundación, cuando el agua desborda la capacidad de almacenamiento. En esta segunda, son frecuentes las transfluencias de agua a nivel de cuencas o de extensos sectores del paisaje.

El proceso de anegamiento involucra el encharcamiento del suelo, que puede quedar cubierto por hasta dos metros de agua. El exceso de agua en el paisaje se debe a lluvias ocurridas localmente, es decir, en la misma región. El agua infiltra en la arena de las partes más altas (las dunas fósiles) y va surgiendo lentamente en las depresiones a lo largo de semanas. Los solutos del sistema son generalmente cloruros y carbonatos heredados por sedimentos locales de climas anteriores más secos.

Hay escasez de nutrientes debido a la falta de arcillas en el sistema y al régimen de alimentación hídrica. Gran parte de ellos tienen características oligotróficas durante la fase seca del paisaje, y de eutrofia en el período de lluvias debido al aporte y circulación de nutrientes en el agua que ingresa superficialmente. La productividad primaria neta está sustentada fundamentalmente en macrófitos, con valores de 10-15 tn/ha/año que está concentrada en ciclos vegetativos generalmente no mayores de 8 meses (Neiff, 1981b).

El otro tipo de gran humedal corresponde a los humedales de **inundación**. En ellos el encharcamiento del suelo (con una lámina de agua de hasta 2-4 m de espesor) proviene en gran medida de desbordes fluviales, de cauces cuyos caudales se originan en otras regiones. En consecuencia, el cambio energético del sistema se origina fundamentalmente a procesos ocurridos en sectores alejados, por lo cual, el cambio de estado del sistema puede tener uno o varios meses de desfase respecto del área de origen del estímulo meteorológico (ejemplo humedales del Bajo Paraguay).

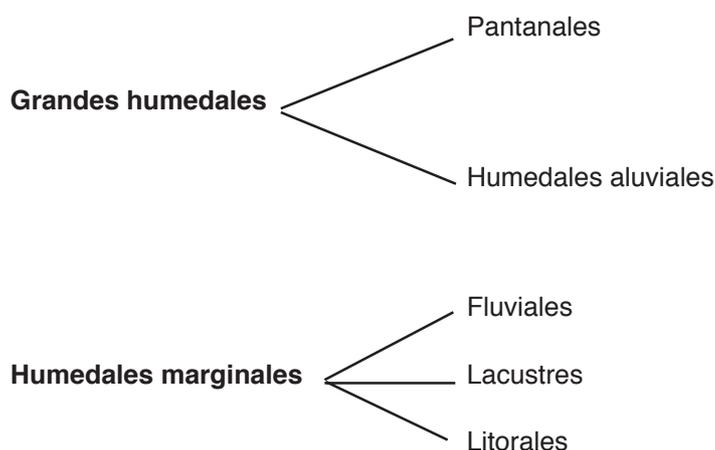
Este tipo de humedal está caracterizado por una dominancia de formas fluviales actuales y antiguas: paleocauces más o menos disipados, albardones, antiguas espiras de meandros, etc. El

escurrimiento dentro de las áreas inundadas es más o menos organizado (aunque muy lento); las corrientes de agua se dividen y subdividen en numerosas vías anastomosadas que tienden a reagruparse aguas abajo.

Los sedimentos son predominantemente finos (arenas muy finas, limos y arcillas); esto resulta en una disponibilidad claramente mayor de nutrientes y otros solutos, y en una mayor salinidad total. Además, la inundación y la mayor movilidad del agua genera el ingreso y/o traslocación importante de materiales (solutos, sedimentos suspendidos, materia orgánica coloidal) y la evapotranspiración tiene menor importancia en el balance de masas (Lesack, 1993, 1995). En los humedales aluviales hay mayor capacidad dinamogénica del paisaje y es posible apreciar diferencias espaciales en relación a la posición de la llanura de inundación respecto del eje de escurrimiento.

Una tipificación de humedales sudamericanos

De acuerdo a los razonamientos expuestos en los párrafos anteriores, entendemos que puede realizarse un ordenamiento de los humedales conocidos hasta ahora en unas pocas clases ordenadas jerárquicamente. Se trata de una tipificación de naturaleza fisiográfica y dinámica, que contempla como parámetros principales el marco geomorfológico y la relación del anegamiento con los sistemas vinculados al humedal. La tipificación es la siguiente:



Definiciones:

<i>Gran humedal.</i>	macrosistema cuyo principal factor ambiental es el anegamiento y, secundariamente, la inundación.
<i>Humedad marginal.</i>	áreas periódicamente cubiertas por el agua en la vecindad inmediata de un gran cuerpo de agua (río, lago, mar) y que depende en forma directa de la dinámica de este último. El principal movimiento del agua es horizontal.
<i>Pantanal.</i>	gran humedal arenoso, con flujo interno no organizado y agua de anegamiento predominantemente de origen local. La gran mayoría constituyen cuencas de captación propia. Hay marcada dominancia del flujo vertical del agua desde y hacia la atmósfera.
<i>Humedal aluvial.</i>	gran humedal limo-arcilloso, con formas fluviales internas, flujo interno organizado y agua de inundación de origen alóctono.

<i>Humedal marginal fluvial.</i>	área inundada periódicamente, vinculada en forma directa a un río, cuya estructura biótica es causa y consecuencia de interacciones bidireccionales con el río, poco recurrentes.
<i>Humedal marginal lacustre.</i>	área inundada periódicamente, vinculada en forma directa a un lago. Bióticamente se comporta generalmente como ecotono entre ecosistemas terrestres y uno o más lagos.
<i>Humedal marginal litoral.</i>	área anegada periódicamente, vinculada en forma directa a la costa marina. La integración biótica está regulada principalmente por factores de variabilidad estacional y nictemeral, recurrentes.

Analogías en otros continentes

Los grandes pantanales pueden considerarse típicos de Sudamérica. Sin embargo, existen ejemplos de ellos en otros continentes. Pueden citarse en África el delta interior del río Níger y la región de confluencia del Nilo Azul y el Nilo Blanco en el Sudán. En el viejo mundo los grandes humedales han sido drenados, “saneados” y transformados desde varios siglos atrás, hasta hacerse prácticamente irreconocibles en la actualidad. Ejemplos de ellos son la llanura húngara y ciertas regiones de las provincias de Guangdong y Jiangsu, en el sudeste de China. En Sudamérica existe por lo menos un caso de este tipo; es el valle de Cochabamba, que formaba originariamente un gran humedal aluvial, drenado y cultivado posteriormente por las civilizaciones agrícolas precolombinas.

Los grandes humedales sudamericanos son en su conjunto, uno de los bancos más importantes de biodiversidad, reclutamiento y productividad. Esto es particularmente válido para los peces de los grandes ríos que reciben aguas de extensos humedales neotropicales (Neiff, 1990b).

Sudamérica se destaca geográficamente por el escaso desarrollo de lagos, con la excepción del área andino-patagónica. En contraposición, las grandes llanuras anegables o inundables ocupan un espacio proporcionalmente mayor que en otros continentes.

Algunos ejemplos de lo expresado se presentan en la tabla 2.

Consecuencias del movimiento del agua en grandes ríos y humedales

La principal diferencia entre ríos y lagos es que en los ríos el agua se mueve en sentido horizontal. A su vez, la diferencia entre grandes y pequeños ríos, es que en los primeros el agua se mueve constantemente en sentido horizontal condicionando los patrones de distribución y abundancia de los organismos, en tanto en los pequeños ríos sólo se mueve horizontalmente en algunos períodos de tiempo, y en otros el agua permanece estancada con circulación vertical de la masa de agua, generalmente poco profunda. En los humedales *anegables* el movimiento del agua se produce en sentido vertical la mayor parte del tiempo, excepto durante períodos hiperhúmedos extraordinarios donde el agua circula, con baja velocidad y con poca carga de sedimentos. En los humedales *fluviales* hay movimientos horizontales del agua durante el ingreso de las aguas de desborde fluvial (generalmente abruptos cuando se producen por la entrada directa desde el curso; o, graduales cuando el agua ingresa a través de bañados).

Una vez compensadas las diferencias de nivel entre la planicie inundable y el curso del río, no hay movimientos horizontales perceptibles del agua, y el escurrimiento se produce esencialmente a través del curso principal y de los cursos secundarios, que ahora tienen las “paredes” laterales de

Tabla 2:
Principales humedales de Sudamérica

Sistema	Area (*)	Area (+)	Fuente	Anegamiento/ Inundación (frecuencia)
Pantanal - Mato Grosso	131	11	Hamilton <i>et al.</i> , 1996	A + I = anual
Mar de arena pampeano	100	2	Iriondo, 1990	A = secular
Llanos de Orinoco	90	?	Welcomme, 1985	A + I = anual
Pantanal-R. Branco-Negro	80	?	Iriondo, 1992	I = anual
Amazonia Central	92,4	?	Sippel <i>et al.</i> , 1992	I + A = anual-estac.
Amazonia (tributarios)	62	?	Sippel <i>et al.</i> , 1992	I + A = anual
Isla Bananal	50	?	Iriondo, 1990	A = ??
Chaco Oriental	42	3,4	Neiff, en prep.	A + I = anual
Paraná	38	5	Neiff, en prep.	I = estac.-anual
Bajos de Roraima y Rupununi	33	?	Klinge <i>et al.</i>	?? = anual
Ucamara	30	?	Iriondo, 1992	I = anual
Bajos del Napo	30	?	Iriondo, 1992	I = anual
Bajos del sur de Brasil	30	?	Klamt <i>et al.</i> , 1985	A + I + F = anual
Magdalena	20	?	García Lozano y Dister, 1990	A + I = anual
Llanos del Mamore	15	2,5	Iriondo, 1992	A = anual
Iberá	12	7,8	Neiff, en prep.	?? = ??
San Antonio	8	?	Welcomme, 1985	I + A = quincenal
Valle del Bajo Guayas	7,5	?	Iriondo, 1992	A + I = anual
Bañados de Poopo	6	?	Iriondo, 1992	A + F = decenal
Bañados de Mar Chiquita	6	?	Iriondo, 1992	
Atrato	5	?	Welcomme, 1985	
Catumbo	5	?	Welcomme, 1985	

(*) Area máxima en km² x 10³

(+) Area mínima en km² x 10³

A = anegamiento por lluvias

I = Inundación por desborde fluvial

F = afloramiento freático

107

la sección de escurrimiento constituídas por el agua que cubre el suelo en el valle de inundación (Carignan y Neiff, 1992). En esta situación hay un límite virtual pero muy efectivo entre el curso y el valle de inundación, que se percibe claramente por la atenuación del escurrimiento que produce la vegetación. En la planicie, en las adyacencias del curso, la velocidad de la corriente disminuye a menos de la décima parte del valor registrado en el curso del río (Depettris *et al.*, 1992).

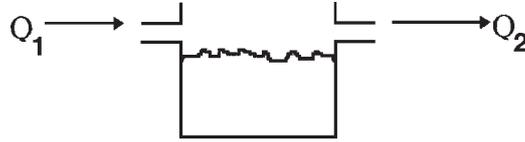
Con estas salvedades, podemos decir que los ríos son sistemas o macrosistemas en los cuales el agua, nutrientes, sedimentos y organismos pasan a través de cierta sección a una cierta velocidad. Los humedales fluviales son retardadores del escurrimiento, verdaderos *reactores* en los que la información ingresada desde los tramos superiores del río (agua, sedimentos, organismos) es transformada para ser reingresada al curso del río (por movimiento horizontal) al comienzo de la próxima creciente.

Para entender mejor el funcionamiento de la variabilidad de un macrosistema fluvial podemos comparar un lago "típico" (por ejemplo, el Mascardi en Río Negro, Argentina), con un tramo represado del Paraná (como puede ser el embalse de Yaciretá, en el norte de Corrientes, Argentina).

Ambos podrían ser representados en una analogía muy simple, por una pileta (volumen del lago, relativamente constante), que tiene conectados dos tubos en la parte superior de la pecera: uno representa a las entradas y otro a las salidas.

El volumen (V) en la pileta es la cantidad de información contenida en un tiempo determinado (t). Si el agua no se renovara (lo que es una utopía) la organización interna dependería de la cantidad y calidad de elementos contenidos en la pecera, de sus tasas de cambio (nutrientes, especies), de las fluctuaciones de energía que recibiría nuestra pileta (o cuerpo de agua) y de las interacciones entre los elementos dentro del sistema.

En los lagos:



Tasa total de cambio: $TTRI = (P - E)S + Q_1 - Q_2$

donde:

P = Entradas de energía (precipitación, energía solar)

E = Salidas de energía (descarga, advección térmica, etc.)

S = Superficie (área).

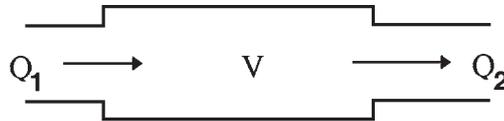
Q₁ = Entradas de información (water, sedimentos, spp.)

Q₂ = Salidas de información (agua, sedimentos, spp.)

t = Tiempo.

108

Pero, en ríos:



Entonces:

Tasa total de cambio (*turnover total*) → $TTR = (1 - Q_{t-2} / V) + TTRI$

Tiempo total de renovación: $TTt = 1/TTR$

En este caso tenemos un pasaje de información (sedimentos, organismos, nutrientes) desde el tubo de entrada (Q₁) hasta el tubo de salida (Q₂) cuyo análisis debe incorporarse al metabolismo interno del tramo de río que contiene un volumen (V) de información.

Normalmente, en ríos y lagos el volumen es relativamente constante debido a que las salidas son proporcionales a las entradas.

La tasa total de cambio es el porcentaje del volumen total de agua de la pecera que entra y sale en determinada unidad de tiempo. El tiempo de renovación es la recíproca de la tasa de cambio y permite conocer el tiempo necesario para la completa renovación del agua contenida en la pecera. Si la pileta tiene un litro de capacidad y entran 100 ml por día, el *turnover* (tasa de cambio) será de $\frac{100}{1000}$, ó 0,1 ó 10% por día.

Ambas tasas son de gran utilidad para estimar el valor de intercambio de información del sistema bajo análisis. En la práctica es más usado el *tiempo total de renovación* o TTR, que será diferente a lo largo de distintas secciones del río, y también para los humedales incluidos en una misma sección transversal de la planicie inundable.

Los valores de concentración de nutrientes en ríos, por ejemplo, poca información proporcionan si no van acompañados de la información sobre la cantidad de agua que cruza por esa sección del río en determinada unidad de tiempo (caudal).

Volviendo a nuestra comparación: el tiempo total de intercambio de agua (referido habitualmente como tiempo de residencia del agua) para el embalse de Yaciretá (en el alto Paraná) es de unas tres semanas. Para el lago Mascardi este valor puede ser de unos cinco años. La renovación del agua y de los elementos contenidos, ó relacionados a ella, en los ríos es muy alta en comparación al volumen de información contenido en el sistema. Por esta razón, los índices usados para describir los estados del sistema no pueden ser los mismos que se usan para los sistemas de turnover bajo, tal el caso de la mayoría de los lagos.

El análisis biocenótico utilizando índices de dominancia, abundancia, equitabilidad, diversidad, y otros que describen propiedades de complejidad de sistemas de bajo turnover (Hulbert, 1971) son poco adecuados para definir la complejidad, organización y funcionamiento de comunidades que viven en ríos y en grandes humedales de flujo alto. La mayoría de estos índices expresan la distribución de n organismos en N especies, y tienen la desventaja que no incorporan magnitudes de tasa de renovación y/o de tiempo de renovación.

Retornando a nuestro ejemplo de la pecera, un incremento de 10 individuos (o especies, o unidades de información en sentido amplio) darían el mismo resultado aplicando estos índices, aún cuando los valores de flujo en un lago y un río son absolutamente distintos. Si la tasa de salida (emigraciones, muertes) fuera de Q , la tasa de cambio sería de 10. Pero también se obtendría un valor de 10 si se incorporaran 200 individuos y 190 salieran; o, si 1000 fueran incorporados y 990 salieran del sistema en la unidad de tiempo.

Estos índices no son suficientemente sensibles para explicar los cambios en sistemas con flujo alto debido a movimientos horizontales del agua durante las inundaciones en los valles fluviales. Con su utilización muchas veces se llega a conclusiones erróneas. En ocasiones la diversidad muestra pocos cambios, aun cuando la renovación de especies dentro de la comunidad, entre aguas bajas y altas, fue de un 60% (Frutos, 1993; Zalocar de Domitrovic, 1993). Aún comparando situaciones de aguas muy bajas con las que se dan durante inundaciones extraordinarias la diversidad específica no refleja contrastes significativos. El uso de uno de los más simples índices de similitud (como el de Sørensen), resulta más realista pues acusa una similitud entre ambas fases extremas menor del 30% para el fitoplancton, como se muestra en la Fig. 1 tomada de Zalocar de Domitrovic (*op.cit.*).

En las colectividades bióticas que viven en los ríos, especialmente aquellas de flujo alto como las del plancton, o las de invertebrados que viven en las plantas acuáticas, el análisis de complejidad requiere conocer las tasas de cambio, los tiempos de respuesta y la posibilidad de las poblaciones o comunidades para repetir su estructura a través del tiempo (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Huszar, 1994).

Para presentar esta idea gráficamente, pensemos en un ventilador. La percepción que de él tenemos es completamente distinta cuando las paletas del ventilador están completamente detenidas (es decir, sin cumplir su función esencial) que cuando las paletas se mueven a diferente velocidad.

En nuestro ejemplo del ventilador consideremos ahora a cada paleta como una especie (o población, o bioforma) y a nuestro hipotético ventilador, teniendo "X" numero de paletas (tantas como los diferentes elementos que forman la comunidad), y que podamos representar a cada

paleta con diferente color. Entonces nuestra percepción del ventilador tendrá “diferente color” de acuerdo al número de colores (especies, elementos) que forman la rueda del ventilador y la velocidad que le demos a las paletas.

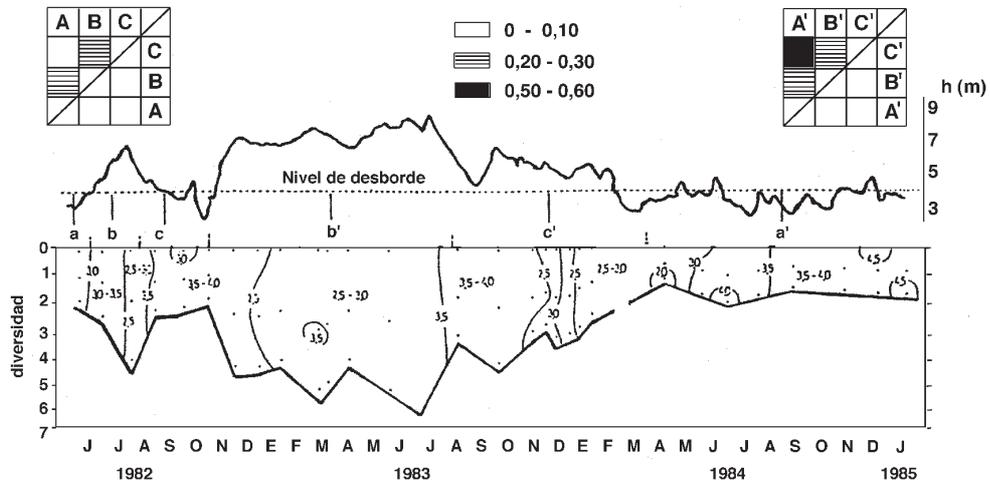


Fig. 1: Comparación de la similitud y diversidad del fitoplancton en una laguna del valle del Bajo Paraná, en aguas altas y bajas (Adaptada de Zalocar 1993).

2. EL REGIMEN PULSATIL COMO MODELADOR DE LOS ECOSISTEMAS

110

El problema es aún más complejo en los ríos y en humedales con movimiento horizontal del agua, debido a que los cambios no ocurren en forma de ciclos (los “ciclos biogeoquímicos” no son ciclos dentro del sistema) y también porque los flujos de energía y de materiales ocurren como *pulsos* con fases de inundación y de sequía.

Esta variabilidad, cuando es analizada en series de tiempo histórico, evidencian cierto grado de orden en la ocurrencia y características de las fases, cuando son analizadas a nivel de tendencias (Armengol *et al.*, 1991; Cabral Cruz y Neiff, en prep.).

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 materia 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- conforman 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 el cual se

produce el desborde del agua sobre determinado punto de la planicie del río es considerado como valor cero. Aquellas ondulaciones (o porción de ellas) que se encuentran por encima de este valor, son consideradas positivas y definen el período 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.

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.

Los requerimientos de predictibilidad de los organismos, están en relación con el tiempo de vida (décadas para los árboles; lustros para los peces; días para los plánkteres). Como consecuencia, es habitual encontrar agrupaciones de organismos que tienen adaptaciones individuales y patrones poblacionales mejor ajustados a la variabilidad hidrométrica en diferentes sectores de la planicie inundable. 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 e hidrofase. El transporte y deposición de sedimentos (Drago, 1994; Orfeo, 1995); la colonización, producción y descomposición de la vegetación herbácea y leñosa; 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 están predominantemente condicionadas por la potamofase, otras por la limnofase (son los denominados *estrategas de fase*), en tanto que otros han sido favorecidos por su capacidad de adecuación a una amplia gama de condiciones del régimen pulsátil y se los conoce como *euritípicos*.

Algunas colectividades de organismos están más condicionados por la duración de una fase (ej. inundaciones) 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.

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, y que se esquematizan en las figuras 2 y 3.

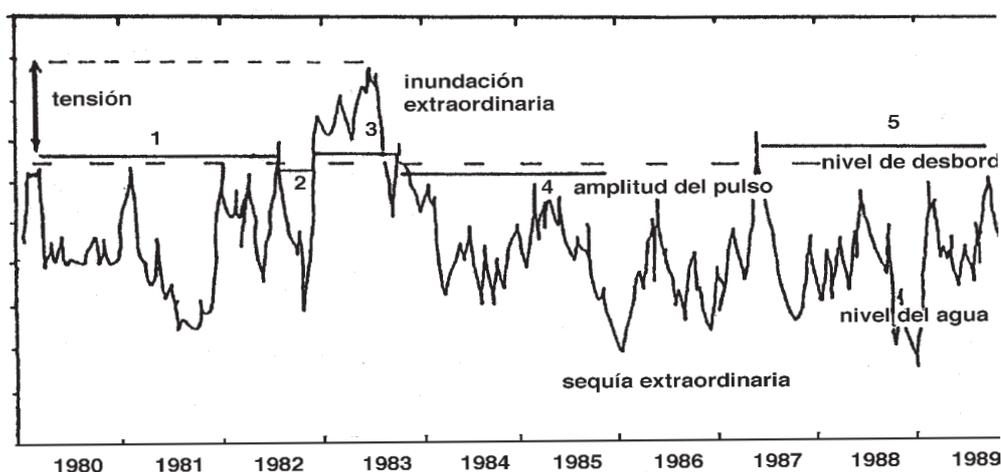


Fig. 2: Representación gráfica de los atributos de un pulso, tomado de Neiff *et al.* 1994.

Tabla 3:

Atributos de la función FITRAS

Definición (Neiff, 1990a)	Medición (Schnack <i>et al.</i> , 1995) Algoritmo	Límite inferior	Límite superior
<i>Frecuencia</i> : 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)	<i>Sequía</i> : número de años/período con caudal medio anual menor que caudal de desborde o caudal medio multianual del período. <i>Inundación</i> : número de años/período con caudal medio anual mayor que caudal de desborde o caudal multianual del período.	0	1
<i>Intensidad</i> : 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.	<i>Sequía</i> : 1 -(caudal mínimo mensual de años secos/caudal de desborde o medio multianual). <i>Inundación</i> : caudal máximo mensual de años húmedos/caudal de desborde o medio multianual.	1	0
<i>Tensión</i> : 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.	<i>Sequía e inundación</i> : coeficiente de variación (desviación/media) de caudales medios de años secos o de años húmedos.	→0	1
<i>Recurrencia</i> : 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.	<i>Sequía</i> : 1 - (probabilidad de excedencia de caudales medios multianuales de años secos). <i>Inundación</i> : probabilidad de excedencia de caudales medios multianuales de años húmedos.	→0	→1
<i>Amplitud</i> : también expresada como duración, es el segmento de tiempo que permanece el río en una fase de inundación o sequía de determinada magnitud.	<i>Sequía</i> : (número de meses continuos con caudal medio mensual menor que caudal de desborde o caudal medio multianual)/12. <i>Inundación</i> : (número de meses continuos con caudal medio mensual mayor que caudal de desborde o caudal medio multianual)/12.	0	1
<i>Estacionalidad</i> : 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 ocurren los eventos hidrológicos	<i>Sequía e inundación</i> : basada en concepto de regularidad temporal (sensu Obrdlik y García Lozano, 1992). $S = 1 - (R \text{ real} / R \text{ max})$ $R \text{ real} = \sum \pi \log \pi$ donde R = regularidad temporal, S = estacionalidad, π = número de veces en período que el evento tiene valor extremo en el i -ésimo. $R \text{ max} = \log$ (longitud de serie en años)	0	1

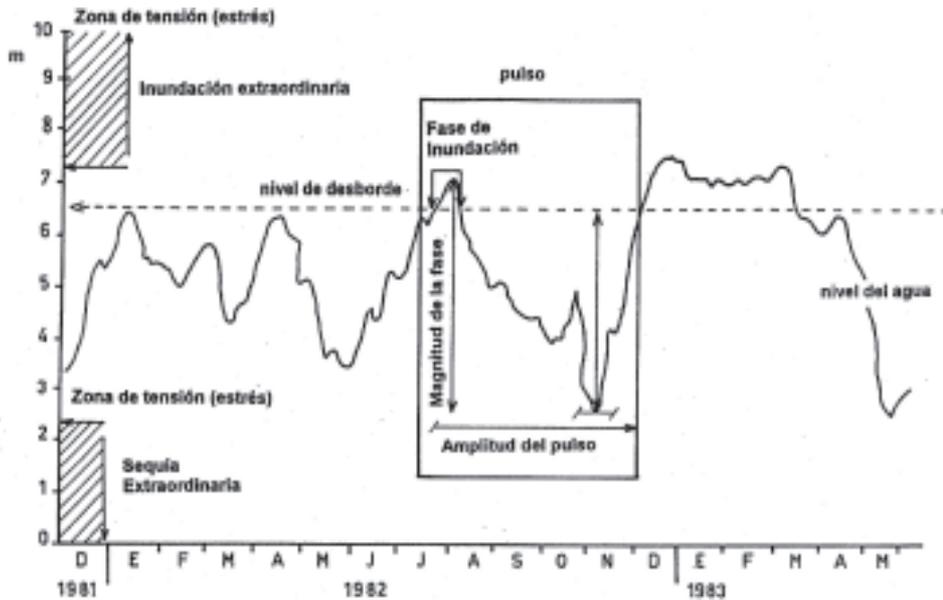


Fig. 3: Representación gráfica de la secuencia de pulsos de una década, en el Pto. de Corrientes, Bajo Paraná, tomado de Neiff et al. 1994.

En la Tabla 3 se definen esquemáticamente los atributos del pulso.

El patrón del pulso tiene tendencia relativamente cíclica y no es fácil de describir dado que intervienen variables endógenas y exógenas. La función sinusoidal general (Schnack *et al.*, 1995) es útil a tal fin.

$$y = f(a \operatorname{sen} bx^n)$$

donde:

y = la energía mecánica que atraviesa el sistema, medible a través de los niveles hidrométricos, caudales y variables asociadas (p. ej., concentraciones de sólidos suspendidos o de sólidos disueltos).

x = tiempo

a, b = coeficientes propios de cada macrosistema fluvial, o ecorregión, que determina la intensidad (a) y amplitud (b)

n = exponente específico de cada macrosistema que determina la regularidad.

La f FITRAS en sí misma, como resultado de la interacción de múltiples factores es también una variable, i.e., cambia de un punto a otro de un mismo río y de una a otra fecha (Fig. 4). Sin embargo, en la medida en que los factores que las determinan se mueven entre rangos estadísticos, se pueden tipificar y por lo tanto comparar puntos o episodios distintos de uno o varios ríos; detectar la influencia de acciones antrópicas (represamiento, canalización de afluentes, obras de riego y drenaje), asociar sus atributos a eventos ecológicos (cambios de productividad, migraciones animales, fenología de eventos reproductivos, etc.) para diseñar esquemas óptimos de manejo de recursos.

La función FITRAS está definida por dos tipos de atributos:

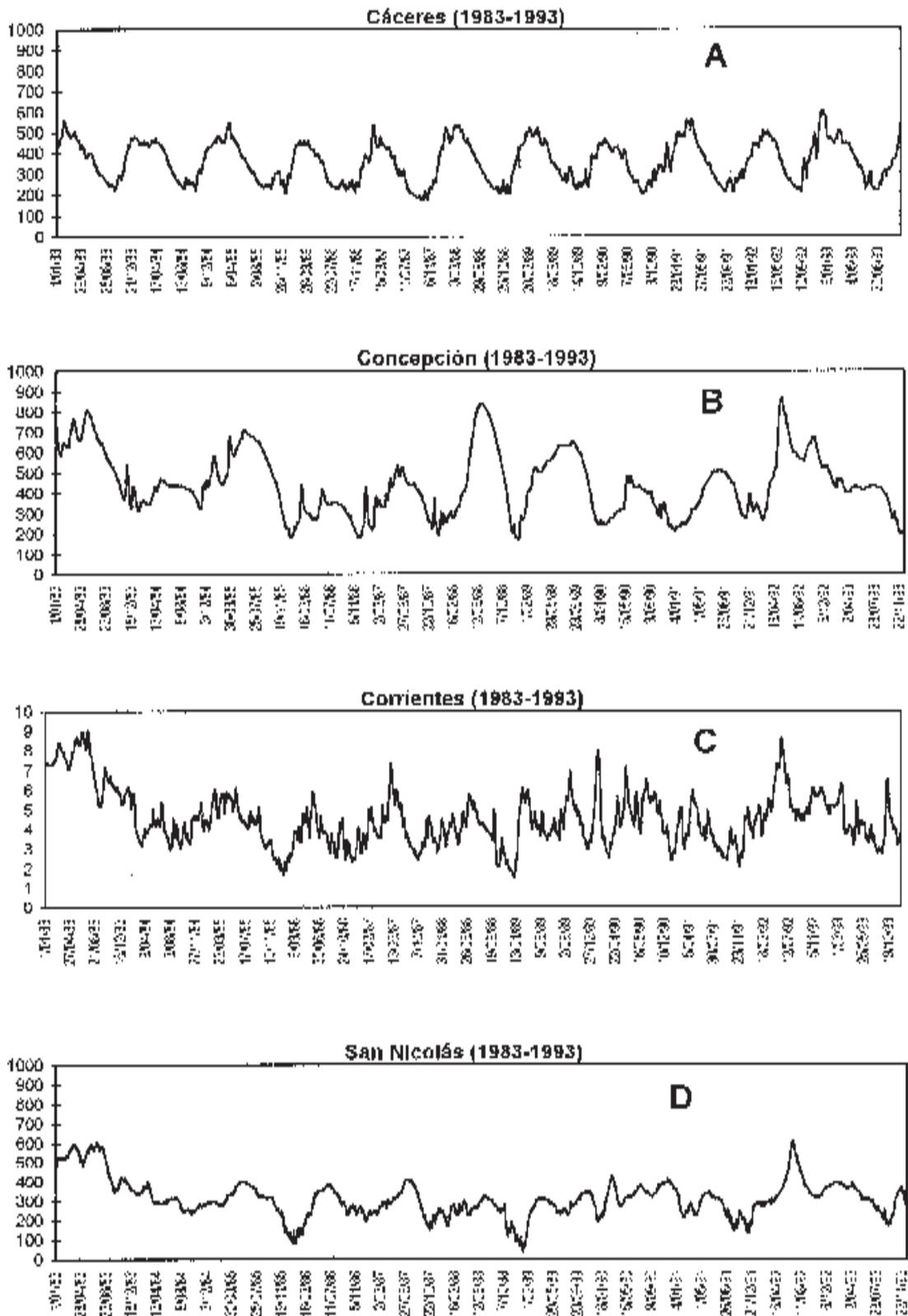


Fig. 4: Curvas hidrométricas en distintos puertos del Sistema Paraguay-Paraná. A: Pantanal Matto Grosso; B: Bajo Paraguay; C: Bajo Paraná; D: Delta. A, B y D: altura en cm; C: altura en m.

- ✓ Espaciales: definen los efectos del pulso en la planicie (amplitud, intensidad y tensión)
- ✓ Temporales: están relacionados con el comportamiento histórico de los atributos espaciales (frecuencia, recurrencia y estacionalidad).

Es preferible estimar los parámetros de la función FITRAS con base en niveles, no con caudales, puesto que la relación entre niveles y caudales no es lineal, pero no se tienen datos de niveles. La mejor diferenciación entre años secos y húmedos se establece con caudal (o nivel) de desborde. La regularidad temporal estima la probabilidad de que un evento ocurra en cualquier mes; su complemento es estacionalidad, i.e., el evento está restringido a un mes particular. En el caso de función FITRAS se tomó como evento la ocurrencia en un mes dado de valores extremos (sequía o inundación) (Fig. 5).

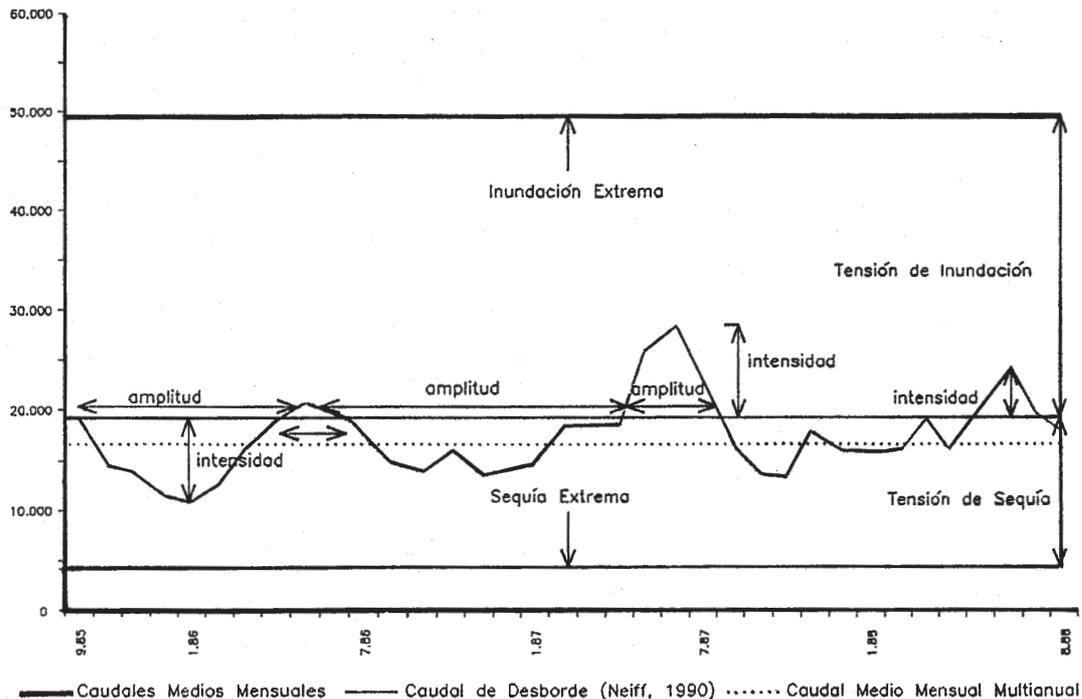


Fig. 5: Representación esquemática de los atributos de la función FITRAS en base a caudales medios mensuales (m^3/s) en Corrientes, río Paraná. Caudal de desborde: 19385 m. (Tomada de: Schnack et al. 1995).

La utilización de la función f FITRAS para comparar la variabilidad entre distintas cuencas, permite establecer las condiciones básicas que disponen los paisajes de humedales.

Schnack *et al.* (1995) al comparar regímenes de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, concluyeron que 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. Por el contrario, en el río Uruguay la frecuencia, recurrencia y duración de los eventos secos es menor, pero sus intensidades son mayores, cercanas al extremo histórico. El río Paraguay, como reflejo del efecto regulador del pantanal, presenta sequías moderadas con recurrencias muy bajas.

El análisis de f FITRAS para una serie histórica del mismo río y localidad, permite conocer las tendencias de años húmedos y secos.

Los análisis hidrológicos realizados para el proyecto de protección contra las inundaciones (Schnack *et al.*, op. cit.) han coincidido en distinguir dos épocas históricas en el presente siglo; la primera hasta 1960, con inundaciones poco frecuentes y sequías prolongadas y la segunda, posterior, con eventos de inundación más prolongados, intensos y frecuentes. Por tal razón, se calcularon *f*FITRAS para cada río en los dos períodos. Es posible analizar el conjunto de datos dentro de una escala temporal diferente, es decir, considerar la recurrencia, amplitud e intensidad de *macropulsos* alternos de quinquenios o decenios secos y húmedos; sin embargo, los datos no parecen ser suficientes para este análisis.

Los hidrólogos analizan frecuentemente las variaciones del régimen fluvial en base a caudales.

En la práctica es más simple trabajar con niveles hidrométricos, ya que existen series prolongadas de tiempo. En otro sentido, los organismos “perciben” los cambios hidrológicos como cambios de nivel hidrométrico y no como función de caudal. Cuando es necesario, puede trabajarse con caudales, convirtiendo los datos hidrométricos a caudal, o volumen de agua pasado en algunos casos. Para esta conversión es preciso contar con la curva h-Q en la sección o secciones bajo análisis.

Es importante tener en cuenta que las estructuras y procesos que componen el paisaje son afectados o condicionados de distinta manera por los atributos de los pulsos como se ejemplifica en la Tabla 4.

Al describir los humedales resulta indispensable considerar la posición de distintos segmentos del paisaje respecto del escurrimiento. La velocidad de la corriente, como factor físico, pero también la tasa de renovación del agua y propiedades asociadas (concentración de nutrientes, sedimentos, etc.) son importantes para explicar la presencia o ausencia de determinadas estructuras bióticas. Esta característica es común a otros grandes humedales fluviales (Orme, 1990), pero especialmente válida en ríos con enormes planicies de inundación como en Sudamérica.

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 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 (Fig. 6). Este incremento en la riqueza de especies en una sección transversal esquemática del Bajo Paraná fue relacionada con diferencias en los atributos físicos y químicos del ambiente (descarga, textura de sedimentos, sustancias orgánicas, oxígeno disuelto).

Para el fitoplancton (Zalocar 1990, 1992, 1993) encontró tendencias similares (Tabla 5).

Tabla 4:

Eventos del río y de la planicie asociados a los atributos de la función FITRAS.
(Tomada de Schnack et al., 1995)

Tipo de evento asociado al régimen pulsátil	Atributo FITRAS asociado	Autor
LIMNOFASE		
Exposición de sedimentos en la planicie aluvial	amplitud + intensidad +	1,3
Colonización de sedimentos expuestos por vegetación herbácea	recurrencia + estacionalidad +	3
Colonización de sedimentos expuestos por vegetación leñosa	amplitud + tensión +	3
Actividad de herbívoros terrestres (mamíferos, insectos) y sus depredadores (carnívoros, carroñeros, insectívoros)	amplitud + intensidad +	3
Incremento de concentración de nutrientes en lagunas de la planicie	amplitud +	3
Aumento de la productividad primaria en lagunas de la planicie	amplitud +	3
Estabilidad de bancos y riberas	amplitud + intensidad +	1
Iniciación de las migraciones de peces desde las lagunas de la planicie hacia el río	intensidad + estacionalidad +	2
Aumento de las concentraciones de carbono orgánico particulado en el río	intensidad +	4
Aumento de los procesos extractivos (caza, pesca, extracción de madera)	amplitud + tensión -	2,3
Disminución de la temperatura del agua y aumento del contenido de oxígeno del río	intensidad +	1
Fragmentación de los hábitats acuáticos de la planicie, reemplazo de comunidades lólicas por comunidades lénticas, particularmente invertebrados acuáticos y sus depredadores (otros invertebrados, anfibios)	amplitud + intensidad + tensión -	3
Establecimiento de explotaciones agropecuarias y de asentamientos urbanos en la planicie	amplitud + tensión + frecuencia -	3
POTAMOFASE		
Transporte y depósito de sedimentos en la planicie	intensidad + amplitud +	1
Descomposición de materia orgánica terrestre, acumulación de detritos y aumento de la actividad bacteriana en los sedimentos	intensidad + amplitud +	2,4
Reactivación de paleocauces	intensidad +	1
Integración de hábitats acuáticos de la planicie, predominancia de comunidades reófilas	amplitud + intensidad + tensión +	3
Aumento de la concentración de carbono orgánico disuelto en el río	intensidad +	4
Erosión de bancos y riberas	intensidad +	1
Disminución de productividad primaria en lagunas de planicie, aumento de la turbidez y disminución de la concentración de nutrientes en el agua	intensidad +	1,3
Migraciones de retorno de peces a los lagos de la planicie	intensidad + estacionalidad +	2
Abandono de explotaciones agropecuarias y de asentamientos	amplitud + intensidad + tensión +	3

El signo + o - se refiere al de la correlación estimada o inferida entre el evento y el atributo

1. Drago (1994)

2. Quirós (1990)

3. Neiff (1990b, Neiff *et al.*, 1994)

4. Paolini (1990)

Tabla 5:
Sección del río Paraná. Riqueza específica en ambientes leníticos y lóticos cerca de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay

	Curso principal ⁽¹⁾	Lagunas isleñas ^{(2) (3)}	Madrejones, planicie lateral ⁽⁴⁾
Cyanophyta	19	13	12
Chlorophyta	91	83	68
Bacillariophyceae	57	48	43
Chrysophyceae	8	7	4
Xanthophyceae	2	6	16
Euglenophyta	24	70	85
Cryptophyceae	4	7	8
Dinophyceae	2	4	6
Total de especies	207	238	242

- (1) Zalocar de Domitrovic, Y. y E.R. Vallejos, 1982. *Ecosur*, 9(17): 1-28.
 (2) Zalocar de Domitrovic, Y., 1990. *Ecosur*, 16(27): 13-29.
 (3) Zalocar de Domitrovic, Y., 1992. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25(3): 177-188.
 (4) Zalocar de Domitrovic, Y., 1993. *Ambiente Subtropical*, 3: 39-67.

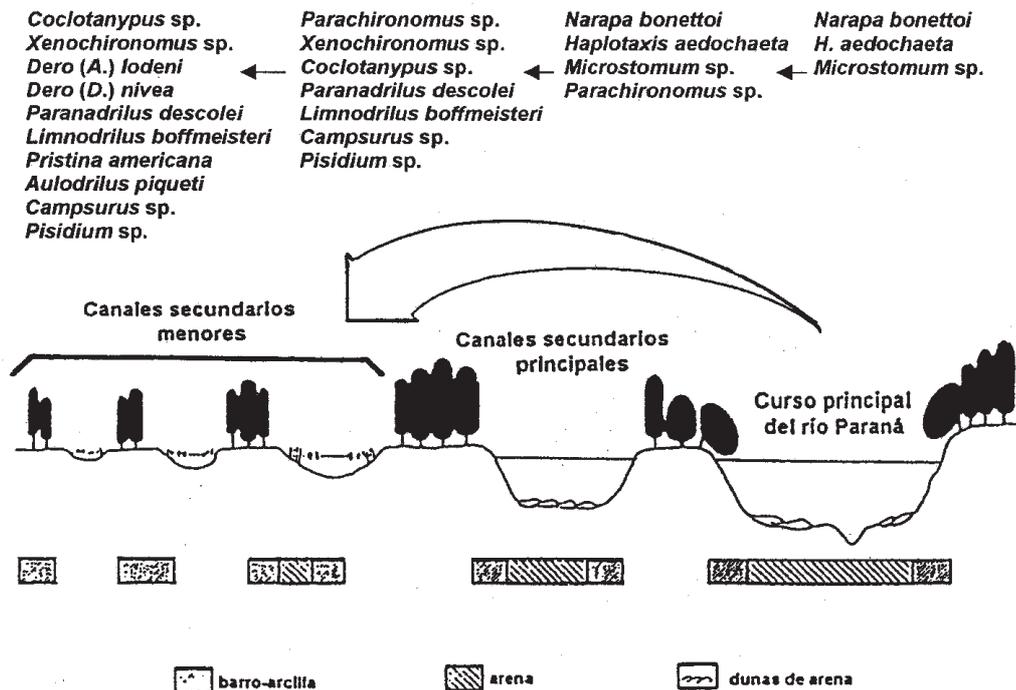


Fig. 6: Valle aluvial del Bajo Paraná: zonación transversal del bentos en ambientes lóticos (Adaptada de: Marchese y Ezcurra de Drago 1992).

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 encontraron que los eventos periódicos de inundación producen situaciones de estrés biótico que se reflejan en el “resetting” (reseteo) del sistema. Bonetto (1976) explicó que las inundaciones producen “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 esta 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 durante la fase de inundación, la mayor 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 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 afectadas 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). Durante el 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, están 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 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). Por 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 caudal y dirección del flujo hídrico a través de los humedales afecta directamente la tasa de intercambio de sólidos disueltos y en suspensión entre los humedales y ecosistemas adyacentes (Hipótesis 11 del MAB Digest 4, Naimann *et al.*, 1991). Y las tasas de intercambio de sólidos disueltos y en suspensión entre sistemas adyacentes y humedales están en relación a procesos internos como la tasa de residencia del agua, tiempo de respuesta de la vegetación, y al stock de materia orgánica particulada y disuelta proveniente de la vegetación; sólo secundariamente condicionados por la estacionalidad climática local. (Naimann *et al.*, op. cit.: Hipótesis N°12 modificada).

Estoy proponiendo algunas herramientas de análisis de la variabilidad de ríos y humedales que pueden probarse en el estudio de la vegetación macrófita, del plancton, bentos, peces y, posiblemente, en otros subsistemas bióticos.

Algunos índices permiten explicar la distribución y abundancia de las poblaciones respecto de uno o varios macrofactores de variación que regulan el sistema. Dado que la mayoría de las poblaciones tienen curvas normales de distribución, el cociente entre la desviación estandar y la media de cada población, multiplicado por cien, puede representar una primera aproximación.

Podemos usar un índice que combine tres parámetros bióticos: *abundancia*, como densidad media (o número de individuos en cada fase hidrológica, o mejor aún: momento dentro de la fase hidrológica); la *frecuencia*, por ej. el número de fases (o momentos dentro de cada fase), como expresión de la amplitud de nicho; y la *media pesada* o baricentro (ej. la media pesada de la densidad de población en cada fase hidrológica, para evaluar la posición de la población o poblaciones dentro de determinada curva hidrológica).

Finalmente:

$$PP_h = \frac{\sum_h (N_h \bar{X}_h)}{\sum_h N_h}$$

donde:

PP_h = posición de la población en un pulso hidrosedimentológico

X_h = promedio coordinado pesado por densidad de población en cada pulso h

N_h = densidad de población en una fase hidrológica (o fecha) h.

Warwick (1986) propuso el “método ABC” para detectar el efecto de la polución sobre las poblaciones bentónicas. Posteriormente, Meire y Dereu (1990) propusieron el Índice ABC:

$$ABC = \frac{B_i - A_i}{N}$$

donde:

B_i = % de dominancia de especies (desde la biomasa más alta a la más baja)

A_i = % de dominancia de especies (desde las más abundantes a las menos abundantes)

N = número total de especies.

El índice tiene valores negativos en ambientes fuertemente disturbados, y positivos en sistemas poco alterados. Este índice puede usarse tanto para estudiar los efectos de la polución como los disturbios del medio físico. Yo pienso que el índice ABC podría emplearse también para analizar las fluctuaciones de las poblaciones inducidas por la fluctuación del agua en sistemas fluviales y en pantanales.

He propuesto un *Índice de prevalencia* para conocer cuál (o cuáles) poblaciones persisten en el sistema con valores altos de importancia respecto de las demás poblaciones dentro de una serie de tiempo, en macrosistemas fluviales.

$$P = \int_0^{\infty} \sum (U_i / N)^2 [t_0 \Delta t_1] n \text{ spp}$$

donde:

U_i = unidad de importancia (productividad, densidad, otro)

N = magnitud del valor de importancia

t = tiempo

Este índice puede ser usado en distintas comunidades de las planicies inundables y en otros sistemas de alta variabilidad, en que los *flujos marginales* provenientes de otras áreas geográficas son importantes. El índice puede ser de mayor utilidad para el análisis de la variabilidad de colectividades planctónicas, de peces y bentónicas, en las que las entradas y salidas a y desde la comunidad son importantes. De alguna manera, nos permite expresar cuáles elementos tienen mayor persistencia numérica en el tiempo.

Algunas funciones y descriptores funcionales de los grandes humedales de Sudamérica.

Diversidad y riqueza específica

Aún en la literatura científica estos atributos suelen confundirse. Diversidad específica es una relación cuantitativa entre el número de especies y la abundancia poblacional de las mismas (a través de su número de individuos, biomasa, volumen o cobertura), es decir, se trata de una magnitud sintética que expresa cantidad de entidades taxonómicas coexistentes en un territorio, en un momento dado, entre las cuales se distribuyen los individuos que existen en ese espacio y momento. Esta relación indica la complejidad trófica, la capacidad de carga del ambiente, y fundamentalmente las restricciones o condicionamientos que ejerce el medio físico y químico sobre el desarrollo de la biota de los humedales.

Se han descrito distintas formas de diversidad específica. La diversidad **alfa** se refiere a muestras tomadas en un mismo habitat, relativamente homogéneo. La diversidad **beta** se toma a nivel regional o para comparar diferentes habitats. Si bien ambas son conceptualmente válidas, su utilidad depende en gran medida de la bondad del muestreo. En ambientes de alta variabilidad no explican por sí solas las causas de la estructura biótica.

En tanto, la riqueza específica es un atributo cualitativo, que expresa la potencialidad de encontrar especies (entidades taxonómicas, en sentido amplio), en un determinado humedal.

Es decir, que a través de un listado de especies registradas en distintas colecciones y durante un tiempo (no necesariamente comparable para los distintos sitios), se obtiene un indicador de la complejidad biótica potencial de los humedales. Cuando estas colecciones son exhaustivas, e incluyen series prolongadas de tiempo, a través de numerosos naturalistas, permite calificar la cantidad de especies que pueden ser afectadas por alteraciones antrópicas. Cuando estas colecciones están precisamente localizadas en el tiempo y en el espacio, y al mismo tiempo es posible conocer las condiciones hidrosedimentológicas de los humedales para esa situación, es posible inferir sobre las relaciones entre complejidad de bioformas o de taxones y la estacionalidad hidrológica del sistema. También resultan de gran interés como indicador de la sensibilidad potencial de tal o cual ambiente a distintas formas de manejo.

Analizado en este contexto conceptual, ambos indicadores tienen distintas dificultades y utilidades. En tanto la diversidad específica crece al aumentar el espacio analizado, la riqueza potencial crece generalmente al aumentar la magnitud de tiempo. La riqueza actual (lista) de especies y la riqueza potencial (compilación y revisión de colecciones) son productos muy ricos en información, que no han sido demasiado explorados para humedales.

La riqueza de especies de un determinado ambiente o paisaje, o sección fluvial, puede reflejar su complejidad cuando se la relaciona con la biomasa o la productividad, o simplemente con la frecuencia que tienen dentro de la colectividad.

Es muy útil analizar la variabilidad biológica de sistemas pulsátiles empleando relaciones que combinan la abundancia poblacional, por rangos, con los valores de frecuencia en la comunidad (McNaughton y Wolf, 1984). La forma de estas curvas provee información sobre situaciones de estrés que se producen a nivel de distintas poblaciones durante las inundaciones prolongadas (Fig. 7) (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989).

Existen muchos mitos respecto de la alta diversidad específica de los humedales tropicales de Sudamérica. Estudios a nivel de cuencas hidrográficas (Neiff *et al.*, en preparación), indican que la diversidad alfa es moderada a baja en la mayor parte de los humedales herbáceos y que la riqueza específica potencial es alta, especialmente en los humedales con bosques inundables.

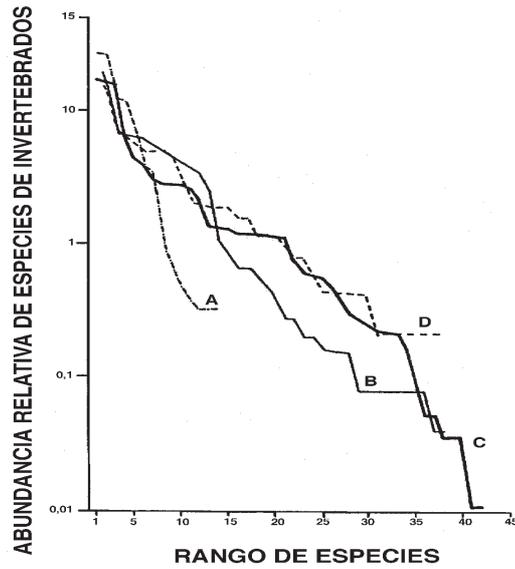
Productividad y producción

La información disponible para los humedales de Sudamérica es fragmentaria y no permite suficientes generalizaciones.

El uso de sensores remotos para el conocimiento de grandes planicies de inundación es una poderosa herramienta que ha sido ventajosamente usada por Melack *et al.* (1994) y Hess *et al.* (1995) y que se encuentra en pleno desarrollo.

Investigaciones realizadas en humedales del Amazonas (Junk, 1970, 1986; Klinge *et al.*, 1990) y para el Bajo Paraguay y Paraná (Neiff, 1990b; Neiff y Reboratti, 1989) indican que en los humedales inundables y anegables, la producción está preponderantemente influenciada por el régimen hidrológico, y secundariamente por la estacionalidad climática local. Carignan y Neiff (1992) demostraron que la productividad de los humedales fluviales está fuertemente condicionada por el intercambio de agua con el curso principal del río. Los trabajos de Lesack y Melack (1995) permitieron conocer el régimen de mezcla entre el valle de inundación y el curso del Amazonas. Forsberg *et al.* (1993) y Araujo Lima *et al.* (1986) demostraron que la mayor parte de la energía que llega a los peces characiformes y siluriformes proviene de plantas C₃ de la planicie inundable del Amazonas.

La productividad primaria y la descomposición de la materia orgánica están reguladas principalmente por el régimen hidrológico que condiciona la velocidad de procesos, las condiciones



	A	B	C	D
Fecha de muestreo	Enero 1983	Enero 1982	Setiembre 1982	Julio 1982
Fase hidrológica	Aguas altas inundación extraordinaria	Aguas bajas	Aguas bajas	Aguas altas inundación ordinaria
Distribución de abundancia	Geométrica	Log-normal	Log-normal	Log-normal
Diversidad de especies	2.7	3.7	3.8	4.1

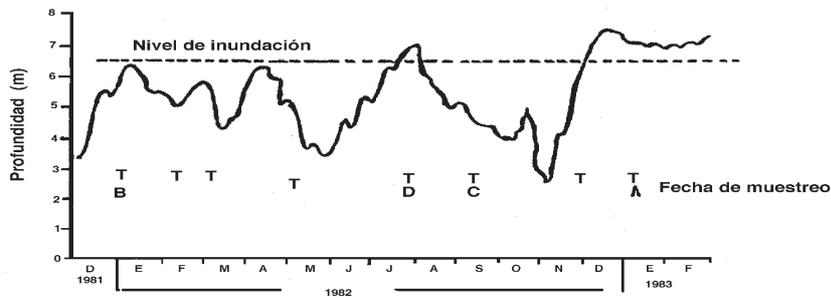


Fig. 7: Distribución de la abundancia relativa de especies de invertebrados asociados con la vegetación acuática. El nivel mensual del agua del río Paraná fue tomado en el Puerto Corrientes. El río inunda el valle por encima de la línea de puntos (nivel de inundación) (Adaptado de Poi de Neiff, 1989).

de máxima circulación de la energía y el balance entre acumulación y transferencia de elementos dentro del sistema (Fig. 8).

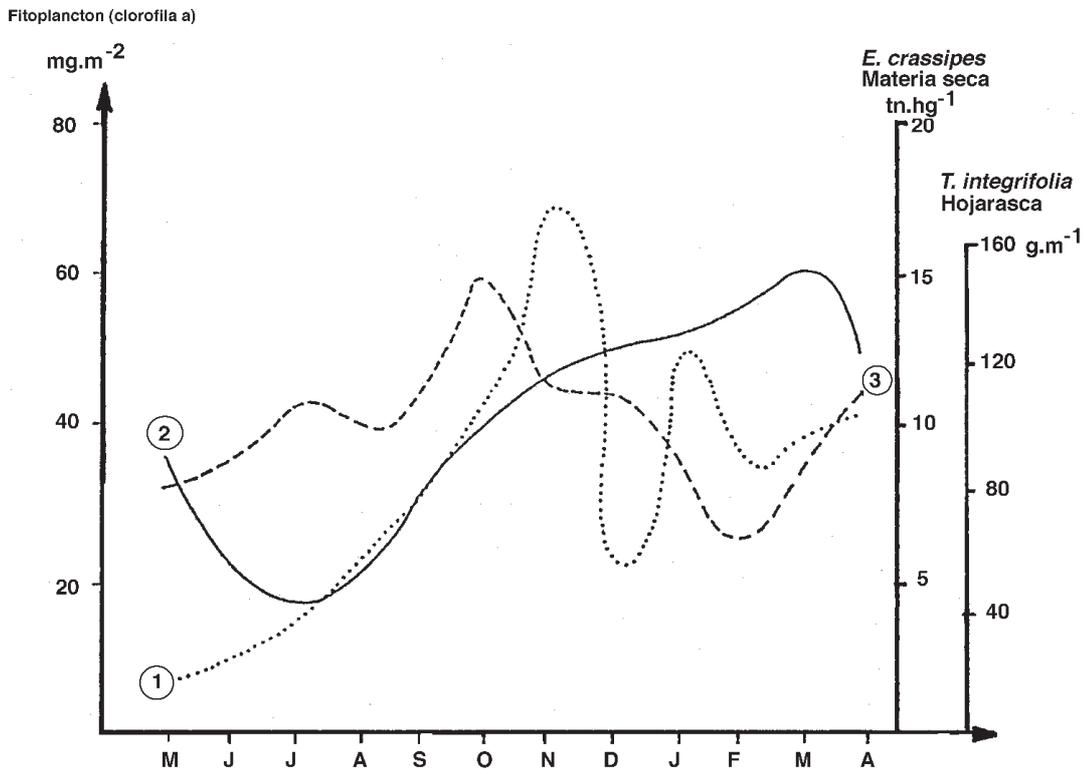


Fig. 8: Clorofila a del fitoplancton (datos de Perotti de Jorda, 1984) (1); Pleuston de *Eichhornia crassipes* (Neiff y Poi de Neiff, 1984) (2); Lluvia foliar de *Tessaria integrifolia* en el bosque de inundación (Neiff, 1985) Modificado de Neiff, 1990a (3)

124

Existe una relación inversa entre la velocidad del escurrimiento y la producción en las planicies de ríos como el Paraguay y Paraná (Neiff, 1990b) correspondiendo los valores más elevados de producción anual a los humedales menos influenciados por la velocidad del escurrimiento.

Las comparaciones de producción entre distintos humedales de una cuenca, no deberían limitarse sólo a los valores finales de producción anual.

Es conveniente considerar además: permanencia del aporte de materia orgánica de cada subsistema biótico, accesibilidad trófica, tiempo de organización y tiempo de respuesta, mecanismos homeostáticos y transferencia trófica.

En los humedales fluviales la mayor producción anual corresponde a los bosques inundables (20-40 Tn/ha/año). Las macrófitas herbáceas forman colectividades más heterogéneas (1,6 a 16 Tn/ha/año).

Pueden diferenciarse al menos 5 grupos ecológicos de macrófitas en función de su productividad y de su transferencia a otros grupos tróficos (Neiff, 1990a).

La vegetación herbácea fluvial está fuertemente condicionada por las variaciones hidrométricas. Al comienzo de la potamofase, durante los 10-15 días en que las plantas permanecen completamente sumergidas, la tasa diaria de producción puede ser 3-10 veces mayor que durante el resto del año (Tabla 6).

Tabla 6 :

Productividad primaria neta (sobre la base de peso seco) (P.P.N.) en el valle aluvial del río Paraná, aguas abajo de la confluencia Paraná-Paraguay (Según Neiff, 1990b)

Especies	Período de Estrés (días)	Estrés P.P.N. (Tn.Ha ⁻¹)	P.P.N. Anual (Tn.Ha ⁻¹)	Tasa de Producción (g.m ⁻² .d ⁻¹)	P.P.N. Efectiva anual (Tn.Ha ⁻¹ .yr ⁻¹)	Tasa de Producción (g.m ⁻² .d ⁻¹)	Lugar (°)	Año
<i>Polygonum ferrugineum</i>	14	2,50	65,18	17,85	18,30	5,10	El Gato (IS)	1987
<i>Ludwigia peploides</i>	11	1,96	65,04	17,81	6,7	1,84	La Guardia (Sta.Fe) (BW)	1971
<i>Victoria cruziana</i>	10	0,29	10,58	2,90	0,89	0,24	Baupé (Chaco) (P)	1976
<i>Nymphoides indica</i>	10	0,85	31,02	8,50	2,20	0,60	Don Felipe (Sta.Fe) (P)	1971
<i>Echinochloa polystachya</i>	12	1,72	52,31	14,33	14,10	3,86	La Cacerola (Sta.Fe) (P)	1971
Período de inundación								
P o t a m o f a s e								
Período de sequía								
L i m n o f a s e								

Referencias: (°)

P = Lago/Laguna

BW = Bañado

IS = Campo anegable

La producción neta del perifiton y del fitoplancton todavía es mal conocida. La información disponible permite suponer que la dinámica de ambos subsistemas productivos tiene curvas muy diferentes.

La productividad y producción del epifiton de plantas flotantes en lagos de la planicie inundable del Amazonas, es varias veces superior que la del fitoplancton (Engle y Melack, 1990), lo cual se corresponde con la información disponible del Bajo Paraná (Tabla 7).

Tabla 7:

Productividad neta del fitoplancton de algunos ríos y lagos de la planicie inundable.

Sistema Fluvial	Productividad	Fuente
Río Amazonas		
- Lago Castanho (aguas blancas)	0.35 - 1.50 (gC.m ² . d ⁻¹)	FITTKAU et alii (1975)
- Lago Cristalino (aguas negras)	0.05 - 1.04	RAI y HILL(1984)
- Lago Redondo	0.29	" MARLIER (1967)
- Río Negro (aguas negras)	0.06	SCHMIDT (1976)
- Río Tapajos	0.44 - 2.41	SCHMIDT (1982)*
(F) Río Paraguay		
- Herradura	0.08 - 1.25	" BONETTO, C. (1982)
- Puerto Bermejo	0.004 - 0.06	" BONETTO, C. (1982)
- Bajo Paraguay	0.060 - 0.750	" BONETTO, C. et alii (1981)
- Laguna Herradura	0.01 - 0.45	" ZALOCAR et alii (1982)
Río Paraná		
(F)- Alto Paraná (Itá Ibaté)	0.002 - 0.99	" BONETTO, C. (1982)
(L)- Bajo Paraná (Parana)	0.001 - 0.80	" PEROTTI de JORDA (1984)
(F)- Bajo Paraná (Corrientes) km 1203		
. margen derecha	0.010 - 0.580	" BONETTO, C. (1983)
. margen izquierda	0.003 - 0.285	" BONETTO, C. (1983)
(F)- Bajo Paraná (Corrientes) km 1208		
. margen derecha	0.000 - 0.120	" BONETTO, C. (1979)
. margen izquierda	0.003 - 0.285	" BONETTO, C. (1979)
(F)- Bajo Paraná (Esquina)	0.030 - 0.850	" BONETTO, C. (1983)
(L)- Bajo Paraná (Corrientes)	0.041	(mgC.m ⁻³ . h ⁻¹) PEROTTI de JORDA (1980a,b)
(L)- Bajo Paraná (Bella Vista) km 1060	0.041	" PEROTTI de JORDA (1980a,b)
(L)- Bajo Paraná (km 876)	0.045	" PEROTTI de JORDA (1980a,b)
(L)- Bajo Paraná (Diamante)	0.195	" PEROTTI de JORDA (1980a,b)

Nota: (F) = experimento en campo (*in situ*)

(L) = experimento en laboratorio

* = de Welcomme (1985)

El aporte de materia orgánica (como "lluvia foliar") de los bosques inundables está muy influenciado por las fluctuaciones hidrométricas. Durante fases de sequía e inundaciones extremas los árboles abscinden sus hojas (Fig. 9) (Neiff y Poi de Neiff, 1990; Franken *et al.*, 1979).

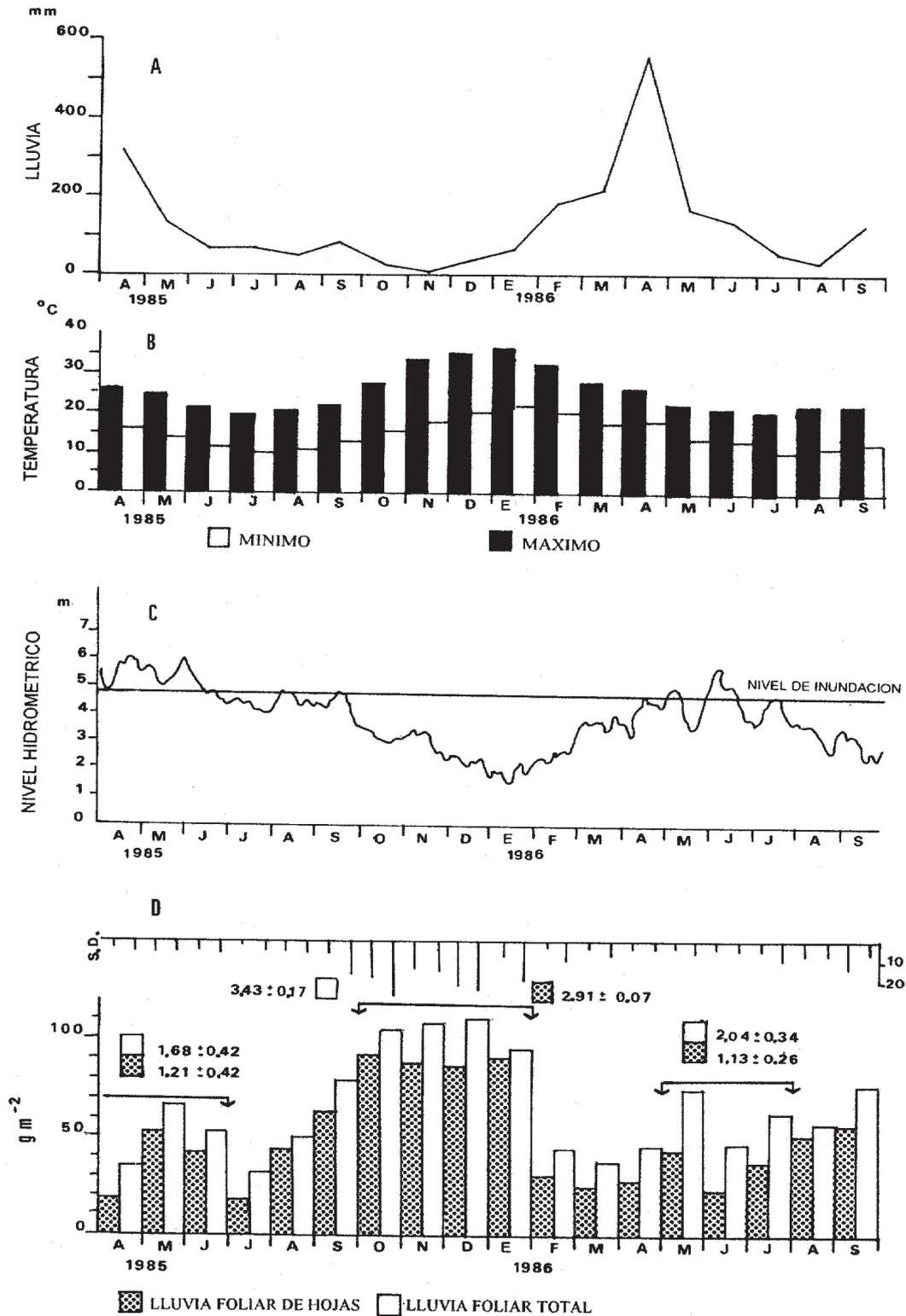


Fig. 9: Total mensual de lluvia (A), temperatura del agua (B), río Paraná (Puerto Corrientes) (C) y lluvia foliar de *Tessaria integrifolia* (D) en g.m⁻².d⁻¹. Arriba de las barras están indicadas la lluvia foliar total y lluvia foliar de hojas para aguas bajas y aguas altas. S.D. = desviación estándar de la lluvia foliar total. (Adaptado de Neiff y Poi de Neiff, 1990).

En los humedales alimentados por lluvias (áreas anegables) la geomorfología del paisaje define las posibilidades de acumulación de materia orgánica muerta (necromasa). Cuando estos pantanales tienen forma definitivamente cóncava, se produce acumulación orgánica en forma de turberas tropicales como las que se pueden encontrar en Río Grande do Sul (sistema de lagunas costeras), en Iberá (Corrientes) o en las áreas centrales de la isla Apipé Grande (Alto Paraná).

Condición crítica del desarrollo

La distribución y abundancia de los organismos no está condicionada en los humedales sólo por la intercalación de fases de suelo seco con otras de suelo inundado, sino por los cambios ambientales que en ellas se producen.

Es conveniente definir el concepto de *estado crítico del desarrollo* como aquella etapa de la vida de un organismo o conjunto natural de ellos en la que la vulnerabilidad respecto de determinado factor-clave del ambiente es mayor y decide su colonización y su permanencia en el sistema.

Determinada especie puede estar representada en un sector y tiempo del paisaje, (por ej., una palma) pero no estar habilitada para mantener el potencial biótico de su población (germinar, por ej.), con lo cual terminará desapareciendo o será segregada a otro ambiente. En tal sentido, todas las especies fluviales requieren de suelo descubierto de agua para cumplir con su germinación, y otras requieren además, que sus plantas crezcan rápidamente y superen el nivel de las inundaciones anuales para no sucumbir completamente tapadas por el agua. Si estos períodos de inmersión fueran prolongados, quizás no alcancen a matar a las plantas adultas, pero sí a las nuevas.

128

La amplitud de los nichos

El estudio del *nicho* ha perdido la atención científica, luego que Hutchinson lo definiera como *hipervolumen* de variables. Si bien el concepto es indiscutiblemente válido, ha determinado el desánimo de investigadores ante la imposibilidad de medir y/o calificar todas las variables que lo determinan; en otro sentido, porque la terminología tradicional de la teoría del nicho y de la competencia, se han tornado inadecuadas para el tratamiento de los problemas de la coexistencia (Walker, 1987).

La amplitud de nicho es entendida aquí como la capacidad de un organismo o colectividad para vivir en condiciones diferentes, sobrevivir y cumplir sus funciones, más allá de las condiciones óptimas. A este fin se entiende por organismo a cualquier estructura biótica capaz de reproducirse por medios sexuales o asexuales (plantas, animales, semillas, esporas, huevos, otras).

Aquellos organismos de nicho amplio son referidos aquí como *euritípicos*, *anfitolerantes* o *anfibióticos*. En tanto que los de baja adaptabilidad al medio los llamaremos *estenotípicos*, *estenotolerantes* o *estenobióticos*.

Dentro del hipervolumen que define al nicho de una población, especialmente en humedales y otros sistemas fuertemente pulsátiles como los ríos, no todos los factores actúan al mismo tiempo y de igual forma en diferentes espacios geográficos. Por lo común, existen pocos macrofactores (factores-clave, en el sentido de Odum) que condicionan la distribución y abundancia de las poblaciones de organismos.

En los humedales, la dinámica hidro-sedimentológica rige la mayor parte de los procesos ecológicos de ajuste entre organismos y ambiente. Cuando se analiza la distribución de determinada especie de plantas, por ej., en el Pantanal, respecto de la dinámica de pulsos, puede asumirse que las

demás dimensiones del nicho están también comprendidas en alguna medida. Es decir, que la distribución geográfica en una serie de tiempo es la resultante directa de los pulsos, pero también de las interacciones bióticas y restricciones del medio físico, que han operado para encontrar hoy esta curva de distribución de la planta (es decir, limitando su nicho).

Esta concepción funcional del nicho nos permite intentar:

- definir los valores óptimos y extremos de una colectividad de organismos en relación al o los factores-clave;
- inferir la sensibilidad de la misma a un disturbio natural o antrópico sobre base objetiva;
- detectar interacciones bióticas, coexistencia o segregación biótica;
- inferir sobre posibles reemplazos de especies, o corrimientos de sus áreas de distribución, como consecuencia de un disturbio puntual o acumulativo;
- investigar la memoria biológica global del sistema, y de cada colectividad;
- comparar los mecanismos adaptativos de las colectividades respecto del factor-clave;
- otros.

Es decir, que el conocimiento de los nichos dentro de este marco operativo, tiene una gran utilidad para conocer el funcionamiento de un sistema de humedales y también para prever cualitativamente algunos impactos como consecuencia de disturbios antrópicos. Más adelante se comentan algunas metodologías simples y accesibles.

Capacidad de carga biótica

A los fines de este análisis, la *capacidad de carga* es entendida como la posibilidad de un geosistema para mantener una constelación de entidades bióticas diferentes (especies, bioformas), con un tamaño oscilante de sus poblaciones en una serie de tiempo. De alguna manera, la capacidad de carga en determinado geosistema, es una función de ajuste entre la variabilidad del ambiente y la adaptabilidad de los organismos que se encuentra impreso en cada sistema como *memoria biológica* (Walker, 1972). Los grandes humedales de Sudamérica contienen generalmente numerosos mosaicos o “compartimentos” cuyos bordes son más o menos definidos en función de las asimetrías del medio físico entre ambientes.

Estos bordes varían también en el tiempo (especialmente para la fauna) dado que los pulsos determinan una fase menos favorable para muchos organismos. Así se registran corrimientos en la distribución de grandes mamíferos, aves, reptiles, peces y otros organismos, como consecuencia de las fases de sequía y de inundación. Al mismo tiempo, estos corrimientos traen aparejadas modificaciones en el trofismo general del sistema, especialmente por cambios en la relación entre predadores y presas, y por la pérdida de sustentabilidad del paisaje en la fase crítica. En algunas colectividades, como los peces, la reducción temporal de las poblaciones se relaciona directamente con el cambio del medio físico-químico: los peces de numerosas especies y en una amplia gama de tamaños mueren en el fenómeno de las *dequadas* por agotamiento del oxígeno e incremento de CO₂ en el comienzo de la potamofase. Este cambio drástico en la capacidad de carga del sistema ha sido demostrado como fenómeno natural en el Pantanal de Mato Grosso por Calheiros y Hamilton (1995). La magnitud de los cambios en la calidad del agua durante las potamofases dependen de las características de los pulsos (Hamilton *et al.*, 1997), y tiene importantes consecuencias tróficas y ecológicas concatenadas dentro del sistema.

Estos ajustes tienen diferentes magnitudes, dependiendo de la frecuencia, duración, magnitud y estacionalidad de los pulsos. Acompañando a períodos extraordinariamente hipersecos o hiperhúmedos (de ocurrencia aproximadamente decenal), se producen modificaciones drásticas en la capacidad de carga, de apariencia irreversibles. Sin embargo, en tiempos relativamente cortos se opera la recuperación biótica del sistema, luego de cesar el período crítico, como consecuencia de la memoria biológica acumulada en el sistema en tiempos evolutivos.

La complejidad actual que presentan los grandes humedales se relaciona con el *número de compartimentos que presenta en diferentes pulsos a lo largo de una serie de tiempo, y la complejidad interna de cada mosaico, depende de la amplitud que tenga en su capacidad de carga*. En gran medida, esto se desprende de la postulación de Walker (1987).

3. EFECTOS DE LA ALTERACIÓN DE LOS PULSOS EN RÍOS Y HUMEDALES

Este tema es más una expresión de deseos para futuras investigaciones, que el conocimiento actual del problema. Con este carácter se presentan algunos comentarios.

Las principales alteraciones del régimen de pulso se relacionan con obras de embalse, de polderización, de canalización, rectificación de cursos fluviales, desagüe, drenaje, entre otras.

Cuando se alude a la alteración de los pulsos fluviales, conviene aclarar que se hace referencia no sólo a las modificaciones en la cantidad y distribución temporal del agua en determinada sección o en todo el curso del río, sino también a los procesos asociados. Es obvio que una alteración en el caudal líquido modifica la capacidad del río para transportar sedimentos y de esta manera se interfiere el balance de los procesos de erosión/sedimentación que controlan las formas del cauce y la renovación de las goeformas del paisaje. En el Paraguay-Paraná, gran parte del fósforo y otros nutrientes viajan adheridos a los sedimentos transportados.

Entonces, la construcción de obras de ingeniería sobre los grandes ríos, al alterar la dinámica del escurrimiento, producen efectos concatenados sobre los humedales de la cuenca (Kesel, 1988). El tamaño de los granos y la morfología de los sedimentos transportados contienen valiosa información sobre el origen de los materiales, y sobre la *salud* de los ecosistemas de la cuenca (Iriondo y Scotta, 1978; Kesel, *op.cit.*; Potter, 1994; Orfeo, 1995; Iriondo, 1997).

En otro sentido, toda actividad humana que involucre a los ecosistemas produce algún grado de alteración. El problema por resolver es, si los paisajes influenciados por las obras de ingeniería producirán cambios que comprometan el área ocupada por los mismos, su complejidad estructural y los principales procesos que condicionan la estabilidad de los mismos.

Para contestar adecuadamente a esta pregunta es necesario llegar a un grado de precisión que permita dirigir decisiones, realizar programas de control, establecer regulaciones, y aplicar programas de contingencia para remediar situaciones eventuales con el costo ambiental más bajo.

La calidad y magnitud de los disturbios ecológicos que ellas producen se relacionan con el nivel de interferencia sobre los flujos de energía y materiales que generan; en la práctica, con la modificación de uno o más atributos de los pulsos.

No todas las colectividades son sensibles de la misma manera a cada uno de los atributos de los pulsos. Por sólo mencionar un ejemplo: para la germinación de las semillas, se requiere que el suelo no esté inundado. De allí que cualquier interferencia en la *estacionalidad* o sea en la época en que se producen las inundaciones o las sequías, requiere de un análisis cuidadoso a nivel de

la vegetación (Neiff, 1990a, 1990b, 1997). Algunas comunidades de invertebrados resultan más sensibles a la magnitud o a la duración de las fases (Schnack *et al.*, 1995), etc.

Se comprende entonces que los mecanismos de selección y ajuste adaptativo operados durante miles de años, hayan dimensionado el largo del período de fertilidad de las plantas (y también de los animales) en relación a la época en que ocurren las fases de inundación y de suelo seco. La calidad y magnitud de las alteraciones de los pulsos hidrológicos no deberían evaluarse con prejuicios humanos, ni con generalizaciones subjetivas. Éstas pueden ser más o menos importantes para diferentes tramos del río, para diferentes paisajes, bioformas, especies, y aún, estadios del desarrollo dentro de una misma población. Lamentablemente, a pesar que se ha producido mucha información biológica/limnológica, todavía estamos lejos de conocer de qué manera y en qué magnitud las alteraciones hidrológicas pueden comprometer peligrosamente la estabilidad de los paisajes de las planicies inundables.

Lo ideal -pero lejos de lo posible- sería disponer de esta información para el infinito número de especies, y para el infinito número de combinatorias entre ellas. Ante esta realidad, es indispensable encontrar al menos indicadores del funcionamiento del paisaje, es decir, aquellos elementos y procesos con el mayor contenido de información que necesitamos. En tal sentido, el análisis de la organización de los humedales a través de los patrones de paisaje fluvial, usando la vegetación, ha demostrado su utilidad (Malvarez, 1997).

Más del 95% de la biomasa total de la biota existente en el sistema fluvial está concentrada a nivel de la vegetación. Cualquier modificación en los patrones de su organización ha de tener efectos en cadena sobre la oferta de hábitat y en las mallas tróficas de los humedales (Lobo *et al.*, 1994).

No todas las poblaciones dependen en igual grado de una u otra fase, y como consecuencia son observables patrones característicos de distribución desde el curso principal del río hasta las partes más altas de la varzea. De tal manera, en las imágenes satelitales es posible establecer unidades de mapa dominadas por determinado patrón de organización en el que árboles, arbustos y hierbas ocupan distintas proporciones. En la práctica se pueden diferenciar y cuantificar estas unidades de paisaje (ecosecciones), aún cuando los límites no siempre sean bien definibles, debido a transiciones entre dos o más ecosecciones. (Neiff, 1996b).

Este primer nivel de análisis debe ser complementado con los reconocimientos y muestreos de campo para validar la identidad de cada uno de estos parches de paisaje. Los resultados de los censos de vegetación para el bajo Paraná y para el bajo Paraguay dan cuenta que la afinidad cenótica (basada en presencias/ausencias) tienen valores del 6 al 50% entre la vegetación de los paisajes que integran una misma sección transversal desde el curso al límite externo del valle inundable (Neiff, en prep.).

Las curvas de distribución de las poblaciones vegetales demuestran que las plantas tienen distinta frecuencia en diferentes posiciones topográficas del curso y la planicie de inundación. Los valores de frecuencia están condicionados por varios factores (suelo, fuego, pastoreo, velocidad de la corriente, interacciones bióticas) pero todos, de manera directa o indirecta, dependen del patrón de pulsos en cada lugar de la planicie.

Como se dijera anteriormente, todas las funciones vitales de las plantas están condicionadas por la dinámica del agua. Hay numerosas pruebas del sincronismo entre la ocurrencia de determinados procesos bióticos (germinación, crecimiento, floración, fructificación y dispersión de las semillas) y la ocurrencia de los eventos hidrológicos (Brinson, 1993).

Debido a que el régimen hidrológico de la cuenca está condicionado por procesos aleatorios (como son las precipitaciones), no puede haber una relación temporal de 1:1 entre la biota y el régimen hidrológico, especialmente cuando la magnitud de fluctuación de año en años y más aún entre décadas, determina desfases importantes en la frecuencia, duración, intensidad, y estacionalidad con que ocurren los eventos hidrológicos.

Cuando una población de plantas o de animales, es interferida en alguna de sus funciones vitales por alteraciones significativas de los pulsos, tarde o temprano será desplazada o eliminada del sistema. Esta alteración estructural ocurre en la naturaleza en forma temporal como consecuencia de sequías o inundaciones extraordinarias (ejemplos son *Victoria cruziana*, *Phyllanthus fluitans*) en las planicies inundables de Sudamérica. De hecho, muchos organismos de vida larga (árboles, peces) atraviesan períodos adversos en los cuales no se reproducen o no crecen. La pregunta obligada es, si estos desplazamientos no llegarían a convertirse en la verdadera desaparición de especies como consecuencia de obras de ingeniería.

La *frecuencia* de las fases resulta una componente de la dinámica de aportes hidrológicos y de la geomorfología de cada sección del río en las distintas ecorregiones, por lo que dentro de un mismo ciclo hidrológico la frecuencia con que ocurren los períodos de suelo seco o inundado son potencialmente distintos para una misma sección y también para un mismo caudal hídrico en distintas ecorregiones.

La frecuencia de las fases regula fundamentalmente el crecimiento de las plantas en sus primeras etapas. Un aumento de la frecuencia del suelo inundado en determinado punto de la varzea podría significar que las plantas ya germinadas no alcanzarán la altura suficiente para no ser sumergidas por el agua en la próxima fase de inundación. En forma análoga, si se repitieran con mayor frecuencia los períodos de suelo seco, podría alterarse el almacenaje de agua en el suelo, y las plantas sufrir situaciones de *stress* hídrico a las que no pudieran sobrevivir. (Neiff, 1996b)

Los cambios en la *intensidad* de las fases (asociados en buena medida a la duración de las mismas) son determinantes de la estratificación y complejidad de la vegetación, especialmente en los tres primeros metros de altura sobre el suelo. La intensidad, tanto de inundaciones como de sequías extremas, controla el desarrollo del denominado *sotobosque* (o sea el complejo biótico formado por plantas y animales), el cual puede desaparecer totalmente en los bosques monoespecíficos de sauces y aún en los bosques pluriespecíficos de las partes más altas.

El aumento de la frecuencia de las fases de inundación (por ej.) determina el escamondado de las ramas inferiores de las plantas, con lo cual el fuste libre de los árboles es más largo dado que las copas generalmente están formadas por un tallo principal y ocupan sólo el cuarto superior del árbol.

La *tensión* de las fases, representada por la desviación respecto de la media para aguas altas y valor análogo para las aguas bajas, determina en gran medida la predictibilidad de las fases. El número de especies, de bioformas y aún la estructura de tamaños para una misma población, está relacionada con este atributo de la función FITRAS. Si se aumentara la tensión de pulso en una serie de tiempo, sería esperable una caída en la complejidad estructural y de nichos dentro de la vegetación. No hay antecedentes que permitan validar esta hipótesis, a nivel de distintos ríos del mundo. Sin embargo, la información disponible para el el Paraná y Paraguay (Neiff 1990b), indica que existe una relación estrecha entre la repetibilidad de fases y la productividad de la vegetación.

La *regularidad* de los eventos hidrológicos en el Paraguay-Paraná es decreciente desde el Pantanal al Delta del Paraná. Mayor regularidad está asociada en el Pantanal a un régimen hidrológico de una única fuente de variabilidad: lluvias dentro del sistema (Adámoli, 1986). Variabilidad baja es equivalente a ambiente más predecible, que determina menores tasas de cambio en el paisaje.

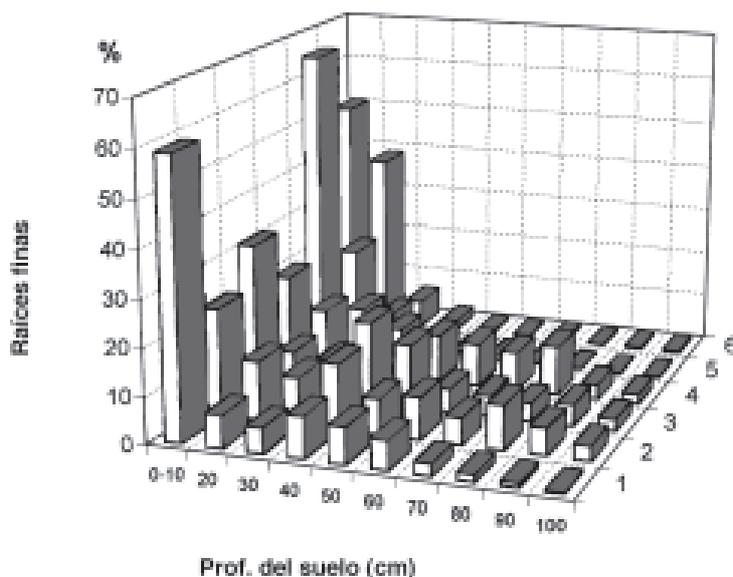
La *amplitud* de los pulsos (o de sus fases) equivale a su duración en determinada posición de la varzea. La presencia y la abundancia de muchas plantas en los sistemas fluviales están condicionados por la duración de las fases más que por otros atributos de pulso.

La amplitud de fase también condiciona el espectro biológico de la vegetación. En tanto aumente la duración de la potamofase, tenderán a dominar las bioformas flotantes en las lagunas y bañados de la varzea del río. Cuando la limnofase tiene una duración superior a la "normal" comienzan a

dominar las bioformas arraigadas emergentes (Neiff, 1978). Moschini *et al.* (1995) encontraron que la potamofase favorece el crecimiento de las plantas de *Scirpus* que alcanzan ventajas en la colonización de los cuerpos de agua de la cuenca del Mogí Guaçu (afluente del alto Paraná).

La mayor duración de la fase de inundación puede producir estrés grave a las plantas como consecuencia de la falta de oxígeno en las raíces (hipoxia, anoxia) como señalan Whitlow y Harris, (1979). Los síntomas de estrés son muy variados: inhibición de la floración y de la fructificación, defoliación, y finalmente muerte de las plantas. Esta deficiencia de oxígeno en los sistemas radiculares puede ser cubierto mediante adaptaciones especiales de las plantas, como ser la reducción de la tasa metabólica, el desarrollo de neumatóforos y de raíces adventicias desarrolladas a partir de lenticelas en el tallo (Neiff *et al.*, 1985).

La deficiencia de oxígeno en las raíces produce acumulación de compuestos tóxicos derivados del metabolismo anaeróbico (Teskey y Hinckley, 1977). No todas las especies tienen la misma susceptibilidad al estrés por anoxia radicular (Gill, 1970; Loucks, 1970; Tattar, 1972; Whitlow y Harris, *op.cit.*; Klimas, 1987; Klimas *et al.*, 1981). Como consecuencia, los períodos muy prolongados de inundación producen una fuerte selección de especies, y también de edades de los árboles (Neiff *et al.*, *op.cit.*). En muchas especies de árboles el incremento de la duración de la fase de inundación no llega a matar a las plantas, pero produce una evidente reducción del vigor y la inhibición de algunas funciones (Fredrickson, 1979; Rogers, 1981). Muchas plantas son poco sensibles al efecto de la inundación prolongada cuando esto ocurre durante la fase de menor actividad vegetativa.

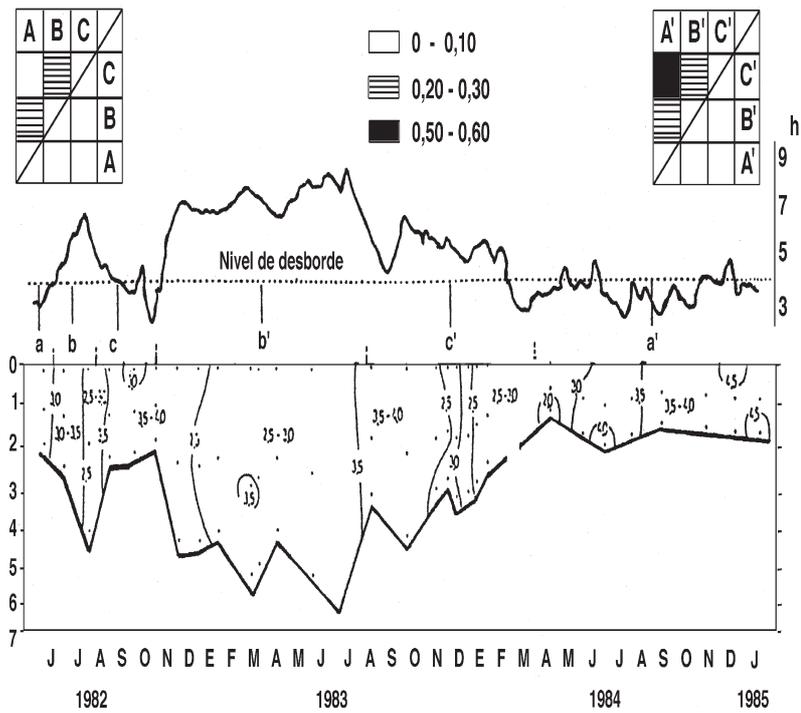


133

Referencias:

N°	Lugar/Sitio	Pos. topográfica	Textura	Vegetación
1	23°02'01"S-57°46'46"W	Banco arena	Arenoso	<i>Salix humboldtiana</i>
2	16°24'32"S-57°46'57"W	Barranca baja	Areno-limoso	Bosque mixto
3	31°40'57"S-60°33'46"W	Barranca baja	Areno-limoso	Bosque mixto
4	30°44'04"S-59°38'25"W	Barranca baja	Areno-limoso	Bosque mixto
5	31°38'51"S-60°23'09"W	Albardón	Areno-limoso	Bosque mixto
6	16°03'59"S-57°41'43"W	Albardón	Areno-limoso	Bosque mixto

Fig. 10: Distribución vertical de las raíces (sistema de absorción) en distintos paisajes de la planicie fluvial Paraguay-Paraná.



Referencias:

N°	Lugar/Sitio	Pos. topográfica	Textura	Vegetación
7	23°18'58"S-57°29'52"W	Bañado bajo	Arenoso	<i>Panicum grumosum</i>
8	23°26'57"S-57°26'22"W	Media loma	Areno-limoso	<i>Panicum prionitis</i>
9	23°15'40"S-57°25'21"W	Media loma	Limo-arenoso	<i>Panicum prionitis</i>
10	19°44'33"S-57°13'34"W	Bañado bajo	Limoso	<i>Aspilia latissima</i>
11	17°04'53"S-57°23'17"W	Bañado bajo	Limoso	<i>Aspilia latissima</i>
12	23°26'57"S-57°26'22"W	Media loma	Limoso	<i>Acacia caven</i>
13	23°25'32"S-57°27'01"W	Media loma	Limoso	<i>Sesbania virgata</i>
14	16°05'51"S-57°42'44"W	Media loma	Limoso	<i>Sesbania virgata</i>
15	23°02'08"S-57°45'33"W	Bañado bajo	Limo-arcilloso	<i>Copernicia alba</i>

Fig. 11: Distribución vertical de las raíces (sistema de absorción) en distintos paisajes de la planicie fluvial Paraguay-Paraná.

La posición de los sistemas radiculares en las plantas de varzeas es muy variable y generalmente puede cambiar en tiempos cortos para adaptarse a las condiciones hidrológicas. Generalmente las raíces llegan hasta 100-120 cm dependiendo de la textura del suelo de las varzeas (Kramer y Kozlowski, 1960; Broadfoot, 1973; Baker y Broadfoot, 1979). Para la Hidrovía se estudiaron más de treinta perfiles de suelo, y se constató que la mayor concentración de raíces se encuentra entre 10 y 30-40cm de profundidad (Figuras 10 y 11).

Dado que las inundaciones extremas producen situaciones de estrés para la vegetación, sería esperable una reducción de las tasas de crecimiento. Esto ha sido reportado para el río Amazonas por Junk (1986). Sin embargo, no hay consenso sobre el tema. Menezes *et al.* (1993) encontraron que el crecimiento se acelera cuando los lagos se inundan en corto tiempo. Estos autores encontraron que la velocidad de crecimiento para *Nymphoides indica* se duplica durante la fase crítica de inundación. Broadfoot (1973) informa que luego de incrementar el nivel del agua de un reservorio se produce una aceleración del crecimiento.

Los pecíolos de *Nymphoides indica* crecen 35 cm por día. Sin embargo, si la *magnitud* de la creciente determina que el agua supere los 3,5 m sobre el fondo, se produce el tronchamiento de las hojas a nivel del fondo y las plantas finalmente mueren.

Un incremento pronunciado de la fase de inundación determina otros efectos sobre la vegetación: torna a los árboles más susceptibles al efecto del viento (oleaje), a la velocidad de la corriente (fuerza erosiva) y también al ataque de insectos (Fowells, 1965).

La alteración significativa de la *estacionalidad* puede determinar la segregación de una especie de determinada área en forma temporaria o permanente. La duración, frecuencia y magnitud de las inundaciones y sequías, regula también la cantidad de frutos y semillas que producen las plantas. En potamofases muy prolongadas (como la de 1981-83) la mayor parte de las especies de árboles del Bajo Paraguay no produjeron frutos o semillas. De tal manera, los cambios en la duración de las fases del ciclo hidrológico podrían alterar los períodos de fertilidad de las plantas y producir en el mediano y largo plazo alteraciones estructurales en la vegetación.

Cambios bruscos en el nivel hidrométrico pueden producir la muerte de poblaciones de plantas acuáticas flotantes libres que quedan sobre el suelo seco, o colgadas de árboles y arbustos al bajar el nivel del agua. Las bioformas arraigadas emergentes mueren porque quedan varios meses enteramente sumergidas.

La descomposición de la vegetación muerta produce un agotamiento del oxígeno disuelto en el agua, que es utilizado por los microorganismos en el proceso de degradación de la materia orgánica.

El tiempo que demandará en recuperarse la concentración de oxígeno en las aguas depende de las condiciones de flujo y de la tasa de decaimiento de la vegetación. En el valle del río Paraná los valores se encuentran en un rango de 11 a 230 días para que se descomponga el 50% de la materia vegetal. Esta tasa depende de la dureza de los tejidos vegetales y de la concentración de oxígeno en el agua. Los restos muertos de una misma especie de planta se descomponen con velocidad decreciente desde el curso del río hacia el borde del valle de inundación (Poi de Neiff y Neiff, 1988; 1989; Neiff y Poi de Neiff, 1990; Bruquetas y Neiff, 1981). El cuadro siguiente ha sido tomado de Poi de Neiff (1991) para ejemplificar distintas tasas de degradación de la materia orgánica en diferentes condiciones de oxígeno disponible.

La velocidad de la corriente es importante para los procesos de descomposición. Hammerly *et al.* (1989) encontraron que la constante cinética aumenta con la velocidad de la corriente en el tramo bajo del río Paraná. Estos autores midieron el proceso de descomposición para varias plantas acuáticas y palustres en ríos de diferentes características y encontraron que cuando la velocidad de la corriente aumenta 20 veces, la constante de degradación se triplica. Este efecto se relaciona con el intercambio de oxígeno y de nutrientes pero también con la más efectiva partición de la materia orgánica muerta.

Un aumento drástico de la velocidad de la corriente también podría traer aparejado un “*efecto de lavado*” con lo que se modificaría la oferta de detritus para peces y aves, al tiempo que se produciría una caída de los valores poblacionales de la fauna adherida a las plantas acuáticas y palustres.

Resumiendo la idea planteada: cambios drásticos del régimen hidrológico pueden producir cambios en la distribución y abundancia de la vegetación. Estos cambios pueden producir cambios en la tasa de retención de sedimentos, y también cambios en el régimen del oxígeno disuelto en los cuerpos de agua. Estos últimos pueden derivar en modificaciones en la tasa de mineralización de la materia orgánica y en la disponibilidad temporal de los nutrientes liberados en el proceso.

Tanto la vegetación acuática como la palustre del valle de inundación de estos ríos tiene una rica fauna de invertebrados asociados, que son la principal fuente alimentaria para muchos peces. La calidad y cantidad de organismos que habitan en estas plantas, depende en gran medida de la composición y abundancia de la vegetación (Poi de Neiff, 1977), por lo que cambios en el patrón de organización de esta vegetación derivaría en consecuencias desfavorables para la oferta alimentaria de peces, aves y otros organismos que viven a expensas de la fauna fitófila.

Tabla 8:

Coefficiente de decaimiento diario de las plantas estudiadas, tiempo en que se descompone el 50% de la materia orgánica vegetal y número de invertebrados por gramo de materia seca remanente.

Especie vegetal		Coefficiente decaimiento (d ⁻¹)	t _{0,50} (días)	N° invertebrados (g.rem ⁻¹)	Características químicas del agua
AEROBIOISIS					
<i>T.integrifolia</i>	(h)	0,034	20	46,4	
<i>S.humboldtiana</i>	(h)	0,019	36	20,8	T= 25,8 ± 1,2 °C
<i>P.acuminatum</i>	(h)	0,017	40	16,6	O = 5 ± 0,85 mg.1 ⁻¹
<i>P.grumosum</i>	(h)	0,0085	81	12,4	pH= 7,14 ± 0.13
<i>E.crassipes</i>	(h)	0,06	11	215	Cond.= 180 ± 39µS.cm ⁻¹
<i>E.crassipes</i>	(r)	0,01	69	11,1	
ANAEROBIOISIS					
<i>T.latifolia</i>	(r)	0,003	231	1	T= 22 ± 4,5°C
<i>E.crassipes</i>	(h)	0,019	37	12,4	O = 0.28 ± 0.08 mg.1 ⁻¹
<i>E.crassipes</i>	(r)	0,0083	82	5,46	pH= 5.6 ± 0,31
<i>E.crassipes</i>	(h)	0,016	44	7,1	Cond.= 75 ± 3,3µS.cm ⁻¹
<i>E.crassipes</i>	(r)	0,0081	86	3	

136

La única manera que los organismos puedan sobrevivir exitosamente en un medio de alta fluctuación es ofreciendo mecanismos que les permitan compensar las fluctuaciones del medio físico-químico. Es así que la biota de estos ríos, y especialmente la vegetación dispone de adaptaciones que van desde el nivel de organismos, estructuras morfoanatómicas y procesos fisiológicos (Neiff, 1978; 1990a; 1990b; 1996b) que le permite persistir.

Esta posibilidad de afianzamiento de la vegetación en las planicies fluviales está condicionada a cierto grado de "predictibilidad" o de regularidad de las curvas hidrológicas a lo largo del tiempo. Cualquier alteración hidrológica drástica podría producir fuertes desórdenes en la vegetación, seleccionando aquellas especies de rango más amplio, aquellas que estén mejor habilitadas a vivir en las nuevas condiciones.

Estas condiciones catastróficas podrían darse cuando las alteraciones se produzcan en forma errática (como puede ocurrir aguas abajo de algunos embalses con el régimen de operación de los mismos durante la fase de aguas bajas). Estas alteraciones acrecientan la *tensión* entre valores de aguas altas y bajas y pueden, incluso, alterar la *estacionalidad* de las fases. En este ejemplo particular, no se dispone de suficiente información, especialmente porque mucho de los embalses situados en clima cálido en grandes ríos son de reciente construcción.

La alteración de los pulsos por obras de ingeniería puede afectar a los procesos de *feed-back* en los grandes ríos de planicie, como el que se da entre la hidrodinámica del río (calidad de los pulsos) y la vegetación (estructura y dinámica) con mecanismos de interdependencia que resultan más evidentes durante las inundaciones.

En primera instancia la vegetación depende del tipo de suelos, de la disponibilidad de agua y elementos nutrientes provistos por el escurrimiento y por el almacenaje de agua en el paisaje. Cada unidad de paisaje, está regulada en parte por los flujos de agua sobre el terreno en las fases de sequía e inundación.

Las alteraciones hidrológicas de la magnitud de los pulsos tienen diferente importancia en función de la geomorfología del paisaje. Por ejemplo, una alteración prevista de 10 cm para el Pantanal, en el alto Paraguay equivaldría a una de más de 60 cm que se produjera en la Confluencia Paraguay-Paraná. Estos cambios podrían influir en los patrones de organización del paisaje, especialmente sobre la vegetación.

A su vez, las modificaciones sobre la vegetación -cuando fuesen severas- podrían producir cambios en el tiempo de residencia del agua sobre la planicie inundable, dificultar los procesos de arrastre y disolución de la materia orgánica sobre el suelo a nivel de la hojarasca, y aún producir fenómenos puntuales de erosión/sedimentación en las proximidades de los cursos de agua de la planicie como consecuencia del aceleramiento del escurrimiento.

Estos cambios en la vegetación y en el paisaje, podrían producir nuevos efectos sobre las condiciones hidrológicas, que nuevamente impactarían sobre la vegetación, es decir que los cambios estarían incluidos en “*un bucle*” de interacción.

Si bien muchas plantas de los humedales fluviales están bien adaptadas al régimen pulsátil y permanecen en la planicie aún en situaciones críticas, otras especialmente algunas herbáceas, no tienen posibilidades de sobrevivir cuando son enteramente cubiertas por 1-2 m de agua y desaparecen del valle de inundación durante las crecientes prolongadas (Neiff *et al.*, 1985). Situación análoga se genera en las sequías de larga duración, donde también intervienen otros factores como el fuego (Neiff, 1990b).

En el valle del Bajo Paraguay, durante las inundaciones extraordinarias por su magnitud y duración, pueden verse afectadas y desaparecer las comunidades del sotobosque, y también producirse la muerte de un 20-50% de los árboles como consecuencia de estas inundaciones extremas vinculadas al fenómeno del Niño (ENSO), y que tienen una periodicidad próxima a una década, (Neiff *et al.*, op. cit.).

No se ha cuantificado en los grandes ríos de Sudamérica la influencia de estas situaciones críticas que producen periódicamente la desaparición masiva de la vegetación, y menos aún sus implicancias sobre el escurrimiento, sobre el flujo de nutrientes y sobre las comunidades acuáticas, aún cuando en la potamofase la mayor parte del agua almacenada en determinado momento y sección del río se encuentra sobre la planicie y un porcentaje menor escurre por los cursos.

Las obras de construcción y de mantenimiento de las hidrovías plantean dos efectos diferentes: uno es el que se da localmente por la excavación en algunos puntos a lo largo del canal natural de navegación, con el fin de darle continuidad a la vía navegable y optimizar las condiciones para la navegación; y los cambios que podrían producir estas obras al modificar las condiciones del flujo, cuando se remueven los controles estructurales (dragado, cambio de radios de curvatura, ensanchamiento del canal).

El efecto local de las obras de dragado y canalización, se trata más adelante, pero aquí puede decirse que son de tipo puntual y no llegan a formar un terraplen continuo que aisle a la planicie del curso de agua, como ocurriera en otras hidrovías de grandes ríos, por lo que no son esperables distorsiones en el flujo de nutrientes entre el curso del río y su planicie inundable.

Neiff y Patiño (1990) han analizado la influencia de la vegetación de la planicie del Bajo Paraguay y su efecto sobre el escurrimiento en el tramo bajo del Paraguay. Seguidamente se comentan los aspectos más relevantes de esta contribución:

Estos autores estudiaron el efecto de amortiguación que ejerce la planicie de inundación del Paraguay sobre la translación de las ondas de creciente en el tramo del río entre 1982 y 1992, comprendido entre Asunción: 25°16'S; 57°37'W (Paraguay) y la confluencia de este río en el Paraná en la Isla del Cerrito: 27°17'S; y 58°37'W (Argentina). La longitud del curso en este tramo es de 365 km con una planicie de inundación próxima a los 2.400 km². Esta área es relativamente

homogénea en su comportamiento hidrológico, con bajo aporte de efluentes, lo cual facilitó comparar los caudales de *entrada* (Asunción) y de *salida* (Isla del Cerrito) en el tramo, y estudiar las inundaciones a través de las diferencias entre ambos puntos como transformaciones generadas por la varzea del río.

Los resultados indican que en el Bajo Paraguay, la vegetación produce una disminución marcada de la onda de crecida al retardar el escurrimiento y disipar grandes volúmenes de agua que no llegan al tramo más bajo. Este hecho se manifiesta como una función escalonada en la que la desaceleración del flujo comienza cuando el río desborda sobre el valle, aumenta hasta que la lámina de agua supera el sotobosque y disminuye cuando la magnitud y duración de las crecientes determina la muerte y desaparición de este tipo de vegetación.

En el Bajo Paraguay, en el tramo estudiado por Neiff y Patiño (*op.cit.*) esta función interviene en un rango hidrométrico de 5,05 a 7,00 m, tendiendo a anularse cuando el río supera los 8,00 m. Se registraron los cambios en la importancia del proceso de atenuación producido por el colapso de la vegetación del valle aluvial, como consecuencia de las inundaciones catastróficas de 1982-83 y el tiempo que demandó su recuperación.

La vegetación de la planicie ejerce un fuerte efecto amortiguador (disminución de picos y retardo de las crecientes), disipando grandes volúmenes de agua -evaporación, evapotranspiración, infiltración- que también ha sido reconocido por Tricart y Frecaut, (1983) para el Pantanal. Inundaciones de magnitud semejante tienen diferente propagación aguas abajo, según la duración de la fase seca previa (Neiff y Patiño, *op.cit.*).

Cuando la potamofase tiene una magnitud y duración extraordinaria (ej.: creciente de 1982-83) produce alteraciones drásticas de la vegetación de la varzea, y esto determina menor efecto de amortiguación del escurrimiento (menor tiempo de concentración del agua en el punto de *salida*, y mayores volúmenes de agua escurrida al final de la creciente). Estas transformaciones influyen, a su vez, sobre las características de la vegetación, con lo cual se ejerce un complejo *feed-back* entre régimen hidrológico y vegetación, que implica mecanismos de ajuste de distinta duración (Neiff *et al.*, 1985).

Estas relaciones no son exclusivas del Bajo Paraguay, y permiten explicar también la translación de las ondas de inundación en la alta cuenca del Paraguay, que han sido descritos por Adámoli (1986; 1995), y para la planicie de inundación de los ríos y arroyos afluentes del Bajo Paraguay y Bajo Paraná (Neiff, 1986).

Si bien queda demostrada la interacción entre ambos subsistemas del paisaje: hidrología y biota, resulta difícil mensurar los niveles de disturbios necesarios para que se produzcan cambios apreciables en cada uno de los conjuntos analizados.

Dado que no disponemos de resultados de largo término sobre las modificaciones que han producido las alteraciones en el régimen hidrológico sobre el paisaje, podrían tomarse casos en los que la naturaleza haya producido cambios drásticos sobre la hidrología en extensas unidades de paisaje.

Desde esta perspectiva, las migraciones laterales del río Bermejo, o la retracción del río Pilcomayo en la llanura chaqueña pueden brindar un rico banco de información para estudiar los mecanismos de respuesta de los organismos y la resiliencia del paisaje.

Los humedales de los deltas de los grandes ríos sudamericanos son macrosistemas de alta riqueza específica, quizás como consecuencia de la superposición de distintos regímenes hidrológicos (el propio del río, la influencia directa o indirecta de las mareas, y el de los tributarios que convergen desde otras subcuencas). Colonnello (1995, 1996) encontró 149 especies sólo al considerar las comunidades de plantas acuáticas de humedales del Delta del Orinoco. Los humedales del Delta

del Paraná tienen la mayor riqueza de especies de plantas respecto de otras ecorregiones de la Cuenca del Plata (Malvarez, 1993,1997).

Los humedales de régimen hidrológico complejo, como el Delta del Paraná, también son un laboratorio de campo. Los resultados encontrados por Malvarez (1997) han permitido establecer correspondencias entre los patrones de paisaje, la vegetación, los suelos y la influencia fluvial en los humedales que representan una situación-testigo para ambientes que también están recibiendo una fuerte presión antrópica en la última centuria. La metodología empleada permitió mostrar que en los humedales fluviales, los *paradigmas* sucumben ante la complejidad de sistemas muy abiertos y con alta variabilidad en los flujos de materiales y de energía (Malvarez, *op.cit.*).

El análisis de las consecuencias ecológicas de la interrupción total de los pulsos fluviales fue presentado por Neiff (1997) para el macrosistema de humedales del Iberá, que permaneció conectado al Alto Paraná hasta fines del Pleistoceno.

El Iberá formó parte de la planicie del río Paraná, del que está aislado desde unos 3.000 años AP. Así lo demuestran las similitudes en la vegetación, los suelos y la fisiografía del paisaje. Luego que Iberá quedara aislado del flujo del Paraná, la vegetación colonizó el litoral de los extensos lagos alcanzando una superficie progresivamente mayor debido a la existencia de un ambiente más predecible en el tiempo.

En la actualidad, este intercambio con el Paraná no existe y el flujo horizontal de información está mucho más restringido. Los flujos de sentido vertical son predominantes sobre los de escurrimiento (horizontales). Ejemplo de lo expresado son los intercambios de agua desde y hacia la atmósfera.

El aislamiento del Iberá respecto de la dinámica fluvial significó un cambio cualitativo y cuantitativo en la función de pulso (o *f*FITRAS) con variaciones más predecibles y de menor magnitud. La relación entre la superficie anegada en aguas altas extraordinarias y la que puede medirse en aguas bajas -representada por el coeficiente de elasticidad del sistema- alcanza a 1,54 en el Iberá. En los humedales de la planicie activa del río Paraná, este coeficiente fue estimado en 7,6 (Neiff *et al.* 1994).

Entre las modificaciones estructurales más evidentes en el paisaje se encuentra el incremento de bioformas palustres (geófitos), reducción del número y cobertura de las bioformas flotantes libres (pleuston), mayor importancia de las plantas con tejidos duros (ciperáceas, tifáceas) y aumento de las especies cuyos frutos y semillas son dispersados por el viento. La selección favoreció a las especies con adaptaciones al fuego, lo cual no se observa en la mayoría de las colectividades vegetales que hoy ocupan la planicie inundable del Paraná. Sólo algunos humedales situados en la media loma como los pajonales de *Panicum prionitis* y los palmares de *Copernicia alba* en el valle del Paraná constituyen colectividades resistentes al fuego y a la sequía prolongada (Lewis y Franceschi, 1979; Neiff, 1986), aunque con mecanismos adaptativos distintos de aquellos que poseen las poblaciones de los esteros estudiados.

Aparentemente, la vegetación que vive en las llanuras inundables de los grandes ríos como el Paraná, ha sufrido un proceso de selección que favoreció a aquellas plantas más adaptadas al *estres* de inundación (Franceschi y Lewis, 1991; Franceschi y Prado, 1989; Lewis *et al.* 1987; Neiff, 1978; 1990b; Neiff *et al.*, 1985).

El aislamiento prolongado de una planicie respecto de los pulsos fluviales (unos 3.000 años en el caso de Iberá), condujo un proceso de selección adaptativa que favorecería a las plantas que también tengan adaptaciones a suelo seco. El poder selectivo de la fase seca de los pulsos ha sido reiteradamente enfatizado como factor de selección para explicar la complejidad de la biota de las planicies inundables (Neiff, 1990b, 1996a; Neiff *et al.*, 1994). Coherente con esa comprobación, la interrupción del régimen de pulsos produjo un cambio drástico de la vegetación en el Iberá. Los tres modelos de paisaje reconocidos allí, configuran respuestas adaptativas de la vegetación a diferentes regímenes hídricos.

La colonización por la vegetación trajo, respecto de la etapa fluvial, algunas modificaciones en el funcionamiento del sistema:

- Aumento de la cantidad de materia orgánica muerta almacenada.
- Ganancia de dióxido de carbono.
- Cambios en las tasas de flujo interno del sistema, respecto de los lagos que existían en las primeras etapas del Iberá.

Paisajes de latitud próxima de las islas actuales del Alto Paraná, con otras más antiguas (con diferente función de pulsos) y a su vez con una planicie antigua desvinculada de la dinámica del río, se comparan esquemáticamente en una tabla de síntesis (Tabla 9) (Neiff, 1997):



Tabla 9

Atributo funcional	Islas actuales	Islas antiguas	Iberá
Conexión al curso del río	Dos o más veces al año en crecientes normales	Una o dos veces cada década crecientes excepcionales.	Nunca ocurre desde varios milenios.
Alimentación hídrica	Fluvial: agua-sedimentos	Mixta: fluvial-lluvias locales	Lluvias locales
Aporte de sedimentos	Activos procesos de sedimentación/erosión. Alta tasa de cambio de las geoformas.	Aportes escasos. Escasa actividad de sedimentación/erosión	No hay aporte de sedimentos; no hay modelado actual. Baja tasa de cambio.
Hidrograma anual típico	Hay una fase de sequía y otra de inundación muy irregular.	Fase anual de sequía e inundación más regulares, excepto en crecientes excepcionales.	Muy regular, fase de anegamiento: fin de verano-otoño. Fase seca: invierno-primavera.
∫FITRAS	Frecuencia, magnitud y duración de las fases de sequía e inundación alta.	Frecuencia, magnitud y duración de las fases, muy baja.	Predomina anegamiento local. Gran regularidad de fases, baja tensión de fase.
Hidrograma típico de una década	Poco regular.	Generalmente regular.	Regular a muy regular.
Aporte de nutrientes	Tensión alta entre picos.	Poca tensión entre picos.	Tensión próxima a cero.
Química del agua	Frecuente aporte del río	Aportes esporádicos por el río.	No hay aportes fluviales
	Turbidez alta; materia orgánica baja; moderadamente tamponadas. Conductividad: 60-150 μ S.	Turbidez moderada-baja. Materia orgánica moderada. Poco tamponadas. Conductividad: 50-100 μ S.	Transparentes. Color negro. Materia orgánica muy alta. Muy poco tamponadas. Conductividad: 35-80 μ S.
Flujo de información biótica	Activo intercambio desde y hacia el curso del río, potencialmente: todas las poblaciones.	Intercambio esporádico, eventual, excepto grandes vertebrados. La tasa de intercambio es siempre baja.	Intercambio eventual, Excepto aves. Intercambio de peces a través del río Corrientes hasta lag. Fernández. Siempre mayor que 1; saprotrofia funcional. Posiblemente entre 0,5 y 0,8.
Cociente: <i>producción / respiración</i>	Próximo a cero.	Algo mayor que 1	
Cociente: <i>producción / biomasa</i>	Algo menor que 1 en vegetación superior	Posiblemente entre 0,5 y 0,9	
Riqueza de spp.	Baja, pocas especies con nichos amplios.	Variable: alta en los ecotonos; baja en vegetación de grandes lagos.	Alta en los ecotonos; baja en vegetación de grandes lagos.
Riqueza de peces	Alta, numerosas bioformas. Dominan detritívoros.	Baja. Predominio de carnívoros en lagos.	Baja en lagos del nordeste, alta en cabeceras del río Corrientes.

Conflictos entre funciones y valores de los humedales de Sudamérica

Es preciso puntualizar la diferencia entre “funciones” y “valores” de las tierras húmedas en cualquier evaluación ambiental. Habitualmente la sociedad percibe o asigna un valor a los *wetlands*. Este valor (económico, cultural, ecológico, etc.) depende en gran medida de los objetivos de la sociedad y también del grado de conocimiento que la misma tiene respecto de las funciones esenciales de los humedales en la biosfera (Brinson, 1980,1993 y Smith *et al.*, 1995).

Si el objetivo central es la expansión de las fronteras agropecuarias o la eliminación de residuos de actividades industriales (por ej.), el valor de las tierras húmedas puede eventualmente ser nulo. En esta situación, los *wetlands* son alterados y utilizados para la agricultura o como “sistema-sumidero”. Es decir, una prioridad temporal de la sociedad o, más apropiadamente, de una parte de ella, determina que el objetivo sea priorizado por encima de las funciones de los geosistemas para llegar al concepto de valor. Esto ocurre habitualmente cuando la sociedad carece de la necesaria información ambiental; pero también, cuando la sociedad no tiene otra alternativa que la supervivencia suicida, por encima de cualquier valoración lógica.

Ante esta situación, la evaluación ambiental procura puntualizar objetivamente las *funciones* de las tierras húmedas dentro de la evaluación. Es decir, calificar, definir y hasta donde sea posible, medir aquellas prestaciones o servicios que los humedales prestan a la sociedad, tales como fuentes de agua limpia, ambientes para la vida silvestre, compensación hidrológica en las cuencas hidrográficas, producción de materiales orgánicos, “filtros” de sustancias nocivas, degradadores de fertilizantes, entre otras. Taylor *et al.* (1990) realizan una buena discriminación entre valores y funciones que puede ser tomada como base de análisis. Dado que la mayor superficie de *wetlands* está incluidos en grandes cuencas hidrográficas, es indispensable que el análisis ambiental sea realizado a nivel de cuencas, y con enfoque sistémico, para percibir las funciones y valores de estos sistemas (Tundisi y Straskraba, 1993; Tundisi, 1993).

142

De todas maneras, el valor de los humedales representa una magnitud que depende de las sociedades, de las culturas, y de las situaciones históricas. Por lo tanto, es variable de generación en generación.

Siendo que la naturaleza no es propiedad de una sola generación de personas, el análisis ambiental debe plantearse en una escala de tiempo que trascienda a una generación, preferentemente dentro de la escala de tiempo evolutivo. Cualquier análisis de valor debería estar acompañado de la posibilidad y costo de recuperación de ecosistemas. Esto resulta de fundamental importancia en Sudamérica donde aún los humedales han sido poco alterados. Los países del hemisferio norte ya conocen las consecuencias de la destrucción de los humedales y hoy manejan en sus evaluaciones los costos que demanda la recuperación de las mismas, al plantear cualquier proyecto de crecimiento económico.

Las *funciones*, en cambio, son las mismas. Lo que varía es nuestro conocimiento de las propiedades y del metabolismo interno de los humedales. Este conocimiento crece en gran medida a partir de la investigación ambiental, pero llega lenta y deficientemente a la sociedad. La sociedad percibe a las tierras húmedas difusamente, con una fuerte componente emocional. *Es indispensable que toda evaluación ambiental comprenda un esquema o modelo de gestión ambiental*, donde se articule armoniosamente la investigación científica, la formación y habilitación de profesionales, la difusión a distintos niveles de la sociedad, y la indispensable comunicación entre estos procesos con los niveles de programación y de decisión de la sociedad organizada. *La evaluación ambiental es una necesidad y una herramienta*. Técnicos, planificadores y ciudadanos deben percibirla no sólo como una posición de respeto a la naturaleza, sino como una forma de respeto social y de las generaciones futuras.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMOLI, J., 1986. A dinâmica das inundações no Pantanal. Anais I Simp. S/Rec.Nat. e Socio Econom. do Pantanal. EMBRAPA: 51-62.
- ADAMOLI, J., 1995. Diagnóstico do Pantanal: características ecológicas e problemas ambientais. 1. Pantanal Matogrossense I. Título II. Programa Nacional do Meio Ambiente. Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal, Brasília, D.F. 50 p.
- ARAUJO LIMA, C.A.R.M. *et al.*, 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. Science, V. 234: 1256-1258.
- 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.
- BAKER, J. B. y W. M. BROADFOOT, 1979. A practical field method of site evaluation for commercially important southern hardwoods. U. S. Dep. Agric., For. Serv. South. For. Exp. Stn. Gen. Tech. Rep. SO-26: 51p.
- 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.
- BONETTO, A. A., 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. Dir. Nac. Constr. Port. y Vías Navegables. INCYTH-PNUD-ONU. 202 p. Buenos Aires.
- BRINSON, M. M., 1980. Riparian and floodplain ecosystems: functions, values, and management. USFWS, Biol. Serv. Program. Kearneysville, NW: 1-7.
- BRINSON, M. M., 1993. A hydrogeomorphic classification for wetlands. U. S. Army Corps of Eng. Wetlands Res. Progr. Tech. Rep. WRP-DE-4: 1-79.
- BROADFOOT, W. M., 1973. Water table depth and growth of young cottonwood. U. S. Dep. Agric. For. Serv. South. For. Exp. Sta. Res. Note SO-167. 4p.
- BRUQUETAS, I. Y. y J. J. NEIFF, 1981. Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. litter in Chaco cattail swamp (Argentina). Aquatic Botany, 40: 185-193.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK, 1973. Biogeografía de América Latina. OEA, Serie Biología, Monogr. 13: 119 p.
- CALHEIROS, D. F. y S. K. HAMILTON, 1995. Limnological conditions associated with natural fish kills in the Pantanal wetland of Brazil. Verh. Internat. Verein. Limnol.
- CARIGNAN, R. y J. J. NEIFF, 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. Biogeochemistry 17: 85-121.
- CLEMENTS, F. E., 1905. Research methods in Ecology. University Publ. Co. Lincoln, Nebraska.
- COLONNELLO, G., 1995. La vegetación acuática del delta del río Orinoco (Venezuela). Composición florística y aspectos ecológicos (I). Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, 55(144): 334.
- COLONNELLO BERTOLI, G., 1996. Aquatic vegetation of the Orinoco River Delta (Venezuela). An overview. pp. 109-113. In: J. M. Caffrey, P. R. F. Barrett, K. J. Murphy y P. M. Wade (eds): Management and Ecology of Freshwater Plants. Kluwer Acad. Publ. Belgium.
- DEPETTRIS, C.; O. ORFEO y J. J. NEIFF, 1992. Atenuación del escurrimiento fluvial por bosques de "aliso". Ambiente Subtropical, 2: 33-43.
- DI CASTRI, F.; A. HANSEN y M. HOLLAND, 1988. A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries. Biology Internat. Special Issue 17, Internat. Union of Biol. Sci. Paris.
- DRAGO, E. C., 1994. The physical limnology of the river-lake systems of the Paraná River floodplain. In: Sustaining the Ecological Integrity of Large Floodplain Rivers. Internat. Conference, U.S. Dep. of Interior, Nat. Biol. Survey, Univ. of Wisconsin. La Crosse WI, July 12-15, 1994. (En prensa).

- ENGLE, D. L. y J. M. MELACK, 1990. Floating meadow epiphyton: biological and chemical features of epiphytic material in an Amazon floodplain lake. *Freshwater Biology*, 23: 479-494.
- FERNANDEZ CORREA, A. F. and 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.
- FITTKAU, E. J. *et al.*, 1969. Biogeography and Ecology in South America. Dr. Junk Publ., The Hague, Vol. I y II.
- FORSBERG, B. R. *et al.*, 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*, Vol. 74(3): 643-652.
- FOWELLS, H. A., 1965. Silvics of Forest Trees of the United States. U. S. Dep. Agric., For. Serv. Agric. Handbook 271. 762p.
- FRANCESCHI, E. A. y J. P. LEWIS, 1991. Early stages in the Paraná river tall grassland recovery after an extraordinary flood. *Coenoses*, 6(1): 47-52.
- FRANCESCHI, E. A. y D. E. PRADO, 1989. Distribution of herbaceous communities of the river Paraná valley along an elevation gradient after a catastrophic flood. *Coenoses*, 4(1): 47-53.
- FRANKEN, M.; U. IRMLER y H. KLINGE, 1979. Litterfall in inundation, riverine and terra-firme forest of Central Amazonia. *Trop. Ecol.*, 20(2): 225-235.
- FREDRICKSON, L. H., 1979. Floral and faunal changes in lowland hardwood fores in Missouri resulting from channelization, drainage, and impoundment. U. S. Dep. Int. Fish and Wildl.Serv./OBS/78/91. 130
- FRUTOS, S. M., 1993. Zooplankton en cuerpos de agua isleños del Bajo Paraná. *Ambiente Subtropical* 3: 87-121.
- GARCIA LOZANO, L. C. y E. DISTER, 1990. La planicie de inundación del medio-bajo Magdalena: restauración y conservación de hábitats. *Interciencia*, 15(6): 396-410.
- GILL, C. J., 1970. The flooding tolerance of woody species-a review. *For. Abstracts*, 3: 671-688.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F., 1981. *Ecología y Paisaje*. Ed. Blume, Madrid. 275 p.
- GOPAL, B., 1994. The role of ecotones (transiton zones) in the conservation and management of tropical inland waters. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 17-25.
- HAMMERLY, J.; M. LEGUIZAMON; M. A. MAINE y M. J. PIZARRO, 1989. Decomposition rate of plant material in the Paraná medio (Argentina). *Hydrobiología*, 183: 179-184.
- HAMILTON, S. K.; S. J. SIPPEL y J. M. MELACK, 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry*, 30: 115-141.
- HAMILTON, S. K.; S. J. SIPPEL y J. M. MELACK, 1996. Inundations patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Arch. Hydrobiol.*, 137(1): 1-23.
- HAMILTON, S. K.; S. SIPPEL; D. CALHEIROS; y J. M. MELACK, 1997. An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland of the Paraguay River. *Limnol. Oceanogr.* 42(2): 257-272.
- HESS, L. L.; J. M. MELACK; S. FILOSO y Y. WANG, 1995. Delineation of Inundated Area and Vegetation Along the Amazon Floodplain with SIR-C Synthetic Aperture Radar. *IEEE Transac. on Geo Science and Remote Sensing.*, Vol. 33 (4): 896-903.
- HOLLAND, M. M. (Compiler), 1988. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries. Report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. In: F. DI CASTRI, A. J. HANSEN y M. M. HOLLAND (eds): *A New Look at Ecotones: Emerging International Projects on Landscape Boundaries*, 47-106. Biology International, Special Issue 17. IUBS. Paris.

- HULBERT, S. H., 1971. The neoconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 4: 577-586.
- HUSZAR, V. L. de MORAES, 1994. Fitoplancton de um lago amazónico impactado por rejeito de bauxita (lago Batata, Pará, Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Doctoral Tesis, Univ. of São Carlos - SP, Brasil. 219 p.
- IRIONDO, M. 1990. Map of the South American plains. Its present state. En: Balkema, A. A. (ed) 6: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula. (297-308).
- IRIONDO, M. 1991. El Holoceno en el Litoral. *Com. Mus. Prov. Cs. Nat. "F. Ameghino" (Nueva Serie)*, 3 (1): 40.
- IRIONDO, M., 1997. Models of deposition of loess and loessoids in the Upper Quaternary of South America. *J. of South Amer. Earth Sci.*, 1: 71-79.
- IRIONDO, M. y E. SCOTTA, 1978. The evolution of the Paraná river Delta. En: *Proc. Int. Symp. Coastal Evolution in the Quaternary*, São Paulo: 405-418
- JOLY, C. A. and 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., 1986. Aquatic plants of the Amazon system. pp. 319-337. En: WALKER, K. F. and DAVIES, B. R. (eds): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publ. The Netherlands.
- JUNK, W. J., P. B. BAILEY, and R. E. SPARKS, 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. pp. 110-127. In: DODGE, D. P. (ed): *Proc. of the Internat. Large River. Symp. Can. Spec. Pbl. Fish. Aquat. Sci.* 106.
- KESEL, R. H. 1988. The decline in the suspended load of the lower Mississippi River and its influence on adjacent wetlands. *Environ. Geol. Water Sci.*, 11 (3): 271-281.
- KLAMT, E.; N. KÄMPF y P. SCHNEIDER, 1985. Solos de várzea no estado do Rio Grande do Sul. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Facultad de Agronomía. Departamento de Solos. *Boletim Técnico N°4*. Brasil.
- KLIMAS, C. V., 1987. Anticipating critical impacts to floodplain ecosystems resulting from water level regulation. *P.I.A.N.C.-A.I.P.C.N. Bull.*, 57: 29-33.
- KLIMAS, C. V.; C. O. MARTIN y J. W. TEAFORD, 1981. Impacts of the flooding regime modification on wildlife habitats of bottomland hardwood forests in the lower Mississippi Valley. *U. S. Army Eng. Waterways Exp. Sta. Tech. Rep.*, Vicksburg. 140 p.
- KLINGE, H.; W. J. JUNK and C. J. REVILLA, 1990. Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *Forest Ecol. Manag.*, 33/34: 81-101.
- KRAMER, P. J. y T. T. KOZLOWSKI, 1960. *Physiology of trees*. McGraw-Hill Co., NY. 642 p.
- LESACK, L. F. W. 1993. Water balance and hydrologic characteristics of a rain forest catchment in the Central Amazon Basin. *Water Resources Research*, 29 (3): 759-773
- LESACK, L. F. W.; y J. M. MELACK. 1995. Flooding hydrology and mixture dynamics of lake water derived from multiple sources in an Amazon floodplain lake. *Water Resources Research*, 31(2): 329-345.
- LEWIS, J. P. y E. A. FRANCESCHI, 1979. Nota sobre la dinámica de la vegetación del valle del río Paraná. *Ecosur*, 6: 145-163.
- LEWIS, J. P.; E. A. FRANCESCHI y D. E. PRADO, 1987. Effects of extraordinary floods on the dynamics of tall grasslands of the river Paraná valley. *Phytocoenologia*, 15(2): 235-251.

- LOBO, E. A.; D. B. TATSCH; S. SCHÜLER; y M.T.M.B. das NEVES, 1994. Limnología de áreas inundáveis da planície costeira do rio grande do Sul, Brasil, onde ocorrem especies de anátidos com valor cinegético. *Cadernos de Pesquisa, Ser. Bot., Santa Cruz do Sul (RS, Brasil), 6(1): 25-73.*
- LOUCKS, W. L., 1970. A review of the literature concerning the effects of inundation upon trees. Kansas State University, Manhattan, KA. 54 p.
- MALVAREZ, A. I., 1993. El Delta del río Paraná como región ecológica. En: Iriondo, M. (ed): *El Holoceno en la Argentina. Vol. 2: 81-93.* CADINQUA (INQUA-AGA-CONICET), Paraná (Argentina).
- MALVAREZ, A. I., 1997. Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Tesis doctoral, UBA, Buenos Aires, 167 p.
- MARCHESE, M. and I. EZCURRA de DRAGO, 1992. Benthos of the lotic environments in the Middle Paraná River System: transverse zonation. *Hydrobiología* 237: 1-13.
- McNAUGHTON, S. J. y L. L. WOLF, 1984. *Ecología General.* Ed. Omega, Barcelona. 388 p.
- MEIRE, P. M. and J. DEREU, 1990. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities. *J. Appl. Ecol., 27: 210-223.*
- MELACK, J. M.; L. L. HESS; y S. SIPPEL, 1994. Remote Sensing of flarks and floodplains in the Amazon Basin. *Remote Sensing Reviews, 10: 127-142.*
- MENESES, C. F. S.; F. A. ESTEVES, y A. M. ANESIO, 1993. Influencia da variação artificial do nível d'água da represa do Lobo sobre biomasa e produtividade de *Nymphides indica* e *Pontederia cordata*. *Acta Limnol. Brasil., 1/1: 163-172.*
- MERRON, G.; M. BRUTON and 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 (eds.), 1993. *Wetlands.* Van Nostrand Reinhold, N. Y. 722 p.
- MORELLO, J. H., 1984. Perfil Ecológico de Sudamérica. ICI (Instituto de Cooperación Iberoamericana). Barcelona. 93 p.
- MOSCHINI, V.; M. L. POMPOEO y J. J. SOARES, 1995. Fenología de *Scirpus cubensis* na lagoa do Infernao (Brasil). *Acta Limnol. Brasil., 7: 1-9.*
- NAIMAN, R. J.; H. DÉCAMPS y F. FOURNIER, 1989. The role of the land/inland water ecotones in landscape management and restoration. A proposal for collaborative research. *MAB Digest 4.* UNESCO, París.
- NAIMAN, R. J.; H. DÉCAMPS y F. FOURNIER, 1991. El papel de los ecotonos tierra/aguas continentales en la gestión y recuperación de paisajes. *MAB, Digest 4, UNESCO, ORCYT (Uruguay).* 99p.
- NEIFF, J. J., 1978. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis, B, Buenos Aires, 8(38): 41-53.*
- NEIFF, J. J., 1981a. Tipificación de los ambientes acuáticos y de interfase del macrosistema Iberá. Informe inédito preparado para el Convenio ICA-CEOCAL. Corrientes.
- NEIFF, J. J., 1981b. Vegetación acuática y anfibia del Iberá. II: Dinámica. Informe inédito preparado para el Convenio ICA-CECOAL. Corrientes.
- NEIFF, J. J., 1986. Aspectos metodológicos y conceptuales para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical, 1: 1-4.*
- 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. 1996a. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 167-180. Stuttgart.
- NEIFF, J. J., 1996b. Impactos sobre el ambiente biológico. En: EIA-Hidrovia Paraná-Paraguay. TAYLOR- GOLDER-CONSULAR-CONNAL, Proyecto Hidrovia PNUD/CIH, Buenos Aires.
- 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. y C. A. PATIÑO, 1990. Plan de desarrollo de áreas anegables e inundables del Chaco Oriental. *Revista Medio Ambiente y Urbanización*, 3(8): 94-107
- 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, and R. CARIGNAN, 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. pp. 156-165. En: LINK, G. L. and NAIMAN, R. J. (eds): *The Ecology and Management of Aquatic-terrestrial Ecotones*. Proceedings book, Univ. of Washington.
- 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.
- OBRDLIK, P. y L. C. GARCÍA LOZANO, 1992. Spatio-temporal distribution of macrozobenthos abundance in the Upper Rhine alluvial floodplain. *Arch. Hydrobiol.*, 124: 205-224.
- OLIVEIRA, C., 1995. Phenological studies of *Salix humboldtiana* in flooded forest (varzea) in Central Amazonia. *Book of Abstracts XXVI Congr. of SIL. São Paulo (Brasil)*, 23-29 Jul. 279 p.
- 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.
- ORME, A. R., 1990. Wetland morphology, hydrodynamics and sedimentation. In: WILLIAMS, M. (ed): *Wetlands: a threatened landscape*. Inst. of British geographers, p. 42-94. Blackwell Sci. Publ., London. 419 p.
- PEROTTI DE JORDA, N. M. 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná Medio: pigmentos y productividad primaria en ambientes lóticos. *Ecología* 4: 55-61.
- PAOLINI, J., 1990. Carbono orgánico y particulado en grandes ríos de la América del Sur. *Interciencia*, 15(6): 358-366.
- Poi de NEIFF, A., 1977. Estructura de la fauna asociada a tres hidrófitos flotantes en ambientes leníticos del nordeste argentino. *Comunicaciones Científicas del CECOAL N°6*: 1-16.
- Poi de NEIFF, A. S., 1991. Descomposición y colonización del detritus de distintas especies de plantas en ambientes inundables del río Paraná. *Biología Acuática*, 15: 158-159.
- Poi de NEIFF, A. y J. J. NEIFF, 1988. Decomposition of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in a pond of Paraná river valley and colonization by invertebrates. *Tropical Ecology*, 29(2): 79-85.
- Poi de NEIFF, A. S. G. y I. Y. BRUQUETAS de ZOZAYA, 1989. Efecto de las crecidas sobre las poblaciones de invertebrados que habitan macrófitas emergentes en las islas del río Paraná. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22(1): 13-20.

- POI de NEIFF, A. y J. J. NEIFF, 1989. Dry weight loss and colonization by invertebrates of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic condition. *Tropical Ecology*, 30(2): 175-182.
- POI de NEIFF, A.; J. J. NEIFF; O. ORFEO y R. CARIGNAN, 1994. Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* in the Paraná floodplain. *Aquatic Botany*, 47: 213-223.
- POTTER, P. E., 1994. Modern sands of South America: composition, provenance and global significance. *Geol. Rundsch.*, 83: 212-232.
- QUIROS, R., 1990. The Paraná river basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia*, 15(6): 442-451.
- RISSER, P. G., 1990. The ecological importance of land-water ecotones. pp.7-21. En: NAIMAN, R. J. y H. DÉCAMPS (eds): *The ecology and management of aquatic terrestrial ecotones*. UNESCO, París. Vol. 4. Parthenon Publ. Group.
- ROGERS, R., 1981. Flooding, stand structure, and stand density affect pin oak growth in southeastern Missouri. *Journ. Appl. For.* 21 p.
- SIOLI, H., 1975. Tropical rivers as expressions for their terrestrial environments. pp. 275-288. In: GOLLEY, F. B. y MEDINA, E. (eds): *Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New York.
- 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.
- SIPPEL, S.; S. K. HAMILTON; y J. M. MELACK. 1992. Inundation area and morphometry of lakes on the Amazon River floodplain, Brazil. *Arch. Hydrobiol.*, 123(4): 385-400.
- SMITH, R. D.; A. AMMANN; C. BARTOLDUS y M. M. BRINSON, 1995. An approach for assessing wetland functions using hydrogeomorphic classification, reference wetlands, and functional indices. U. S. Army Corps of Eng.-Wetlands Res.Prog.Tech.Rep. WRP-DE-9: 1-72.
- TATTAR, T. A., 1972. Effects of inundation on trees. USDA For. Serv., N. E. Area State and Priv. For. P-72-4: 6 p.
- TAYLOR, J. R.; M. A. CARDAMONE; y W. J. MITSCH, 1990. Bottomland hardwood forests. Their functions and values. En: Gosselink, J. G.; L. C. Lee y T. A. Muir (eds) *Ecological Processes and Cumulative Impacts: Illustrated by Bottomland Hardwood Wetland Ecosystems*. Lewis Publ., Chelsea, Mich. pp. 13-86.
- TESKEY, R. O. y T. M. HINCKLEY, 1977. Impact of water level changes on woody riparian and wetland communities. 6 volúmenes. U. S. Fish and Wildlife Service Off. Of. Biol. Serv. 77/58, 77/59, 77/60, 78/87, 78/88, 78/89.
- TINER, R. W., 1993. Wetlands are Ecotones: reality or myth?. pp. 1-15. En: GOPAL, B.; A. HILLBRICHT y R. G. WETZEL (eds): *Wetlands and Ecotones: studies on land-water interactions*. National Inst. of Ecol., N. Delhi, 301 p.
- TRICART, J. y F. FRECAUT, 1983. Le Pantanal: un exemple de plaine où le reseau hydrographique est mal défini. Actas: Coloquio Internac. sobre Grandes Llanuras. CONAHPI (UNESCO) H.G.LL/45/TRA pag.: 1477-1515, Buenos Aires.
- TUNDISI, J. G., 1993. Theoretical basis for reservoir management. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Stuttgart, V. 8. Man-Made Lakes.
- TUNDISI, J. G., 1994. Tropical South America: present and perspectives. pp. 353-424. In: MARGALEF, R. (ed): *Limnology now: a paradigm of planetary problems*. Elsevier, Amsterdam.
- TUNDISI, J. G. y M. STRASKRABA, 1993. Strategies for building partnerships in river basin management context: the rôle of ecotechnology and ecological engineering. *International Seminar on Latin American Regional Development in an Era of Transition*. University of São Paulo, Brasil. 17 p.

- UNESCO, 1981. Mapa de la vegetación de América del Sur. Investigaciones sobre los recursos naturales XVII, París-UNESCO.
- WALKER, Y., 1972. Biological memory. *Acta Biotheorética*, *V. 21*: 203-235.
- WALKER, Y., 1987. Compartmentalization and niche differentiation: causal patterns of competition and coexistences. *Acta Biotheorética*, *V. 36*: 215-239.
- WARWICK, R. M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.*, 92: 557-562.
- WELCOMME, R. H., 1985. River fisheries. FAO Fish. Tech. Paper 262. Rome, 330 p.
- WHITLOW, T. H. y R. HARRIS, 1979. Flood tolerance in plantas: a state-of-the-art review. U.S. Army Eng. Waterways Exp. Stn. TR E-79-2. Vicksburg, MS. 161 p.
- 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.
- ZALOCAR de DOMITROVIC, Y y E. R. VALLEJOS, 1982. Fitoplancton del río Alto Paraná. Variación estacional y distribución en relación a factores ambientales. *Ecosur*, 9 (17): 1-28.

LAS INUNDACIONES Y LA BIODIVERSIDAD EN HUMEDALES. UN ANALISIS DEL EFECTO DE EVENTOS EXTREMOS SOBRE LA FAUNA SILVESTRE

Roberto F. Bó y A. I. Malvárez ¹

*Laboratorio de Ecología Regional, Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4o. piso, (1428) Buenos Aires, Argentina
Tel.: 54-11-4576-3300 - Fax: 54-11-4576-3384
E-mail: rober@bg.fcen.uba.ar - inesm@bg.fcen.uba.ar*

151

1. INTRODUCCIÓN

Los humedales se hallan entre los ecosistemas más productivos y de mayor importancia ecológica del planeta (Mitsch y Gosselink, 1986). Esto se debe a que gran parte de su superficie está temporaria o permanentemente anegada o inundada a lo largo del año, lo que determina que posean una elevada productividad y que desempeñen un importante papel funcional en numerosos fenómenos y procesos naturales (IUCN, 1990). Por otra parte, albergan una biota particularmente rica y abundante tanto en especies vegetales como animales, muchas de las cuales constituyen recursos esenciales para el hombre.

¹ Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto "Efectos del evento de inundación de 1982 - 1983 sobre la región del Delta del Río Paraná. El caso del Departamento Victoria, Entre Ríos". Programa de Medio Ambiente, Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad de Buenos Aires (UBACYT), Argentina. Proyecto AM-05/94, Expte. N° 27.316/92.

Según la IUCN (1990), las 39 categorías de humedales existentes pueden ser agrupadas en 7 grandes unidades del paisaje terrestre las que, en sí mismas, son humedales o bien donde estos últimos constituyen un importante componente. Entre ellas se destacan particularmente las planicies aluviales o llanuras de inundación de los grandes ríos del mundo.

En sistemas de este tipo, río-planicie aluvial (RPA), el pulso de inundación es el principal factor o fuerza conductora, responsable de la existencia, productividad e interacciones de la biota predominante. De acuerdo a las condiciones climáticas, geomorfológicas e hidrológicas que determinan dichos pulsos, éstos pueden presentar un amplio rango de variación en cuanto a su duración y predictibilidad (Junk *et al.*, 1989).

En los sistemas RPA, todos los años se producen uno o más pulsos de agua y sedimentos, afectando íntimamente la organización de las comunidades naturales (Neiff, 1990; Neiff *et al.*, 1994). Gran parte de los componentes bióticos de éstas presentan, en consecuencia, adaptaciones anatómicas, morfológicas, fisiológicas y/o etológicas que les permiten sobrevivir y reproducirse en dichos sistemas, pudiendo algunos de ellos, ser más o menos susceptibles de acuerdo al tiempo transcurrido desde el último evento.

En ocasiones, sin embargo, se producen eventos inusuales que presentan características extremas en cuanto a su intensidad, duración y/o distribución (relacionada, esta última, con la proporción de superficie afectada). Dichas inundaciones son consideradas infrecuentes (si nuestra escala de análisis considera ciclos temporales relativamente cortos) y, por lo tanto, no son predecibles provocando consecuencias catastróficas para el ambiente físico y biológico (White y Pickett, 1985; Junk *et al.*, 1989).

Desde el punto de vista físico, pueden afectar la composición y la organización del mosaico de paisaje fluvial, dejando trazas de larga duración en su morfología (Bravard y Gilvear, 1996). Este hecho puede determinar una modificación profunda del sistema que lo lleve, incluso, a otro estado con la consiguiente desaparición y/o reemplazo de ciertas comunidades bióticas o de algunas de las especies que las constituyen.

En este trabajo pretendemos introducirnos en el análisis del papel que tienen los eventos de inundación regulares y, particularmente, los inusuales, en la organización y estructuración de las comunidades de fauna silvestre asociadas a los sistemas de humedal. Para ello utilizaremos, como caso de estudio, lo ocurrido con el evento de inundación de 1982-83 en la zona de islas del Departamento Victoria (Provincia de Entre Ríos, Argentina).

1.1. Los pulsos de inundación y la disponibilidad de hábitats para la fauna silvestre

Tal como se mencionara precedentemente, los pulsos de inundación pueden presentar amplios rangos de variación. Según Junk *et al.* (1989), los pulsos relativamente cortos y generalmente impredecibles ocurren, principalmente, en cursos de agua de orden relativamente bajo (por ejemplo arroyos y arroyuelos) o bien en sistemas RPA altamente modificados por el hombre mediante endicamientos, drenajes, etc. Por estas razones, los animales que los habitan tienen, en general, adaptaciones relativamente limitadas para utilizar la denominada zona de transición acuática-terrestre (ZTAT), aunque los organismos netamente acuáticos (ej. peces) y sus consumidores directos, se benefician indirectamente por el transporte de recursos que se produce hacia el ambiente lótico.

En forma inversa, un pulso relativamente predecible y de larga duración, favorece el desarrollo de estrategias adaptativas que permiten a los organismos utilizar eficientemente los atributos de la ZTAT. Este tipo de pulso ocasiona un “efecto de borde dinámico” que determina la existencia de

una zona litoral “móvil”. Esta, al no favorecer el excesivo estancamiento de la materia orgánica y los nutrientes, permite una elevada productividad primaria que se traduce, en última instancia, en una abundante y variada fauna considerando los diferentes niveles tróficos asociados y los nichos disponibles.

El pulso de inundación, favorecido por el tamaño relativo de la planicie aluvial, permite, en consecuencia, el desarrollo de una importante diversidad de ambientes. En primer lugar, los sedimentos acarreados por el agua, determinan la formación de elementos tales como bancos e islas. También pueden identificarse los albardones (las porciones más altas del gradiente topográfico), los bañados, esteros y/o lagunas (ambientes de zonas bajas), canales laterales e internos (activos e inactivos), etc. (Ringuelet, 1963; Neiff, 1981). Estos, de acuerdo a la intensidad y duración del pulso de inundación, permitirán el desarrollo de diferentes tipos de fisonomías vegetales las que, junto con sus interfases o ambientes de borde (“ecotonos”) constituirán, individualmente o combinados, el hábitat de las diferentes especies de fauna silvestre.

Si a estos ambientes les agregamos aquellos correspondientes a los extremos del gradiente del sistema RPA, o sea, las áreas altas de inundación poco frecuente o directamente no inundables (ubicadas tanto en la planicie aluvial como en sus cercanías) y el curso fluvial principal, la diversidad de especies en el sistema se incrementa notablemente ya que, además de aquellas relativamente restringidas a ellos, éstos contribuyen con otras que colonizan temporariamente o, al menos, cubren parte de sus requerimientos, en los ambientes “transicionales” y acuáticos.

No existirían dudas, entonces, que la recurrencia de los eventos “normales” de inundación favorecería el mantenimiento de una elevada heterogeneidad ambiental, tanto espacial como temporal, en sistemas de humedales como el RPA.

El nivel de heterogeneidad puede entenderse aquí, como el grado de variación (en el espacio y en el tiempo) de los elementos constituyentes de los patrones de paisaje típicos (ambientes), en cuanto a sus características fisonómico-estructurales, su tamaño o cantidad y su disposición espacial relativa. Todos estos aspectos determinan, en conjunto, la oferta o grado de aptitud de hábitat para las especies de fauna silvestre condicionando su riqueza, abundancia y su permanencia en el área, es decir, sus posibilidades concretas de supervivencia y reproducción. En este caso, en síntesis, contribuirían a la persistencia en el sistema de un espectro característico de elevada diversidad específica.

Los eventos de inundación, particularmente los de características extremas, actúan sobre los individuos, poblaciones y comunidades de fauna silvestre tanto en forma “directa” (los animales se ahogan, migran, etc.) como “indirecta”, a través de cambios en las condiciones del hábitat (Fig. 1a).

Sin embargo, muchos de estos efectos no pueden interpretarse correctamente, o al menos en forma completa, si no se considera, además, el efecto combinado o “sinérgico” (White y Pickett, 1985), que tiene el “disturbio inundación” sobre las actividades humanas. Estas también pueden considerarse “disturbios” para el sistema natural y repercuten en el estado de la fauna silvestre tanto en forma directa como indirecta (Fig 1b).

Por todo lo expuesto y para comenzar a discutir concretamente qué ocurriría con la fauna silvestre cuando se producen eventos “anormales” en el sistema RPA, resulta útil, a partir de aquí, utilizar ejemplos pertenecientes al caso de análisis propuesto. Para ello es necesario, primeramente, describir brevemente las principales características del área de estudio y del evento de inundación que la afectó en 1982-83.

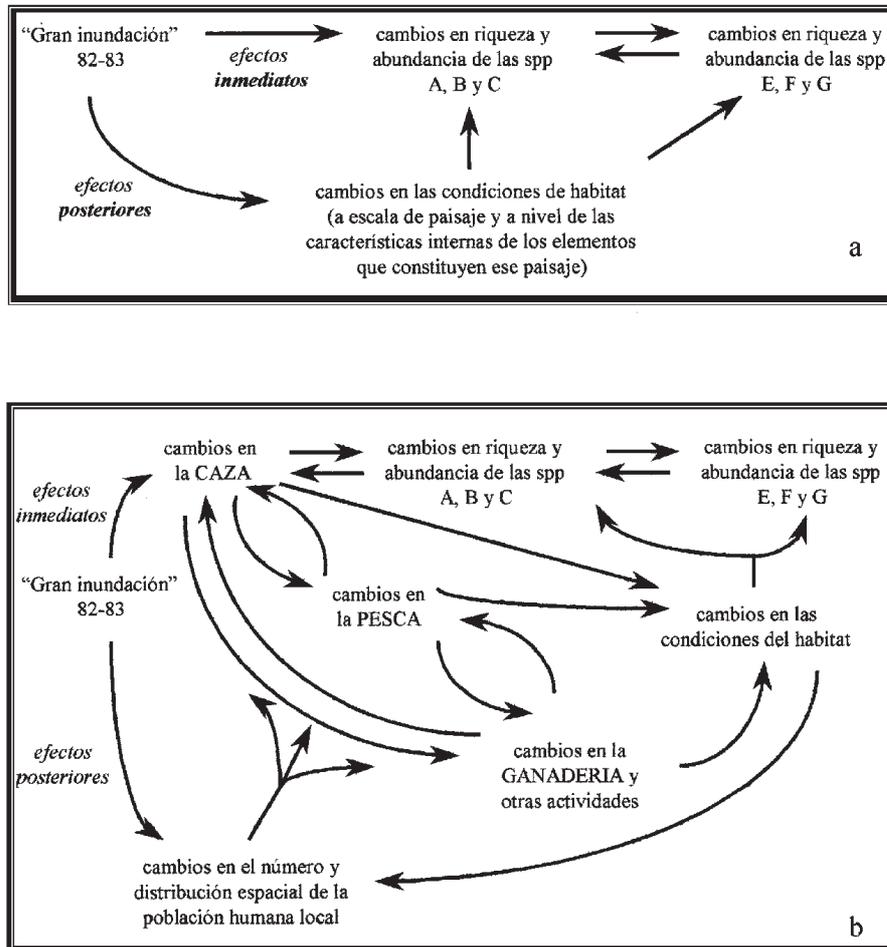


Fig. 1. Diagrama de flujo de los efectos provocados por el evento de inundación de 1982-83 en la fauna silvestre de la zona de islas del Departamento Victoria (Entre Ríos, Argentina). a. Sin intervención humana. b. Incorporando cambios en las actividades humanas.

2. AREA DE ESTUDIO

La zona de islas del Departamento Victoria (Entre Ríos), es un vasto conjunto de áreas inundables perteneciente a la región del Delta del Río Paraná. Este último, es un importante sistema de humedales de Argentina, con características biogeográficas y ecológicas particulares (Malvárez *et al.*, 1991), formado durante el Holoceno por una combinación secuencial de procesos fluviales

y marinos (Iriondo y Scotta, 1978). Se encuentra ubicado en la porción terminal de la Cuenca del Plata (entre los 58°30' y 60°40' O y entre los 32°05' y 34°29'S) y se halla sometido a un complejo régimen hidrológico por la interacción de crecientes de distinto origen (a las inundaciones estacionales del río Paraná, pueden sumárseles, según los casos, las de los ríos Uruguay y Gualeguay y las “mareas” y “sudestadas” características del estuario del Plata). La elevada heterogeneidad ambiental resultante, permite distinguir en el Delta distintas unidades de paisaje, producto de particulares procesos geomorfológicos y sometidas a diferentes regímenes hidrológicos (Malvárez, 1993; 1997).

La zona de islas del Dpto. Victoria, se encuentra ubicada en la porción media superior de la región e incluye cuatro unidades de paisaje (Fig. 1). Estas se extienden como franjas en sentido NO-SE y son:

- La unidad B (o de las “Isletas y praderas de albardones bajos”)
- La unidad C₁ (“Praderas de cordones y depresiones”).
- La unidad D (“Praderas de la antigua llanura de mareas”)
- La unidad E (“Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del Río Paraná”)

(Ver trabajo de Malvárez en este volumen)

Todas estas unidades se caracterizan por estar influenciadas, fundamentalmente, por el régimen del Río Paraná. Este, si bien presenta variaciones interanuales considerables, permite diferenciar a lo largo del año, un período de creciente o de “aguas altas” (desde diciembre a principios de abril) y uno de estiaje o de “aguas bajas” (desde abril a noviembre), pudiéndose también producir repuntes, tanto en junio como en octubre (DNCPVN, 1983).

Resulta importante destacar, por otro lado, que en virtud de aspectos vinculados con el cambio climático, particularmente por las mayor cantidad de precipitaciones registradas en la cuenca de aporte (Barros y Doyle, 1998), en los últimos 30 años se vienen produciendo incrementos en la altura media de las aguas (Schnack *et al.*, 1995). Esto determina, en general, menores diferencias entre las alturas máximas y mínimas disminuyendo, por lo tanto, la magnitud de las fluctuaciones (Malvárez *et al.*, 1998).

En cada unidad, el mencionado régimen tiene, sin embargo, una expresión particular, debida a diferencias en la pendiente y en la morfología interna del paisaje. En este sentido, cabe señalar que la unidad B tendría una mayor permanencia del agua en los períodos de creciente debida, entre otros factores, a la mayor altura relativa del cordón arenoso (localmente llamado “el médano”) que constituye su límite sur (Malvárez, 1997).

Situaciones como la anteriormente mencionada, determinan las diferencias enunciadas en los patrones de paisaje de cada unidad y, por lo tanto, en las comunidades vegetales características las que, en última instancia, condicionan en forma más o menos directa, la organización y estructura de las comunidades de fauna silvestre presentes en ellas (Malvárez *et al.*, 1994).

La riqueza de especies de fauna silvestre correspondiente a las porciones superior y media del Delta (según la clásica división de Burkart, 1957), a la que pertenece nuestra área de estudio, fue estimada en 286 especies: 36 de mamíferos, 200 de aves, 29 de reptiles y 21 de anfibios (Bó, 1995). Muchas de ellas, sin embargo, fueron afectadas en forma directa o indirecta por la “gran inundación” de 1982-83, sobre todo a través de cambios en los patrones de paisaje que, en algunos casos, todavía perduran.

2.1. El evento de inundación ocurrido en 1982 - 83

En el período que va desde noviembre de 1982 hasta, aproximadamente, agosto de 1983, la zona de islas del Departamento Victoria, al igual que el resto de la región del Delta del Paraná, soportó la mayor inundación registrada en este siglo.

En coincidencia con un evento climatológico de “El Niño”, que promovió un período de lluvias intensas y muy prolongadas (Valdez y Ereño, 1984; Camilioni y Barros, 1998), las aguas superaron los 7 m (7.35 m en el puerto de Victoria) y permanecieron en esos niveles durante más de 10 meses (INCYTH, 1995). Este hecho afectó aún más los ya elevados valores de los parámetros hidrológicos característicos, determinando, por ejemplo, que la altura media histórica para el puerto de Victoria de 2.80 m, no volviera a registrarse siendo, actualmente, de 3.40 m (Boivin, com pers.).

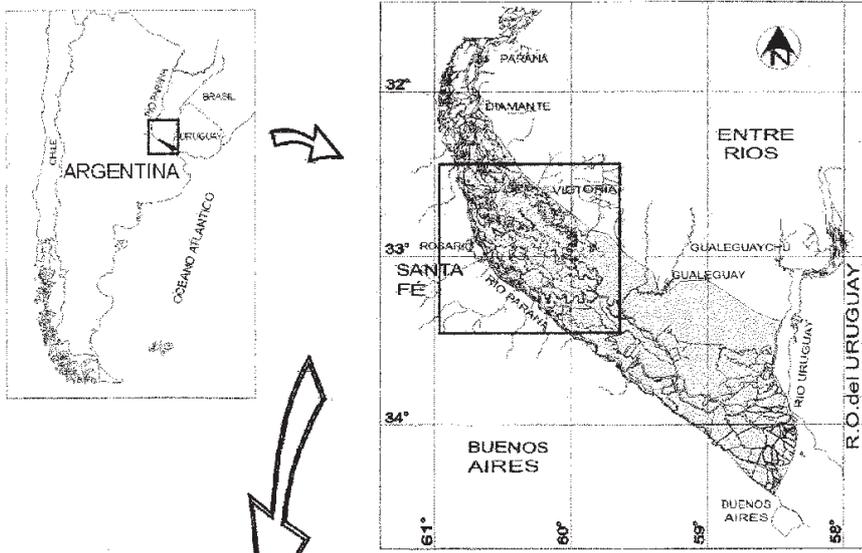
Resulta importante destacar también que en 1992 y en 1998, se han registrado otros episodios de características extremas aunque de menor duración.

La situación anteriormente mencionada provocó grandes cambios en toda el área, tanto a nivel natural como antrópico. La unidad B, por ejemplo, parece haber tenido el mayor grado de afectación, al quedar inundada en forma permanente, gran parte de su superficie. La mayoría de los antiguos albardones, así como parte de las zonas intermedias del gradiente topográfico original (las “medias lomas”), constituyen en la actualidad extensos bañados donde la altura del agua fluctúa a lo largo del tiempo. Asimismo, extensas porciones de media loma, se convirtieron en cuerpos de agua libre permanente lo que amplió considerablemente la superficie originalmente cubierta por los ambientes de laguna.

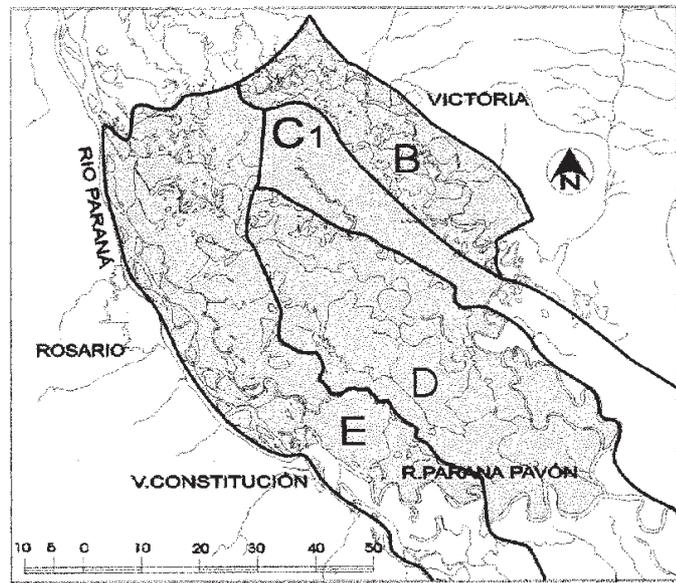
Las unidades C₁ y D, en cambio, se han visto menos afectadas en extensión por la permanencia prolongada de las aguas. Esto se traduce en una mayor proporción relativa de ambientes de alto. La unidad E, por último, si bien tampoco sufrió cambios sustanciales en términos de duración, ha sido afectada por procesos muy activos de erosión y sedimentación, provocando modificaciones en la morfología original del paisaje y permitiendo, por ejemplo, la instalación de especies arbóreas de gran capacidad colonizadora como el sauce (*Salix humboldtiana*) y el aliso (*Tessaria integrifolia*) (Malvárez, 1997; Malvárez *et al.*, 1998).

Desde el punto de vista antrópico, fundamentalmente a partir del evento en cuestión, se registraron cambios importantes en los patrones de asentamiento, la composición demográfica y las actividades productivas de los grupos humanos (ganadería extensiva, apicultura, caza y pesca) (Rosato, 1988; Boivín, 1992, Boivín *et al.*, 1997). Si bien los pobladores tradicionalmente exhiben un patrón de movilidad residencial “ribera-isla”, íntimamente asociado con el régimen de crecidas, puede decirse que:

- se registró una reducción paulatina del asentamiento humano permanente en las islas
- se produjeron cambios en la composición demográfica de los denominados “grupos domésticos”.
- dependiendo de la unidad de paisaje considerada, los “puesteros” ganaderos recuperaron (C₁ y D) o no (B) sus trabajos, se incrementó la apicultura y muchos cazadores de “nutria” (*Myocastor coypus*), salvo en momentos aislados en que incrementaron notablemente su actividad, se dedicaron a la pesca (fundamentalmente de sábalo (*Prochilodus lineatus*)), permaneciendo en los centros urbanos cercanos durante varios años (Boivín *et al.*, 1997; Malvárez *et al.*, 1998)



a)



b)

Fig.2: Ubicación del área de estudio. a) Región del Delta del Río Paraná. b) La zona de islas del Departamento Victoria (Entre Ríos) con detalle de las unidades de paisaje presentes.

3. METODOLOGÍA

Recabar información adecuada para analizar la problemática planteada, resulta particularmente complejo considerando el tipo de evento en cuestión, el tiempo transcurrido desde su ocurrencia y la heterogeneidad espacial y temporal características de todo sistema de humedales (por ejemplo, la expresión diferencial del evento en las distintas unidades de paisaje y el “ruido” en la percepción de sus consecuencias provocado por los eventos de inundación ocurridos posteriormente).

Sin embargo, a fin de obtener información básica que permitiera evaluar el estado actual de la fauna silvestre, los cambios producidos y sus eventuales causas se realizaron:

- estimaciones de riqueza y abundancia actual de especies relativamente fáciles de observar ya sea en forma directa (aves) o indirecta, mediante signos o indicios de su actividad (algunas especies de mamíferos). Las mismas se llevaron a cabo a través de muestreos distribuidos en las distintas unidades (diseño estratificado al azar), utilizando el método del intervalo lineal (Christensen, 1985). Dichos muestreos se realizaron en los momentos iniciales del período de estiaje (fines de abril), cuando, por lo anteriormente expuesto, se producirían los máximos valores de diversidad específica.
- entrevistas a informantes clave (puesteros ganaderos, cazadores y pescadores) con más de 30 años de permanencia en el área. Las mismas se enfocaron hacia cada uno de los cinco grandes grupos de vertebrados (mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces), siguiendo las recomendaciones sugeridas por Fillion (1976) y Cannel *et al.* (1977) (para maximizar la cantidad de información obtenida minimizando la dificultad de respuesta) y utilizando la técnica denominada “bola de nieve” (Galtung, 1966). El contenido de una entrevista tipo, se presenta en la Tabla 1.

Debido al importante volumen de información obtenida, sólo se refieren aquí algunos resultados relevantes seleccionados por su carácter ejemplificador:

- Para analizar los eventuales cambios producidos en el sistema, en términos de diversidad específica, se priorizó a la comunidad de aves, no sólo por ser el grupo más fácilmente observable sino por estar constituido por especies particularmente móviles y, en consecuencia, relativamente mejor adaptadas a la elevada heterogeneidad espacial y temporal del área de estudio (su capacidad de vuelo les permite, por ejemplo, cubrir distancias relativamente grandes y utilizar más eficientemente la oferta periódica de ciertos hábitats).
- También se analizaron particularmente algunos casos que involucraban a las especies de tetrápodos (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) mencionadas en más del 30% del total de las entrevistas realizadas. Las mismas, además de representar distintas “estrategias” de adaptación al humedal, constituyen, en su mayoría, importantes y tradicionales recursos para el poblador local. Ninguna de estas especies puede ser considerada exclusivamente acuática como sería el caso de los peces. Estos últimos, por esta particular característica, merecen un análisis aparte que, por sus alcances, no fue tratado aquí. No obstante, fueron mencionados en el análisis como constituyentes fundamentales del hábitat (alimento básico) de muchas de las especies anteriores, incluyendo al hombre.

Tabla 1

Detalle del contenido de una de las entrevistas tipo realizadas para cada uno de los 5 grandes grupos de tetrápodos (aves, mamíferos, reptiles, anfibios y peces) del área de estudio

ENTREVISTA N°:	Fecha:
Nombre del entrevistado:	Edad:
Lugar de residencia (referir a unidad de paisaje):	Tiempo de residencia:
Lugar de procedencia:	
Tipo de actividad (ocupación):	Lugares donde habitualmente realiza su actividad:
1. Nombre algunas especies animales de la zona (<i>no más de 5 por grupo</i>)	2. Diga cuáles se usan/usaban y para qué
Para cada una de ellas responda:	
2. ¿Son abundantes actualmente en la zona? Dónde?	3. ¿Varía su presencia/abundancia a lo largo del año? ¿Cuándo?
4. ¿Qué lugares y/o ambientes usa y cuándo?	5. ¿Alguna de ellas experimentó algún cambio luego de algún acontecimiento ocurrido en el área? ¿Cuál/es y cuándo?
6. ¿Qué les ocurrió? (<i>en cuanto a su presencia/abundancia</i>)	7. ¿Qué cree que les ocurrió? (<i>en cuanto a las condiciones del hábitat</i>)
8. ¿Piensa que su situación está empeorando/mejorando?	9. ¿Cuáles serían las posibles causas?
OBSERVACIONES:	

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Efectos sobre la diversidad de aves

Teniendo en cuenta lo expresado en las secciones iniciales de este trabajo, el pulso de inundación, independientemente de su intensidad y duración, ocurre aproximadamente para la misma época, año tras año y “a gran escala” ya que afecta a todos, o a la gran mayoría, de los elementos que caracterizan el patrón de paisaje del área (cursos de agua, lagunas, bañados y bosques ribereños).

Según Junk *et al.* (1989), a través de procesos básicos de sedimentación y erosión lateral, el río crea un mosaico de hábitats que determinan una alta diversidad de especies de fauna silvestre. Si consideramos que los mismos son, a su vez, relativamente efímeros (refiriéndonos, principalmente, a los ambientes que constituyen la ZTAT), dicha diversidad se vería favorecida por la falta de tiempo suficiente como para permitir el fenómeno de exclusión competitiva, situación sugerida por Connell (1978) en su hipótesis sobre los disturbios intermedios.

Si a este hecho le agregamos el aporte de aquellos grupos adaptados a evitar el stress fisiológico que puede ocurrir en las ZTAT, o sea, las especies propias de los ambientes extremos del gradiente, con condiciones relativamente más estables a lo largo del año (tales como los cursos de agua y los bosques ribereños) (Remsen y Parker, 1983), podríamos afirmar que: todas las unidades de

paisaje de la zona de islas del Dpto. Victoria, poseían y poseen una elevada diversidad específica, incluyendo a todos y cada uno de los grupos de tetrápodos analizados (Bó, 1995).

Sin embargo, podría asumirse que la diversidad específica (tanto en riqueza como en abundancia relativa), incluso en grupos con gran capacidad de desplazamiento como las aves, tendría actualmente un orden creciente desde la unidad B a la E. Esto se debería a las diferencias mencionadas en sus patrones de paisaje característicos y a las variaciones relativamente importantes en la altura y permanencia de las aguas en algunas de ellas, como consecuencia de los eventos descriptos.

Por otra parte, los cambios ocurridos en B probablemente fueron mucho más marcados que en el resto, teniendo en cuenta que previo a la “gran inundación” de 1982-83, dicha unidad era la más heterogénea o “diversa” a nivel de paisaje (Malvárez *et al.*, 1998) y que, como consecuencia de dicho evento, se produjeron cambios considerables que perduran hasta el presente tales como:

- aumento de la altura media del agua en ríos y arroyos (no relacionados necesariamente con un aumento en la profundidad media ya que se produjeron también importantes fenómenos de colmatación).
- aumento en la altura media y en el tamaño o cantidad de los cuerpos de agua permanente (lagunas y esteros).
- mayor permanencia del agua en los ambientes restantes (bañados y bosques ribereños)
- reducción en tamaño y/o en cantidad, de los ambientes de altos relativos y su transformación: de bosques ribereños a bañados (praderas inundables) o, incluso, a esteros y/o lagunas y de bañados a esteros y/o lagunas (Malvárez, 1997).

160

Por último, podría postularse “a priori” que, en los últimos 30 años, y en particular luego del evento extremo de 1982-83, se vino produciendo, en toda el área, un decrecimiento en la diversidad específica general, del que las aves no estuvieron exentas.

En relación a estas cuestiones, los resultados obtenidos hasta el presente mostraron lo siguiente (Tabla 2):

1. Tanto en el índice de diversidad calculado (Pielou, 1975), como en el número total y la abundancia de las especies observadas, se registró un orden de valores crecientes desde B a D. En términos del índice de equitatividad (valor opuesto al de dominancia) y del número de especies presentes (riqueza), D apareció como más alto que E y con una abundancia mediana prácticamente semejante.
2. Al profundizar este análisis, considerando los resultados obtenidos para cuatro grandes “categorías ecológicas” de acuerdo, simplemente, al tipo y/o combinación de ambientes que constituye el hábitat de las diferentes especies de aves (ver Tabla 2), se observó que en general para toda el área, y en cada una de las tres primeras unidades de paisaje consideradas, el mayor aporte en términos de riqueza y abundancia lo hacen las especies de hábitos “más acuáticos”, o sea, las pertenecientes a la categoría 1 (G1) (“especies que nidifican en bañados u orillas de cursos y cuerpos de agua y se alimentan primariamente en ellos). En E, en cambio, la riqueza de especies G4 (“que nidifican y se alimentan primariamente en bosques ribereños y/o en tierras altas” (ubicadas, en este caso, fuera del valle aluvial)) fue mayor.
3. Valores semejantes (y máximos relativos) de abundancia para G1 se produjeron tanto en D como en E, pero la riqueza fue sustancialmente mayor en D.

4. En el sector E se produjeron los máximos valores de riqueza y abundancia para la categoría G2 (“especies que nidifican en tierras altas y se alimentan primariamente en bañados, cursos y/o cuerpos de agua”). En B también fue importante la abundancia relativa de esta categoría.
5. Para las especies G3 (“que nidifican en bosques ribereños y se alimentan primariamente en bañados, cursos y/o cuerpos de agua”), la mayor riqueza se produjo en D y la mayor abundancia en C₁ (seguida de D).
6. B sería, actualmente, la unidad con menor índice de diversidad y mayor índice de dominancia, situación que, en términos generales, se produce también al analizar la riqueza y abundancia de las 4 grandes categorías ecológicas consideradas.

Tabla 2

Número de especies de aves total y por grupo (según categorías de hábitat utilizado) e índices de diversidad por sector (Unidades de paisaje) observados en la zona de islas del Dpto. Victoria (Provincia de Entre Ríos).

Unidad de paisaje	B	C ₁	D	E	Totales
Riqueza de spp. (%)	30 (0.37)	33 (0.41)	68 (0.84)	46 (0.57)	81 (1.00)
Categoría 1 (% del total por sector)	10 (0.33)	15 (0.45)	27 (0.40)	9 (0.19)	30 (0.37) ^a
Categoría 2 (% del total por sector)	5 (0.17)	3 (0.09)	8 (0.12)	10 (0.22)	10 (0.12) ^a
Categoría 3 (% del total por sector)	8 (0.27)	9 (0.27)	17 (0.25)	11 (0.24)	20 (0.25) ^a
Categoría 4 (% del total por sector)	7 (0.23)	6 (0.18)	16 (0.23)	16 (0.35)	21 (0.26) ^a
Abundancia (nº de individuos/km) ^b	8.3	11.85	13.01	13.78	Me=12.43
Categoría 1 (% del total por sector)	2.12 (0.25)	6.57 (0.55)	8.38 (0.64)	6.26 (0.45)	Me= 6.41
Categoría 2 (% del total por sector)	3.97 (0.48)	1.76 (0.15)	1.59 (0.12)	5.16 (0.37)	Me= 2.86
Categoría 3 (% del total por sector)	1.06 (0.13)	2.73 (0.23)	1.73 (0.13)	1.00 (0.07)	Me=1.39
Categoría 4 (% del total por sector)	1.15 (0.14)	0.79 (0.07)	1.31 (0.10)	1.36 (0.10)	Me= 1.23
Índice H	2.66	2.72	3.01	2.83	
Índice D	1.73	1.67	1.38	1.67	

^a Porcentaje del total de especies observadas

^b Unidad de distancia considerada en cada transecta lineal (unidad de muestreo)

Grupos de aves por categoría de hábitat utilizado (según Bó, 1995):

G1. Especies que nidifican en bañados (u orillas de cursos y/o cuerpos de agua) y se alimentan primariamente en ellos.

G2. Especies que nidifican en tierras altas (ubicadas fuera o dentro del valle aluvial) y se alimentan primariamente en bañados y/o cursos y cuerpos de agua.

G3. Especies que nidifican en bosques riparios y se alimentan en bañados y/o cursos y cuerpos de agua

G4. Especies que nidifican y se alimentan primariamente en bosques riparios y/o tierras altas

H: índice de diversidad de Shannon- Weaver

D: índice de dominancia

Me: menciones

Los resultados obtenidos en el punto 1, serían coincidentes con la hipótesis del “orden creciente actual” en la diversidad específica de las distintas unidades. Los obtenidos en el punto 2 aparecen como lógicos tanto para las especies G1 (proporción elevada, y acrecentada en la actualidad por los eventos hidrológicos descritos, de los tipos de ambientes que usan) como para las G4 ya que, además de una elevada proporción de ambientes de bajo, E posee (y ha aumentado luego del evento en cuestión) la mayor proporción relativa de zonas altas arboladas, además de hallarse más próxima a las “zonas altas pampeanas” no afectadas por el régimen de crecidas del Paraná.

Los resultados mencionados para D en los puntos 1, 3 y 5, permitirían suponer que esta unidad, sobre todo luego del evento extremo de 1982-83, tendría, en general, la mayor aptitud relativa de hábitat, en relación a su heterogeneidad ambiental tanto en términos “espaciales” (preservó la variedad, abundancia o tamaño y disposición relativa de ambientes y de las comunidades vegetales presentes en éstos), como “temporales” (en ella se producirían los cambios más marcados en el “gradiente terrestre-acuático”). Es decir, que se daría una mayor proporción de ambientes de ZTAT, debido a su posición topográfica relativamente más alta y, por lo tanto, mejor “preservada” de largos períodos de permanencia de las aguas. Los relativamente altos valores de la categoría C3 se explicarían por la cercanía del sector E y/o porque “en esta zona, a diferencia de lo que ocurre en B y C₁, se estaría produciendo una importante recuperación de la vegetación arbórea” (según sostienen más del 40% de los entrevistados). D funcionaría como un sitio de reproducción por excelencia el que, además, tendría las mejores condiciones en términos de “tranquilidad” o protección relativa con respecto a las actividades humanas, por hallarse relativamente más alejado de los núcleos poblados tanto en el valle fluvial como fuera de éste (las ciudades de Victoria y Rosario). Este último hecho se relacionaría con la mayor diversidad y equitatividad observada en D con respecto a E.

La mayor abundancia relativa en C₁ para la categoría G3 mencionada en el punto 5, estaría, en cambio, básicamente relacionada con la presencia del cordón arenoso. Por otro lado, los altos valores para las especies G2 registrados en E y en B, sobre todo en abundancia, (punto 4), se relacionarían, fundamentalmente, con su mejor posición relativa con respecto a las “tierras altas” circundantes.

Por último, en relación al probable decrecimiento de la diversidad de aves producido en B y, en general para toda la región, resulta necesario señalar que, si bien los valores actuales observados no permiten decir nada acerca de eventuales cambios con respecto a épocas pasadas, el 100% de los entrevistados del sector B plantearon que un importante número de las especies tradicionalmente presentes (tales como ipacaás (*Aramides ypecaha*) (G3), tuyangos y tuyuyús (*Ciconia maguari* y *Mycteria americana*) (G3), caraos (*Aramus guarauna*) (G1) y macáes (G1) (*Podiceps* spp.) no anidan más en la unidad, debido al notable decrecimiento de la vegetación en general. En C₁ y D, en cambio, la situación no sería tan drástica, ya que muchas de las especies mencionadas “se trasladaron hacia ellas” (coincidencia en el 50% de los entrevistados). Sin embargo, el 50% restante sostuvo que, en general “se ven menos” ya sea porque las residentes son menos abundantes y/o porque las migrantes permanecen menos tiempo. Por otro lado, el 66.7% de los entrevistados del sector E plantearon que, en dicha unidad, no se produjeron, en general, cambios sustanciales en la riqueza y abundancia de las aves presentes, luego del evento de 1982-83. El 33.3% restante habla de un decrecimiento en la abundancia pero no lo relaciona con las grandes inundaciones sino, fundamentalmente, con una mayor intensidad de intervención humana. Estos y otros aspectos, serán analizados con mayor profundidad a través de los casos específicos que se discuten seguidamente.

4.2. Efectos sobre especies indicadoras

4.2.1. Estrategias r o k, hábitos y posición trófica

Para los tetrápodos de hábitos “caminadores”, en cambio, la situación actual aparece como mucho más compleja. Tomando como caso “indicador” al cuis (*Cavia aperea*), se obtuvo lo siguiente (Tabla 3a):

Según el 100% de los entrevistados que mencionan a este mamífero herbívoro, habitual habitante de zonas altas no necesariamente arboladas (como pastizales y pajonales), el cuis habría desaparecido de todas las unidades (salvo en E donde “no se produjeron cambios ni en su frecuencia de ocurrencia ni en su dinámica poblacional debido a las grandes crecientes (incluida la de 1982-83)”. Las mismas habrían determinado que gran parte de los individuos se ahogaran y que, debido a la mayor altura y permanencia del agua en todos los sectores, particularmente en B, los eventuales remanentes se quedarán sin lugares no sólo para reproducirse sino también para desplazarse e incluso para alimentarse pese a su relativamente favorable posición trófica. El 25% de los entrevistados en B sugirieron, además, que al efecto “del agua” debía sumársele el de las “grandes quemazones” que los puesteros de ganado realizan en la región para “limpiar” y mejorar las pasturas. Un resultado prácticamente similar al anterior se obtuvo para la liebre europea (*Lepus capense*), aunque, en este caso, también se plantea su drástica disminución en E. Esta, no obstante, fue relacionada sólo con el “envenenamiento” debido a las fumigaciones que, en esta unidad y en tierras adyacentes, se realizan con fines agropecuarios.

Resulta interesante señalar, por otro lado, que ambas especies serían r-estrategas y, por lo tanto, podrían compensar estas drásticas pérdidas en sus números poblacionales, mediante un crecimiento rápido, maduración temprana, altas tasas de reproducción y una veloz dispersión (Pianka, 1970). No obstante, su naturaleza “terrestre” haría que esta estrategia no funcione en el área, fundamentalmente porque, salvo en E, luego del evento extremo mencionado, sólo puede hablarse, en algunos años, de un “período de aguas relativamente más bajas” pero no de un “período seco”.

Un planteo similar podría hacerse para la rana criolla (*Leptodactylus ocellatus*), (Tabla 3b) aunque, a diferencia de las especies anteriores, la misma se encuentra íntimamente ligada al medio acuático. En este caso sin embargo, si bien un alto porcentaje de los entrevistados, relaciona su drástica disminución en todos los sectores con los cambios hidrológicos de los últimos años, éstos no aparecerían como una causa significativa de un posible fracaso reproductivo (como sí lo sería una sequía extrema), teniendo en cuenta sus requerimientos al respecto (Gallardo, 1974). Probablemente dichos cambios influyan en una forma más indirecta, en relación a la importante disminución de la vegetación protectora y de otras especies animales que ocuparían posiciones similares en las cadenas tróficas deltaicas (por ejemplo cuis y otros roedores). Esto determinaría una elevada tasa de predación (incluyendo su recolección por humanos dado su valor como comestible). No obstante, se considera que, teniendo en cuenta los “habituales ciclos de aumento-disminución” en los números poblacionales de esta especie, este análisis requiere una mayor profundización, incorporando, particularmente, aspectos tales como la posible influencia del comportamiento climático en los últimos años (distribución de lluvias y temperaturas extremas), como sugieren varios autores (Gallardo, 1964; 1972; Canevari, 1988).

Con respecto a otras especies representativas como el gato montés (*Felis geoffroyi*) (Tabla 3c), sólo un 20-40% de los entrevistados mencionan a los eventos extremos de inundación como responsables de sus bajos, pero relativamente estables, números actuales en todos los sectores. Resultados y causales relativamente semejantes fueron obtenidos para otras especies con nichos “parecidos” tales como la comadreja colorada (*Lutreolina crassicaudata*), el lagarto overo (*Tupinambis teguixin*) y la yará (*Bothrops alternatus*), aunque en todas ellas, la eliminación directa por parte del hombre tuvo y tiene también, según los informantes, un papel relativamente importante.

Volviendo al caso del gato montés e incorporando al análisis la información obtenida para el lobito de río (*Lutra longicaudis*) (Tabla 3d) (recordar que ambas especies son carnívoras y de gran capacidad de desplazamiento pero en medios “terrestres” y “acuáticos”, respectivamente), los resultados obtenidos plantearían que, en áreas que vieron disminuidos sus recursos luego de un disturbio catastrófico, podría mantenerse una estrategia k (Pianka, 1970). Sin embargo, si bien ambas especies persistirían actualmente en toda el área, aparece como lógico el orden de frecuencia y/o de abundancia obtenido desde B a D para el gato montés y desde D a B para el lobito de río (por razones similares a las expuestas para el caso de las distintas categorías de aves).

Un caso semejante a cuises y liebres en cuanto a su elevada productividad biológica, pero mucho más ventajoso en términos de persistencia en un humedal, se produciría con roedores herbívoros semiacuáticos, como el coipo o “nutria” (*Myocastor coypus*), mencionado en el 100% de las entrevistas (Tabla 3e). Su tamaño relativamente grande, su gran capacidad de desplazamiento y su estratégica posición trófica, hacen que se encuentre bastante bien adaptado para soportar períodos de inundación relativamente inusuales. Esto permite una gran capacidad competitiva que, sumada a la relativamente alta disponibilidad de las especies vegetales necesarias para satisfacer sus requerimientos de alimentación y refugio/reproducción (herbáceas acuáticas arraigadas y flotantes) (Merler *et al.*, 1994), determinarían que la especie tenga, aún luego de los eventos descritos, una distribución amplia y una abundancia creciente, al menos, desde la unidad B a la D (tal como surgiría de los datos de las entrevistas y de las observaciones de signos realizadas). Para el caso del chajá (G1), ave característica de esta zona, se produciría también una situación semejante.

Sin embargo, en el caso particular de la “nutria”, cobra fundamental importancia el efecto de la caza, actividad muy importante debida a los elevados valores con que se comercializa su piel (Boivín *et al.*, 1997). Esta es particularmente marcada luego de los picos de creciente y cuando la inundación se prolonga, ya que la actividad se ve facilitada al concentrarse los animales en los escasos sitios altos. En nuestro caso, además, el poblador debió dedicarse mucho más a esta actividad (junto con la pesca) dada la marcada reducción de puestos de trabajo experimentada en la actividad ganadera (Boivín *et al.*, 1997). En ambos casos hablaríamos de un claro efecto sinérgico del “disturbio inundación extrema” sobre el “disturbio caza”, lo que se traduce en los relativamente bajos números actuales mencionados y observados.

Resulta importante destacar, por último, que una situación similar, aunque de menor magnitud (por ser básicamente un recurso de subsistencia) se produce con otra especie típica, el carpincho (*Hydrochaeris hydrochaeris*). No obstante, ésta sería más abundante actualmente en E que en D debido a su mayor preferencia por sitios relativamente altos para satisfacer sus requerimientos de refugio - reproducción (Merler *et al.*, 1994).

Tabla 3

Información básica obtenida de las entrevistas a informantes clave sobre la abundancia actual de algunas especies “indicadoras” de fauna silvestre y su eventual relación con el evento de 1982-83.

a. Cuis (<i>Cavia aperea</i>)	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	D: 100%	D: 100%	D: 100%	R: 100%
2. Efectos del evento del 82-83	S: 100%	S: 100%	S: 100%	N: 100%
3. Otros efectos:fuegos inducidos	S: 25%	-	-	-

b. Rana criolla (*Leptodactylus ocellatus*)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	B□: 100%	B□: 100%	B□: 100%	B□:100%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 60%	S□: 100%	S□: 50%	S□: 50%
3. Otros efectos: Presión de caza	S□: 20%	S□: 30%	-	-

c. Gato montés (*Felis geoffroyi*)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	B :40% R :60%	B: 40% R: 60%	B: 20% R: 80%	R□:100%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 40%	S□: 40%	S□: 20%	-
3. Otros efectos:	-	-	-	-

d. Lobito de río (*Lutra longicaudis*)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	B□: 12.5% R□: 87.5%	B□: 16.7% R□: 66.7% Ns□: 16.7%	S□: 16.7% B□: 16.7% R□: 66.7%	S:33.3% B:66.7%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 10%	S□: 22.2%	-	S□: 20%
3. Otros efectos: ausencia de caza actual	S□: 30%	S□: 44.4%	-	-

e. Coipo o "nutria" (*Myocastor coypus*)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	B□: 10% A□: 10% R□: 70% Ns□: 10%	A□: 22.2% R□: 66.7% Ns□: 1.1%	B□: 20% A□: 50% R□: 20% Ns□: 10%	B□: 50% R□: 50%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 10%	S□: 1.1%	S□: 20%	S□: 50%
3. Otros efectos: Alta presión de caza	S□: 30%	S□: 33.3%	S□: 50%	S□: 60%

f. Garza blanca (*Casmerodius albus*)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	B□: 100%	B□: 75% R□: 25%	B□: 10% R□: 50% A□: 40%	R□: 50% A□: 50%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 100%	S□: 100%	S□: 25%	-
3. Otros efectos:	-	-	-	-

g. Cisne de cuello negro (*Cygnus melancorympus*)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	A□: 75% R□: 25%	A□: 50% R□: 50%	A□: 50% R□: 50%	R□:100%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 100%	S□: 100%	S□: 100%	S□: 50%
3. Otros efectos:	-	-	-	-

h. Patos zambullidores (*Oxyura* spp.)

	B	C ₁	D	E
1. Abundancia actual	A□: 80% R□: 20%	A□: 50% R□: 50%	A□: 50% R□: 50%	R□: 100%
2. Efectos del evento del 82-83	S□: 100%	S□: 100%	S□: 80%	S□: 50%
3. Otros efectos:	-	-	-	-

A□: alta□; B□: baja□; R□: regular□; D□: desapareció□; Ns□: No sabe/no contesta; S□: Sí

4.2.2. Disponibilidad de alimento y componentes de refugio-reproducción

Un planteo semejante al anterior y de importancia por sus efectos a un nivel ecológico más amplio, puede plantearse con las aves “vadeadoras” de relativamente gran tamaño, tales como la garzas blanca (G3) y mora (G1) (*Casmerodius albus* y *Ardea coco*) y cigueñas (G1) (gros. *Ciconia* y *Mycteria*). Las mismas se alimentan de pequeños roedores y anfibios pero también son importantes consumidoras de peces.

La mayoría de éstas se reproduce en la época seca o de aguas bajas por la mayor disponibilidad de sitios adecuados para instalar el nido (por ej., bancos e isletas en el cauce del río, vegetación emergente de distinta altura y/o árboles) (De la Peña, 1992; Bó, 1997) y por la mayor disponibilidad del alimento primario. En esa época, los peces se concentran en ambientes acuáticos relativamente más pequeños y menos profundos hallándose, por lo tanto, más accesibles (Kushlan, 1976, 1979).

Qué ocurriría, sin embargo, cuando no se produce un período de escasez relativa de agua? O, viéndolo en forma inversa, ¿qué ocurre cuando el período de aguas altas es relativamente largo e incluso, si estas condiciones se mantienen “permanentemente”? (como se postula, particularmente, para el sector B de nuestra área de estudio” luego del evento ocurrido en 1982-83).

La respuesta sería que, si esto se produce, tiene lugar un fracaso reproductivo en la estación correspondiente. De perdurar esta situación, las mencionadas aves migrarían a sitios con mayor disponibilidad de los recursos requeridos para el anidamiento. Por otro lado, según Karr y Freemark (1985), si este fenómeno tiene una amplia distribución espacial (es decir, en la mayoría de las unidades de paisaje que constituyen la región), sería difícil su persistencia, incluso a esta escala, ya que en estas aves no es frecuente la recolonización de sitios.

Por otro lado, ¿qué relación tendrían estos hechos con eventuales cambios en los tipos y/o tamaños del alimento y en las condiciones bióticas de los sitios de alimentación?

Kushlan (1976, 1979) profundiza esta problemática para el caso de los Everglades norteamericanos y sostiene que, cuando se produce el período estacional de aguas bajas, aumenta la densidad poblacional de estas aves y, como consecuencia, un alto porcentaje de peces es removido. En este caso, si bien la abundancia total de peces disminuye, la riqueza específica se mantiene o aumenta, dominando los peces detritívoros, herbívoros y omnívoros de tamaño relativamente pequeño.

Este autor dice que, en ausencia de un período seco, al principio se produce un aumento en la abundancia y riqueza de peces, apareciendo las especies predatoras, de mayor tamaño relativo. Si se produce una falla reproductiva en las aves vadeadoras y disminuye el número de peces “pequeños” (por una mayor presión de los peces predatoras) se incrementa, en última instancia, el tamaño medio de los peces. De esta forma, disminuiría la oferta de los recursos alimentarios para las aves vadeadoras, dificultando la reinstalación de las mismas en períodos futuros relativamente más estables.

La información recabada en nuestra área de estudio, por ejemplo, para el caso de las garzas blancas (Tabla 3f), sería coincidente con algunos de los planteos anteriores, considerando que, según los pobladores, las mismas “no anidan más” en el sector B y que pese a la creciente intensidad de la actividad pesquera, existirían cantidades considerables de peces predadores de tamaño relativamente grande, tales como tarariras (*Hoplias malabaricus*), dorados (*Salminus maxillosus*) y surubies (*Pseudoplatystoma coruscans*) (Malvárez *et al.*, 1994). No obstante, a diferencia del ejemplo anterior, no se produciría una notoria disminución de los peces no predadores, teniendo en cuenta la excepcional abundancia del sábalo (*Prochilodus lineatus*) (constituyente de más del 60% de las capturas comerciales en el Paraná (Fuentes y Quirós, 1988, Quirós, 1990). Esta especie, por sus requerimientos ecológicos (Cabrera y Candía, 1964), se vería favorecida por las nuevas condiciones ambientales. Esto hace que, pese a las dificultades para anidar, se siga observando en B una importante variedad y cantidad de aves “pescadoras de río abierto” tales como macáes (*Podilymbus podiceps* y *Podiceps* spp.) y biguáes (*Phalacrocorax olivaceus* y *Anhinga anhinga*), las que ocuparían la misma posición trófica que los “peces grandes”.

A nivel regional, por otro lado, no se percibirían una baja frecuencia de ocurrencia de la garza blanca (ni de las otras vadeadoras mencionadas), por los mismos motivos enunciados al discutir el tema de la diversidad.

Por último, una situación semejante a las planteadas para las aves ictiófagas, podría postularse para otras aves acuáticas que se caracterizan por aumentar sus números relativos y expandir su distribución espacial en los períodos de aguas altas (ya sea por migración o por el éxito reproductivo alcanzado en la estación anterior por los individuos residentes). Tal sería el caso particular del cisne de cuello negro (*Cygnus melancorympus*) (migrante y G1) (Tabla 3g), semejante al del sirirí pampa (*Dendrocygna viduata*) (G3) y los patos zambullidores (*Oxyura* spp.) (G1) (Tabla 3h).

Entre estos últimos (y, en general, para las 12 especies de patos y cisnes de presencia confirmada), podemos distinguir dos grandes grupos: aquellos que se alimentan de invertebrados asociados a la vegetación acuática de aguas someras, además de semillas, tubérculos, granos y hojas de plantas (especies eminentemente nadadoras como las dos primeras) y aquellos que utilizan macrófitas sumergidas y macroinvertebrados que viven en aguas relativamente más profundas (especies zambullidoras como *Oxyura* spp.) (De la Peña, 1992). Los tipos de alimentos correspondientes, requieren, según Bellrose *et al.* (1979), de un nivel de agua estable pero con relativamente poca profundidad en la estación de crecimiento estival, a fin de poder ser utilizadas más efectivamente por las poblaciones migrantes en el período otoñal de aguas altas.

Los resultados obtenidos en las tablas respectivas, mostrarían que el evento del 82-83, al provocar cambios en la permanencia y profundidad del agua en general, alteró la particular dinámica de ambos grupos de especies en los años posteriores. Por estas razones, en general, se percibiría un aumento en la abundancia de las mismas en toda el área y, particularmente, de especies “zambullidoras” en B.

5. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

A lo largo de este trabajo se ha venido señalando que en la zona de islas del Dpto. Victoria, al igual que en otros sistemas RPA de áreas subtropicales y templadas, gran parte de las especies de fauna silvestre, incluyendo aquellas de mayor importancia para las poblaciones humanas locales, se encontrarían relativamente bien adaptadas, a través de diferentes “estrategias ecológicas”, a los pulsos hidrosedimentológicos “normales”, entendiendo como tales a aquellos que, en términos de intensidad, duración, frecuencia, estacionalidad (Neiff *et al.*, 1994) y/o distribución (White y Pickett, 1985), no se apartan significativamente de los valores medios.

El evento “extremo” mencionado en este trabajo (la “gran inundación” de 1982-83) ha sido definido como tal, básicamente, en términos de su elevada intensidad (altura del agua) y duración (alta permanencia). Este último aspecto, y los cambios en el régimen hidrológico que la zona ya venía experimentando en los últimos 30 años, en cierta forma afectaron la frecuencia de ocurrencia de los pulsos “normales” con consecuencias diferenciales sobre la fauna silvestre, de acuerdo a la unidad de paisaje y al tipo de organismo involucrado.

En este sentido, su carácter “extremo” no se expresó de la misma manera en las unidades B y D, ni fue percibido en forma semejante, por ejemplo, por parte de especies como el cuis o el gato montés (ambos “caminadores típicos” pero con distintas restricciones en cuanto a sus capacidades de desplazamiento), por un lobito de río o una “nutria” (mucho mejores nadadores) ni por una garza blanca (voladora de grandes distancias) o, incluso, por los pobladores humanos.

No obstante, en todos los casos se plantea que, más que por la altura alcanzada por el agua en el pico de crecienta, fueron afectados por la elevada permanencia de ésta determinando, según la zona, la eventual desaparición de una estación “seca” o “de aguas bajas” relativamente marcada. En consecuencia, el “alejamiento temporal en la situación más frecuente del sistema” determina también una respuesta “inusual” de los animales, en términos de su ocurrencia y abundancia (por ej. alta mortalidad y/o migración). Si las condiciones del hábitat tardan en recuperarse (en cuanto al tipo, cantidad y periodicidad en que los recursos se ofrecen) con las poblaciones locales ocurre lo mismo, aunque, también según los casos, las posibilidades de recuperación son diferentes. Si dichas condiciones cambian en forma relativamente “irreversible”, (percibiéndolas a una escala temporal que involucra el tiempo transcurrido desde 1982-83 o los últimos 30 años), la respuesta también puede ser irreversible (ej. la “extinción” de los cuis en la mayor parte del área) o puede darse una recuperación relativamente lenta (ej. lobito de río) o rápida (ej. “nutria”). Ciertos grupos pueden no verse afectados o, incluso, ser favorecidos por el nuevo estado del sistema (ej. patos).

168

Por todo lo dicho, si nos refiriéramos, por ejemplo, a la unidad B, diríamos que la progresiva homogeneización de las condiciones (tanto en términos espaciales como temporales) por los eventos descritos, favorecería actualmente a las especies “más acuáticas”. Unidades como D o E, en cambio, que mantuvieron o incluso acentuaron su heterogeneidad en términos del paisaje, seguirían permitiendo la coexistencia de especies con diferentes estrategias ecológicas, no necesariamente en el mismo lugar y en el mismo momento pero sí dentro de la misma unidad.

Un razonamiento similar podría hacerse para el área estudiada en su conjunto y para las especies con mayor capacidad de desplazamiento (como, por ejemplo, las “nutrias” y las aves en general). Estas últimas se mantuvieron con mayor o menor éxito, pese a los eventos ocurridos, porque el área siguió conservando su “heterogeneidad regional” al mantener o acentuar las diferencias entre las distintas unidades de paisaje. Por esta razón, no se habría producido un decrecimiento de la diversidad de aves en general sino una redistribución de varios de los grupos de especies más característicos, debido, básicamente, a la necesidad de cubrir más adecuadamente, sus requerimientos de refugio-reproducción. En este caso, todas las unidades, incluso aquellas con marcados “procesos de abandono” como la B, siguieron funcionando como importantes áreas de alimentación. Por estas razones, al menos para este tipo de organismos, las posibilidades efectivas de supervivencia y reproducción luego de un evento extremo dependerían fundamentalmente de la respuesta diferencial del sistema tanto a la escala regional como a la de paisaje y de las posibilidades concretas de dichos grupos de acceder a una “combinación” favorable de unidades o de elementos de paisaje (ambientes) dentro de las mismas.

Por todo lo dicho, las distintas especies o grupos de especies considerados aquí, en términos de diversidad y como representantes de diferentes “estrategias ecológicas” (grupos funcionales) aparecerían como indicadores relativamente útiles para evaluar este tipo de fenómeno. Además, permitirían ejemplificar y aún ampliar, adecuadamente, los modelos de interrelaciones planteados en las figuras 1a y 1b.

Los casos que involucran a las especies sometidas a las actividades de caza (“nutria”) y pesca (sábalo), mostrarían que estos disturbios son, en definitiva, los responsables de acentuar (o compensar según el caso) los cambios que ejercerían los eventos extremos de inundación sobre sus posibilidades concretas de recuperación. El tipo e intensidad de las actividades humanas jugarían, en consecuencia, un papel fundamental que hace necesaria su incorporación al análisis. Las mismas (o sus efectos) pueden intensificarse por razones ajenas a los eventos descritos, por ejemplo, por una mayor demanda comercial de cueros de nutria o sábalo por parte del mercado externo (Malvárez *et al.*, 1998) o por los propios eventos extremos (como los casos de “sinergismo” planteados en relación a la actividad “nutriera”).

Considerando este último aspecto, puede decirse que las unidades que funcionan como áreas de reproducción y reclutamiento de individuos (como la D), lo harían no sólo por su mayor aptitud de hábitat desde el punto de vista natural sino también por su posición “estratégica”, relativamente alejada de los núcleos de población humana, dificultando el acceso de cazadores y pescadores. Si esto no ocurriera, probablemente la situación de muchas especies de fauna silvestre sería actualmente muy distinta.

En consecuencia, en nuestro caso, el mantenimiento de la riqueza y abundancia de la fauna silvestre del área de estudio como una totalidad, estaría íntimamente relacionado también con una disposición espacial relativa “favorable” de sus diferentes unidades de paisaje.

En síntesis, el análisis de los efectos de los eventos extremos de inundación en humedales depende, básicamente, de las escalas y de los grupos funcionales considerados, de las características de las unidades de paisaje previas y posteriores a los mismos y del grado de interrelación con los tipos e intensidades de las actividades humanas. Profundizar en la evaluación de sus implicancias resulta básico, si se pretende contribuir a la conservación de la diversidad estructural y funcional de los sistemas de humedales y a mejorar la calidad de vida de las comunidades humanas que los habitan.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Mauricio Boivín, Ana Rosato y Cecilia Ayerdi por la colaboración brindada en las tareas de campo y por el asesoramiento en diversos aspectos relacionados con la población local y sus actividades productivas.

BIBLIOGRAFIA

- BARROS, V. Y M. DOYLE, 1998. Interannual precipitation variability over southern South America. (enviado a International Journal of Climatology).
- BELLROSE, F. C., F. L. PAVEGETO JR. Y D. W. SIEFEICK, 1979. Waterfowl populations and the changing environment of the Illinois River valley. Nat. Hist. Surv. Bull. III, 32: 1 - 54.
- Bó, R. F., 1995. Diagnóstico de Fauna Silvestre en el área de influencia de la Hidrovía. Ecorregión Delta del Paraná. Informe técnico final. Laboratorio de Ecología Regional, Dpto. de Ciencias Biológicas, FCEyN, UBA, 95 pp.
- Bó, R. F., 1997. Modelo IAH (Índice de adecuabilidad de hábitat) para la garza blanca (*Casmerodius albus*). En: Evaluación del impacto ambiental del mejoramiento de la Hidrovía Paraguay - Paraná. Tomo 7, Fauna silvestre. Taylor, Golder, Consular, Connal. UNOPS/PNUD BID/ CIH.

- BOIVÍN, M., 1992. Estudio integral sobre las características y aprovechamiento de la fauna íctica en la zona de islas del Dto. Victoria. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires
- BOIVÍN, M., A. ROSATO, Y F. BALBI, 1997. Incidencia del evento de inundación de 1982-83 sobre el asentamiento humano en el área de islas del Departamento de Victoria, Entre Ríos. En: Efectos del evento de inundación de 1982 - 1983 sobre la región del Delta del Río Paraná. El caso del Departamento Victoria, Entre Ríos. Informe parcial del proyecto UBACYT AM-05/94, Programa de Medio Ambiente, Buenos Aires, 20 pp.
- BRAVARD, J. P. Y D. J. GILVEAR, 1996. Hydrological and geomorphological structure of hydrosystems. En: Petts, G.E y C. Amoros (eds). Fluvial Hydrosystems. pp. 98-116. Chapman y Hall, Londres.
- BURKART, A., 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. Darwiniana, II (3): 457 pp.
- CABRERA S. E. Y C. CANDIA, 1964. Contribución al conocimiento de la biología del sábalo (*Prochilodus platensis* Holmberg) del Río de la Plata. Rev. Inv. Agrop. Ser. 1(4)□: 57-83.
- CAMILLONI, I. Y V. BARROS, 1998. The Paraná river response to the ENSO 1982-83 and 1997-98 events. Enviado a prensa.
- CANEVARI M., 1988. Anfibios del Delta: las estrategias de reproducción. Ciencia Hoy, Buenos. Aires, 1 (1): 74 - 78.
- CANNEL C., L. OKSEMBERG Y J. COVERSE, 1977. Striving for response accuracy□: experiments in new interviewing techniques. J. Mark. Res., Colorado 14 (3)□: 306-315.
- CHRISTENSEN, K. M., 1985. The linear interval method for determining habitat selection of riparian wildlife species. First North American Riparian Ecosystems Conf. University of Arizona, Tucson, 101-104.
- CONNELL, W. P., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science, 199: 1302 - 1310.
- DE LA PEÑA, M. R., 1992. Guía de aves argentinas, 2da Edición. LOLA (Literature of Latin America), Buenos Aires, Tomo 1, 128 pp.
- DIRECCIÓN NACIONAL DE CONSTRUCCIONES PORTUARIAS Y VÍAS NAVEGABLES (DNCPVN), 1983. Anuario Hidrográfico (1976-80). Secretaría de Intereses Marítimos. Ministerio de Economía, Buenos Aires, Argentina.
- FILION, H., 1976. Effect of change in harvest questionnaires on survey estimates. Can. Wild. Serv. Biometrics Sect. Rep. Quebec (13)□: 1-62.
- FUENTES C. Y R. QUIRÓS, 1988. Variación de la composición de la captura de peces en el Río Paraná durante el período 1941-1984. Informe Técnico. Dpto. Aguas Continentales (INIDEP) 6: 1-78.
- GALLARDO, J. M., 1964. Los anfibios de la provincia de Entre Ríos, Argentina, y algunas notas sobre su distribución geográfica y ecología. Rev. Mus. Argen. Cien. Nat., Cien. Zool. 9 (5): 91-121.
- GALLARDO, J. M., 1972. Anfibios de la provincia de Buenos Aires. Observaciones sobre su ecología y zoogeografía. Cienc. e Invest. 28 (1-2): 3-14.

- GALLARDO, J. M., 1974. Anfibios de los alrededores de Buenos Aires. EUDEBA, Buenos Aires, 231 pp.
- GALTUNG, J., 1966. Teoría y método de la investigación social. EUDEBA, Buenos Aires, 246 pp.
- INSTITUTO NACIONAL DE CIENCIA Y TÉCNICA HÍDRICAS (INCYTH), 1995. Estudio hidrodinámico del Delta del Río Paraná mediante modelación matemática. Informe final, Laboratorio de Hidráulica Aplicada, INCYTH, Secretaría de Recursos Naturales y Ambiente Humano, 124 pp.
- IRIONDO, M. Y E. SCOTTA, 1978. The evolution of the Paraná River Delta. Proceedings of the International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary: 405-448. INQUA, San Pablo.
- UNIÓN INTERNACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA (IUCN), 1990. Wetland conservation: A review of current issues and required action. P. J. Dugan (ed). IUCN, Gland, Switzerland. 96 pp.
- JUNK, W. J., P. B. BAYLEY Y R. E. SPARKS, 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems, p. 110 - 127. En: D. P. Dodge (ed) Proceedings of the International Large River Symposium, Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106.
- KARR, J. R. Y K. E. FREEMARK, 1985. Disturbance and vertebrates: An integrative perspective. En: Pickett y White (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Cap. 9: 153- 168.
- KUSHLAN, J. A., 1976. Wading bird predation in a seasonally fluctuating pond. *Auk*, 93: 464 - 476.
- KUSHLAN, J. A., 1979. Design and management of continental reserves: Lessons from the Everglades. *Biol. Conserv.* 15: 281 - 290.
- MALANSON, G. P., 1993. Riparian landscapes. Cambridge University Press
- MALVÁREZ, A. I., 1993. El Delta del Río Paraná como región ecológica. En: El holoceno en la Argentina. M. Iriondo (ed) CADINQUA Vol 2: 81 - 93.
- MALVÁREZ, A. I., 1997. Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones de paisaje. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 167 pp.
- MALVÁREZ, A. I., R. F. BÓ Y R. D. QUINTANA, 1994. Informe sobre el relevamiento preliminar del área fiscal del Dpto. Victoria, Zona de Islas (Prov. de Entre Ríos) para la elección de una futura área de reserva provincial de Flora y Fauna. Informe técnico. Lab. de Ecología Regional, FCEyN, UBA. 19 pp.
- MALVÁREZ A. I., M. BOVIN Y A. ROSATO, 1998. Biodiversidad, uso de los recursos naturales y cambios en las islas del Delta Medio del Río Paraná. Dto. Victoria, Provincia de Entre Ríos, Argentina. En: Estilos de desarrollo y conservación de la biodiversidad en América Latina y el Caribe. J. Morello, O. Solbrig y S. Matteucci (eds) (En prensa).
- MALVÁREZ, A. I., ET AL. 1991. El Delta del Río Paraná: un área de rica biodiversidad en Argentina. Flora, Fauna y Areas silvestres. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Santiago (Chile). 17-20.
- MERLER, J. A., R. F. BÓ, R. D. QUINTANA Y A. I. MALVÁREZ. 1994. Habitat studies at different spatial scales for multiple conservation goals in the Paraná River Delta (Argentina). *Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 20: 149 - 162.

- MITSCH, W. J. Y J. G. GOSSELINK, 1986. Wetlands. Van Nostrand Reinhold, New York. 539 pp.
- NEIFF, J. J., 1981. Panorama ecológico de los cuerpos de agua del nordeste argentino. *Symposia, VI Jornadas Argentinas de Zoología*: 115 - 151.
- NEIFF, J. J., 1990. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and paraguay riverine system. *Acta Limnol. Bras.*, Vol.III, Tomo 1: 77-113.
- NEIFF, J. J., M. H. IRIONDO Y R. CARIGNAN, 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. En: Link, G. L. y Naiman, R. J. (eds), *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*: 156-165. MAB-UNESCO-IHP-Center for Streamside Studies. Seattle.
- PIANKA, E. R. 1970. On r- and K- selection. *Am. Nat.* 104: 592 - 597.
- PIELOU, E. C., 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley and Sons, New York.
- QUIRÓS, R., 1990. The Paraná river basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interiencia* 15: (6)□: 442-451.
- REMSEN, J. V. JR. Y T. A. PARKER, 1983. Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica* 15: 223 - 231
- RINGUELET, R. A., 1963. *Ecología acuática continental*. Editorial Universitaria de Buenos Aires (EUDEBA), 138 pp.
- ROSATO, A., 1988. Ganadería, pesca y caza en el Delta Bonaerense. *Revista de Desarrollo Económico*. IDES, 108□: 607-627.
- 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.
- VALDEZ, A. J. Y EREÑO, C. E., 1984. El fenómeno denominado El Niño y las inundaciones del Paraná. *Boletín informativo Techint* N° 235: 29-56.
- WHITE, P. S. Y S. T. A. PICKETT. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En: Pickett y White (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Cap. 1:3-9.

EL CONCEPTO DE SUCESION VEGETAL Y SU APLICACION EN SISTEMAS DE HUMEDALES DELTAICOS

Patricia Kandus

*Laboratorio de Ecología Regional, Departamento de Ciencias Biológicas,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,
Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4o. piso, (1428) Buenos Aires, Argentina
Tel.: 54-11-4576-3300 int. 212 - Fax: 54-11-4576-3384
E-mail: pato@bg.fcen.uba.ar*

173

1. EL CONCEPTO DE SUCESION VEGETAL EN EL MARCO DE LA ECOLOGIA DEL PAISAJE

Los paisajes constituyen sistemas dinámicos. Distintos autores han interpretado que los patrones observados en la naturaleza y los procesos de cambio, son producto de la acción de factores que actúan e interactúan a diferentes escalas espaciales y temporales en una forma relativamente jerárquica (Delcourt *et al.*, 1983; Forman y Godron, 1986; Zonneveld, 1995).

El análisis de los cambios que ocurren en la superficie terrestre ha constituido un tema central en diferentes campos de la ciencia como la geomorfología, edafología, ecología, biogeografía y evolución biológica, partiendo de diferentes marcos conceptuales y aproximaciones metodológicas.

En particular, desde el punto de vista de la ecología vegetal, los cambios en cuanto a los patrones de distribución de las plantas y la composición específica de las comunidades en el tiempo, fueron señalados históricamente como un fenómeno natural y común por diferentes autores desde tiempos remotos (ver revisión del concepto de sucesión en Miles, 1987).

Sin embargo, fue Clements (1904, 1916) quien ofreció una primera teoría clara acerca del fenómeno de sucesión en plantas, la cual dominó el pensamiento científico durante la primera mitad de este siglo. Este autor, definió la sucesión vegetal como una secuencia de reemplazo de comunidades de plantas, en un proceso unidireccional y determinístico que involucra la convergencia de las comunidades hacia un estado de equilibrio “clímax”, cuyas características son controladas exclusivamente por el clima regional.

Tansley (1935) a su vez, consideraba que los factores locales como tipo de roca y posición topográfica, pueden determinar un tipo de vegetación clímax que difiere de aquellas asociadas al clima regional.

Dentro de estos esquemas, de tipo holístico, Margalef (1958, 1963 y 1968) y también Odum (1969), definen el proceso de sucesión vegetal en términos de atributos funcionales, en la búsqueda de leyes generales para los ecosistemas. En este sentido, Margalef (op. cit.), desde la teoría de la información, considera la sucesión como un proceso de autoorganización que ocurre en todos los sistemas cibernéticos, siendo equivalente a un proceso de acumulación de información. Odum (op. cit.) por su parte, enumera una serie de tendencias sucesionales en los parámetros de las comunidades y ecosistemas (biomasa, diversidad) que describen la tendencia de cambio de los mismos hacia situaciones de máxima homeostasis.

En contraposición al enfoque propuesto por Clements, Gleason (1927, 1939) consideró que todo cambio en la composición de especies en un sitio constituye un proceso de sucesión vegetal, ya sean fluctuaciones o cambios florísticos direccionales. Su visión reduccionista de las comunidades corresponde a una superposición fortuita de la distribución de especies, con rangos de tolerancia ambiental semejantes, haciendo énfasis en la importancia de los fenómenos estocásticos en el proceso de cambio. Posteriormente, Whittaker (1967), asimilando los puntos de vista de Gleason y Tansley describe la vegetación clímax como una continua variación a través del paisaje, el cual varía también en forma continua.

Desde mediados de la década del 70, dos tendencias conceptuales principales dominaron el campo de la investigación acerca de la dinámica de la vegetación. Por una parte, se produjo un reemplazo de las explicaciones holísticas por aproximaciones reduccionistas y mecanicistas que enfatizan las causas próximas para explicar los cambios de la vegetación, particularmente relacionadas con el enfoque de la ecología de poblaciones. En segundo término, se reemplazan los paradigmas de equilibrio por aquellos de no equilibrio.

En este esquema, son los procesos poblacionales los que determinan básicamente el patrón de las comunidades. Estos procesos se expresan a través de mecanismos resultantes de propiedades individuales como capacidad de colonización, competencia o atributos vitales (Bazzaz, 1979; Grubb, 1986; Horn, 1981; Tilman, 1987, 1988; Drury y Nisbet 1973; Pickett, 1976; Grime, 1979; Noble y Slatyer, 1980) y también mecanismos derivados de la interacción entre especies, en particular, los modelos de facilitación, inhibición y tolerancia propuestos por Connell y Slatyer (1977).

Las predicciones en este marco, son derivadas empíricamente del conocimiento de los mecanismos que actúan en los cambios de la vegetación aplicados a localidades y situaciones particulares, en lugar de una aproximación deductiva derivada de una teoría universal (Pickett *et al.*, 1987a y b). En este sentido Peet (1992) señala que una teoría ecológica sobre la sucesión no debe depender de las especies particulares presentes. Este autor, plantea que los procesos e interacciones poblacionales sólo pueden explicar algunos patrones de sucesión y no todos. A su vez, los cambios en los recursos del suelo y el ambiente físico, si bien pueden ser imperceptibles a la escala de tiempo apropiada para los estudios poblacionales, pueden ser factores críticos de los cambios sucesionales a largo plazo. En consecuencia, muchas de las investigaciones más recientes se han centrado sobre aspectos de la estructura de la comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

La visión contemporánea de los cambios de la vegetación puede ser concebida como una visión “dinámica” o “cinética” en la cual no hay una premisa de estabilidad a largo plazo o de existencia de un punto final en la sucesión (Drury y Nisbet, 1973). En este esquema se incorporan los

disturbios como un factor de gran importancia y se acepta el cambio continuo de la vegetación como norma (Pickett y White, 1985). De igual manera, en las dos últimas décadas un gran número de datos empíricos apoyan la idea actual de que el proceso de sucesión en un área determinada, puede seguir múltiples caminos (Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Miles, 1987).

Al considerar la multiplicidad de factores que actúan e interactúan durante los procesos de cambio (cambios climáticos paulatinos, regímenes de disturbio, migración de individuos e interacciones poblacionales), surge que el estado de la vegetación en un sitio y en un momento determinado (por ejemplo en cuanto a la composición específica) es consecuencia de factores que actúan a diferentes escalas de tiempo y espacio, las cuales están íntimamente relacionadas (Austin, 1981; Delcourt *et al.*, 1983; Prentice, 1992).

Es en este mismo sentido que, a escala global, el concepto de bioma puede ajustarse a un modelo predictivo basado en parámetros climáticos sencillos, mientras que, a pequeña escala, el modelo se torna inconsistente y son otras variables como el régimen de disturbio, variables meso y micro climáticas, procesos geomorfológicos o características de las plantas (capacidad de llegar, colonizar y mantenerse de acuerdo a sus adaptaciones biológicas) las que comandan los cambios.

Desde el punto de vista temporal, arbitrariamente se puede hablar de procesos a corto plazo (fluctuaciones), largo plazo (patrones de vegetación en milenios) y rangos de mediano plazo (décadas o centurias), entre los cuales se maneja el concepto de sucesión (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). Sin embargo, lo que a pequeña o meso escala puede ser considerado como fluctuación, puede ser al mismo tiempo, un proceso de dinámica de mosaico a gran escala y, en promedio, los cambios de composición específica pueden ser despreciables (Bormann y Likens, 1979; Heinselman, 1973).

Del mismo modo ocurre en el aspecto espacial. La dinámica de la vegetación puede ser concebida como un proceso de desarrollo y cambio a escala regional, en el paisaje, o en un área muy pequeña. Una comunidad puede ser un mosaico cambiante de parches de diferentes tamaños, edades, estructura y composición (Watt, 1947; Sousa, 1984; Pickett y White, 1985; Martínez-Romos *et al.*, 1989). Esto significa que los patrones espaciales son de suma importancia para comprender los cambios ocurridos en las comunidades y no pueden ser ignorados como un ruido al azar (Austin, 1981; Austin y Belbin, 1981).

Desde el punto de vista de la ecología del paisaje, la sucesión vegetal es concebida, entonces, como una secuencia de reemplazo de elementos del paisaje, donde se analiza como esta secuencia se integra a un modelo general de cambio del paisaje (Shugart *et al.*, 1973; Pickett, 1976; Whittaker y Levin, 1977; Shugart y West, 1981).

2. LA SUCESION VEGETAL EN DELTAS

El término delta es utilizado en forma genérica para nombrar los depósitos de sedimentos (arena, limo y arcilla) que los ríos forman cuando desembocan en un cuerpo de agua léntico (Bates, 1953; Strahler *et al.*, 1998). Este fenómeno de depositación es causado por la rápida reducción en la velocidad del flujo de agua de los ríos, al tomar contacto con las aguas relativamente quietas del mar o de un lago. La posibilidad de formación de los deltas está determinada, entonces, fundamentalmente por la capacidad de los ríos para transportar sedimentos y luego depositarlos más rápidamente que la velocidad con que estos sedimentos son removidos por la circulación del agua del cuerpo receptor (Scruton, 1960). Esto determina que, desde el punto de vista ecológico, las planicies deltaicas estén consideradas entre los sistemas más dinámicos de la tierra (Wright, 1985).

El desarrollo y las características morfológicas de los deltas están determinados por aspectos relacionados al régimen del río portador de sedimentos (estacionalidad, carga de sedimentos, tipo de sedimentos), a los procesos costeros que ocurren en la desembocadura de los ríos (oleaje, mareas, deriva oceánica), a factores tectónicos (estabilidad o inestabilidad del sustrato) y a factores climáticos (temperatura y humedad) (Morgan, 1970).

Estos factores condicionan el tipo y distribución espacial de los ecosistemas presentes cuyos componentes bióticos, a su vez, también pueden afectar el desarrollo y morfología de los deltas. En este sentido, existe un amplio espectro de tipos de deltas desde el punto de vista de su morfología, en relación a la expresión de la compleja interacción de los procesos y variables ambientales mencionados (Wright *et al.*, 1974).

El desarrollo de islas deltaicas constituye en la bibliografía uno de los clásicos ejemplos de sucesión primaria en humedales (Gill, 1973; Waldemarson Jensen, 1979; Johnson *et al.*, 1985; Rejmánek *et al.*, 1987, Shaffer *et al.*, 1992). El concepto de sucesión primaria fue definido como el desarrollo de la vegetación sobre un sustrato recientemente formado o expuesto, procedente del material madre y caracterizado usualmente por una baja fertilidad, especialmente con respecto al contenido de nitrógeno (Gorham *et al.*, 1979).

Dentro de la visión clásica, Clementsiana, el proceso de sucesión vegetal en los humedales fue denominado como *hidrosere* y estos sistemas constituirían estadios transitorios de desarrollo desde un cuerpo de agua libre (un lago de aguas someras vegetado) hacia una comunidad clímax representada por un bosque terrestre. Esta concepción involucra la idea de que la secuencia de reemplazo de plantas es unidireccional y única y que la mayor parte de los cambios ocurridos durante este proceso son autogénicos. En este sentido, las comunidades vegetales de los humedales son consideradas etapas serales o estadios transitorios en el desarrollo de algún tipo de vegetación terrestre (Van der Valk, 1987).

Dentro de este marco conceptual, Burkart (1957) realizó un minucioso inventario florístico y de las comunidades vegetales presentes en el Delta del Río Paraná, formulando un modelo de sucesión vegetal. Este autor plantea para las islas del delta, un proceso de recambio, desde comunidades con baja diversidad formadas por especies colonizadoras primarias (los juncales de *Schoenoplectus californicus*), hasta bosques de compleja estructura y alta riqueza específica (Monte Blanco) observable en los albardones más desarrollados. Según Burkart (op. cit.) este último constituiría "...el *subclimax* regional y la culminación de los procesos naturales de constitución y evolución de las comunidades vegetales en su seno."

Sin embargo, Mitch y Gosselink (1993) señalan que la idea de un clímax terrestre regional, o estado maduro, en los humedales es inapropiada. Según estos autores, existen escasos o ningún ejemplo de humedales que pasen a ser ecosistemas terrestres. Las evidencias señalan que los humedales presentan propiedades que corresponden tanto a ecosistemas maduros como inmaduros en relación a las descripciones realizadas por Odum (1969) con respecto al desarrollo de los ecosistemas. En muchos casos los humedales parecen permanecer en un estado de equilibrio dinámico con las fuerzas abióticas, como por ejemplo en los sistemas sometidos a mareas, a lo que Odum (1971) llama «pulse stability».

En contraposición a la teoría clásica de sucesión (clímax terrestre regional) los que proponen una idea de un *continuum* ambiental (Whittaker, 1967; McIntosh, 1980), hacen particular énfasis en la acción de procesos alogénicos como condicionantes de la heterogeneidad espacial. En este caso, los distintos tipos de vegetación observados en una zonación no presentan necesariamente una relación genética subyacente.

Según Van der Valk (1987), las comunidades de los humedales están adaptadas a un conjunto de condiciones ambientales incluyendo condiciones climáticas y edáficas, de igual manera que ocurre en las comunidades terrestres. Como resultado de esto, las comunidades de plantas en los humedales pueden ser tan estables o inestables, perdurables o efímeras como una comunidad terrestre.

En este sentido, Van der Valk (1981) describe un modelo de sucesión alogénico "Gleasoniano" en los humedales, donde enfatiza la influencia de procesos físicos sobre la colonización y desarrollo de las plantas. Este autor hace especial referencia a la profundidad del agua en un sitio particular como principal factor determinante del patrón de la vegetación. En este modelo se predice la presencia y abundancia de cada especie en relación a su historia de vida y sus adaptaciones al medio ambiente en un sitio particular, considerando que las comunidades presentes constituyen un estado clímax en el humedal.

Brinson (1993) señala, sin embargo, que la discrepancia planteada en los humedales entre aproximaciones "Gleasonianas" y "Clementsianas" como visiones contrapuestas, constituye una falsa dicotomía. Según este autor, esto se debe a que se ha puesto fundamental énfasis en la variable grado de inundación, sobresimplificando otras variables tales como flujo de energía, balance de sedimentos, ciclos biogeoquímicos e interacciones entre ecosistemas y patrones de paisaje.

Jonhson *et al.*, (1985) y Shaffer *et al.*, (1992), plantean la sucesión para el Delta del Atchafalaya como una combinación de procesos autogénicos y alogénicos. En ese sistema, la instalación, persistencia y reemplazo de las plantas en las etapas iniciales depende principalmente de la depositación diferencial de sedimentos, los cuales determinan la heterogeneidad ambiental dentro y entre las islas. Sin embargo, la composición inicial de la vegetación en los bancos y la acción de herbívoros, también contribuyen en forma significativa en el recambio florístico y en la persistencia de determinadas especies en el procesos de sucesión.

En este sentido, Patou (1984) y Patou y Decamps (1985), señalan que la combinación de fuerzas alogénicas combinadas con procesos autogénicos determinan la heterogeneidad espacial de la vegetación. Patou (op. cit.) y Bravard *et al.*, (1986), también sugieren que, en planicies de inundación, el balance de los procesos autogénicos y alogénicos afectados, a su vez, por la posición topográfica de los sitios y su historia geomorfológica, son los controladores de la velocidad del proceso de sucesión, poniendo énfasis en los procesos hidrológicos a escala de paisaje, más allá de las particularidades de un sitio específico.

Según Mitch y Gosselink (1993), el predominio de la acción de procesos autogénicos o alogénicos en el desarrollo de los ecosistemas de humedal, está relacionado con gradientes energéticos definidos principalmente por el régimen hidrológico. En ambientes de alta energía dominan procesos alogénicos, donde el patrón de zonación de la vegetación responde a procesos físicos como la depositación diferencial de sedimentos. En ambientes de baja energía, en cambio, el patrón de la vegetación refleja la acción de procesos autogénicos.

Por otra parte, Waldemarson Jensen (1979) propone que la sucesión vegetal en los deltas puede seguir múltiples caminos alternativos y que es posible identificar procesos progresivos, regresivos y condiciones de clímax dependientes de la situación topográfica local. Esta autora considera como factores relevantes durante este proceso, la sedimentación, las inundaciones y la acumulación de biomasa muerta.

3. EL FRENTE DE AVANCE DEL DELTA DEL RIO PARANA. UN CASO DE ESTUDIO

Las islas del Bajo Delta del Río Paraná ocupan una superficie de aproximadamente 2.700 km² y constituyen un delta en fase de crecimiento (Figura 1). El mismo se forma cuando el Río Paraná confluye con el Uruguay y desemboca en el Río de la Plata con una tasa de crecimiento que fue estimada en 70 m/año sobre el análisis de los últimos 160 años (Iriondo y Scotta, 1979).

Parker y Marcolini (1992) sugieren que, de acuerdo a sus aspectos morfológicos y dinámicos, este delta se ajusta a un modelo complejo de delta de estuario, con la porción subaérea sujeta a un régimen de mareas lunares y eólicas de agua dulce (Bonfils, 1962). En este sentido y siguiendo la terminología de Mitch y Gosselink (1993), es posible clasificar al delta del Paraná, como un "humedal dulceacuícola sometido a mareas de agua dulce".

En las islas de reciente formación de este delta, se llevó a cabo un estudio cuyo objetivo fue analizar los patrones de la vegetación e identificar los procesos de cambio a fin de elaborar un modelo conceptual de sucesión vegetal (Kandus, 1997).

La aproximación metodológica utilizada partió de la premisa de que es posible reconstruir los procesos de cambio temporales a partir del análisis del mosaico espacial representado por ambientes semejantes pero de diferentes edades. Este enfoque denominado por Pickett (1989) como "cronosecuencia" o "reemplazo de espacio por tiempo", ha sido uno de los más utilizados

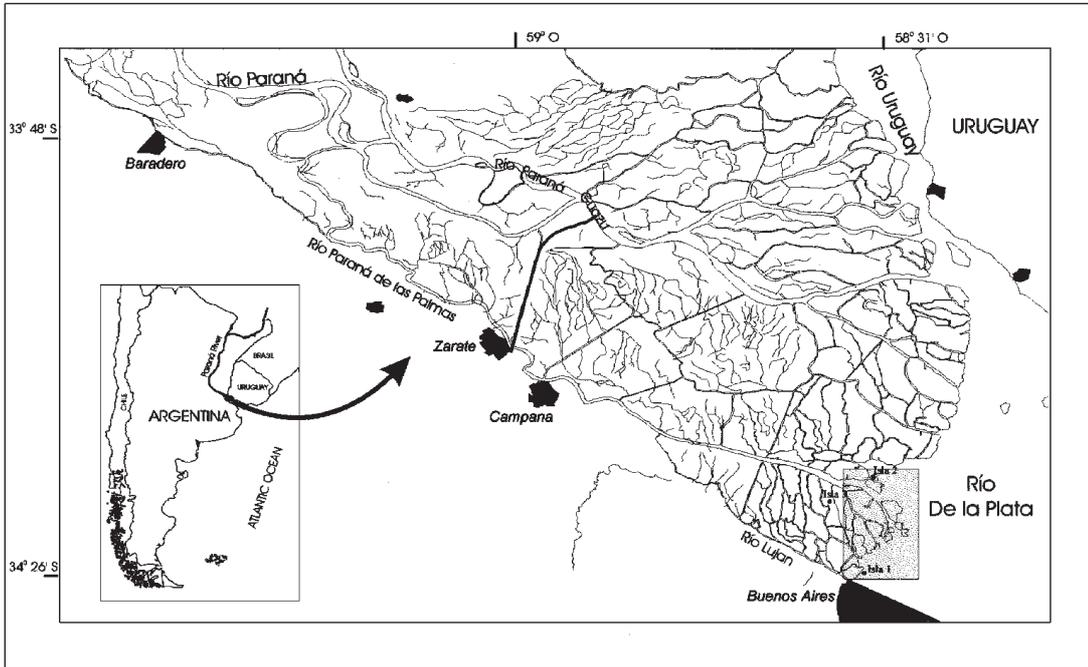


Fig 1: Islas del Bajo Delta del Río Paraná, Argentina. La porción sombreada corresponde al área de estudio.

con el objeto de formular modelos descriptivos o hipótesis acerca de los mecanismos que determinan los cambios durante la sucesión vegetal (Pickett, 1989; Glenn-Lewin y Van del Maarel, 1992).

El área de estudio correspondió al sector de islas definido por los ríos Paraná de las Palmas y Luján en su desembocadura en el Río de la Plata, la cual fue seleccionada por sus características sedimentológicas y morfológicas de acuerdo al trabajo de Parker *et al.* (1990) (Figura 1). Dentro esta área se seleccionaron dos islas. Una registrada en fotos aéreas de 1978 y 1990 y la otra sólo observable en las fotos de 1990. A partir de las fotos aéreas del año 1990, escala 1:20.000, se realizó un mapa de ambientes donde se discriminaron ambientes naturales y antrópicos (Figura 2).

Entre los ambientes naturales se diferenciaron: praderas de herbáceas (graminiformes y latifoliadas), praderas de herbáceas equisetoides de los bancos, praderas de herbáceas equisetoides densas en bancos protegidos, barras de depositación con praderas mixtas de herbáceas y leñosas, con gran proporción de suelo desnudo, y bosques. A fin de corroborar los límites de los ambientes zonificados se visitaron diferentes islas. Durante los meses de diciembre y enero de 1991/92 se realizaron censos de vegetación en parcelas ubicadas al azar sobre transectas, cortando los principales tipos de ambientes naturales detectados en las fotos aéreas.

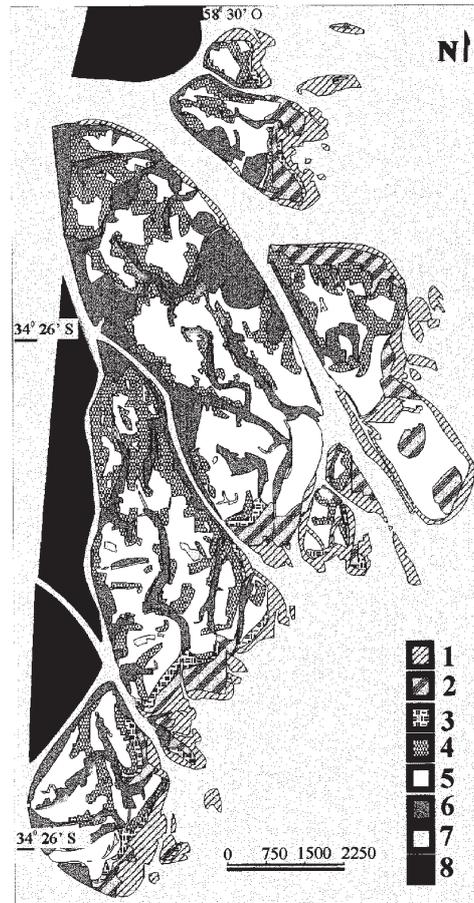
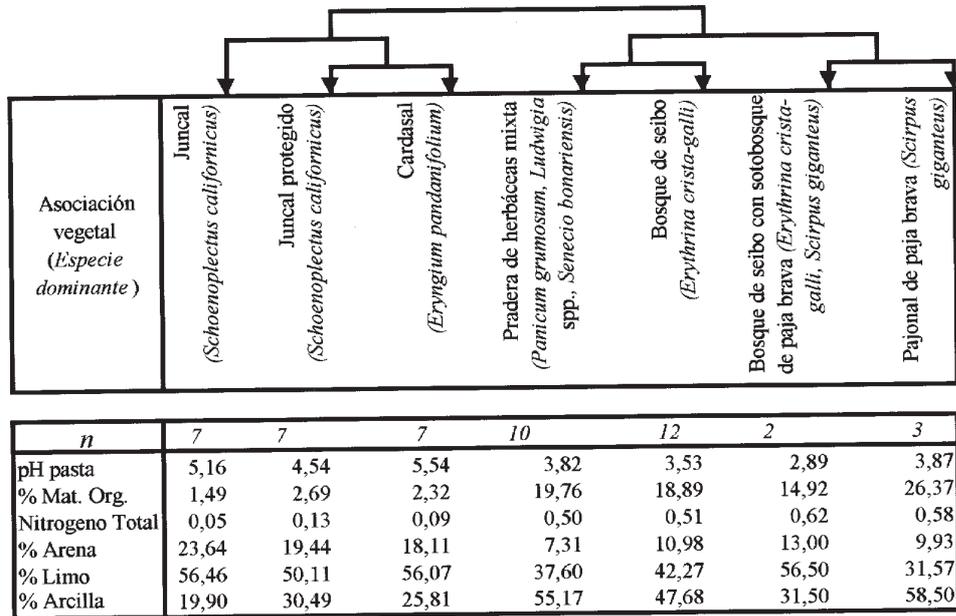


Fig 2: Mapa de ambientes naturales y antrópicos del sector de islas del frente de avance del Bajo Delta del Río Paraná comprendido entre los ríos Paraná de las Palmas y Luján. 1. Juncuales de bancos de sedimentos; 2. Juncuales protegidos; 3. Cardasales en barras; 4. Bosques de seibo; 5. Praderas de herbáceas mixtas y pajonales; 6. Ambientes antrópicos - plantaciones de salicáceas-; 7. Máscara de agua; 8. Islas vecinas. Base: Fotos aéreas en escala 1:20.000 de 1990. Fuente: Kandus (1997).

El análisis numérico de los datos de vegetación involucró técnicas de clasificación (TWISPAN; Hill, 1979; Gauch y Whittaker, 1981) y ordenamiento (DCA; Hill, 1979 y Hill y Gauch, 1980 y CCA; ter Braak, 1986 y 1987 a, b) a fin de reconocer y definir diferentes asociaciones vegetales e identificar patrones de ordenamiento de la vegetación en relación a la composición y abundancia relativa de especies y con respecto a diferentes variables ambientales.

Como resultado del análisis numérico de los datos de vegetación es posible identificar 7 asociaciones vegetales principales, caracterizadas por condiciones ambientales particulares e íntimamente relacionadas a los ambientes identificados en las fotografías aéreas (Figura 3).



180

Fig 3: Dendrograma resultante de la clasificación numérica de los censos de vegetación. Las flechas indican las asociaciones vegetales, sus especies dominantes y los valores (medias) de las variables de los suelos asociadas. n = número de muestras consideradas. Fuente: Kandus (1997).

Por una parte se encuentran los juncuales caracterizados por la alta constancia y abundancia de *Schoenoplectus californicus*. Esta especie es la única registrada formando extensos stands monoespecíficos capaz de soportar el estrés físico producido por una alta tasa de sedimentación en los bancos de reciente depositación. Los juncuales se encuentran en sitios permanentemente sumergidos y sometidos a una intensa circulación del agua. En sitios permanentemente inundados, pero protegidos de la circulación directa de los cursos de agua, los juncuales presentan diversas especies acompañantes que pueden alcanzar considerables valores de abundancia (juncuales protegidos). Entre las mismas pueden ser mencionadas *Pontederia cordata*, *Eupatorium cabreræ*, *Ludwigia* spp., *Polygonum hispidum* y enredaderas como *Mikania* spp. Los juncuales, en general, están caracterizados por presentar un sustrato predominantemente limoso con muy bajos contenidos de materia orgánica o nitrógeno.

Muy relacionados a estos ambientes se encuentran los cardasales, aunque son muy diferentes en cuanto a su fisonomía, riqueza de especies y condiciones ambientales. Los cardasales constituyen una pradera de herbáceas y leñosas, que se desarrolla en las barras que emergen por sobre el nivel medio de las aguas debido a la depositación diferencial de los sedimentos durante las mareas pronunciadas. Si bien presentan un alto número de especies, existe un alto porcentaje de suelo desnudo. La especie más conspicua de esta asociación es *Eryngium pandanifolium*, aunque es importante destacar la presencia constante de *Erythrina crista-galli* (seibo).

Por otro lado, se encuentra otro grupo de asociaciones vegetales. Entre ellas es posible identificar una pradera de herbáceas mixta (graminiformes y latifoliadas), que se desarrolla en el interior de las islas. La misma está caracterizada por el codominio de *Panicum grumosum*, *Ludwigia* spp. y *Senecio bonariensis*. Estas especies también caracterizan gran parte del sotobosque del bosque de seibo.

El seibo constituye la única especie arbórea nativa presente en estas islas, la cual forma bosques puros bajos (altura menor de 6 m) y abiertos, desde las porciones altas del gradiente topográfico (barras y albardones) hacia los bajos del interior de las islas. En algunos casos el sotobosque de los seibales está dominado sólo por *Scirpus giganteus* (paja brava) la cual también forma asociaciones vegetales casi puras.

Estas últimas asociaciones de plantas corresponden a ambientes del interior de las islas que se encuentran relativamente desconectados de los cursos de agua. Los mismos presentan altos contenidos de materia orgánica y nitrógeno total, así como también una marcada disminución de los valores de pH, denotando una tendencia al predominio de ambientes reductores (Figura 3).

La formación de las barras en los bancos de sedimentos del frente de avance, colonizados por cardasales, constituye un primer nivel de heterogeneidad dentro de las islas. Esto se observa en la Figura 4, donde se expresa la abundancia relativa de las diferentes asociaciones de plantas en las islas del área de estudio. En dicha figura, las islas pueden ser discriminadas en tres grupos:

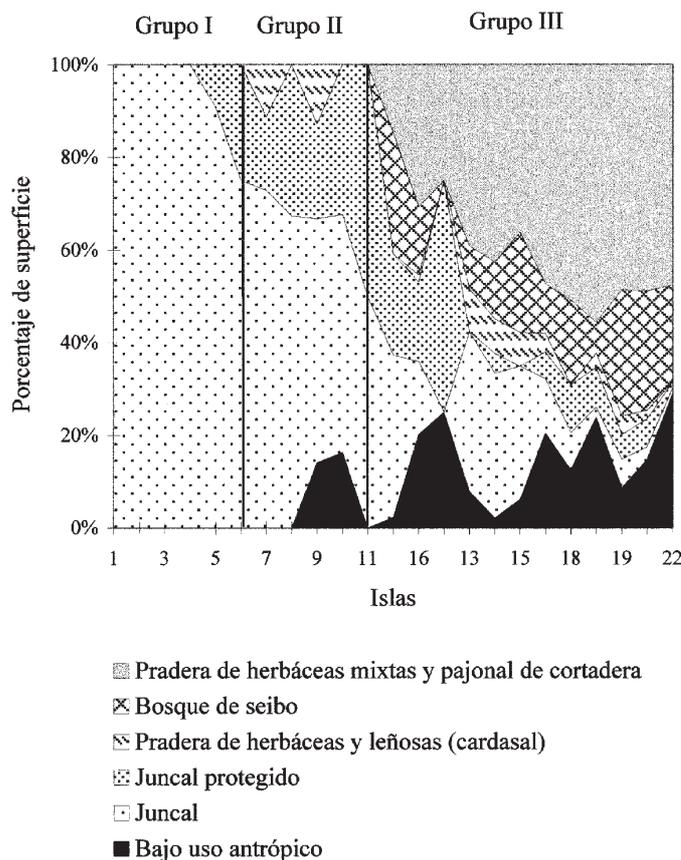


Fig 4: Abundancia relativa de las diferentes asociaciones vegetales en las islas. I, II y III indican grupos de islas resultantes de una clasificación numérica (distancia euclidiana y ligamiento promedio). La clasificación fue realizada a partir de los datos de cobertura de ambientes en cada isla calculados a partir del mapa de la Figura 2. Fuente: Kandus (1997).

El primero corresponde a bancos donde sólo se encuentran juncales. El segundo corresponde a bancos donde se encuentran juncales, barras con cardasales y juncales protegidos. Finalmente, en el tercer grupo de islas, se incluyen también praderas herbáceas mixtas, pajonales de paja brava y bosques de seibo.

En términos generales, es posible identificar cuatro grandes patrones de abundancia de especies en relación al gradiente topográfico y el proceso de cambio de las islas en forma semejante a la propuesta por Shaffer *et al.* (1992) en un análisis de la sucesión primaria de las islas del Delta del Atchafalaya en las costas de Louisiana:

1. Especies que ocupan y dominan las porciones bajas del gradiente topográfico al inicio del proceso de sucesión y que desaparecen en las islas maduras (*Schoenoplectus californicus*)
2. Especies relativamente estables en el tiempo en las porciones elevadas e intermedias del gradiente topográfico local (*Erythrina crista-galli*).
3. Especies que se expresan en un amplio rango del gradiente topográfico en estadios intermedios de la sucesión pero que eventualmente desaparecen en islas maduras (*Panicum grumosum*, *Ludwigia spp.*, *Senecio bonariensis*).
4. Especies que incrementan su abundancia en el tiempo en posiciones bajas e intermedias del gradiente topográfico y eventualmente se tornan dominantes (*Scirpus giganteus*).

Sin embargo, y de forma semejante a los procesos de sucesión descritos por Johnson *et al.* (1985) y Waldemarson Jensen (1979) en diferentes deltas, los patrones descritos así como la secuencia de reemplazo de la vegetación, no se expresan a través de un único camino.

A partir de los juncales de los bancos pueden establecerse dos tendencias fundamentales de cambio que se describen en el modelo de la Figura 5 y que involucran diferentes asociaciones vegetales y procesos ambientales.

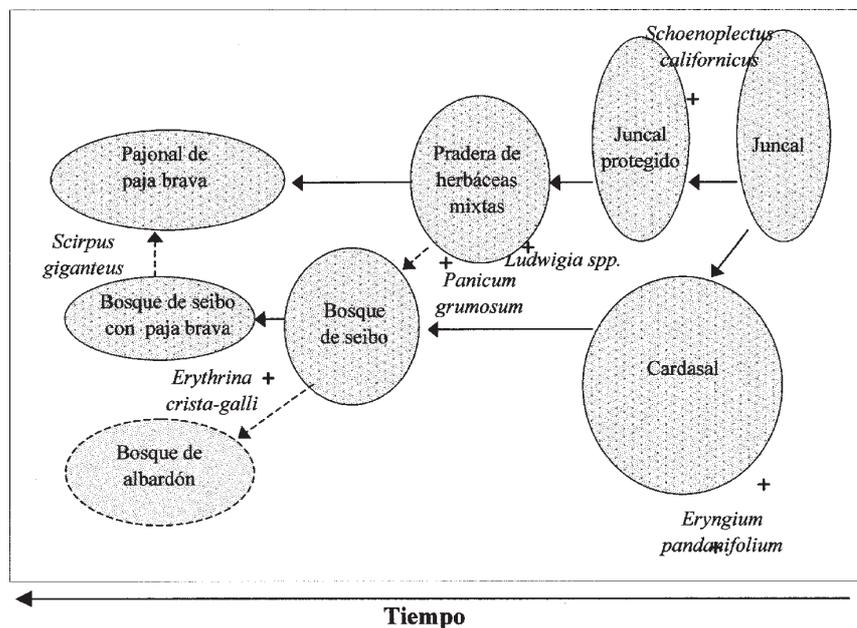


Fig 5: Modelo conceptual descriptivo del proceso de sucesión primaria en las islas del frente de avance del Bajo Delta del Río Paraná. Las flechas de trazo continuo señalan los caminos de reemplazo de la vegetación. Las flechas con trazo punteado indican caminos de cambio probables. Fuente: Kandus (1997).

En las barras o albardones el proceso tiende a la disminución del tiempo de anegamiento y lleva a la colonización por parte de leñosas así como al aumento de la riqueza específica y la complejidad estructural.

En los bajos del interior de las islas, en cambio, se registra un cambio desde sistemas abiertos con un predominio de flujos horizontales de alta energía, hacia sistemas relativamente cerrados caracterizados fundamentalmente por movimientos verticales del agua asociados a las oscilaciones de la napa freática. En este sentido, las asociaciones dominadas por *S. giganteus* no presentan una gran expresión espacial en las islas jóvenes, sin embargo, dominan las porciones bajas del gradiente topográfico y forman el sotobosque de los seibales de las islas maduras. Los ambientes donde *S. giganteus* es la especie dominante, constituirían sistemas simples desde el punto de vista de la estructura de la comunidad vegetal y, a su vez, desde el punto de vista ecosistémico serían estables y elásticos en cuanto a su capacidad de retornar a su estado anterior luego de una perturbación (Orians, 1980; May, 1980). Estas características permitirían considerar que, si bien *S. giganteus* es tardía en la sucesión, es altamente eficiente en la colonización y persistencia, lo cual puede ser interpretado en el contexto de un mecanismo de inhibición mediante el cual, en tanto se mantengan las condiciones ambientales, se imposibilitan los posteriores reemplazos de especies (Connell y Slatyer, 1977). Por otra parte, en los seibales de las islas maduras, donde el sotobosque está dominado por *S. giganteus*, no se registra la presencia de renovales de seibo. Esto indicaría un carácter transitorio del seibo en el proceso sucesional de estos sitios, dado que la falta de reclutamiento determinaría el retroceso de los bosques a expensas del pajonal de *S. giganteus*.

En el proceso de cambio que se establece en el interior de las islas, los mayores valores de riqueza de especies corresponden a situaciones intermedias de la sucesión. Si se considera que el predominio de flujos horizontales superficiales de alta energía, constituye un disturbio¹, dada su capacidad de realizar trabajo en términos de erosión, remoción de biomasa y sedimentación, el esquema presentado puede interpretarse en términos de la hipótesis planteada por Connell (1978) acerca del “disturbio intermedio”. En este sentido, Malanson (1993) sugiere para los sistemas fluviales, que la mayor riqueza y diversidad en un sitio se debe a la coexistencia de especies adaptadas a niveles de disturbio altos y bajos, constituyendo una etapa de transición (en el tiempo) entre sistemas con alto nivel de disturbio y sistemas con bajo nivel de disturbio.

En conclusión, de acuerdo a los resultados obtenidos por Kandus (1997), a diferencia del modelo clásico de sucesión vegetal, en las islas del Bajo Delta del Río Paraná el proceso de reemplazo de especies no seguiría una única vía. En este sentido, la depositación diferencial de sedimentos en los bancos colonizados inicialmente por *S. californicus* determina una diferenciación del régimen hidrológico que condiciona los caminos subsiguientes del reemplazo de especies.

En las porciones más altas del gradiente topográfico, la tendencia hacia una disminución de la frecuencia y permanencia de la inundación conduce hacia asociaciones de bosque.

En los bajos del interior de las islas, donde el sustrato se encuentra permanentemente saturado, se produce un cambio desde sistemas de alta energía o alto nivel de disturbio, (circulación libre del agua mediante un flujo horizontal bidireccional) hacia sistemas comparativamente de baja energía y bajo disturbio (principalmente flujo vertical por oscilación de la napa) donde domina particularmente *S. giganteus*.

En las etapas iniciales de la sucesión, el único elemento biótico que introduce un componente autogénico en el proceso es *S. californicus*. Esta especie influenciaría la forma de depositación de sedimentos desacelerando los flujos de agua.

¹ El concepto de disturbio en este trabajo se define en términos de Grime (1979), como “el mecanismo externo que limita la biomasa vegetal causando su destrucción parcial o total”.

Recién hacia las etapas tardías del proceso de sucesión, existiría un mayor control por parte de factores bióticos. Tal es el caso de los pajonales de cortadera y de los bosques de albardón. En los primeros, la dominancia de *S. giganteus* inhibiría el establecimiento de otras especies y, en tanto las condiciones del régimen hidrológico regional se mantengan, esta asociación vegetal constituiría una etapa de alta permanencia y resiliencia. En los segundos, las relaciones establecidas por el alto número de especies y complejidad estructural que caracterizaban al Monte Blanco, determinarían que, si bien individuos nativos de la comunidad pueden encontrarse en forma aislada, la recuperación de la formación se halle sujeta no sólo a la disponibilidad y viabilidad del banco de semillas sino también a fenómenos de competencia con especies exóticas.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue realizado mediante los subsidios EX135 y EX143 del Programa UBACyT de la Universidad de Buenos Aires.

BIBLIOGRAFIA

- AUSTIN, M. P., 1981. Permanent quadrats: an interphase for theory and practice. *Vegetatio*, 46: 1-10.
- AUSTIN, M. P. Y L. BELVIN, 1981. An analysis of succession along an environmental gradient using data from a lawn. *Vegetatio*, 46: 19-30.
- BATES, C. C., 1953. Rational theory of Delta formation. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologist*. Vol 37, No 9, 2119-2162. En: American Association of Petroleum Geologists (ed), *Modern Deltas*. AAPG Reprint Series No. 18 (1976). Tulsa, Oklahoma, USA.
- BAZZAZ, F. A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. System*. 10: 351-371.
- BONFILS, C. G., 1962. Los suelos del Delta del río Paraná. Factores generadores, clasificación y uso. *Revista de Investigaciones Agrícolas*. T. XVI (3): 257- 370, Buenos Aires.
- BORMANN, F. H. Y G.E. LIKENS, 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, New York.
- BRAVARD, J. P., C. AMOROS Y G. PATOU, 1986. Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system.. *Oikos*, 47: 92-111.
- BRINSON, M., 1993. Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands*, vol 13, No. 2: 65-74.
- BURKART, A., 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana*, 11(3), 457-561. Buenos Aires, Argentina.
- CLEMENTS, F. E., 1904. The development and structure of vegetation. *Botanical Survey of Nebraska*, 7. The Botanical Seminar, Lincoln, Nebraska.
- CLEMENTS, F. E., 1916. *Plant succession*. Carnegie Institute Washington Publication 242. Washington. D. C.
- CONNELL, J. H. Y R. O. SLATYER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.

- CONNELL, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- DELCOURT H. R., P. A. DELCOURT Y T. WEBB, 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 153-75.
- DRURY W. H. Y I. C. T. NISBET, 1973. Succession. *Journal of Arnold Arboretum.* 54, 331-368.
- FORMAN, R. T. T. Y M. GODRON, 1986. *Landscape Ecology.* John Wiley and Sons. New York
- GAUCH, H. G. Y R. H. WHITTAKER, 1981. Hierarchical classification of community data. *J. Ecol.* (69) 537-557.
- GILL, D., 1973. Floristics of a plants succession sequence in the Mackenzie Delta, Northwest territories. *Palarforschung* (43):55-65.
- GLEASON, H. A., 1927. Further view on the succession concept. *Ecology*, 8□: 299-326.
- GLEASON, H. A., 1939. The individualistic concept of the plant association. *Amer. Mid. Nat.* 21:92-110.
- GLENN-LEWIN, D. C. Y VAN DEL MAAREL, E., 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En□: *Plant succession theory and prediction.* D. C. Glenn-Lewin, R. K., Peet and T. T. Veblen (eds). Chapman & Hall Population and Community Biology Series 11. University Press, Cambridge, 11-44.
- GORHAM, E., VITOUSEK, P. M. Y REINERS, W. A., 1979. The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. System*, 10□: 53-84.
- GRIME, J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* John Wiley and Sons, Chichester, England, 222 p.
- GRUBB, P. J., 1986. The ecology of establishment. En: *Ecology and design in landscape.* A. D. Bradshaw, D. A. Goode and E. H. P. Thorp (eds) Blackwell, Oxford, pp. 83-97.
- HEINSELMAN, M. L., 1973. Fire in the virgin forest of the Boundary Waters Canoe Area Minnesota. *Quat. Res.* (3): 329-282.
- HILL, M. O. Y H. G. GAUCH, 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- HILL, M. O., 1979a. TWINSpan - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of individuals and attributes. Cornell University Ithaca, N. Y., 90 pp.
- HORN, H. H., 1981. Succession. En: *Theoretical ecology: principles and applications.* R. M. May (ed). Blackwell, Oxford. pp. 253-271.
- IRIONDO, M. Y E. SCOTTA, 1979. The evolution of the Paraná River Delta. *Proceedings of the 1978 International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary.* São Paulo, Brasil. pp. 405-418.
- JOHNSON, W. B., C. E. SASSER Y J. G. GOSSELINK, 1985. Succession of vegetation in an evolving river delta, Atchafalaya Bay, Louisiana. *Journal of Ecology*, 73: 973-986.
- KANDUS, P., 1997. Análisis de patrones de vegetación a escala regional en el Bajo Delta Bonaerense del Río Paraná (Argentina). Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.

- MALANSON, G., 1993. Riparian landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain.
- MARGALEF, R., 1958. Information theory in ecology. *General Systems*. 3□: 36-71.
- MARGALEF, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*. 97□: 357-374.
- MARGALEF, R., 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.
- MARTINEZ ROMOS, M. E. ALVAREZ-BUYLLA Y J. SARUKHAN, 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, 70: 555-558.
- MAY, R. M., 1980. Estabilidad en los ecosistemas: algunos comentarios. En: *Conceptos unificadores en ecología*. W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnell (eds) Blume, Barcelona. 203-213.
- McINTOSH, R. P., 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. En: *The recovery process in damaged ecosystem*. J. Cairns (ed), pp. 11-62.
- MILES, J., 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. En: *Colonization succession and stability*. A. J. Gray, M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Pub., Oxford. pp. 1-29.
- MITCH, W. Y GOSSELINK, J., 1993. *Wetlands*. Van Nostrand, New York, 722 p.
- MORGAN, J. P., 1970. Deltaic sedimentation: modern and ancient. En: J. P. Morgan (ed). *Society of Economic Paleontologist and Mineralogist Special Publication*, 15.
- NOBLE, I. R. Y R. O. SLATYER, 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43: 5-21.
- ODUM, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- ODUM, E. P., 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3ª edición, W. B. Saunders Co., Philadelphia. 544 p.
- ORIAN, G. H., 1980. Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En: *Conceptos unificadores en ecología*. W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnell (eds) Blume, Barcelona. 174-189.
- PARKER, G. Y S. MARCOLINI, 1992. Geomorfología del Delta del Paraná y su extensión hacia el Río de la Plata. *Rev. de la Asociación Geológica Argentina*, 47 (2): 243-249.
- PARKER, G., S. MARCOLINI, J. CAVALLOTO Y R. VIOLANTE, 1990. Modelo esquemático de dispersión de sedimentos en el Río de la Plata. *Ciencia y Tecnología del agua*. 1 (4): 68-80.
- PATOU, G. Y H. DESCAMPS, 1985. Ecological interactions between alluvial forests and hydrology of the Upper Rhone. *Archiv for Hydrobiologie* 104:13-37.
- PATOU, G., 1984. L'organisation des forêt alluviales dans l'axe Rhodanien entre Genève et Lyon: comparaison avec autres systèmes fluviaux. *Documents de Cartographie Ecologique* 31:73-96.
- PEET, R. K., 1992. Community structure and ecosystem function. En: *Plant succession: theory and prediction*. D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet and T. T. Veblen (eds). *Population and community biology series 11*. Chapman y Hall. London. pp.103-140.
- PICKET, S. T. A. Y P. S. WHITE; 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.

- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS Y J. J. ARMESTO, 1987a. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335-371.
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS Y J. J. ARMESTO, 1987b. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69: 109-114.
- PICKETT, S. T. A., 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist*, 110: 107-119.
- PICKETT, S. T. A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long term studies. En: *Long Term Studies in Ecology*. G. E. Likens (ed). Springer-Verlag, New York, pp.110-135.
- PRENTICE, C., 1992. Climate change and long-term vegetation dynamics. En: *Plant succession. theory and prediction*. Glenn Levin D. C., R. K. Peet y T. T. Veblen (eds) *Population and Community Biology Serie 11*. Chapman and Hall. London. 293-339.
- REJMÁNEK, M., C. E. SASSER Y J. G. GOSSELINK, 1987. Modeling of vegetation dynamics in the Mississippi River deltaic plain. *Vegetatio*, 69: 133-140.
- SCRUTON, P. C.; 1960. Delta building and delta sequence. Recent sediments, Northwest Gulf of México. AAPG Symposium Volume. En: *American Association of Petroleum Geologists (ed), Modern Deltas. AAPG Reprint Series No. 18 (1976)*. Tulsa, Oklahoma, USA. pp: 82-102.
- SHAFFER G. P., C. E. SASSER, J. G. GOSSELINK Y M. REJMANÉK, 1992. Vegetation dynamics in the emerging Atchafalaya Delta, Louisiana, USA. *Journal of Ecology*, 80: 677-687.
- SHUGART, H. H. JR. Y WEST D. C., 1981. Long-term dynamics of forest ecosystems. *Amer. Scientists* 69: 647-652.
- SHUGART, H. H. JR., T. R. CROW Y M. HETT, 1973. Forest succession models: a rationale and methodology for modeling forest succession over large regions. *Forest Sci.* 19: 203-212.
- SOUSA, W. P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Am. Rev. Ecol. System.* 15: 375-391.
- STRAHLER, A. N. Y A. H. STRAHLER, 1998. *Elements of physical geography*. John Wiley and Sons. New York. 4th. ed. 562 pp.
- TANSLEY, A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- TER BRAAK, C. J. F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- TER BRAAK, C. J. F., 1987a. The analysis of vegetation-environment relationship by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69: 69-77.
- TER BRAAK, C. J. F., 1987b. CANOCO - A FORTRAN program for canonical community ordination by partial, detrended, canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). *Agricultural Mathematics Group, Wageningen*, 95 pp.
- TILMAN, D., 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monograph*. 57: 189-214.

- TILMAN, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- VAN DER VALK, A. G., 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.
- VAN DER VALK, A. G., 1987. Vegetation dynamics of freshwater wetlands: A selective review of the literature. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 27: 27-39.
- WALDEMARSON JENSEN, E., 1979. Successions in relationship to lagoon development in the Laitaure delta, North Sweden. *Acta Phytogeographica Suecia*, 66.
- WATT, A. S., 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35: 1-22.
- WHITTAKER, R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*. 49: 207-264.
- WHITTAKER, R. H. Y S. A. LEVIN, 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theor. Pop. Biol.*, 12, 117-39.
- WRIGHT, L. D., J. M. COLEMAN Y M. W. ERICKSON, 1974. Analysis of major river systems and their deltas: morphologic and process comparisons. Technical Report, Coastal Studies Institute, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.
- WRIGHT, L. D., 1985. River Deltas. En: R. A. Davis (ed). *Coastal sedimentary environments*, Springer, New York, USA. pp. 1-76.
- ZONNEVELD, I. S., 1995. *Land ecology: An introduction to landscape ecology as a base for land evaluation, land management and conservation*. SPB Academic Publishing. Amsterdam.



RELACION ENTRE LA ESTRUCTURA DEL PAISAJE EN UN HUMEDAL Y LA FAUNA SILVESTRE: EL CARPINCHO (*Hydrochaeris hydrochaeris*) COMO CASO DE ESTUDIO

Rubén Darío Quintana

*Laboratorio de Ecología Ambiental y Regional, Departamento de Ciencias Biológicas,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,
Ciudad Universitaria, Pabellón II C, (1428) Buenos Aires, Argentina
Tel.: 54-11-4576-3300 int. 212 - Fax: 54-11-4576-3384
E-mail: rubenq@bg.fcen.uba.ar*

189

1. INTRODUCCION

De acuerdo con Lavers y Haynes-Young (1993), la ecología del paisaje estudia la estructura de los paisajes, la forma en que ellos funcionan y como cambian a lo largo del tiempo. En los últimos años ha cobrado importancia el estudio de patrones y procesos ecológicos a esta escala ya que la misma tiene en cuenta las relaciones entre distintas unidades de la superficie terrestre. De este modo, cuestiones tales como la dinámica de la heterogeneidad espacial, las interacciones espacio temporales y los intercambios de materia y energía a lo largo de paisajes heterogéneos, así como la influencia de la heterogeneidad espacial sobre los procesos bióticos y abióticos, constituyen objetivos centrales en su desarrollo (Risser *et al.*, 1984). En este contexto, la ecología del paisaje hace énfasis en la influencia de la heterogeneidad espacial en los sistemas ecológicos, considerando al paisaje como un nivel de organización supracomunitario (Lidicker, 1995). De acuerdo a este punto de vista, los paisajes pueden considerarse mosaicos de parches interactuantes compuestos por distintos tipos de comunidades.

Dado su enfoque novedoso de considerar las relaciones entre las unidades que conforman un paisaje, esta disciplina ha tenido también una profunda influencia sobre la ecología de poblaciones y de comunidades, planteando las problemáticas a este nuevo nivel jerárquico. En este campo resulta fundamental, al estudiar el componente faunístico de un sitio, abordar la problemática a través de la identificación de aquellas variables claves que condicionan la aptitud de un ambiente para una determinada especie. Técnicas innovadoras tales como radiostreo de especies de fauna (Maher y Cox, 1995) o sistemas de información georreferenciada (SIG) (Haynes-Young, 1993), se han convertido en herramientas indispensables en la investigación de problemas ecológicos a distintas escalas espaciales. A modo de ejemplo, pueden mencionarse diferentes problemáticas de interés teórico o aplicado: relaciones entre patrones de distribución de especies y distintos factores o procesos ambientales; análisis y evaluación de hábitat de especies en peligro de extinción o de interés comercial; efecto de los usos de la tierra sobre las poblaciones animales; relación entre la heterogeneidad y/o la fragmentación del paisaje y aptitud de hábitat para una especie de fauna; evaluaciones de impacto ambiental, entre otras.

Uno de los componentes más importantes de la estructura del hábitat es la heterogeneidad espacial, la cual está conformada no sólo por los distintos tipos de vegetación y geformas sino también por la forma en que éstas varían en el espacio (Wiens, 1976). Por lo tanto, la variabilidad observada, tanto en el número de especies como de individuos dentro de una población, estará estrechamente relacionada con la disponibilidad de recursos y con las características estructurales del hábitat mismo (Black y Thomas, 1978).

Las distintas escalas de percepción en las que puede ser tratado un problema en particular, constituyen también un punto central al encarar estudios de relación hábitat-fauna. Por ejemplo, Wiens (1981), señala que las poblaciones de aves y sus hábitats no son estáticos sino que varían en espacio y tiempo a distintas escalas de resolución. Por esta razón resulta imprescindible definir la escala óptima en la cual se buscarán respuestas a nuestras preguntas sobre la relación entre las poblaciones de fauna y sus hábitats asociados.

190

Las fuerzas ecológicas que determinan el patrón de distribución de las especies operan a través del proceso de selección de hábitat. Por dicho proceso los animales ocupan un subconjunto de posibles condiciones para vivir, a través del cual exhiben una distribución geográfica variable. Mientras que el hábitat puede ser definido, simplemente, como el lugar que una especie ocupa, el concepto de selección implica la identificación de una condición determinada del mismo (Rabenold y Bromer, 1989). Así, la mayoría de las especies de fauna evitan áreas donde las condiciones ambientales no sean adecuadas o donde se encuentren expuestas a sus depredadores. En consecuencia, la vegetación o cualquier otro tipo de recursos presentes en estas áreas no estarán disponibles, aún cuando éstos se encuentren dentro de los límites del territorio de las mismas. Por lo tanto, el uso efectivo del hábitat estará relacionado con la combinación de distintos parámetros tales como cantidad, calidad y distribución de alimento; cobertura; densidad poblacional, etc. (Crook *et al.*, 1976).

En los últimos años, se ha reconocido la importancia de los estudios de las relaciones entre especies y las áreas que ocupan debido a las implicancias que pueden tener en la conservación de las mismas (McCoy y Mushinsky, 1994). Las poblaciones biológicas se encuentran fragmentadas a lo largo de un paisaje y dicha fragmentación tiene lugar a distintas escalas espaciales. Así, el tamaño, forma y disposición espacial de los parches que conforman el hábitat de una especie, tendrán un efecto directo sobre la posibilidad de supervivencia de la misma. Este problema ha sido ampliamente discutido en el marco teórico de la biogeografía de islas, la cual intenta explicar las relaciones entre especies y las áreas que ocupan (MacArthur y Wilson, 1967).

Cuando el objetivo de un estudio es analizar el patrón de distribución de una especie en un área, es recomendable comenzar por identificar y analizar cuantitativamente las principales características de la misma. En este proceso resulta de suma importancia que el análisis de las variables de hábitat sea compatible con la percepción que tiene una especie respecto a las

características del ambiente en el cual vive (Ben-Shahar y Skinner, 1988). Morrison *et al.* (1992) señalan la importancia de identificar qué es lo que una especie percibe como su ambiente, lo cual implica definir correctamente la escala espacial a la cual se trabaja. Si bien la determinación de la misma resulta arbitraria, lo aconsejable es que su planteo esté dado en función de observaciones o información previa respecto a los requerimientos de hábitat de la especie en estudio. Una vez establecida la escala de trabajo, la siguiente fase consiste en determinar qué variables ambientales son las de mayor importancia en el proceso de selección de hábitat que realiza dicha especie.

Con respecto al carpincho (*Hydrochaeris hydrochaeris*), éste es el mayor roedor viviente, típico de los humedales tropicales y subtropicales de Sudamérica. Tiene cuatro requerimientos esenciales: disponibilidad de agua, forraje y áreas para descanso y refugio. Dichos requisitos determinarán la proporción de hábitat adecuado en cada una de las zonas donde habita (Ojasti, 1973; Herrera y Macdonald, 1989). Además, la configuración espacial de los elementos del paisaje será un factor de importancia en la distribución de esta especie, puesto que utiliza fundamentalmente las interfases tierra-agua, descartando tanto aquellas áreas alejadas a dichas interfases como las zonas internas de los grandes cuerpos de agua.

En función de lo antedicho, para el presente análisis se parte de la premisa de que el agua es el requerimiento clave que condiciona la calidad del hábitat del carpincho, considerándose a la vegetación como el segundo factor en importancia puesto que la misma influye sobre los otros requerimientos básicos (forraje, sitios de descanso y refugio).

Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es discutir la relación entre las características del paisaje y la aptitud de hábitat para esta especie, en tres localidades de su área de distribución en Argentina (una forestación del Bajo Delta bonaerense, un campo natural en el sur de Entre Ríos sometido a ganadería extensiva y un campo del centro de Entre Ríos sometido a ganadería y agricultura), considerando que estos roedores fueron libres de seleccionar cualquiera de los ambientes presentes en cada una de estas áreas. Esto último se basó en que la configuración espacial de los distintos ambientes permitiría su representación dentro del 'home-range' de la especie en las tres áreas estudiadas.

2. METODOS

Las tres áreas estudiadas se encuentran comprendidas en dos regiones con características ecológicas diferenciadas: El Delta del Río Paraná (Bajo Delta y Puerto Constanza) y las tierras altas de la región central de la Pcia. de Entre Ríos (Fig. 1).

En cada una de ellas se realizó una estratificación del paisaje a través del análisis de fotografías aéreas en escala 1:20.000, con posterior corroboración e interpretación a campo de los ambientes identificados. Los ambientes, tanto de origen natural como antrópico, fueron definidos de forma tal que dieran como resultado, una división general del hábitat basada en diferencias en cuanto a la cobertura y dominancia de las especies vegetales y por la posición topográfica relativa (altos, medias lomas y bajos). Esta estratificación del hábitat fue utilizada como base para la planificación posterior de los muestreos de vegetación que se llevaron a cabo en cada una de las áreas estudiadas y para la caracterización del paisaje. Como resultado de esta etapa se obtuvieron mapas de ambientes para cada una de las tres áreas estudiadas.

Por otra parte, se determinaron áreas modales en cada sitio que incluyeran muestras representativas de todos los ambientes típicos. Cada ambiente fue caracterizado a través de la estimación de la cobertura y abundancia de la vegetación, utilizando la escala de Braun-Blanquet modificada (Mueller-Dombois y ElleMBERG, 1974) para el caso de Bajo Delta y el método del punto de intercepción (Hays *et al.*, 1981) para Puerto Constanza y Villaguay. La utilización de la escala de Braun-Blanquet se consideró la más apropiada para el Bajo Delta, dada la complejidad operativa que presentaban varios de los ambientes identificados en este sitio.

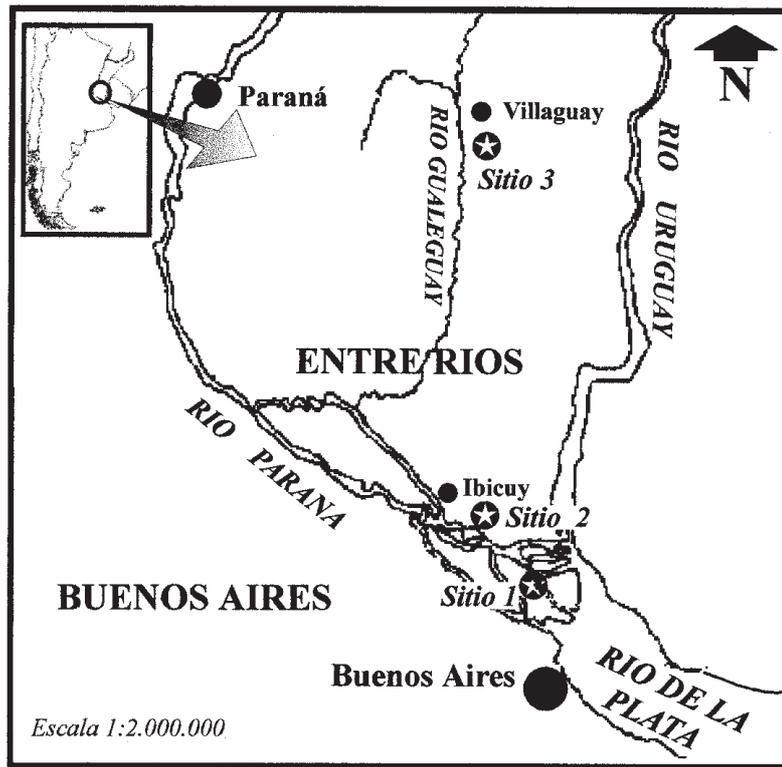


Fig. 1: Ubicación de las tres áreas estudiadas.
 Sitio 1: Bajo Delta; Sitio 2: Puerto Constanza; Sitio 3: Villaguay.

El criterio de ambiente “usado” y “no usado” fue establecido a partir de la presencia de diferentes signos de actividad de carpinchos (complementados con la observación directa de animales en el caso de Villaguay). Se tomaron aproximadamente 100 puntos al azar a lo largo de una transecta de marcha dentro de un mismo tipo de ambiente, registrándose en cada uno de ellos, la presencia de evidencias tales como fecas, revolcaderos, camas, huellas, plantas comidas, etc. Se consideró que un ambiente era usado cuando la mayor parte de los puntos registrados presentaban signos de actividad (Tabla 1).

Para la caracterización del paisaje se procedió a calcular la superficie y proporción ocupada por cada elemento (o ambiente) del mismo, utilizando un planímetro A. Ott Kempten Bayern. Por otra parte, se calculó el número de interfases de contacto entre ambientes a través del grillado de cada una de las áreas subdividiéndolas en celdas de 1 ha de superficie. Con estos datos se aplicaron índices de paisaje (O’Neill *et al.*, 1988; Loehle y Wein, 1994) a fin de evaluar los diferentes patrones en función de diversidad, dominancia y contagio de los elementos presentes y la “tasa de uso efectivo del hábitat (TUE)” en función de la proporción de hábitat usado y no usado por carpinchos y ganado doméstico, tal como se muestra a continuación.

Tabla 1

Frecuencia porcentual de aparición de signos de actividad de carpinchos por ambiente en cada una de las áreas estudiadas. FAJ= forestación de álamo joven; FAM= forestación de álamo madura; TERR= terraplenes; ANJ= bosque joven de acacia negra; ANM= bosque maduro de acacia negra; FSJ= forestación de sauce joven; FSM= forestación de sauce maduro; PAJ= pajonal; CA= cordón arenoso; PRA= pradera; BA= bañado; BG= bosque en galería; SA= sabana; CLA= clausura.

AMBIENTE	Bajo Delta (%)	Pto. Constanza (%)	Villaguay (%)
FAJ	0	-	-
FAM	2	-	-
TERR	87	-	-
ANJ	0	-	-
ANM	0	-	-
FSJ	66	-	-
FSM	7	-	-
PAJ	85	79	-
CA	-	90	-
PRA	-	0	-
BA	-	4	-
BG	-	-	89
SA	-	-	100
CLA	-	-	100

I.- Índice de diversidad de Shannon-Weaver (H): Este índice describe la estructura global de un paisaje en estudio y se calcula mediante la siguiente ecuación:

donde:

H= diversidad del paisaje.

P_k = proporción en el paisaje del elemento k.

m= número total de elementos en el paisaje.

II.- Índice de dominancia (IDO): Estima el grado de dominancia de los distintos elementos que componen un paisaje. Representa el desvío del valor calculado respecto de un máximo hipotético en el cual todos los elementos estarían representados en la misma proporción.

donde:

IDO= índice de dominancia

In n= máximo hipotético en el cual todos los elementos del paisaje se encuentran en igual proporción.

Tiende a normalizar el índice entre paisajes con diferente número de elementos.

P_i = proporción en el paisaje del elemento i.

n= número total de elementos en el paisaje.

Valores elevados de IDO implican paisajes dominados por uno o unos pocos elementos; a bajos valores de IDO, el paisaje estará conformado por un mosaico de elementos en proporciones más o menos similares.

III.- Índice de contagio (ICO): consiste en una medición del contagio en un paisaje o sea la forma de agregación de los parches que conforman dicho paisaje.

donde:

ICO= índice de contagio

P_{ij} = representa la probabilidad de que un elemento i se encuentre en contacto con un elemento j.

$2n \ln n$ = máximo hipotético en el cual todas las combinaciones de elementos en contacto tienen la misma probabilidad de encontrarse en un paisaje.

n= número máximo de elementos presentes en el paisaje.

194

El valor calculado del índice representa el desvío respecto del valor equiprobable hipotético máximo. Altos valores de ICO se relacionan con paisajes conformados por parches extensos y con pocas superficies de contacto entre ellos; bajos valores, por el contrario, implican que el paisaje se encuentra fragmentado en un mosaico de parches pequeños, con un alto número de superficies de contacto entre los mismos. Puesto que para su aplicación se procedió a grillar el área en celdas de 1 ha de superficie y dado que dentro de una celda puede haber más de una interfase de contacto, se aplicó un factor de corrección que consistió en multiplicar el valor del ICO por la proporción de celdas sin interfases a fin de estandarizar su valor. Para un mismo número de interfases, cuanto mayor sea la proporción de celdas vacías (sin interfases), menos fragmentado estará un paisaje. A medida que la proporción de celdas sin interfases disminuye, la fragmentación se irá acentuando.

En función de esto, la ecuación anterior puede ser redefinida de la siguiente manera:

Donde:

p_{csi} = proporción de celdas sin interfases.

IV.- Tasa de uso efectivo (TUE): Se trata, simplemente, de una tasa entre la proporción del hábitat usado por una especie vs. la proporción de hábitat no usado. Esta relación resulta útil para determinar el grado de utilización que hace una especie de su hábitat, pudiéndolo comparar con el de otra que viva en condición de simpatria.

Donde:

TUE= tasa de uso efectivo.

P_i = proporción de ambiente i afectada por el uso de la especie considerada.

n = número total de elementos del paisaje (ambientes) que se encuentran afectados por el uso de la especie considerada.

P_j = proporción del ambiente j que no es usada por la especie considerada.

m = número total de elementos del paisaje (ambientes) que no se encuentran afectados por el uso de la especie considerada.

3. RESULTADOS

3.1. Características ambientales de cada área

a.- Bajo Delta. En función de sus fisonomías, formas de vida dominantes y origen (natural o antrópico), se identificaron para esta zona 8 tipos distintos de ambientes terrestres, además de los acuáticos, conformados por zanjas y canales de forestación y pequeños arroyos internos. Los censos florísticos llevados a cabo en cada uno de ellos dieron como resultado la presencia de 157 especies vegetales. Los ambientes pudieron ser clasificados, dependiendo de su posición topográfica relativa, en: 1) ambientes de “alto”: plantaciones de álamo (*Populus* sp.) jóvenes y maduras, con un sotobosque con gran cobertura de *Carex riparia* en las primeras y *C. riparia* y *Rubus* sp. en las segundas; terraplenes bordeando canales agropecuarios y zanjas, con *Panicum grumosum*, *Cortaderia selloana* y *C. riparia* y abundantes gramíneas de bajo porte (*Cynodon dactylon*, *Bromus unioloides*, *Paspalum* spp. *Panicum sabulorum*, *Axonopus affinis*, etc.); bosques de acacia negra (*Glegditsia triacanthos*) joven y madura, con dominancia de herbáceas bajas en el sotobosque (principalmente *C. dactylon*, *B. unioloides*, *Paspalum dilatatum* y *Trifolium repens* para la primera y *C. dactylon*, *B. unioloides*, *Plantago tomentosa*, *Eleocharis bonariensis* e *Hydrocotyle bonariensis* para el bosque de acacia negra madura). 2) Ambientes “bajos”: plantaciones de sauce (*Salix* sp.) jóvenes y maduras, con abundancia de *C. riparia*, *S. giganteus*, *P. grumosum* y *Rubus* sp. en el estrato bajo; relictos de pajonales con *S. giganteus* como especie dominante y parches de *Zizaniopsis bonariensis*. 3) Ambientes acuáticos: zanjas y canales agropecuarios, en gran parte cubiertos por vegetación acuática flotante y arraigada como *Sagittaria montevidensis*, *Salvinia* spp., *Azolla filiculoides*, *Cabomba australis*, *Alternanthera philoxeroides*, etc.

b.- Puerto Constanza. La conformación del paisaje en este sitio determinó la presencia de 5 tipos diferentes de ambientes, caracterizados por diferentes formas de vida. 154 especies vegetales fueron identificadas en los censos florísticos llevados a cabo. Al igual que en Bajo Delta, la posición topográfica relativa determinó la comunidad típica de cada ambiente. Los ambientes de alto (cordones arenosos) se caracterizan por una dominancia de espinillos (*Acacia caven*) en el estrato arbóreo, un estrato intermedio con sarandí (*Cephalantus glabratus*), *P. grumosum*, *Rhynchospora corymbosa* y *Cyperus virens*, entre las más abundantes, y un estrato herbáceo bajo muy diverso entre las que se destacan *C. dactylon*, *A. philoxeroides*, *Ambrosia tenuifolia*, *Carex bonariensis* y *Phyla canescens*. La media loma corresponde a una pradera caracterizada por un estrato de herbáceas bajas con *C. dactylon*, *Eleocharis viridans*, *E. bonariensis*, *Polypogon monspeliensis*, *Phyla canescens* y *Luziola peruviana* como especies dominantes. Las áreas bajas difieren en su composición florística dependiendo de si se encuentran temporaria o permanentemente anegadas.

Las primeras, denominadas “pajonales”, se caracterizan por poseer extensas zonas cubiertas por un estrato herbáceo alto con carrizo (*P. grumosum*) como especie dominante y parches de espadaña (*Z. bonariensis*) y junco (*Schoenoplectus californicus*). Los bajos permanentemente anegados (“bañados”), por otra parte, se caracterizan por presentar parches de *S. californicus* alternados con áreas cubiertas por acuáticas flotantes y arraigadas, cuyas especies dominantes son *L. peruviana*, *E. bonariensis*, *A. filiculoides*, *Eichhornia azurea*, *Ludwigia peploides*, *Limnobium laevigatum* y *Salvinia rotundifolia*. Las depresiones paralelas a los cordones arenosos (hoy convertidas en cuerpos de agua lénticos, en general cegados), se caracterizan por presentar áreas con una cobertura de acuáticas flotantes y arraigadas similar a la encontrada en el bañado, con el que se conecta a menudo por pequeños cursos de agua.

c.- Villaguay. Constituye el paisaje más antropizado de los tres analizados y, a diferencia de Bajo Delta, las actividades humanas tendieron a la homogeneización del mismo. Esto llevó a que sólo tres tipos diferentes de ambientes fueran identificados en función de su fisonomía y formas de vida dominantes: bosque en galería, sabana abierta pastoreada y una clausura dentro de la sabana, la cual estuvo vedada al ingreso del ganado doméstico por más de 30 años, con un total de 122 especies. A diferencia de las otras dos áreas, en este sitio la diferenciación de los ambientes no estuvo dada por la posición topográfica, sino, fundamentalmente, por su configuración espacial combinada con el efecto de un pastoreo diferencial por parte del ganado doméstico. El bosque en galería se caracterizó por la presencia de un estrato arbóreo cerrado compuesto, fundamentalmente, por *Myrcianthes cisplatensis* (guayabo), *Scutia buxifolia* (coronillo) y *Schinus molle* (molle) y las exóticas *Melia azedarach* (paraíso) y *Ligustrum lucidum* (ligustro). El estrato herbáceo es pobre, presentando amplias áreas de suelo desnudo, siendo *Dichondra microcalyx*, *Geranium robertianum*, *Eleocharis bonariensis*, *Oxalis* spp. y *Piptochaetium lasianthum* las principales especies. La sabana está conformada por una matriz herbácea con leñosas dispersas, entre las cuales el espinillo (*A. caven*) es la especie dominante. El estrato herbáceo se caracteriza por presentar 2 niveles: uno mayor, de aproximadamente 50-70 cm de altura, constituido por *Melica macra* y *Baccharis coridifolia* (mío-mío). El segundo estrato, de menor altura (por efecto del pastoreo), está constituido por una gran variedad de especies entre las que se destacan por su abundancia *Aristida murina*, *Eleusine tristachya*, *Paspalum* spp., *Piptochaetium* spp., *Poa annua* y *Vulpia dertonensis*. Finalmente, la clausura presentó cambios significativos respecto al área pastoreada. El estrato arbóreo es mucho más denso y se encuentra compuesto principalmente por *A. caven* (espinillo). Este ambiente se caracteriza, además, por la existencia de un estrato arbustivo compuesto por parches de chilca (*Baccharis salicifolia*). Si bien es factible encontrar parches de *M. macra*, su abundancia es menor que en la sabana. El estrato herbáceo se encuentra representado principalmente por *Ambrosia tenuifolia*, *Bromus unioloides*, *C. dactylon*, *D. microcalyx*, *Eryngium* spp., *Paspalum* spp., *Rottboellia selloana*, *Medicago lupulina*, *Poa annua* y *Soliva pterosperma*.

3.2. Caracterización de la estructura del paisaje

De acuerdo al número, proporción, disposición espacial, yuxtaposición y origen de los diferentes parches que componen cada una de las tres áreas estudiadas, las mismas presentan paisajes bastante contrastantes. Las actividades humanas, por otra parte, influyen en forma diferencial sobre la estructura del paisaje, contribuyendo a aumentar o disminuir su heterogeneidad.

Modificación del paisaje original por efecto de las actividades humanas

Las tres áreas estudiadas se encuentran sometidas a distintos tipos de disturbio por actividades humanas, aunque con diferente magnitud. El Bajo Delta presentó una profunda modificación del paisaje natural, observándose una predominancia de parches producto del recambio de las comunidades naturales por plantaciones de salicáceas. Los parches de pajonal de cortadera (*S. giganteus*) constituyen los únicos relictos de vegetación natural remanente, con una superficie de sólo 17,21% del total del área estudiada. En Pto. Constanza, la ganadería extensiva afecta a una

parte importante del paisaje (55,98%), permaneciendo libres de la herbivoría sólo aquellas áreas demasiado anegadas como para que las vacas puedan ingresar a las mismas. Sin embargo, la baja carga animal y el sistema de rotación de los animales, hacen que no se observe una drástica modificación de las comunidades vegetales naturales como ocurre en otras áreas. En contraposición a esta situación, la ganadería afecta al 46,72% de la superficie total de Villaguay, pero con un efecto más drástico no sólo por la existencia de una carga de ganado bovino mucho mayor sino también por la presencia conjunta de vacas y ovejas. Por otra parte, el 49,22% del área ha sido desmontado para cultivos y en la sabana que aún persiste, se producen frecuentes talas para la obtención de madera lo cual, sumado al efecto de herbivoría sobre los renovales, hace que algunas especies como el algarrobo (*Prosopis nigra*) o el ñandubay (*Prosopis affinis*) se encuentren actualmente con baja abundancia. Los remanentes de bosques en galería se encuentran también empobrecidos y, en muchos casos, invadidos por leñosas exóticas como el paraíso (*Melia azedarach*) o el ligustro (*Ligustrum lucidum*) que, por su dinámica poblacional, son mucho más abundantes que las especies nativas en varios sectores. Si se tienen en cuenta todos los disturbios anteriormente descriptos, se podría afirmar que, en este sitio, el 100% del área se encontraría modificada en mayor o menor medida por las actividades humanas.

Abundancia y distribución de los parches y diversidad del paisaje

En las tres áreas estudiadas se observa que la estructura del paisaje está determinada por las distintas geoformas presentes y los factores de disturbio, tanto naturales como antrópicos, que sobre ella operan.

En Bajo Delta (Tabla 1), las forestaciones ocupan el 67,14% del paisaje, con una preponderancia de parches de sauce maduro (51,68% del área total). En Puerto Constanza, más de la mitad de la superficie del paisaje (52,31%) se encuentra ocupada por áreas permanentemente anegadas (bañados), mientras que las praderas de medias lomas ocupan el 24,72% de dicha superficie (Tabla 1). Los tres ambientes restantes ocupan superficies bastante inferiores, siendo los cordones arenosos los más restringidos espacialmente (4,47%). En Villaguay, por otra parte, las áreas de cultivo y sabanas abiertas, con porcentajes de ocupación cercanos al 50% cada uno, constituyen los elementos dominantes en este paisaje (Tabla 2).

Por otra parte, de acuerdo a los resultados expuestos en la Tabla 3, el paisaje del Bajo Delta se caracterizó por poseer la mayor diversidad de elementos ($H= 1,54$), mientras que con respecto a la dominancia relativa de las superficies ocupadas por cada uno de los elementos presentes, este sitio presentó una situación intermedia al compararlo con las otras dos localidades ($IDO= 0,77$). En el extremo opuesto se encuentra Villaguay, donde se observa una baja diversidad de ambientes ($H= 0,92$) y una elevada dominancia de algunos elementos (cultivos y sabanas; $IDO= 1,03$). El paisaje de Puerto Constanza presentó una diversidad intermedia ($H= 1,26$) y se observó el menor valor del índice de dominancia ($IDO= 0,35$), lo que implicaría una mayor homogeneidad del paisaje.

Tabla 2.

Superficie ocupada por cada uno de los diferentes ambientes en las tres áreas estudiadas.
SOC = superficie ocupada.

	AMBIENTE	SOC (%)
a) Bajo Delta	Forestación de sauce maduro	51,68
	Pajonal	17,22
	Forestación de sauce joven	7,03
	Terraplenes	7,02
	Canales y zanjas	6,99
	Forestación de álamo maduro	6,88
	Forestación de álamo joven	1,55
	Bosque de acacia negra madura	0,67
	Bosque de acacia negra joven	0,55
	Area peridomiciliaria	0,42
b) Pto. Constanza	Bañado	52,31
	Pradera	24,72
	Arroyo	9,65
	Pajonal	8,85
	Cordón arenoso	4,47
c) Villaguay	Cultivos	49,22
	Sabana	46,04
	Area peridomiciliaria	2,19
	Arroyo	1,00
	Bajo	0,65
	Clausura	0,50
	Bosque en galería	0,40

Tabla 3

Valores de los índices de paisaje para las tres áreas estudiadas. DIV= índice de diversidad;
IDO= índice de dominancia; ICO= índice de contagio.

Area estudiada	H	IDO	ICO
Bajo Delta	1,54	0,77	0,24
Pto. Constanza	1,26	0,35	0,68
Villaguay	0,92	1,03	5,05

Análisis de las interfases entre elementos

Las asociaciones espaciales entre los diferentes ambientes en Bajo Delta y Villaguay muestran los cambios producidos en sus relaciones como consecuencia del disturbio antropogénico. Sin embargo, la situación final ha sido diferente en ambos casos ya que en el Bajo Delta la intervención humana ha provocado una gran fragmentación del hábitat y la proliferación de parches de forestaciones en diferentes estadios de madurez. Esta situación le otorga al paisaje una mayor complejidad no sólo por presentar un mayor número de tipos distintos de parches sino también por las relaciones espacio-temporales que los mismos poseen. Como resultado de este proceso, el paisaje del Bajo Delta (Tabla 2) presenta un mosaico dinámico de parches, con una alta frecuencia de bordes (ICO= 0,24). En Villaguay, el desmonte para tierras de cultivo llevó a una mayor homogeneización del paisaje, con una preponderancia de parches grandes y, por lo tanto, con un bajo número superficies de contacto entre ellos (ICO= 5,05). Finalmente, en Pto. Constanza se observa una situación diferente a los casos anteriores ya que el paisaje se encuentra formado por parches de origen natural. En esta zona, las actividades humanas (por lo menos en el área de estudio) no han alterado demasiado el paisaje original y si bien el valor del índice de contagio (ICO= 0,68) estaría indicando una importante fragmentación del mismo, ésta se debería a las características geomorfológicas de la zona.

3.3. Uso efectivo del hábitat

En Bajo Delta, la tasa de uso efectivo del hábitat por parte del carpincho fue de 0,62, con un porcentaje de uso equivalente al 38,25% del total del área estudiada, mientras que en Pto. Constanza, dicha tasa para carpinchos y vacas fue muy similar (1,24 y 1,27, respectivamente) con porcentajes de uso de 55,36 y 55,98% sobre el total del área, respectivamente. En Villaguay, la tasa de uso efectivo del hábitat para carpinchos (0,27) fue mucho menor que para el ganado doméstico (0,88). Los porcentajes de uso en función del total del área estudiada fueron del 21,15 y 46,72%, respectivamente (Tabla 4).

Tabla 4

Valores de la tasa de uso efectivo del hábitat (TUE) para carpinchos y ganado doméstico en las tres áreas estudiadas.

Area estudiada	TUE	
	Carpincho	Ganado
Bajo Delta	0,62	-
Pto. Constanza	1,24	1,27
Villaguay	0,27	0,88

4. DISCUSION

4.1. Caracterización de la estructura del paisaje

Un paisaje puede ser definido como un área en la cual todos sus puntos poseen una geomorfología y un clima similares y se encuentran sometidos, además, a un mismo régimen de disturbios tanto en frecuencia como en intensidad a lo largo del tiempo (Forman y Godron, 1986; Zonneveld,

1995). Por otra parte, el hombre ha influido en la mayoría de los paisajes, dando como resultado mosaicos de parches naturales y antrópicos, los que varían en tamaño, forma y disposición (Burgess y Sharpe, 1981; Krummel *et al.*, 1987; Zonneveld, 1995).

El presente análisis ha tenido por objeto realizar una descripción de la estructura del paisaje en las tres áreas estudiadas, permitiendo la comparación de algunas de sus características y de los procesos que influyeron (o influyen) en la conformación actual de los mismos. El propósito de realizar estas comparaciones es detectar las posibles diferencias entre dichos paisajes a fin de relacionarlas con la aptitud de hábitat para el carpincho.

4.2. Configuración del paisaje

Dado que los paisajes como un todo tienen propiedades que sus partes por separado no poseen, los mismos no pueden ser descriptos simplemente como la suma de elementos que los componen sino que, además, debe tenerse en cuenta la configuración que estos elementos adoptan en el espacio, o sea su localización y yuxtaposición (Forman y Godron, 1986). La configuración actual de los paisajes presentes en las tres áreas estudiadas resultó muy contrastante al compararlas entre sí, observándose una gran variación en la forma y complejidad de los parches. Este hecho puede sugerir, tal como fue planteado por Mladenoff *et al.* (1993), una respuesta diferencial de dichos elementos a los disturbios y a los procesos geomorfológicos característicos de cada una de las áreas estudiadas. En Bajo Delta se observa la mayor fragmentación del paisaje, pero a su vez la mayor conectividad entre parches dada por la intensa red de zanjas y canales dentro de las forestaciones. En función de los resultados obtenidos al aplicar los distintos índices, se puede observar que el paisaje está caracterizado por un alto nivel de heterogeneidad, con una dominancia en el mosaico actual de parches de elementos antrópicos. Dada la alta conectividad de los canales y zanjas, éstos podrían ser considerados como la matriz del mismo (Forman y Godron, 1986). Sin embargo, también es cierto que los parches relictuales de pajonal podrían ser considerados como la fuente del paisaje futuro en caso de que las actividades forestales cesaran. En este sentido, Valli (1990) observó que en períodos de abandono mayores a los 50 años, las forestaciones en bajos volvían a poseer una fisonomía de pajonal. Desde este punto de vista, Forman y Godron (1986) plantean que si un elemento está gobernando de alguna manera la dinámica de funcionamiento de un paisaje -cuya expresión sería el resultado final en ausencia de disturbios antrópicos- éste elemento podría ser considerado como la matriz del mismo. Sin embargo, la matriz de un paisaje puede cambiar conforme cambien las condiciones a las cuales el mismo se encuentra sometido (Forman y Godron, 1986). De acuerdo a este criterio, se podría pensar que en Bajo Delta la matriz cambiaría de una red de canales y zanjas, en el caso de un área sometida a explotación forestal, a un pajonal en avance en otra abandonada, con una heterogeneidad interna mayor o menor de acuerdo al tiempo de abandono en que se encuentran los diferentes parches de forestación. En Puerto Constanza, las áreas permanentemente anegadas, conjuntamente con los cursos de agua cegados con los que a menudo se interconectan, constituirían la matriz de este paisaje ya que los mismos abarcarían la mayor extensión y además se encuentran rodeando a parches de otros elementos. En Villaguay, por el contrario, las áreas desmontadas y dedicadas a la agricultura constituirían la matriz de este paisaje altamente antropizado. Sin embargo, si las actividades productivas fuesen abandonadas, entonces podría ocurrir, aunque a un plazo mucho mayor que en Bajo Delta, que la sabana volviese a colonizar estas áreas, tornándose así en la nueva matriz. Incluso podría darse el caso de un cambio de la matriz a un nuevo elemento que podría denominarse "monte" (bosque secundario), con una densidad mucho mayor de leñosas que la sabana actual, a una escala temporal mucho mayor, en función de la dinámica del sistema así como del tipo de vegetación dominante (árboles de lento crecimiento).

Con respecto al contraste del paisaje, tanto en Bajo Delta como en Villaguay las actividades humanas determinaron estructuras de alto contraste, lo cual podría definirse como la existencia de bordes abruptos entre los diferentes elementos que los componen (Forman y Godron, 1986).

En Pto. Constanza, por el contrario, si bien se fijaron límites entre elementos, algunos de éstos fueron, en cierta medida, arbitrarios puesto que, en la realidad, se observan zonas ecotonales entre un elemento y el contiguo, las que responden al gradiente topográfico local. La ausencia de elementos de origen antrópico determina un bajo contraste en relación con los presentados en las otras dos áreas.

4.3. Estructura del paisaje y disturbios a escala regional

En cierta forma, tanto el grado de contraste que presenta un paisaje como la forma de los parches predominantes en el mismo, pueden dar una primera aproximación sobre los tipos de disturbios que estarían controlando la dinámica del sistema.

Los patrones del paisaje se desarrollan en tiempo y espacio por complejas interacciones físicas, biológicas y sociales (Risser *et al.*, 1984; Urban *et al.*, 1987). La forma en que los parches, corredores y matriz de un paisaje se encuentran distribuidos a lo largo de su superficie, constituye la estructura del mismo, cuya combinación determina una verdadera síntesis con características únicas (Forman y Godron, 1986). Si bien los parches presentes en un paisaje pueden responder a determinados condicionantes ambientales, también pueden ser el resultado de disturbios, tanto de origen natural como antrópico (Mooney y Godron, 1983). Las respuestas de las especies a estos disturbios, tanto dentro de los parches como en las áreas circundantes, dependerán del tipo, grado de intensidad y tiempo de recurrencia de los mismos (Forman y Godron, 1986). En el presente caso, cuando se comparan los paisajes de los tres sitios estudiados, se observa que los mismos difieren en cuanto al tipo y frecuencia de disturbios a los que se encuentran sometidos. Mientras que en Pto. Constanza predominan los disturbios de origen natural (inundaciones), en Villaguay lo hacen los de origen antrópico. En Bajo Delta se da una combinación de ambos tipos, los que, en muchos casos, estarían actuando en forma antagónica (las actividades relacionadas con la forestación disminuirían el efecto de las inundaciones al dar como resultado una menor permanencia de los excedentes hídricos).

En Bajo Delta y Pto. Constanza, las inundaciones forman parte de la dinámica natural del sistema; las comunidades vegetales se encuentran adaptadas a estos pulsos recurrentes, a excepción de los casos de inundaciones extraordinarias que pueden tener un efecto adverso sobre las mismas, tal como ocurrió durante 1982-83. Los disturbios de origen antrópico, por otra parte, tuvieron un efecto mucho más drástico sobre la estructura del paisaje en Bajo Delta y Villaguay, donde se han producido reemplazos o eliminación de comunidades completas como producto de las actividades humanas. El resultado en ambas zonas ha sido contrapuesto: en Bajo Delta, la actividad forestal ha llevado a la existencia de un paisaje más complejo que el original, conformado por un mosaico dinámico de parches. En Villaguay, por el contrario, las actividades productivas han dado como resultado una tendencia a la homogeneización del mismo. En este caso, el efecto de la herbivoría potenciaría al de la tala ya que la primera estaría impidiendo la regeneración de leñosas por consumo directo de los renovales. Esto explicaría la falta de bosque en galería en gran parte de la costa del arroyo Segovia y de leñosas en algunos sitios de la sabana. Además, la alta carga animal presente en este sitio habría contribuido a alterar la estructura y composición florística de la vegetación.

4.4. Paisaje y fauna silvestre

En aquellos estudios de las relaciones hábitat-fauna, y en particular para aquellas especies que suelen utilizar más de un tipo de elemento del paisaje para satisfacer sus requisitos de vida, la zonificación del hábitat en diferentes ambientes permite analizar el problema desde una óptica más globalizadora, donde los ensambles particulares de elementos se encuentran interactuando entre sí a través de los flujos de materia y energía inducidos por las propias especies (Forman, 1981). Al mismo tiempo, el análisis individual de variables de hábitat permite jerarquizarlas en un

orden de importancia tal que se pueda identificar aquellas que más influyen sobre el tipo de uso que una especie da a un ambiente determinado.

Por otra parte, existe un acuerdo generalizado respecto a que las distintas especies responden en forma diferencial a las características del hábitat en función de sus requisitos de vida específicos. Sin embargo, desde los primeros trabajos sobre selección de hábitat (Lack, 1933; Moreau, 1934), muchos autores han señalado que la configuración de la vegetación resulta uno de los factores más importantes en este proceso, teniendo una estrecha relación con los principales requerimientos de hábitat de las mismas (MacArthur y MacArthur, 1961; Orians, 1971; Zimmerman, 1971; Anderson y Shugart, 1974; Cody, 1985; Rabenold y Bromer, 1989). Desde el punto de vista ecológico, la estructura de la vegetación resulta importante para la fauna ya sea como proveedora de forraje, de parches para refugio o áreas para reproducción y protección de crías. Para gran parte de la fauna silvestre, la vegetación es la que otorga las características estructurales del hábitat en los ambientes terrestres (Rotenberry y Wiens, 1980). En particular, la fisonomía de la vegetación ha sido reconocida como un factor de gran importancia a escala de paisaje en la determinación de su distribución, influyendo en la selección de hábitat por una parte y por otra, en la disponibilidad de recursos críticos tales como alimento, sitios de nidificación o refugio contra depredadores (Hildén, 1965; Wiens, 1992). Más aún, Burger y Gotchfeld (1981), han señalado que las características de la vegetación tales como porcentaje de cobertura, composición florística, forma de crecimiento y altura de las plantas, a menudo pueden tener una gran influencia en el proceso de selección de hábitat.

4.5. La relación paisaje-carpincho en áreas de humedales

Con referencia a lo anterior, los carpinchos no representan una excepción a esta situación, puesto que, tanto por estudios realizados en otras regiones (Ojasti, 1973; Alho *et al.*, 1987; Herrera y MacDonald, 1989; Quintana, 1996) como por los resultados obtenidos para las áreas estudiadas, se observa que el tipo de vegetación conjuntamente con la presencia de cuerpos de agua, representan elementos del hábitat que condicionan la presencia de poblaciones de este roedor.

En las tres áreas estudiadas los carpinchos utilizaron más de un ambiente para satisfacer sus requerimientos, lo cual puede constituir un requisito indispensable para el mantenimiento de poblaciones viables (Turner y Bratton, 1987). Esto resulta un hecho común en muchas especies animales, donde el elemento del paisaje más protegido es utilizado para descanso y abrigo de crías mientras que el más productivo es dedicado a forrajeo (Le Resche *et al.*, 1974; Lhéritier, 1975; Turner y Bratton, 1987). Así, el uso por parte de la fauna de varios ambientes (o elementos) puede considerarse como un principio general en la ecología del paisaje (Forman y Godron, 1986). Esto implica un considerable movimiento a través de los límites de los mismos y en determinados puntos de convergencia, lo cual enfatiza la importancia de comprender el real funcionamiento de los bordes en un paisaje (Harris, 1981). Este último punto resulta importante puesto que muchas veces, dadas sus características ambientales, un determinado elemento del paisaje puede actuar como una zona de repulsión, inhibiendo el movimiento de una especie e impidiendo así la disponibilidad de recursos en ciertas áreas del mismo. Se puede ver, entonces, que el número y tipo de bordes en un paisaje puede jugar un papel preponderante en el patrón de utilización del hábitat de una especie y por lo tanto en su aptitud.

La disposición espacial de los parches y corredores acuáticos en el paisaje del Bajo Delta, determina lo que se denomina un "patrón reticulado" (Forman y Godron, 1986), el cual facilitaría que ciertos flujos de materiales, especies y energía sean transportados a lo largo del mismo (Forman, 1983; Merriam, 1984; Forman y Godron, 1986). En el caso concreto del carpincho, su capacidad para desplazarse con alta eficiencia en el medio acuático permite en este sitio una buena dispersión de animales entre diferentes parches. Por el contrario, el patrón de paisaje observado en Villaguay hace que existan parches literalmente "no disponibles" para esta especie. En Puerto Constanza se observa una tendencia a formar un patrón paralelo (Forman y Godron, 1986) en función de la

disposición espacial de los diferentes ambientes, dejando fuera de uso por parte del carpincho un porcentaje menor de paisaje con respecto a Villaguay. Estas características de los paisajes analizados tendrán una fuerte repercusión en el uso efectivo del hábitat para este roedor, tal como se discute posteriormente.

Por otra parte, el Bajo Delta representa un paisaje con alta conectividad puesto que las zanjas y canales de forestación constituyen una trama que encierra al resto de los parches presentes. Desde el punto de vista de la aptitud para los carpinchos, esta situación resultaría muy favorable puesto que los mismos pueden acceder a los distintos parches usados utilizando estos cuerpos de agua como corredores (en este sentido, las zanjas constituirían elementos “dispersivos”, permitiendo a este roedor alcanzar distintos puntos del paisaje con un bajo riesgo). Más aún, la abundancia de agua podría propiciar la existencia de grupos sociales pequeños, tal como fue observado por Herrera y Macdonald (1987). De acuerdo con las observaciones realizadas y por la información aportada por los pobladores locales, en Bajo Delta los carpinchos no formarían grandes grupos sociales; a lo sumo se daría la existencia de pequeños agrupamientos. Sin embargo, a pesar de estas características propicias, la tasa de uso efectivo del hábitat no resulta demasiado elevada, lo que implica una considerable proporción del mismo que no es utilizado por este roedor (fundamentalmente aquellas superficies ocupadas por forestaciones de sauce y álamo maduras). En el otro extremo se encuentra Villaguay, con un paisaje caracterizado por una alta homogeneidad, con una matriz altamente expuesta (ambiente de sabana abierta), por lo que el único arroyo que la cruza constituye un elemento “aglomerativo” de carpinchos. Si bien, en este caso, la situación de protección en que se encuentra el campo permite a los animales alejarse bastante de las orillas, en otro arroyo cercano sin protección alguna (Arroyo Lucas), los pocos carpinchos que sobreviven a la cacería permanecen siempre en las áreas cercanas al cuerpo de agua. Esto explicaría la gran diferencia en el uso efectivo del hábitat cuando se compara con el que hace el ganado doméstico (vacas y ovejas). Estas últimas, al poder pastorear en áreas alejadas al curso de agua, pueden realizar una explotación mucho más eficiente del mismo. Finalmente, Puerto Constanza representaría una situación intermedia, con un paisaje caracterizado por elementos dispuestos fundamentalmente en bandas longitudinales. Aquí, el movimiento de los carpinchos está determinado por el tipo de elementos que se encuentran en contacto. El uso efectivo del hábitat por parte de los carpinchos fue, a diferencia de Villaguay, similar al realizado por las vacas. Sin embargo, se observa la existencia de una mayor segregación espacial, con partes del hábitat de uso exclusivo por cada una de dichas especies. En este caso, la existencia de la pradera entre el cordón arenoso y el bañado sería el factor que haría que este último no presente un uso efectivo por parte de los carpinchos a pesar de que el mismo presenta partes con buena aptitud forrajera y de disponibilidad de agua (Quintana, 1996). Esto último estaría de acuerdo con lo encontrado por otros autores (Black *et al.*, 1976; Lyon y Jensen, 1980), quienes observaron que algunas especies se alimentan en áreas abiertas adyacentes a corredores riparios siempre y cuando el disturbio antrópico no exceda ciertos límites, a partir de los cuales las mismas comienzan a ser evitadas. Las vacas, por el contrario, utilizan la pradera pero no acceden a las áreas internas del pajonal ni al arroyo debido, fundamentalmente, a las condiciones de anegamiento de los mismos.

En consecuencia, los patrones de uso del hábitat hallados tanto para carpinchos como para ganado doméstico, reflejan la influencia de las características topográficas y de estructura de la vegetación, las cuales, de acuerdo al caso, incentivaron o inhibieron el uso de los diferentes ambientes.

De acuerdo con Cordero y Ojasti (1981), tanto los hábitos sociales del carpincho como la concentración de los grupos familiares a lo largo de los cuerpos de agua hacen que el patrón de distribución de los mismos no sea aleatorio. Así, el tipo y disposición espacial de los cuerpos de agua en una región condicionará la distribución de las poblaciones de carpinchos en un área dada. En la Figura 2 se representa en forma esquemática la distribución de los carpinchos en función de los cuerpos de agua para las 3 áreas estudiadas, observándose una variación de la proporción de hábitat apto en cada caso.

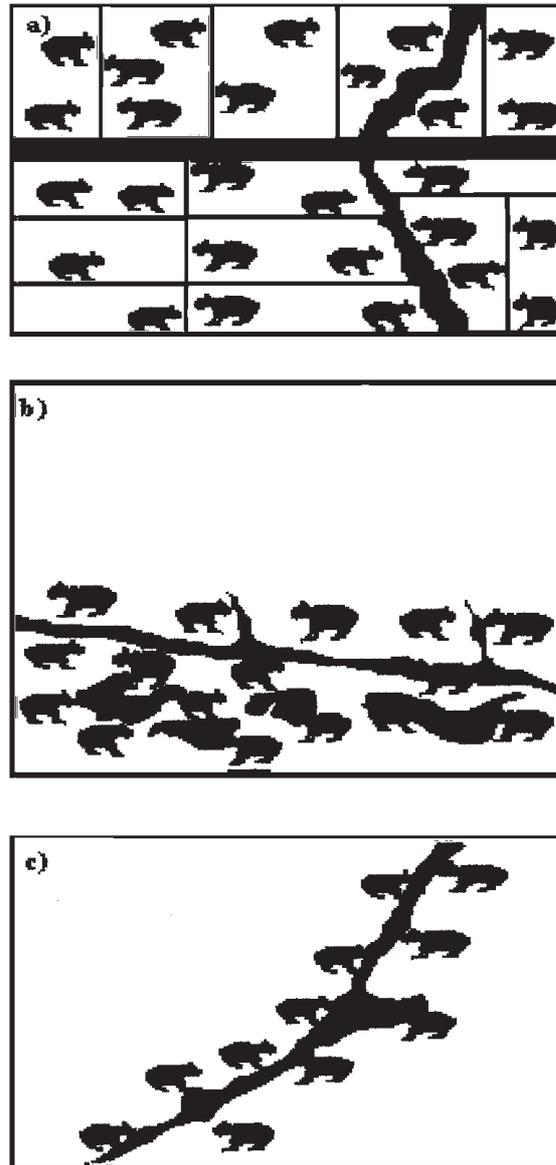


Fig.2: Esquema de la distribución hipotética de los carpinchos a lo largo de los distintos tipos de paisaje estudiados, considerando solamente la disposición espacial de los cuerpos de agua como determinantes de la misma. a) Bajo Delta; b) Pto. Constanza; c) Villaguay.

Para Bajo Delta, esta distribución podría estar sobreestimada puesto que la probabilidad de encontrar un carpincho variará dependiendo del tipo de parche que se encuentre adyacente a las zanjales y canales. En consecuencia, los cambios, tanto espaciales como temporales, en la distribución de los cuerpos de agua podrían provocar situaciones en donde el hábitat del carpincho se reduzca a pequeños parches rodeados de grandes extensiones de tierra "inútil" desde el punto de vista de su aptitud. En relación a esto, Herrera y Macdonald (1987) sugirieron que los grupos sociales incipientes podrían tener poca chance de hallar un territorio vacante cercano a los grupos parentales. En consecuencia, éstos deberán colonizar hábitats subóptimos cercanos a los territorios parentales o migrar hacia parches más lejanos pero con mayor aptitud de hábitat, lo que implicaría a su vez un mayor riesgo de mortalidad.

Por otra parte, las actividades productivas llevadas a cabo en las 3 áreas estudiadas no parecen haber influido negativamente sobre las poblaciones de carpinchos. Más aún, en Bajo Delta, la actividad forestal, en la modalidad establecida en la mayoría de los establecimientos, producirían cambios positivos en el paisaje original de las islas que mejorarían la aptitud de hábitat para este roedor, dando como resultado una mayor adecuabilidad global del mismo. Sin embargo, cuando las forestaciones se realizan en áreas polderizadas (grandes diques con drenado total de las aguas y eliminación sistemática del pajonal original), el cambio resulta tan drástico que la aptitud de hábitat para el carpincho en este tipo de unidades productivas resultaría inferior a la del paisaje original. En el caso de la ganadería, una alta carga animal podría provocar una disminución drástica en la disponibilidad de forraje, induciendo a los carpinchos a invadir cultivos y pasturas sembradas. Este hecho pudo observarse en Villaguay como consecuencia de la alta carga de ganado existente y del incremento que se ha producido en la población de carpinchos. Esto provocó el desplazamiento de animales hacia zonas de cultivo vecinas, con los consiguientes conflictos entre propietarios. En suma, ciertas actividades humanas pueden incrementar la aptitud de hábitat para este roedor, fundamentalmente por mejoramiento o incremento en la disponibilidad de cuerpos de agua o por una mayor disponibilidad de forraje. Sin embargo, si las mismas exceden determinados umbrales en cuanto a su intensidad o a su profundo efecto sobre la estructura del paisaje original, podrían volverse incompatibles con la existencia de poblaciones de esta especie.

5. AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gratitud a los Sres. Juan Pita y Oscar Maglione y a la familia Jauregui por permitirme realizar el presente estudio en sus respectivos establecimientos. A las familias González y Cívico y al Sr. Alfredo Pulenta por la ayuda brindada en el campo. A la Dra. Ana Inés Malvárez por la lectura crítica del borrador de este manuscrito. Un agradecimiento muy especial a la Dra. Viviana Alder por su desinteresada colaboración. El presente trabajo fue realizado con los subsidios EX-135 y EX-143 del Programa UBACyT de la Universidad de Buenos Aires.

6. BIBLIOGRAFIA

- ALHO, C., Z. CAMPOS, Y H. GONÇALVES, 1987. Ecología de capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal: I-Habitats, densidades e tamanho de grupo. Rev. Brasil. Biol., 47(1/2): 87-97.
- ANDERSON, S. H. Y H. H. SHUGART, JR., 1974. Habitat selection of breeding birds in an east Tennessee deciduous forest. Ecology, 55: 828-837.
- BEN-SHAHAR, R. Y J. SKINNER, 1988. Habitat preferences of african ungulates derived by uni and multivariate analyses. Ecology, 69 (5): 1479-1485.
- BLACK, H. JR. Y J. W. THOMAS, 1978. Forest and range wildlife habitat management: ecological principles and management systems. 47-55 pp. En: Proceedings of the workshop on nongame bird habitat management in the coniferous forests of the western United States. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-64. Portland, Oregon.
- BLACK, R. R., R. J. SCHERZINGER Y J. W. THOMAS, 1976. Relationships of Rocky Mountain elk and Rocky Mountain mule deer habitat to timber management in the Blue Mountains of Oregon and Washington. 11-31 pp. En: Proceedings of Elk-logging-roads Symposium (J. M. Peek y S. R. Hieb, eds), Univ. of Idaho For., Wildlife and Range Exp. Stn., Moscow.
- BURGER, J. Y M. GOTCHFELD, 1981. Nest site selection by kelp gulls in Southern Africa. Condor, 83: 243-251.

- BURGESS, R. L. Y D. M. SHARPE, 1981. Forest island dynamics in man-dominated landscapes. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- CODY, M. L., 1985. Habitat selection in birds. Academic Press Inc., New York.
- CORDERO, G. Y J. OJASTI, 1981. Comparison of capybara populations of open and forested habitats. J. Wildl. Manage, 45(1): 267-271.
- CROOK, J. H., J. E. ELLIS, Y J. D. GOSS-CUSTARD, 1976. Mammalian social system: structure and function. Anim. Behav., 24: 261-274.
- FORMAN, R. T. T., 1981. Interaction among landscape elements: A core of landscape ecology. 35-48 pp. En: Proceedings Int. Congr. Neth. Soc. Landscape Ecol. Pudoc, Wageningen.
- FORMAN, R. T. T., 1983. Corridors in a landscape: their ecological structure and function. Ekologia (CSSR), 2: 375-387.
- FORMAN, R. T. T. Y M. GODRON, 1986. Landscape Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- HARRIS, L. D., 1981. Forest and wildlife dynamics in the Southeast. Trans. North Amer. Wildl. Resources Conf., 45: 307-322.
- HAYNES-YOUNG, R., 1993. Landscape ecology and GIS. Taylor & Francis Ltd., London.
- HAYS, R. L., C. SUMMERS, Y W. SEITZ, 1981. Estimating wildlife habitat variables. USDI, Fish and Wildlife Service, FWS/OBS-81-47. 111 p.
- HERRERA, E., Y D. MACDONALD, 1987. Group stability and the structure of a capybara population. Symp. Zool. Soc. Lond., 58: 115-130.
- HERRERA, E., Y D. MACDONALD, 1989. Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). J. An. Ecol., 58: 667-679.
- HILDEN, O. 1965. Habitat selection in birds. Ann. Zool. Fenn., 2: 53-75.
- KRUMMEL, J. R., R. H. GARDNER, G. SUGIHARA, Y R. V. O'NEILL, 1987. Landscape pattern in a disturbed environment. Oikos, 48: 321-324.
- LACK, D., 1933. Habitat selection in birds. J. Anim. Ecol., 2: 239-262.
- LAVERS, C. P. Y R. HAYNES-YOUNG, 1993. Equilibrium landscapes and their aftermath: spatial heterogeneity and the role of new technology. En: 57-74 pp., "Landscape ecology and GIS" (R. Haynes-Young, ed). Taylor & Francis Ltd., London.
- LE RESCHE, R. E., R. H. BISHOP, Y J. W. COADY, 1974. Distribution and habitats of moose in Alaska. Natur. Can. (Que.), 101: 143-178.
- LHÉRITIER, J. N., 1975. Les rapaces diurnes du par national des Cévennes. Mem. Trav. EPHE, Montpellier, 2: 1-143.
- LIDICKER, W. Z., 1995. Landscape approaches in mammalian ecology and conservation. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- LOEHLE, C. Y G. WEIN, 1994. Landscape habitat diversity: a multiscale information theory approach. Ecological Modelling, 73: 311-329.

- LYON, L. J. Y C. E. JENSEN, 1980. Management implications of elk and deer use of clear-cuts in Montana. *J. Wildl. Manage.*, 44: 352-362.
- MACARTHUR, R. H. Y J. W. MACARTHUR, 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MACARTHUR, R. Y E. O. WILSON, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MCCOY, E. D. Y H. R. MUSHINSKY, 1994. Effects of fragmentation on the richness of vertebrate of the Florida scrub habitat. *Ecology*, 75: 446-457.
- MAHER, D. S. Y J. A. COX, 1995. Landscape features and panthers in Florida. *Conservation Biology*, 9: 1008-1019.
- MERRIAN, G., 1984. Connectivity: a fundamental characteristic of the landscape pattern. 5-15 pp. En: Proceedings of the I International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning (V1) J. Brandt y P. Agger, (eds). Denmark: Roskilde Universitetsforlag GeoRuc, Denmark.
- MLADENOFF, D., M. WHITE, J. PASTOR, Y T. R. CROW, 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications*, 3(2): 294-306.
- MOONEY, H. A. Y M. GODRON, 1983. Disturbance and ecosystems: components of response. Springer-Verlag, New York.
- MOREAU, R. E., 1934. A contribution to tropical African bird ecology. *J. Anim. Ecol.*, 3: 41-69.
- MORRISON, M. L., B. G. MARCOT, Y R. W. MANNAN, 1992. Wildlife-habitat relationships. Concepts & applications. The Univ. of Wisconsin Press, Wisconsin, USA. 343 pp.
- MUELLER-DUMBOIS, D. Y E. ELLEMBERG, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York.
- OJASTI, J., 1973. Estudio biológico del chiguire o capibara. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP), Caracas.
- ORIAN, G., 1971. Ecological aspects of behaviour. pp. 513-546. In: *Avian Biology*, Vol. I. D. Farner and J. King (eds). Academic Press, New York.
- O'NEILL, R. V., J. R. KRUMMEL, R. H. GARDNER, G. SUGIHARA, B. JACKSON, D. L. DEANGELIS, B. T. MILNE, M. G. TURNER, B. ZYGMUNT, S. W. CHRISTENSEN, V. H. DALE, Y R.L. GRAHAM, 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1(3): 153-162.
- QUINTANA, R. D., 1996. Análisis y evaluación de la aptitud de hábitat del carpincho (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en relación con la heterogeneidad del paisaje y las interacciones con ganado doméstico. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- RABENOLD, K. Y W. BROMER, 1989. Plant communities as animal habitats: effects of primary resources on the distribution and abundance of animals. En: "Plant-animal interactions" W. Abrahamson, (ed), McGraw-Hill Book Company: 291-353.
- RISSE, P. G., J. R. KARR, Y R. T. T. FORMAN, 1984. Landscape ecology, directions and approaches. Spec. Pub. 2. Champaign: Illinois Natural History Survey. 18 p.
- ROTEBERRY, J. T. Y J. A. WIENS, 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North american steppe vegetation: a multivariate approach. *Ecology*, 61: 1228-1250.

- TURNER, M. G., y P. BRATTON, 1987. Fire, grazing, and the landscape heterogeneity of a Georgia Barrier Island. Cap.5: 85-101 pp. En: Landscape heterogeneity and disturbance. Turner, M.G. (ed). Springer-Verlag, New York.
- URBAN, D. L., R. V. O'NEILL, y H.H. SHUGART, 1987. Landscape ecology, a hierarchical perspective. *BioScience*, 37: 119-127.
- VALLI, S. 1990. Recuperación de la vegetación de los pajonales en forestaciones abandonadas del Delta del Río Paraná. 43-60 pp. En: Condicionantes ambientales y bases para la formulación de alternativas productivas y ocupacionales en la Región Delta (A. I. Malvárez, ed). Informe Técnico UBACyT, Nf135, Buenos Aires, 60 p.
- WIENS, J. A., 1976. Population response to patchy environment. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7: 81-120.
- WIENS, J. A., 1981. Scale problems in avian censusing. *Studies in Avian Biology*, 6: 513-521.
- WIENS, J. A., 1992. The ecology of bird communities, Vol. 1 y 2. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- ZIMMERMAN, J. L., 1971. The territory and its density-dependence effect in *Spiza americana*. *Auk*, 88: 591-612.
- ZONNEVELD, I. S., 1995. Land ecology. An introduction to landscape ecology as a base for land evaluation, land management and conservation. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

DINAMICA DE LA NECROMASA EN DOS BOSQUES DE HUMEDAL

Manuela Sarasola y Horacio Vera

*Sección Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República,
Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay
Tel.: (598-2) 525 8618 int. 147 - Fax: (598-2) 525 8629
E-mail: eco@fcien.edu.uy*

209

1. INTRODUCCION

Las zonas ribereñas naturales están entre los más diversos, dinámicos y complejos ecosistemas terrestres; poseen características que los diferencian de los sistemas ecológicos adyacentes en cuanto a sus propiedades físico-químicas, biológicas y los flujos de materia y energía (Naiman *et al.*, 1993; Naiman y Décamps, 1997). Los bosques ribereños constituyen las zonas de interfase más representativas entre los ecosistemas acuáticos y terrestres en el Uruguay y en su mayor parte sufren inundaciones periódicas, por lo que también constituyen ecosistemas de humedal.

Una parte fundamental de los flujos de materia ocurre a través de la dinámica de la materia orgánica muerta, cuyos hitos fundamentales están dados por la caída y descomposición de la hojarasca. La caída de hojarasca representa el mayor proceso para la transferencia de nutrientes de las partes aéreas hacia el suelo (Vitousek *et al.*, 1994). Swift *et al.* (1979) propusieron que las tasas de descomposición de la materia orgánica están reguladas por tres grupos de variables: los organismos (invertebrados y microorganismos), la composición química del sustrato (calidad del

recurso) y factores físicos (fundamentalmente humedad y temperatura). La calidad del recurso afecta la abundancia, composición y actividad de la comunidad descomponedora, por lo que es el factor principal que controla las tasas de descomposición de la materia orgánica y la liberación de nutrientes (Blair *et al.*, 1990). La calidad del sustrato se define como la relativa descomponibilidad del mantillo y depende de la mezcla de compuestos lábiles, recalcitrantes e inhibitorios (Vitousek *et al.*, 1994). Es una expresión del grado en que los constituyentes químicos optimizan los requerimientos nutricionales de los saprófagos y, por lo tanto, un factor clave que determina las tasas de descomposición (Anderson, 1991).

Uno de los indicadores de la calidad del recurso y de las tasas de descomposición más utilizados es la relación C/N (Gallardo y Merino, 1993). Los residuos que tienen la relación C/N mayor de 30, llevan a una reducción de las reservas de N mineral a causa de la inmovilización neta por microorganismos (Stevenson, 1986). Por otra parte, existen varios factores negativamente correlacionados con la tasa de descomposición, como el contenido de lignina y de otros compuestos fenólicos como los taninos y la relación lignina/nitrógeno (Anderson, 1991). También la dureza de la hoja se relaciona negativamente con las tasas de descomposición, la cutina forma parte de la fracción lignina y es uno de los constituyentes más recalcitrantes que confiere resistencia a la degradación microbiana (Gallardo y Merino, 1993).

Tradicionalmente los bosques ribereños han sido explotados para la obtención de madera para combustible, lo que en muchos casos ha llevado a su fragmentación. Los parches boscosos naturales constituyen un modelo de referencia para tratar de predecir los cambios que pudieran ocurrir en los procesos de descomposición en un bosque fragmentado. En este estudio se compara la comunidad vegetal, la cantidad y calidad de la hojarasca y las tasas de descomposición de la materia orgánica en los parches boscosos y en la franja del bosque de galería.

210

2. MATERIALES Y METODOS

2.1. Sitio de estudio

El área de estudio está situada en el bosque ribereño del río San Luis en el Dpto. de Rocha (Uruguay) a 1 km de Paso Barrancas, situado a 33°38' S, 53°45' W, elevación 0.07 m. Este río es el único cauce definido que corre en la planicie norte del departamento, el resto está ocupado por humedales (bañados y esteros), con algunas zonas altas no inundables que, en su conjunto, a nivel regional, conforman una de las zonas de más alta diversidad biológica del país. La zona elegida comprende la franja de bosque de galería en las márgenes del río y los parches boscosos que se desarrollan sobre una matriz de pradera-palmar (*Butia capitata*), contiguos al bosque ribereño. En el bosque se delimitó una estación de muestreo de 50 x 50 m y se eligieron tres parches boscosos: Parche boscoso 1, de 113 m² y ubicado a 19,5 m del bosque; Parche boscoso 2 de 69 m² y a 89 m del bosque y Parche boscoso 3, de 128 m² y distante 49 m del bosque.

La temperatura media anual es de 15,9°C, con máximas medias de 21,5°C y mínimas medias de 10,7°C. Las precipitaciones medias anuales son de 1071 mm, la evaporación supera a las precipitaciones desde octubre hasta abril. Estos datos meteorológicos corresponden a la estación más cercana, en la ciudad de Rocha (n=30 años).

Los suelos del bosque son de origen aluvial, que corresponden a los fluvisoles en la Clasificación de Suelos del Uruguay (Durán, 1991). Los horizontes orgánicos están compuestos por dos microhorizontes: el A_{0i} y el A_{0f}. El espesor del horizonte orgánico varía entre 1,5 cm en verano y 0,5 cm en invierno y su distribución es heterogénea y discontinua. Esto último debido a la existencia, en los fluvisoles, de canales y sangradores, a menudo parcialmente colmatados, que dan lugar a un mesorrelieve considerable (Durán, 1991). No se distingue el horizonte A_h, que se confunde con un horizonte A_{1h} húmifero, aunque siempre es clara la separación entre horizontes orgánicos y

organominerales. Este tipo de perfil correspondería a un humus de tipo mull (Delecour 1980). En los parches boscosos el microhorizonte A_{0i} tiene entre 3 y 5 cm de espesor, con máximos y mínimos similares a los del bosque, con distribución homogénea y continua. El microhorizonte de fermentación está más desarrollado que en el bosque (con espesores máximos de aproximadamente 5 cm en invierno), donde se desarrolla una masa muy densa de raicillas. La diferenciación entre esta capa y el horizonte organomineral no siempre es posible de establecer.

2.2. Muestreos de vegetación

Fue necesario medir la vegetación a nivel de troncos por las dificultades que se presentan para determinar los límites de un individuo. Las variables medidas fueron: el número de troncos por especie y el diámetro a la altura del pecho de cada tronco (DAP). En los parches boscosos se realizaron censos y, en el bosque, la muestra consistió de cuatro unidades muestrales de 10 x 10 m, seleccionadas al azar, dentro de la estación de muestreo.

Muestreos de caída de hojarasca

Se colocaron trampas de hojarasca (unidades muestrales) en forma de embudos, compuestas por un soporte metálico y un colector de tejido plástico en forma de embudo ciego, de 52 cm de diámetro (0.21 m²) (Newbould, 1970), colocados de manera que el embudo no tocara el suelo y no interceptara la vegetación. La altura del orificio del embudo fue de aproximadamente 45 cm. En la estación de muestreo del bosque, las trampas se colocaron en un diseño de 4 x 4 (16 embudos), separados 10 m entre sí y de los bordes de la estación. En los parches boscosos se colocaron 3 embudos a no menos de 3 m de los bordes. (9 embudos en total). Las muestras se recogieron estacionalmente (30/3/95, 26/7/95, 18/10/95 y 24/1/96). El material fue secado en estufa a 80°C, hasta llegar a peso constante y dividido en hojas, madera y amorfo. Esta última categoría está compuesta fundamentalmente por restos florales, de frutos, y desechos no identificados. Se midió el peso seco de la hojarasca proveniente de cada uno de los embudos y la relación C/N de una submuestra obtenida de la mezcla de todas las unidades muestrales.

Descomposición por el método de las litter-bags

El proceso de descomposición fue estudiado mediante el método de sacos de mantillo (litter-bags, LB) (Crossley y Høglund, 1962). Se recogieron hojas recién caídas de una zona contigua y similar a la estación de muestreo del bosque, en noviembre de 1994. El material se trasladó al laboratorio, donde se tamizó en malla de 0,5 cm de tamaño de poro para eliminar los fragmentos menores y se secó al aire.

Se colocaron 10 g de hojarasca secada al aire en cada saco de mantillo (litter-bags, LB) de malla plástica de 15 x 15 cm, de tamaño de poro de 1 x 1,2 mm. Las LB fueron numeradas y colocadas de manera que toda su superficie estuviera en contacto con el horizonte órgano-mineral (A_1), fijándose al suelo mediante una estaca metálica.

En la estación de muestreo del bosque las litter-bags se colocaron en una cuadrícula de 9x9, a 5m una de otra y del borde de la estación, tres litter-bags fueron situadas fuera de la cuadrícula (84 litter-bags en el bosque). En los parches boscosos se colocaron 28 LB en cada uno, a no menos de 3 m de los bordes, espaciadas de forma irregular.

Quince submuestras de hojarasca de 10 g cada una, fueron secadas hasta peso constante para determinar el factor de corrección del peso fresco a peso seco.

Las muestras, constituidas por 21 LB del bosque y 21 LB de los parches boscosos (7 en cada uno de ellos) se recogieron al azar estacionalmente (30/3/95, 26/7/95, 18/10/95 y 24/1/96). Las LB se cepillaron para eliminar el suelo adherido. Luego de la extracción de la fauna, el material fue secado en estufa a 80°C, hasta llegar a peso constante. La variable medida fue el porcentaje de masa remanente entre dos muestreos, expresada en gramos de peso seco según fórmula:

$$MR = (M_{t1} / M_{t0}) \times 100$$

siendo MR = masa remanente, M_{t0} = masa en el tiempo cero y M_{t1} = masa luego de un período dado.

Se realizó el análisis químico de una submuestra de hojarasca para conocer la cantidad de C orgánico, N total y la relación C/N. El contenido de C y de N en las LB se calculó por la fórmula:

$$(C_{t1}/C_{t0}) \times MR \times 100$$

donde C_{t0} = concentración inicial de C o de N en la hojarasca, C_{t1} = concentración luego de un período dado.

La constante de descomposición se estimó siguiendo el modelo exponencial de Olson (1963):

$$\ln (x_0 / x_1) = kt,$$

donde x_0 es la masa inicial, x_1 es la masa remanente en el tiempo t y t es el tiempo en años.

Para analizar las diferencias en las pérdidas de masa entre los sitios se utilizó el test de Hotelling (T^2) y para comparar los sitios en el mismo muestreo se realizó un test de t para muestras independientes (Manly 1986).

3. RESULTADOS Y DISCUSION

3.1. Vegetación

La franja del bosque tiene un ancho variable, con mínimos de 30m y máximos de 150m. La altura promedio del estrato arbóreo es de 6m-8m, con una cobertura que varía entre 80%-100%. Se encontraron 27 especies entre arbóreas y arbustivas. Las más comunes, en las zonas de muestreo (Tabla 1) son también frecuentes en otros bosques ribereños del país. El estrato arbustivo es discontinuo y compuesto por pocas especies como *Daphnopsis racemosa* y *Citronella congonha*. El estrato herbáceo es también discontinuo y está sujeto a cambios estacionales marcados, con un mínimo desarrollo en verano y un máximo en primavera, compuesto por algunas gramíneas, ciperáceas y helechos. En los parches boscosos no es evidente un estrato arbustivo debido a la gran cantidad de individuos jóvenes que conforman una estructura vertical casi continua, sobre todo en los bordes. Tampoco existe prácticamente vegetación herbácea, probablemente debido a la acumulación de hojarasca.

Tabla 1

Densidad promedio en troncos por ha de las especies arbóreas y arbustivas en los sitios de estudio.

Especies	Parches boscosos	Bosque
<i>Allophyllus edulis</i>	1171	2250
<i>Berberis laurina</i>	26	0,00
<i>Blepharocalyx tweediei</i>	3177	975
<i>Butia capitata</i>	26	0,00
<i>Daphnopsis racemosa</i>	8491	350
<i>Eugenia uruguayensis</i>	8306	2425
<i>Guettarda uruguayensis</i>	297	200
<i>Lithraea brasiliensis</i>	1106	850
<i>Mirrhyllum loranthoides</i>	344	324
<i>Myrceugenia glaucescens</i>	324	0,00
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	3617	375
<i>Phrysilantus</i> sp.	123	25
<i>Rapanea</i> sp.	425	275
<i>Scutia buxifolia</i>	2063	350
<i>Sebastiania klotzschiana</i>	29	850
<i>Xylosma warburgii</i>	500	200

Se encontraron 13 especies en el bosque y 16 en los parches boscosos. Las especies dominantes (abundancias relativas >10%) en el bosque son *Allophyllus edulis* y *Eugenia uruguayensis*, en los parches boscosos son *Daphnopsis racemosa*, *Eugenia uruguayensis*, *Myrcianthes cisplatensis* y *Blepharocalyx tweediei*.

Los parches boscosos tienen mayor densidad y en ellos los individuos son de menor porte (Tabla 2).

Tabla 2

Densidad media, diámetro promedio y desvíos estándar en ambos sitios.

	Densidad (troncos/ m ²)	Diámetro promedio en cm
Bosque	1,30±0,37	4,4±3,77
Parche boscoso	3,01±0,85	3,4±3,31

La distribución de clases de tamaño de DAP (Tabla 3) muestra mayor proporción de troncos menores a 5 cm y ausencia de troncos mayores de 20 cm en los parches boscosos. Esto se debe no sólo a la existencia de ejemplares jóvenes de las especies arbóreas, sino también a la alta proporción de *Daphnopsis racemosa*, que es una especie arbustiva. Por otra parte la relativa juventud del sitio queda evidenciada ya que los parches boscosos no aparecen en las fotografías aéreas de hace 30 años, donde se observan los ejemplares aislados de *Butia capitata*. Como hipótesis para explicar el origen de estos parches boscosos se propone que se originaron alrededor de las palmeras en el período en que el sitio fue cultivado con arroz. Como es usual en la zona, los métodos de cultivo respetan los ejemplares de *B. capitata* y su entorno inmediato. Esto, unido a la ausencia de ganado puede haber propiciado el desarrollo de estos parches.

Tabla 3

Porcentaje de troncos en cada clase de tamaño del diámetro a la altura del pecho en ambos sitios.

Clase de tamaño (DAP) en cm	Porcentaje de troncos en la clase de tamaño	
	Parches Boscosos	Bosque
0 < y ≤ 5	81,49	75,30
5 < y ≤ 10	16,38	17,46
10 < y ≤ 15	1,69	4,21
15 < y ≤ 20	0,42	2,20
20 < y ≤ 25	0	0,60
25 < y ≤ 30	0	0,20

Aunque en su conjunto el bosque puede calificarse de siempreverde, existe un período de máxima caída de los desechos, que corresponde a los meses de primavera y verano, período en el que se producen las diferencias más importantes entre los sitios (Figura 1). Esto coincide con lo encontrado por Descanio *et al.* (1994) para el bosque nativo ribereño de Punta Lara, Argentina, con el que los sitios de estudio comparten algunas especies vegetales.

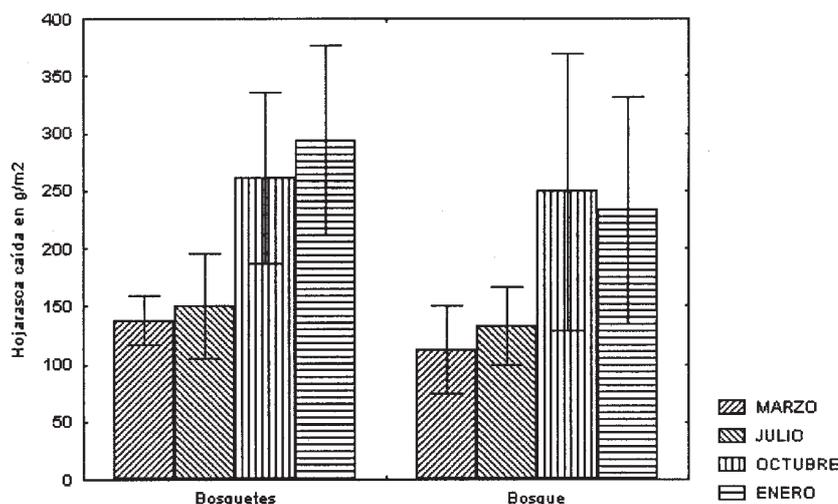


Fig. 1: Caída de hojarasca anual en los sitios de estudio

El pico de caída de la hojarasca coincide con el período de déficit hídrico y podría tratarse de una estrategia de algunas especies para enfrentar el estrés hídrico. Este fenómeno está además potenciado por el aumento de la velocidad del viento en primavera que propicia la caída de ramas y ramillas por rotura. Los aportes anuales de hojarasca son de 7,30-8,40 ton/ha. La mayor parte corresponde a hojas (entre un 65% y 74 %), la madera (ramas y ramillas) representa entre un 16% a un 23 % y sólo un 10% corresponde a restos de estructuras reproductivas, flores, frutos y semillas (Figura 2).

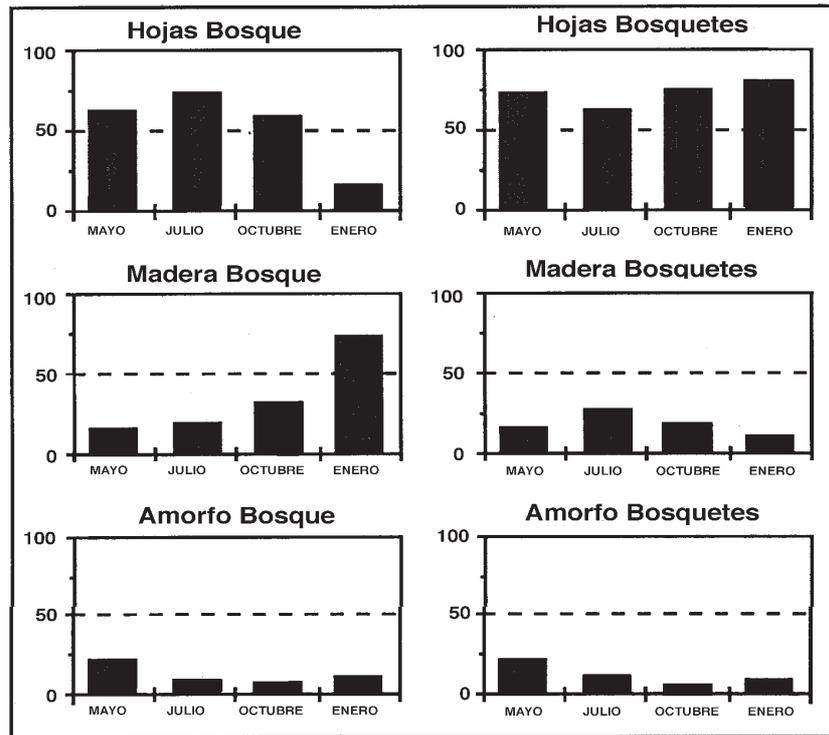


Fig. 2: Composición de la hojarasca caída

La cantidad de hojarasca anual que cae en los parches boscosos es 16% mayor que en el bosque, diferencia que está dada fundamentalmente por la fracción hojas. Este hecho parece tener una explicación compleja ya que no corresponde proporcionalmente a las diferencias en la densidad, que es 131% mayor en los parches boscosos. Por otra parte, el área basal por individuo es 54% menor en los parches boscosos, o sea que en la producción de hojarasca aparentemente se combinan factores relacionados con la madurez del sitio y con la densidad.

Tabla 4

Contenido de carbono orgánico, nitrógeno total y relación C/N de las hojas caídas.

	PARCHES BOSCOSOS			BOSQUE		
	C orgánico %	N total %	C/N	C orgánico %	N total %	C/N
Marzo	49	1,27	39	50	1,19	42
Julio	49	1,29	38	52	1,50	35
Octubre	48	0,96	50	60	1,40	43
Enero				53	1,25	42
Media	49	1,20	43	54	1,30	40

Los contenidos de C y N de las hojas caídas no difieren significativamente entre los sitios y tampoco al interior de los sitios en los diferentes muestreos. Las diferencias de calidad podrían estar dadas a nivel de otros constituyentes como las ligninas o los taninos que no se midieron. La relación C/N fue relativamente elevada: 40-43 para las hojas recién caídas (Tabla 4) e indicaría un sustrato de descomposición lenta, que, por otra parte, queda evidenciado en las pérdidas de peso del contenido de las LB (Tabla 5).

Tabla 5

Peso promedio expresado en gramos, desvío estándar y porcentaje de peso remanente en las litter-bags en cada muestreo.

	PARCHES BOSCOSOS		BOSQUE	
	media	%	media	%
Marzo	8,13±0,51	89,29	7,98±0,63	87,65
Julio	8,29±0,61	91,14	7,63±0,64	83,88
Octubre	6,66±0,52	73,00	7,09±0,97	78,00
Enero	6,66±0,83	73,00	6,63±1,19	73,00

Las pérdidas de peso en las LB presentaron diferencias significativas entre los sitios, ($T^2=303,812$, $F(4,23)=67,189$, $p<0,00000$). En ambos sitios se observa una pérdida de peso inicial, debida a lixiviación y a la degradación de los compuestos más lábiles. Comienza luego la etapa de inmovilización de N (muestreo de julio) que es muy pronunciada en los parches boscosos. Comparando ambos sitios en cada muestreo mediante el test de t se obtienen diferencias significativas sólo en el mes de julio ($t=2,89$, $p<0,007$). En los parches boscosos también ocurre inmovilización de C, fenómeno que implica toma de carbono proveniente de sustratos más lábiles del entorno de las LB debido a una intensa actividad de los microorganismos. En el bosque, en cambio, como ocurre habitualmente, la pérdida de C es constante.

La relación C/N al final del período de estudio fue de 31 en el bosque y de 37 en los parches boscosos. Estos valores evidencian también que el proceso de descomposición se encontraba aún en la etapa de inmovilización al final del período de estudio.

216

Las constantes de descomposición (k) fueron de 0,24 en el bosque y de 0,30 en los parches boscosos. El tiempo necesario para que se descomponga la mitad de la hojarasca caída es de 2,66 y de 2,13 años respectivamente. Las tasas de descomposición obtenidas son relativamente bajas en comparación a las medias citadas para bosques templados ($k=0,93$) (Yamashita y Takeda, 1998). El bajo valor de las tasas puede ser atribuido al período de déficit hídrico. Durán (1991) menciona este fenómeno como frecuente en los fluvisoles en el Uruguay. Por otra parte, Cornelissen (1996) propone que existe una relación entre el funcionamiento de la hoja y la descomposición: las hojas de especies siempreverdes tienen vida más larga, baja área foliar específica (AFE=área/peso seco) y descomposición más lenta que las hojas de especies deciduas. Relacionado con lo anterior, Gallardo y Merino (1993) encontraron que la dureza de las hojas es un indicador negativo de la descomposición. En ambos sitios el porcentaje de árboles con hojas coriáceas y subcoriáceas es elevado. Debido a esto, y por tratarse de un bosque compuesto en su mayoría por especies siempreverdes, es de esperar que la descomposición sea más lenta que en bosques templados deciduos.

Otro aspecto a considerar es que el tamaño de malla no permitió el ingreso de los macroartrópodos cuyo rol en la fragmentación y pulverización de la hojarasca, es fundamental (Yamashita y Takeda, 1998). Por otra parte, los habitantes de la zona han verificado un descenso de hasta 1 m en el nivel del agua en los pozos, fenómeno que podría estar relacionado con las modificaciones que ha sufrido el comportamiento hídrico en la zona, debido a obras de desecación de humedales, canalizaciones y represas. Este aparente descenso de las napas freáticas podría estar provocando mayor aridez en el ambiente edáfico e influir negativamente en las tasas de descomposición.

Si bien los datos obtenidos mostraron una descomposición similar en ambos sitios, existen diferencias en las etapas intermedias del proceso en la dinámica del C y del N. Existe una liberación más rápida y constante de estos elementos en el bosque y una mayor y más prolongada inmovilización en los parches boscosos. Esto último podría estar favorecido por la mayor cantidad de recurso (hojarasca) y el mayor espesor de los horizontes orgánicos que posibilitaría un mayor

desarrollo de la comunidad de organismos descomponedores, que son los responsables de la inmovilización de nutrientes. También se evidencian diferencias en los desvíos de las pérdidas de peso, que fueron mayores en el bosque, lo que probablemente está relacionado con que este sitio, tiene diferencias topográficas a pequeña escala, que conforman microambientes con acumulación de hojarasca y mayor humedad en las partes más bajas y por lo tanto diferencias en el proceso de descomposición.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, J. M., 1991. The effects of climate change on decomposition processes in grassland and coniferous forests. *Ecological Applications* 1:326-347.
- AERTS, R. Y H. DE CALUWE, 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78:244-260.
- BLAIR, J. M., R. W. PARMELEE, Y M. H. BEARE, 1990. Decay rates, nitrogen fluxes and decomposer communities of single and mixed species foliar litter. *Ecology* 71:1976-1985.
- CORNELISSEN, J. H., 1996. AN EXPERIMENTAL COMPARISON OF LEAF DECOMPOSITION RATES IN a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84:573-582.
- CROSSLEY, D. A. Y M. P. HOGLUND, 1962. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology* 43:571-573.
- DESCANIO, L., M. D. BARRERA, Y J. L. FRANGI, 1994. Biomass structure and dry matter dynamics of subtropical alluvial and exotic *Ligustrum* forests at the Río de la Plata, Argentina. *Vegetatio* 115:61-76.
- DELECOUR, F. 1980. Essai de classification pratique des humus. *Pedologie* XXX:225-241.
- DURÁN, A. 1991. Los suelos del Uruguay. Editorial Agropecuaria, Hemisfero Sur S.R.L. Montevideo, 2^{da} edición, 398 p.
- GALLARDO, A. Y J. MERINO, 1993. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of south-west Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74:152-161.
- MANLY, B. F. J., 1986. *Multivariate Statistical Methods. A primer.* Chapman y Hall, London, 159p, 1^{ra} edición.
- NAIMAN, J. R. Y H. DÉCAMPS, 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:621-658.
- NAIMAN, J. R., H. DÉCAMPS Y M. POLLOCK, 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecol. Appl.* 3:209-212.
- NEWBOULD, P. J. 1970. *Methods for estimating the primary production of forests.* International Biological Programme, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 62 p.
- OLSON, J. S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-331.
- SCHLESINGER, W. H., 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:51-81.

- SWIFT, M. J., O. W. HEAL, Y J. M. ANDERSON, 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- STEVENSON, F. J. 1986. Cycles of soil. John Wiley and Sons. New York.
- VITOUSEK, P. M., D. R. TURNER, W. J. PARTON, Y R. L. SANFORD, 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 72: 418-429.
- YAMASHITA, T. Y H. TAKEDA, 1998. Decomposition and nutrient dynamics of leaf in litter bags of two mesh sizes set in two dipterocarp forest sites in Peninsular Malaysia. *Pedobiologia* 42:11-21.



LOS HUMEDALES COMO HABITAT DE AVES ACUATICAS

Daniel E. Blanco

*Humedales Internacional-Américas,
Monroe 2142
(1428) Buenos Aires, Argentina
e-mail: dblanco@wamani.apc.org*

219

1. LOS ECOSISTEMAS DE HUMEDALES

En la actualidad existen más de 50 definiciones diferentes para el término «Humedales», siendo la de la Convención Ramsar una de las más amplias y adecuadas para fines de conservación y manejo ¹. El término agrupa a una gran variedad de ambientes interiores y costeros que comparten una característica fundamental: el papel determinante del agua en la estructuración del ecosistema.

Los humedales se cuentan entre los ecosistemas más productivos del planeta, cumpliendo al mismo tiempo funciones ecológicas fundamentales para el hombre, como ser la regulación de los regímenes hidrológicos y la provisión de recursos de los cuales dependen las comunidades locales vecinas a estos ambientes.

¹ La **Convención Ramsar**, o Convención Relativa a los Humedales de Importancia Internacional (especialmente como hábitat de aves acuáticas), define a los humedales como «*extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de aguas, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros*».

A su vez los humedales albergan una importante biodiversidad y constituyen el hábitat de numerosas especies de animales y plantas (Dugan 1990), muchas de las cuales se encuentran hoy en día amenazadas o al borde de la extinción como consecuencia de la destrucción de sus hábitats y la explotación irracional a la que se ven sometidas. Los cocodrilidos, los mamíferos peleteros y diversas aves como el cauquén cabeza colorada (*Chloephaga rubidiceps*), el tordo amarillo (*Xanthopsar flavus*) y el pato serrucho (*Mergus octosetaceus*), son algunos ejemplos de esta triste situación que resulta del uso no sustentable de los humedales y sus recursos. Según el Libro Rojo de mamíferos y aves amenazados de la Argentina, al menos unas 20 especies de aves acuáticas se encuentran «En Peligro Crítico», «En Peligro» o son especies «Vulnerables» (García Fernández *et.al.* 1997).

2. LOS HUMEDALES Y LAS AVES ACUATICAS

Las aves acuáticas constituyen uno de los componentes más carismáticos de la fauna que habita los humedales. No obstante, y con una flexibilidad mayor que la de los peces, las aves pueden hacer uso de estos ambientes durante sólo parte del año y para cubrir una determinada etapa de su ciclo anual, como ser la nidificación y cría, o la muda del plumaje.

Muchas especies de aves acuáticas han desarrollado diversas adaptaciones morfológicas y fisiológicas para hacer mejor uso de los recursos que brindan los humedales. Otras como muchos passeriformes, no exhiben adaptaciones particulares al medio acuático y utilizan estos ambientes en forma temporal, por ejemplo durante el período de nidificación y cría.

Más allá del grado de dependencia del medio acuático, en la Argentina unas 253 especies de aves (alrededor del 25% del total) tienen algún tipo de relación con los ambientes acuáticos continentales (Martínez 1993). En estos las aves acuáticas cumplen importantes roles como ser el de consumidores, aportadores de materia orgánica (aproximadamente el 30% de la energía consumida por las aves se libera al ambiente como desperdicios) y modificadores del ambiente circundante, muchas veces aventajando a los peces (Martínez *op. cit.*).

Por otro lado, los humedales ofrecen a las aves acuáticas refugio y alimento, y entre las funciones ecológicas más importantes sirven a la nidificación y a la alimentación. Además muchos de estos ambientes son importantes áreas de concentración durante el período de muda de plumaje o la migración anual.

2.1. Nidificación

Muchas especies de aves nidifican en humedales, donde utilizan la vegetación palustre como soporte para nidos o refugio contra predadores. Diferentes especies construyen sus nidos en los diferentes estratos de vegetación. Algunas lo hacen en altura utilizando los tallos de las macrófitas como sostén, tal es el caso de garzas (Ardeidae), tordos varilleros (Icteridae) y otros passeriformes. Otras especies construyen sus nidos en la superficie del agua, ya sea anclándolos a la vegetación emergente/flotante, como las gallaretas (Rallidae), o en forma de grandes plataformas construidas en base a la acumulación de material vegetal, como en el caso de los cisnes (Anatidae) y el chajá (Anhimidae).

Los flamencos (Phoenicopteridae) construyen sus nidos en playas barrosas de lagos y lagunas, en general de aguas salobres y con poca vegetación emergente. La nidificación de estas aves depende de la oferta de ambientes acuáticos, razón por la cual no la realizan necesariamente todos los años ni en los mismos sitios (Canevari *et al.* 1991).

Las aves que habitan la zona costera nidifican en el supralitoral, donde hacen uso de diferentes sustratos y materiales para la construcción de sus nidos, y se alimentan en las aguas adyacentes, constituyéndose en un nexo entre ambos ambientes. En las costas de la Patagonia nidifican unas 18 especies de aves marinas (Fundación Patagonia Natural 1996), incluyendo al pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), cormoranes (Phalacrocoracidae), ostreros (Haematopodidae) y gaviotas (Laridae).

Algunos humedales tienen valor particular como áreas de nidificación y cría de aves acuáticas (Canevari *et.al.* 1998); tal es el caso de:

1. **Cañadones de General Lavalle** (provincia Buenos Aires). Estos ambientes, caracterizados por la abundante vegetación palustre y niveles de agua cambiantes, son importantes sitios para nidificación y cría de anátidos (i.e. patos, cisnes), garzas, gallaretas y varios passeriformes (i.e. junquero, tordos varilleros). La zona se caracteriza por la gran diversidad de especies nidificantes.
2. **Laguna Liancanelo** (provincia de Mendoza). Esta laguna salada de ambiente semi-desértico, es un importante sitio de cría para el flamenco común (*Phoenicopterus chilensis*: 55.000 ind. y 10.000 nidos), cisnes (i.e. *Cygnus melanocorypha*: 30.000 ind. y 1.500 nidos) y patos, entre otras numerosas especies (Heber Sosa com. pers). La laguna albergaría a más del 10% del total poblacional estimado para el flamenco común (por Rose y Scott 1994).
3. **Península de Valdés** (provincia de Chubut). Las costas de esta península son de gran importancia para la reproducción de varias especies de aves marinas coloniales, tal es el caso del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), cormoranes y gaviotas.

2.2. Alimentación

Los humedales también son áreas de gran importancia para la alimentación de aves acuáticas, las que han desarrollado diferentes adaptaciones y técnicas particulares en función del tipo de hábitat y clase de alimento. En base a estos dos factores las especies pueden reunirse en grupos funcionales. Bucher y Herrera (1981) identifican para la laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba), los siguientes grupos:

1. **aves que buscan el alimento caminando en playas y sectores de aguas someras:** incluye especies piscívoras (i.e. garzas), insectívoras (i.e. aves playeras) y filtradoras (i.e. flamencos);
2. **aves que nadan y zambullen para buscar el alimento:** incluye especies herbívoras y bentónicas (i.e. patos, gallaretas) y especies piscívoras (i.e. biguá, macá pico grueso);
3. **aves que detectan el alimento en vuelo o desde perchas:** incluye especies piscívoras (i.e. martines pescadores, gaviotines) y omnívoras (i.e. gaviotas).

A su vez, dentro de un mismo grupo funcional las especies pueden diferenciarse aun más en cuanto a la explotación del recurso alimento, mediante la utilización de diferentes microhábitats y/o técnicas de alimentación. Entre las especies que buscan su alimento nadando, hay algunas que forrajean en zonas de escasa profundidad y abundante vegetación flotante como la pollona negra (*Gallinula chloropus*), mientras otras utilizan casi exclusivamente las zonas de mayor profundidad y escasa vegetación palustre, como el cisne de cuello negro (*Cygnus melanocorypha*) (Sarrias *et.al.* 1996).

2.3. Factores que condicionan el uso de los humedales

La riqueza y abundancia de aves acuáticas que habitan un humedal depende de diversos factores, como el régimen hidrológico, tamaño y heterogeneidad del sitio, y estructura de la vegetación.

Las aves acuáticas raramente se distribuyen uniformemente dentro del humedal, sino que la riqueza y abundancia de éstas están asociadas a las características ambientales locales. En la laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba) la mayor riqueza de aves acuáticas fue registrada en el estuario del Río Segundo (Bucher y Herrera 1981), donde se observaron grandes concentraciones de garzas (*Egretta alba* y *E. thula*), gaviotas y flamencos. Según los autores, esta estaría asociada a:

1. una mayor riqueza estructural que resulta de la gran diversidad de tipos de vegetación emergente, sumergida y costera, la presencia de brazos de agua y de playas arenosas y barrosas;
2. un considerable aporte de detritos (y nutrientes) que provienen del río y se depositan en el delta; y
3. la presencia de grandes números de peces (provenientes del río) que mueren al entrar en contacto con las aguas hipertónicas de la laguna.

En la laguna de Pozuelos (provincia de Jujuy), Mascitti y Castañera (1991) observaron que las aves acuáticas utilizaban en forma diferencial los distintos sectores del cuerpo de agua. Así los flamencos (*Phoenicopterus chilensis*, *Phoenicoparrus andinus* y *P. jamesi*) ocuparon las áreas marginales cercanas a la orilla tanto para el forrajeo como para el descanso nocturno; las gallaretas (*Fulica americana*, *F. gigantea* y *F. cornuta*) ocuparon las zonas de profundidad media para la alimentación y la nidificación, y los patos (*Lophonetta specularioides*, *Oxyura ferruginea*, *Anas cyanoptera* y *A. puna*) usaron la zona central y más profunda de la laguna para alimentarse.

2.3.1. Régimen hidrológico

En algunos casos el uso que las aves acuáticas hacen de los humedales está fuertemente asociado a las características hidrológicas. En el Valle de Tanana, Alaska, los lagos conectados con ríos albergaron una mayor diversidad y abundancia de anátidos frente a lagos de cuenca cerrada (Spindler y Kessel 1977, Murphy *et.al.* 1984). Según los autores, esto estaría asociado a los altos niveles de nutrientes (nitritos y fosfatos) y a la mayor productividad que caracteriza a estos lagos.

Esta preferencia por un tipo hidrológico particular también fue observado en las planicies del Yukón, donde los anátidos utilizaron preferentemente los lagos con nivel de agua variable a lo largo del año (van der Valk y Hall 1986), y en función de características como: costas con escasa pendiente y zonas de aguas someras (que se constituyen en excelentes áreas para la alimentación), una densa vegetación acuática sumergida, presencia de vegetación emergente, bordes con extensos pastizales, y abundancia de macroinvertebrados. Por otro lado se observó que los lagos que se caracterizaban por un nivel de agua estable a lo largo del año, resultaron ser poco productivos y menos atractivos para anátidos y aves acuáticas en general.

Las aves acuáticas pueden diferenciarse en cuanto a la amplitud en el uso de los humedales, en especies de amplia distribución y gran plasticidad en el uso de estos ambientes, y en especialistas en el uso de un tipo de humedal particular.

En el primer grupo encontramos al biguá (*Phalacrocorax olivaceus*), de amplia distribución en América del Sur y generalista en cuanto al uso de hábitat, frecuentando tanto áreas costeras (i.e. costas rocosas, estuarios) como humedales interiores (i.e. lagunas, ríos). Otras especies son exclusivas del bioma costero, faltando completamente de los ambientes interiores; tal es el caso de pingüinos (Spheniscidae), la mayoría de los cormoranes (Phalacrocoracidae) y el cauquén marino (*Chloephaga hybrida*).

Otras aves acuáticas, sin estar especializadas en un tipo de humedal particular, se asocian principalmente a ambientes con determinadas características, como en el caso de los flamencos o el falaropo nadador, que frecuentan en grandes números los lagos y lagunas salobres de altura.

Algunas especies están muy especializadas en cuanto al uso de un tipo de humedal particular, tal es el caso del pato de los torrentes (*Merganetta armata*) y el mirlo de agua (*Cinclus schulzi*), que habitan exclusivamente ríos correntosos de la región cordillerana.

2.3.2. Tamaño del humedal

El tamaño del humedal es otro factor importante que afecta la riqueza de especies y la abundancia de aves acuáticas (Weller s/f), principalmente debido a que los sitios de mayor tamaño albergan una mayor heterogeneidad ambiental y un mayor número de hábitats.

En un estudio realizado en Finlandia, donde el hábitat de cría de anátidos está subdividido en parches de humedales de diversos tamaños y características (i.e. lagunas, lagos), se observó que para todas las especies la probabilidad de ocupación de un parche aumentaba con el tamaño de éste y con la diversidad de hábitats (Poysa 1995).

Los pequeños rálidos (Rallidae) y algunos passeriformes como el varillero congo (*Agelaius ruficapillus*), están bien adaptados a humedales de pequeño tamaño, y utilizan tanto pequeños bañados temporales como así también zonas perimetrales palustres de ambientes acuáticos de gran extensión. Otras especies como el cisne de cuello negro (*Cygnus melanocorypha*) habitan preferentemente humedales de mayor tamaño y profundidad.

2.3.3. Patrones de vegetación

La diversidad de estructuras de vegetación, ya sea para la alimentación, refugio o sustrato para el nido, determina en gran medida la riqueza potencial de aves acuáticas que habitan un humedal. Las aves responden visualmente a la estructura de la vegetación, que depende a su vez de la composición de especies y de la disposición espacial de las diferentes comunidades florísticas (Weller op. cit.).

La estructura de la vegetación es de vital importancia para muchas especies de aves que nidifican en humedales palustres, tal es el caso de los cuervillos (Threskiornithidae), garzas (Ardeidae), macáes (Podicipedidae), patos (Anatidae) y gaviotas (Laridae).

Las zonas de pastizales inundables que bordean los ambientes acuáticos son utilizadas durante la cría por pequeñas especies de aves que requieren escasa cobertura de vegetación (i.e. rálidos). Por otro lado, la vegetación más permanente y alta que crece en bañados y lagunas más profundas sirve a las especies de mayor tamaño que requieren de una mayor cobertura, soporte para nidos y de una alimentación compuesta de organismos que se desarrollan en aguas más permanentes, tal es el caso de algunos patos, cisnes y garzas.

Muchas aves acuáticas que explotan la vegetación de los humedales, necesitan también de sectores de aguas abiertas para aterrizar, nadar y alimentarse. Los claros que se forman en la vegetación palustre incrementan el efecto borde y facilitan el acceso a la misma (Weller op. cit.). Permiten además la entrada de luz solar, necesaria para el desarrollo de la vegetación sumergida y de los invertebrados que constituyen el alimento de las aves acuáticas. Al respecto las diferentes especies responden a diferentes relaciones cobertura de vegetación-agua abierta.

Weller y Fredrickson (1974) encontraron una asociación entre el aumento de la riqueza y abundancia de aves acuáticas, y el aumento del número de claros y zonas de aguas abiertas en un humedal con vegetación palustre y dominancia de *Typha* sp. No obstante, con niveles muy bajos de cobertura vegetal se observaba una disminución en la disponibilidad de alimento y sitios para nidificación.

3. LOS HUMEDALES Y SU AVIFAUNA CARACTERÍSTICA

En la República Argentina existe una gran variedad de tipos de humedales, tal es el caso de las costas marinas, zonas estuariales, lagos andino-patagónicos, lagunas pampeanas, bañados y esteros, ríos de llanura y lagos salinos de altura. Cada tipo de humedal puede ser descrito en términos de su avifauna característica, cuya composición dependerá en gran medida de las atributos ambientales del sitio. Dos ejemplos son (Canevari *et.al.* 1998, Scott y Carbonell 1986):

Laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba). Tiene alrededor de 200.000 ha, aunque sus dimensiones varían significativamente en función de las precipitaciones. Sus aguas salobres y el difícil acceso contribuyen a mantener una avifauna diversa y abundante, con 138 especies de aves registradas. Se destacan los importantes números de flamencos (principalmente *Phoenicopterus chilensis*), que en años favorables han alcanzado los 70.000 ind. formando grandes colonias de cría (Enrique Bucher com. pers.), la gaviota capucho café (*Larus maculipennis*), los anátidos y las aves playeras migratorias, que se concentran en grandes números durante el período no reproductivo. En particular se destaca el falaropo nadador (*Steganopus tricolor*), con un registro de 500.000 ind.

Punta Tombo (provincia de Chubut). Esta península rocosa de 500 m de ancho promedio y cuatro kilómetros de longitud, incluye playas de canto rodado, acantilados y costas rocosas. Se destaca la gran productividad de las aguas circundantes. La península alberga la mayor colonia de nidificación de pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) de Patagonia, con 225.000 parejas. Al mismo tiempo es zona de nidificación de numerosas especies de aves marinas y costeras, como cormoranes (*Phalacrocorax atriceps*, *P. magellanicus*), gaviotas (*Larus dominicanus*, *L. scoresbi*), ostreros (*Haematopus palliatus*, *H. ater*) y anátidos (*Tachyeres leucocephalus*, *Lophonetta specularioides*). Punta Tombo es Reserva Provincial de Fauna y un humedal costero de gran importancia para el turismo a nivel nacional e internacional.

4. LAS AVES PLAYERAS MIGRATORIAS

Entre las aves acuáticas encontramos muchas especies migratorias y otras que sin serlo, realizan desplazamientos oportunistas en búsqueda de humedales con abundancia de alimento y sitios para nidificar.

Entre las primeras se destacan las aves playeras migratorias (Charadriidae y Scolopacidae), la mayoría de las cuales crían en la tundra del Hemisferio Norte y luego migran hacia el sur para pasar el período no reproductivo en humedales costeros e interiores de América del Sur y Centro América. Para realizar semejante viaje, que muchas veces alcanza los 25.000 Km., estas aves dependen de una cadena de ambientes acuáticos altamente productivos donde alimentarse y descansar.

Durante la migración anual las aves playeras se concentran en grandes números en humedales interiores y costeros. Algunos de estos sitios son utilizados durante un período muy corto de tiempo y funcionan como áreas de parada (Figura 1), donde las aves se alimentan continuamente para almacenar energía en forma de grasa, la que luego será utilizada para continuar la migración hasta el próximo punto de parada.

Algunas especies se asocian casi en forma exclusiva al bioma costero, tal es el caso del playero rojizo (*Calidris canutus*) y el playero blanco (*C. alba*), donde la ecología de las aves playeras está fuertemente influenciada por la marea (Burger 1984). Su actividad cíclica altera la continuidad en la disponibilidad de áreas de forrajeo y produce cambios en la diversidad y disponibilidad de presas a lo largo del día. En estas zonas la eficiencia del forrajeo disminuye considerablemente durante la marea alta, y con mareas muy altas las áreas de alimentación quedan físicamente inaccesibles para las aves, vedando el acceso a las presas durante períodos considerables de tiempo (Connors *et al.* 1981, Myers 1984).

Estos cambios en la disponibilidad de áreas de alimentación y acceso a las presas a lo largo del día, determinan la existencia de desplazamientos cortos a nivel local en función de la marea, relacionados con la búsqueda de sitios alternativos de forrajeo y áreas de dormitorio (Burger *et al.* 1977, Connors *et al.* 1981, Myers 1984).

En Punta Rasa, provincia de Buenos Aires, las aves playeras explotan una gran variedad de hábitats, incluyendo playas de arena, bancos intermareales, rías con cangrejales, pastizales y bañados costeros. La intensidad de uso de cada hábitat varía a lo largo del día en función de la altura de la marea (Figura 2), y es el resultado de desplazamientos entre la costa de la bahía Samborombón y el litoral marino (Blanco *et al.* 1988, Blanco 1998). Las aves comienzan a alimentarse con marea bajante y se desplazan hacia los bancos intermareales de la bahía, que constituyen el principal hábitat de alimentación durante la marea baja. Con marea alta estos bancos quedan físicamente inaccesibles para las aves, y éstas se concentran en sitios altos que utilizan como «áreas de dormitorio» (i.e. supralitoral marino, pastizales y playas de cangrejales), o frecuentan hábitats alternativos de forrajeo, tal es el caso del mesolitoral marino y humedales interiores (Blanco op. cit.).

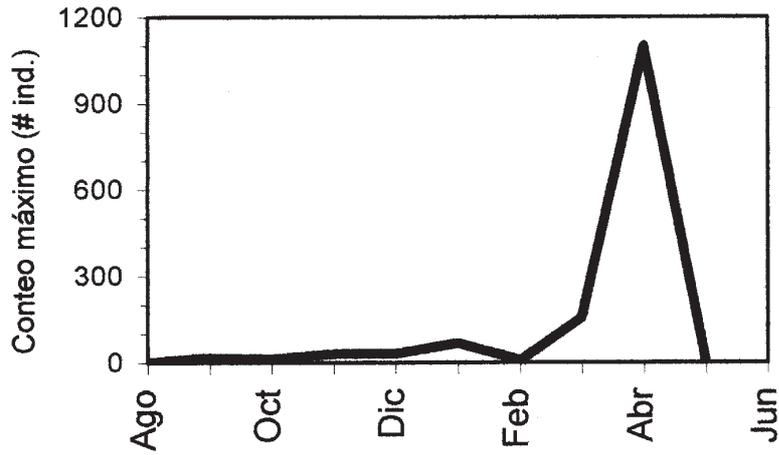


Fig. 1: Desde fines de Marzo hasta mediados de Abril, Punta Rasa actúa como sitio de parada en la migración del playero rojizo (*Calidris canutus*) hacia las áreas reproductivas en el Hemisferio Norte (Blanco et al. 1988).

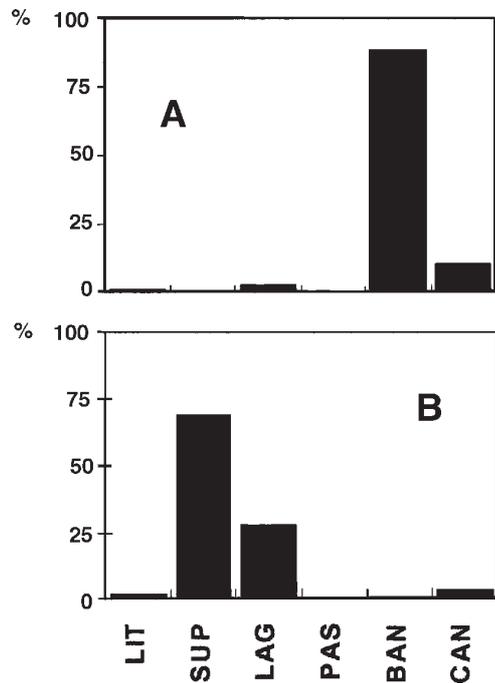


Fig. 2: En Punta Rasa el uso de hábitat del playerito rabadilla blanca (*Calidris fuscicollis*) varía a lo largo del día en función de la marea. Con marea baja (gráfico A) más del 80% de las aves se alimentan en los bancos intermareales de la bahía (BAN), mientras que con la alta (gráfico B) se concentran en el supralitoral marino (SUP) y en humedales interiores (LAG)(Blanco 1998).

5. MANEJO Y CONSERVACION DE HUMEDALES Y AVES ACUATICAS

En la actualidad existen varias iniciativas para la conservación y el uso sustentable de humedales y aves acuáticas, las que surgieron en respuesta a las altas tasas de destrucción y degradación de estos ambientes, y a las serias amenazas que enfrentan las poblaciones de aves acuáticas que los habitan.

Entre las iniciativas más importantes a nivel internacional podemos citar a la **Convención Ramsar**,² o Convención Relativa a los Humedales de Importancia Internacional (especialmente como hábitat de aves acuáticas), y a la **Convención de Bonn**, o Convención sobre Conservación de las Especies Migratorias de Animales Silvestres. A nivel regional en las Américas se destaca la **Red Hemisférica de Reservas para Aves Playeras**.

La Red Hemisférica de Reservas para Aves Playeras (RHRAP)

La RHRAP fue creada en 1985 en respuesta a la alarmante disminución de las poblaciones de varias especies de aves playeras de las Américas, y con el objetivo de identificar y proteger los sitios críticos utilizados por estas aves durante la migración anual.

Las aves playeras dependen de una «red de humedales» altamente productivos para completar su migración anual (Myers 1983, Myers *et.al.* 1987). Por ejemplo, en las costas de Patagonia se han identificado al menos ocho áreas o sectores costeros de valor particular para la migración y estadía no reproductiva de estas aves (Morrison y Ross 1989, Blanco y Canevari 1995, Minton *et.al.* 1996); éstos son el Complejo Bahía Unión-Bahía Anegada, la Bahía San Antonio, Península de Valdés, Bahía Bustamante, el sector sur del Golfo San Jorge, Estuario del Río Deseado, Punta Medanosa y la Bahía San Sebastián (y costa norte de Tierra del Fuego).

El programa de la RHRAP se basa en que si bien las poblaciones de aves playeras en sus áreas reproductivas se dispersan ampliamente, ocupando los parches de hábitat apropiados para la nidificación y cría, durante la migración y período no reproductivo éstas se concentran en grandes números en determinados humedales costeros e interiores, aumentando su vulnerabilidad a nivel local (Myers *et.al.* op. cit.).

La disparidad entre las extensas áreas de cría y el limitado número de humedales utilizados como áreas de parada durante la migración y período no reproductivo, conducen a enormes concentraciones de aves playeras (Myers 1983). Decenas y hasta cientos de miles de individuos, a veces constituyendo hasta el 70 u 80% de la población total de una especie, pueden depender de un sólo humedal en un determinado momento del año. En el caso de que alguno de estos sitios se viera afectado en cuanto a cantidad y/o calidad de hábitats (por contaminación, drenaje, expansión urbana, turismo no regulado), poblaciones enteras de estas aves podrían verse seriamente amenazadas. El principal objetivo de la RHRAP es identificar estos humedales de valor particular para brindarles protección.

La RHRAP trabaja junto a gobiernos e instituciones privadas para proteger a millones de aves playeras migratorias y sus hábitats en las Américas, brindando reconocimiento internacional a los sitios críticos utilizados por estas aves y promoviendo su manejo cooperativo y protección a nivel local.

² La Convención Ramsar se firmó en 1971 en Ramsar, Irán, y en la actualidad cuenta con la adhesión de más de 100 países o Partes Contratantes. Estas se comprometen a promover la conservación y el uso sustentable de los humedales en sus territorios, por medio del establecimiento de áreas protegidas y mediante la inclusión de sitios de valor particular en la "Lista de Humedales de Importancia Internacional"(Dirección de Recursos Ictícolas y Dulceacuícolas 1988). La Argentina es parte contratante de la convención y, a la fecha ha propuesto la inclusión de seis sitios en la lista antes mencionada. Estos son: Laguna Pozuelos (Jujuy), Laguna Blanca (Neuquén), P.N. Río Pilcomayo (Formosa), Costa Norte de Tierra del Fuego, Laguna Llanquanelo (Mendoza) y Bahía Samborombón (Buenos Aires).

En la actualidad el programa involucra 32 reservas distribuidas en siete países de las Américas, de las cuales tres están en la República Argentina (Western Hemisphere Shorebird Reserve Network 1993). Estas son la Reserva Hemisférica Laguna Mar Chiquita (Córdoba), la Reserva Hemisférica Costa Atlántica de Tierra del Fuego y la Reserva Internacional Bahía de San Antonio (Río Negro).

6. REFERENCIAS

- BLANCO, D. E. 1998. Uso de hábitat por tres especies de aves playeras (*Pluvialis dominica*, *Limosa haemastica* y *Calidris fuscicollis*) en relación con la marea en Punta Rasa, Argentina. Rev. Chilena Hist. Nat. 71: 87-94.
- BLANCO, D. E. Y P. CANEVARI. 1995. Situación actual de los chorlos y playeros migratorios de la Zona Costera Patagónica (provincias de Río Negro, Chubut y Santa Cruz). Humedales para las Américas. PMIZCP: Informe Técnico No. 3 (FPN-GEF-PNUD-WCS). 26 pp.
- BLANCO, D. E.; G.D. PUGNALI Y H. RODRÍGUEZ GOÑI. 1988. Punta Rasa: su importancia en la conservación de las aves migratorias. CIPA. Informe inédito. 78 pp.
- BUCHER, E. H. Y G. HERRERA. 1981. Comunidades de aves acuáticas de la laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). Ecosur 8(15): 91-120.
- BURGER, J. 1984. Abiotic Factors Affecting Migrant Shorebirds (Chapter 1); en J. Burger y B.L. Olla (eds): Behavior of Marine Animals. Shorebirds: Migration and Foraging Behavior (Vol. 6): 1-72. Plenum Press, New York.
- BURGER, J., M. A. HOWE, D. C. HAHN Y J. CHASE 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. The Auk 94: 743-758.
- CANEVARI, M., P. CANEVARI, G. R. CARRIZO, G. HARRIS, J. RODRÍGUEZ MATA Y R. STRANECK 1991. Nueva Guía de las Aves Argentinas. Fundación Acindar. Santiago de Chile.
- CANEVARI, P., D. E. BLANCO, E. H. BUCHER, G. CASTRO E I. DAVIDSON (EDS) 1998. Los Humedales de la Argentina: Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación. Wetlands International Publ. 46, Buenos Aires, Argentina. 208+ii pp.
- CONNORS, P. G. J. P. MYERS, C. S. W. CONNORS Y F. A. PITELKA 1981. Interhabitat movements by Sanderlings in relation to foraging profitability and tidal cycle. The Auk 98: 49-64.
- DIRECCIÓN DE RECURSOS ICTÍCOLAS Y ACUÍCOLAS. 1998. Conservación y uso sustentable de los humedales. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. 8 pp.
- DUGAN, P. J. (ED). 1990. Wetland Conservation: A Review of Current Issues and Required Action. IUCN. Gland, Switzerland.
- FUNDACIÓN PATAGONIA NATURAL. 1996. Informes Sobre Flora y Fauna (Informe Especial No. 2). Marzo 1996. PMIZCP-PNUD-GEF.
- GARCÍA FERNÁNDEZ, J. J.R. A. OJEDA, R. M. FRAGA, G. B. DÍAZ Y R. BAIGÚN (COMPILADORES) 1997. Libro Rojo: Mamíferos y Aves Amenazadas de la Argentina. APN-FUCEMA-AOP-SAREM.
- JEHL, J. R. JR. 1975. *Pluvianellus socialis*: Biology, ecology and relationships of an enigmatic Patagonian shorebird. Trans. San Diego Society Natural History 18(3): 31-72.
- MARTÍNEZ, M. M. 1993. Las Aves y la Limnología; en: Boltovskoy, A. y H. L. López (eds): Conferencias de Limnología. Instituto de Limnología «Dr. R.A. Ringuelet». La Plata. 127-142 pp.

- MASCITTI, V. Y M. CASTAÑERA. 1991. Avifauna y mastofauna asociada a la cuenca de la laguna de los Pozuelos; en García Fernández J. J. y R. Tecchi (comp.): La Reserva de la Biosfera Laguna de Pozuelos: Un ecosistema pastoril en los Andes centrales. UNESCO-ORCYT-MAB.
- MINTON, C. D. T., T. PIERMA, D. E. BLANCO, A. J. BAKER, L. G. BENEGAS, P. DE GORIJ, ER. E. MANRIQUEZ, M. PECK Y M. S. RAMÍREZ 1996. Wader numbers and the use of high tide roosts at the Hemispheric Reserve «Costa Atlántica de Tierra del Fuego», Argentina - January and February 1995. Wader Study Group Bulletin 79: 109-114.
- MORRISON, R. I. G. Y R.K. ROSS. 1989. Atlas of Nearctic Shorebirds on the Coast of South America. Canadian Wildlife Service Special Publication, Canadá.
- MURPHY, S., B. KESSEL, Y L. VINING. 1984. Waterfowl populations and limnologic characteristics of taiga ponds. J. Wildl. Manage. 48: 1156-1163.
- MYERS, J. P. 1983. Conservation of migrating shorebirds: staging areas, geographic bottlenecks, and regional movements. American Birds 37(1): 23-25.
- MYERS, J. P. 1984. Spacing Behavior of Nonbreeding Shorebirds (capítulo 6); en Burger, J. y B. L. Olla (eds): Shorebirds: Migration & Foraging Behavior (Behavior of Marine Animals, Vol. 6). Plenum Press. New York & London. 271-321 pp.
- MYERS, J. P., R. I. G. MORRISON, P. Z. ANTAS, B. A. HARRINGTON, T. E. LOVEJOY, M. SALLABERRY, S. E. SENNER Y A. TARAK 1987. Conservation Strategy for Migratory Species. American Scientist 75: 19-26.
- POYSA, H. 1995. Population dynamics in heterogeneous environments: occupation of habitat patches. Resúmenes 10th International Waterfowl Ecology Symposium & Wader Study Group Conference. Septiembre 1995. Aveiro, Portugal.
- ROSE, P. M. Y D. A. SCOTT. 1994. Waterfowl Populations Estimates. IWRB Special Publication 29. 102 pp.
- SARRIAS, A. M.; D. E. BLANCO Y J. LÓPEZ DE CASENAVE. 1996. Estructura en gremios en un ensamble de aves acuáticas durante la estación reproductiva. Ecología Austral 6(2): 106-114.
- SCOTT, D. A. Y M. CARBONELL. 1986. Inventario de Humedales de la Región Neotropical. IWRB Slimbridge & UICN Cambridge.
- SPINDLER, M. A. Y B. KESSEL. 1977. Wetland bird populations in the Upper Tanana River Valley, Alaska. University of Alaska, Fairbanks. 71 pp. (informe inédito).
- VAN DER VALK, A. Y J. HALL. 1986. Alaska: Regional Wetland Functions: Proceedings of a Workshop held at Anchorage, Alaska (May 28-29, 1986). The Environment Institute. University of Massachusetts at Amherst. Publication No. 90-1.
- WELLER, M. W. (s/f). Marshes (capítulo 10). 201-224 pp.
- WELLER, M. W. Y L. H. FREDRICKSON. 1974. Avian ecology of a managed glacial marsh. The Living Bird 12: 269-291.
- WESTERN HEMISPHERE SHOREBIRD RESERVE NETWORK. 1993. Western Hemisphere Shorebird Reserve Network Site Profiles. WA Pub. No. 4. Wetlands for the Americas, Manomet (USA) y Buenos Aires (Argentina).

**1 - Secuencia de espiras de meandro y lagunas en el
Parque Nacional Predelta - La Azotea
(Delta del Río Paraná, República Argentina) (A. I. Malvárez)**

**2 - Espartillares de la costa atlántica de la República
Argentina (Provincia de Chubut) (M. Cagnoni)**