



**Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental**  
Guillermo Placci<sup>1</sup> y Silvia Holz<sup>2</sup>

1. Fundación Vida Silvestre Argentina Av. Córdoba 464 Puerto Iguazú, Misiones, Argentina  
[guillermoplacci@ciudad.com.ar](mailto:guillermoplacci@ciudad.com.ar)
2. Departamento de Ecología, Genética y Evolución; FCEyN, UBA

## Resumen

El este de la provincia de Formosa (Argentina) se caracteriza por la alta heterogeneidad del paisaje, coexistiendo en pequeñas extensiones tipos de bosque estructural y funcionalmente contrastantes. Las disponibilidades de agua útil para los vegetales y la de nutrientes en el suelo, son reconocidas como los principales factores que determinan diferentes tipos de bosque bajo una misma condición climática. Las fluctuaciones en la disponibilidad hídrica dependen del clima y están reguladas por la topografía, tipo de suelo y profundidad de la napa freática. Por lo tanto, en un paisaje heterogéneo pero bajo un mismo clima, como el Chaco Oriental, la mayoría de los tipos de bosque estarían limitados por las condiciones topo-edáficas o de uso antrópico, mientras que sólo uno representaría un climax climático. En este trabajo se analizan los procesos ecológicos que regulan el funcionamiento y condicionan el patrón de distribución de bosques en el Chaco Oriental haciendo especial énfasis en las "selvas en galería".

A escala de paisaje se han identificado para la zona diferentes formaciones: (1) **Bosque de Inundación (BI)**, que abarca una pequeña porción de los bosques ribereños y (2) una secuencia de bosques ubicados en diferentes sectores de albardón, la cual incluye la mayor parte del bosque ribereño e isletas de bosque: **Bosque de Albardón Alto (BAa)**, **Bosque de Albardón Bajo (BAb)** y **Bosque de Transición Austro Brasileiro (BTAB)**. El BI presenta pocas especies, la mayoría de linaje extrachaqueño. En los demás bosques hay un recambio parcial de especies con disminución de linajes paranaenses y aumento de linajes chaqueños en el sentido **BAa→BAb→BTAB**. Este gradiente está regulado principalmente por la disponibilidad de agua en los suelos de los bosques.

La presencia de un sustrato de horizontes arcillosos de alta densidad aparente y bajísima permeabilidad combinada con pendientes prácticamente nulas, confieren al paisaje una escasa energía de drenaje.

Todas las unidades de bosque poseen distintos grados de limitantes topo-edáficas. El **BI** posee un tensor más frecuente e intenso, la inundación. Además, dada la baja capacidad de almacenamiento de agua útil del suelo, ante un período sin lluvias y sin inundación se seca rápidamente quedando sometido a un doble pulso de inundación y sequía. Pocas especies lo toleran, resultando en un bosque de baja diversidad y complejidad estructural. La sedimentación de limos en **albardones**, donde se asienta el **BAa**, favorece el desarrollo de suelos con buen drenaje, quedando exento de pulsos de anegamiento. Sin embargo, la alta pluviosidad ha favorecido la formación de un horizonte  $B_{2t}$ , que impide el buen desarrollo de raíces, limitando la explotación de agua a los horizontes por encima del mismo. El volumen de suelo útil disminuye hacia **BAb** y **BTAB**, aumentando la probabilidad de déficit hídrico. La baja probabilidad de que el **BAa** reciba aporte de agua por el río en momentos de déficit hídrico, sumado a su aleatoriedad, sugiere que este mecanismo **no** puede explicar las diferencias de diversidad y estructura entre los bosques estudiados. Estas, se deben principalmente a la capacidad de almacenamiento de agua útil para las plantas en los horizontes utilizados por las raíces, limitados por el horizonte  $B_{2t}$  y por la fluctuación de las napas colgantes durante los períodos húmedos. El **BAa** debería entonces ser considerado como la comunidad de Chaco Húmedo más cercana al climax climático.

Por lo tanto, el complicado patrón de paisaje del chaco oriental respondería principalmente a variaciones topográficas asociadas a diferencias en los suelos y pulsos de anegamiento. La coexistencia e interacciones de varios tipos de bosques con un ambiente herbáceo muy diverso hacen de éste un sistema muy particular. Tanto los pastizales como los bosques tienen gran importancia económica y el entender mejor su dinámica contribuye a mejorar el manejo.

## Introducción

La vegetación del este de la provincia de Formosa

ha sido motivo de atención para varios autores, especialmente fitogeógrafos, que encuentran en esta región un complicado patrón de vegetación. A pesar de la aparente homogeneidad geológica, del relieve extremadamente llano y de la uniformidad climática, en pequeñas extensiones, coexisten desde bosques y selvas hidrófilas hasta sabanas, y arbustales achaparrados espinosos con características morfológicas xerofíticas. Mientras que los primeros se caracterizan por la presencia de especies del Dominio Amazónico ([Cabrera](#), 1976), los últimos se caracterizan por especies de linajes chaqueños. Así, los vínculos fitogeográficos del área son inciertos y los bosques de la región han sido reiteradamente incluidos y excluidos de la vegetación chaqueña. La información que se presentará en las páginas siguientes puede ayudar a entender este complejo problema.

Los estudios sobre la relación de la vegetación con variables ambientales, especialmente con el régimen hídrico, han permitido caracterizar e interpretar el funcionamiento y estabilidad de los bosques del Chaco Oriental ([Placci](#), 1995). En este trabajo se analizarán los procesos ecológicos que regulan el funcionamiento y condicionan el complicado patrón de distribución de estos bosques haciendo especial énfasis en las tradicionalmente llamadas "selvas en galería".

Para ello, en la primera parte de este trabajo se resumen los antecedentes más relevantes sobre la geología, climatología, fitogeografía, edafología e hidrología que contribuyen a la interpretación de la región. En una segunda parte se realiza una definición de las unidades de bosque y se analiza el déficit y/o exceso hídrico en cada unidad, se identifican los condicionantes físicos de cada una, y a partir de allí, se discute su ajuste con el clima. Finalmente se resumen las conclusiones más relevantes del trabajo y se discuten las posibles proyecciones de las mismas a escala regional analizando la posición fitogeográfica de estos bosques.

### **Características generales del área**

Los bosques del este de la provincia de Formosa se

encuentran en el sector oriental de una gran región natural (en el sentido de Long, 1966, en [Morello y Adámoli](#), 1968) llamada "Gran Chaco". Esta es una vasta región llana, aparentemente homogénea, que cubre el centro-norte de Argentina, oeste de Paraguay, y sudeste de Bolivia cuyos límites son motivo de numerosas dudas y discusiones.

### *Geología*

Una de las principales características de la gran región Chaqueña es quizás su homogeneidad geológica. Se asienta sobre el Escudo Brasileño Pre-Cámbrico hundido a gran profundidad. Los terrenos precámbricos fueron denudados poco antes del comienzo del Paleozoico con lo que se formó una gran penillanura sobre la cual se asentaron los sedimentos posteriores ([Teruggi](#), 1970). Este basamento cristalino sufrió un sistema de fracturas regmáticas paralelas al eje Paraná-Paraguay y otro sistema menor perpendicular al primero (Padula y Mingramm, 1966 en [Morello y Adámoli](#), 1974), que como se verá más adelante aún hoy tienen incidencia sobre la dinámica de la región.

Durante el Paleozoico la región tuvo tres ingresiones marinas ([Teruggi](#), 1970) y a fines del Jurásico se produjeron grandes derrames de lava, abarcando toda la porción Oriental del Paraguay, sur de Brasil y Uruguay afectando en nuestro país principalmente las provincias de Misiones, Corrientes y parte noreste de Entre Ríos. Los basaltos así formados, al igual que las areniscas Gondwánicas sufrieron una fuerte erosión a fines del Cretácico (cuando se produjo la fractura del supercontinente Gondwánico) y los detritos fueron depositados en la depresión Chaqueña ([Teruggi](#), 1970).

Al comenzar el levantamiento de los Andes a comienzos del Terciario se produjo un hundimiento de la llanura chaqueña mientras que la Mesopotamia argentina junto con el Paraguay Oriental se sobreelevaban imponiendo así un límite neto entre ambas regiones separadas de aquí en más por historias geológicas diferentes ([Teruggi](#), 1970).

Ya hacia fines del Terciario y durante el Cuaternario inferior, el Chaco recibió los materiales

provenientes de la erosión de los Andes ([Groeber](#), 1955). Esta sedimentación predominantemente eólica de materiales finos (*Loess*), se produjo en toda la gran llanura Chaco-Pampeana, dando lugar a una topografía prácticamente plana y sin pendiente. En la región oriental de Formosa, este depósito infracuartario fue rebajado y erosionado por acción hídrica prácticamente hasta desaparecer y sobre éste se depositaron arcillas de origen lacustre poco o nada estratificadas a las que [Groeber](#) (1955) llama depósitos Lujanenses. Este estrato de arcillas es muy impermeable y facilita la formación de espejos de agua casi permanentes de escasa profundidad (0,5 a 1 m) y cubiertos por vegetación palustre de hasta 4 m de altura, localmente llamados "esteros". Finalmente sobre el Lujanense se depositan los materiales modernos que varían a lo largo del Chaco según los procesos geomorfológicos predominantes.

Así queda constituida la llanura chaqueña definida por [Popolizio](#) (1970) como un área de poca energía y amplitud de relieve con pendiente general hacia el eje del Paraná-Paraguay y rumbo medio hacia el ESE; con cotas medias de 100 msnm a la altura de Sáenz-Peña y 55 msnm en Resistencia.

### *Clima*

Existe un gradiente de disminución de las precipitaciones anuales en sentido E-W de aproximadamente 1 mm/Km, con valores máximos junto al eje Paraná-Paraguay (1200-1300 mm) y mínimos en una diagonal que va desde las Salinas Grandes en Córdoba hasta el límite de las provincias de Salta y Formosa (450 mm). Desde aquí hacia el oeste comienza a aumentar por efecto de las sierras subandinas.

Las precipitaciones son estacionales con un mínimo invernal y un máximo estival pero con una tendencia a un doble pico (a fines de primavera y otro mayor al comienzo del otoño). Las precipitaciones se originan en cuatro sistemas diferentes: el del Pacífico sur, el del Atlántico sur, el del Amazonas y el de lluvias locales ([Bruniard](#), 1962). Según el año, un área determinada recibe lluvias de los cuatro sistemas o sólo de uno o dos de ellos, lo

cual ocasiona una fuerte variabilidad pluviométrica interanual (20 y 30% de la media anual). En plena estación de crecimiento, cálida y húmeda, aparecen sequías cortas con consecuencias severas sobre la vegetación. Esto permite clasificar al clima del Chaco como muy cambiante con fuertes variaciones en períodos limitados de tiempo.

La temperatura sigue un gradiente perpendicular a las precipitaciones con disminución en sentido N-S. Prácticamente toda la región chaqueña está sometida a un régimen de heladas invernales pero con un largo período libre de heladas (más de 260 días al año) y muy pocas horas de frío efectivas (número de horas con temperatura menor a 7 °C entre los meses de mayo y octubre).

Como consecuencia de las características anteriores, existe un gradiente de déficit hídrico creciente con rumbo ESE-WNW y prácticamente toda la región está sometida a períodos de déficit hídrico. Si bien estas características climáticas rigen en toda la región Chaqueña, su importancia relativa no es uniforme y pueden encontrarse diferencias entre el Chaco Oriental y el resto de la región.

El este de Formosa puede caracterizarse como una zona de transición entre un clima subtropical húmedo con desarrollo de selva paranense al este y un clima subtropical semiárido con bosque chaqueño al oeste.

### *Suelos*

Los suelos del Chaco Oriental han sido formados bajo procesos aluviales hidromórficos, en condiciones de clima húmedo que en épocas pasadas (entre 1000 y 8000 años) han sido aún más húmedos ([Groeber](#), 1955; [Burgos](#), 1970). En las áreas con escurrimiento moderado se encuentran suelos Castaños y Grumosoles desarrollados a partir de los remanentes de limos loésicos y vegetación de bosques ([Bonfils](#), 1970). Mientras que los primeros presentan perfiles moderadamente evolucionados, los segundos son arcillosos con alto coeficiente de expansión y contracción. En áreas con peor drenaje, los fenómenos de hidromorfismo han impedido que los suelos alcancen un equilibrio con el clima ([Pritchett](#), 1990), dando lugar a suelos



Semipantanosos, Grumosoles hidromórficos, Gley subhúmicos, Aluviales, etc. (Burgos, 1970; Bonfils, 1970).

Una descripción más detallada de los suelos del área de estudio fue aportada por Renzuli (comunicación personal) quien describió los perfiles de las posiciones topográficas altas y bajas. En un área de menos de 100 Ha se puede encontrar todo un gradiente de suelos cuyos extremos corresponderían a los descritos por Renzuli (1986). En las partes más altas del relieve el perfil corresponde a la serie Pilagá, a la que Renzuli (1986) clasifica como Argiudol óxico, familia limosa fina, mixta, hipertérmica. En superficie posee un contenido excesivo de materia orgánica que decrece a pobre en profundidad. Presenta un contenido alto en fósforo disponible, rico en potasio, calcio y magnesio. No presenta problemas de sales ni de sodio. Son suelos profundos con buen contenido de humedad. Su principal limitación es la susceptibilidad de erosión.

El suelo de los pastizales inundables es descrito por Renzuli (1986) como serie Cigüeña a la que clasifica como un Natracualf albico, familia limosa fina, mixta, hipertérmica. Posee buen contenido de materia orgánica en los primeros 7 cm que decrece a pobre en profundidad. Poseen un contenido medio a bajo de fósforo asimilable y normal en cuanto a potasio. A partir de los 50 cm de profundidad tienen un alto porcentaje de sodio de cambio. Su profundidad efectiva es muy somera y su principal limitación es la anegabilidad, acidez y contenido de sodio (moderadamente alcalino).

### Hidrología

Cuando se compara la zona oriental del Chaco con el resto de esta región, llama la atención la extensa red hidrográfica de cursos de agua propios que comienzan aproximadamente en la isohieta de 700-800 mm y el gran número de cañadas y esteros. Esta diferencia ha sido utilizada para establecer el límite entre el Chaco Occidental y el Chaco Oriental (Ragonese y Castiglioni, 1970). Este último, abarcaría así unos 82.700 Km<sup>2</sup> de los cuales más de la mitad está sujeto a anegamiento periódico por lluvias locales y desbordes fluviales. La dinámica de escurrimiento es clave para comprender el funcionamiento del paisaje (Neiff, 1986b).

Hay un conflicto latente de desagües: el de la red fluvial local y el del Paraná-Paraguay. Cuando las dos redes crecen al mismo tiempo, el Paraná-Paraguay endica a sus tributarios los que desbordan produciendo inundaciones extraordinarias (Morello y Adámoli, 1974). Hay baja capacidad de evacuación hídrica, los suelos son impermeables y las lluvias abundantes, por lo que el sistema entra periódicamente en *stress* por acumulación de agua (Neiff, 1986a). Pequeñas diferencias topográficas condicionan el tiempo de permanencia del agua en el suelo que se reflejan en el patrón de vegetación.

Se trata de sistemas de buena recurrencia tanto en las fechas en que ocurren las crecientes y estiajes como en la magnitud que alcanza cada evento; esta predecibilidad hidrológica tiene gran importancia en el ajuste vegetación-ambiente. Las sequías e inundaciones extraordinarias se producen a intervalos de 5 a 10 años. En este medio se encuentran especies de mayor anfiterancia de modo que estas situaciones de *stress* no producen por si solas modificaciones drásticas en el paisaje (Neiff, 1986a).

### Fitogeografía

La aparente homogeneidad de la llanura chaqueña se ve afectada no sólo por un gradiente climático sino también por la fracturación del basamento cristalino a que se

por Cabrera, quien la incluye en el Dominio homónimo. En este esquema, la Provincia Chaqueña limita al este con la Provincia Paranaense (perteneciente a un Dominio Amazónico) (Fig. 1). Según Cabrera los límites entre el



Fig. 1. Distribución del Chaco y ecoregiones adyacentes en Argentina, Paraguay y Brasil.

hizo referencia anteriormente. Los pequeños movimientos ascendentes y descendentes de los bloques así formados son aún evidentes en superficie a pesar de la enorme cantidad de sedimentos depositados sobre ellos. Repercuten sobre todo el sistema de drenajes del Chaco y han favorecido la acción de ciertos procesos geomorfológicos sobre otros (Morello y Adámoli, 1968; 1974). Las pequeñas diferencias de altitud entre bloques (del orden de la decena de metros) y el proceso geomorfológico dominante (erosión o sedimentación; eólico, fluvial o lacustre) junto con el gradiente climático, son los principales responsables de la alta heterogeneidad paisajística que existe en el Chaco y que ha llevado a diferentes clasificaciones y subdivisiones según el criterio empleado. A diferencia de otras regiones del país los factores ambientales que modelan al Chaco están mejor estudiados que la vegetación en sí y la relativa escasez de estudios fitosociológicos dificultan su clasificación (Prado, 1993a).

Los límites para la Provincia fitogeográfica Chaqueña han sido muy discutidos (Erenguelli, 1941; Cabrera, 1953, 1970, 1976; Ragonese y Castiglioni, 1970). Quizás los límites más aceptados sean los propuestos

Dominio Chaqueño y el Amazónico no son netos ni mucho menos y toda la región de la cuenca del río Paraguay constituye un inmenso ecotono, o zona de transición, en la cual se entreteteje un complicado mosaico de bosques intermedios, sabanas y esteros donde se mezclan elementos chaqueños y amazónicos. En 1980 Cabrera y Willink, desde una óptica biogeográfica, desplazan los límites de la Provincia Chaqueña hacia el este abarcando una angosta faja al este del río Paraguay y gran parte del territorio de Corrientes.

Prado (1991, 1993b) encuentra mayor similitud entre la selva de ribera y el monte alto o Urundayzal del Chaco Oriental (al que denomina **Bosque Transicional Austro Brasileño**) con el bosque pedemontano subandino (o bosque de transición en el NOA) que con el resto de los bosques típicamente chaqueños. Descarta completamente como vegetación chaqueña a las selvas de ribera, bosque en galería y al bosque pedemontano subandino, mientras que coloca al Bosque Transicional Austro-Brasileño como una unidad más emparentada a la Provincia Paranaense que a la Chaqueña. Considera al Bosque Transicional Austro-Brasileño como la comunidad climácica del Chaco Oriental,

mientras que los quebrachales, palmares, algarrobales y cardonales son considerados como comunidades pertenecientes al Chaco sub-húmedo que entran en este sector como comunidades edáficas. En su nueva propuesta establece el límite este de la Provincia Chaqueña en una línea paralela al eje Paraná-Paraguay a unos 100 Km al

aproximación, estos autores (1967; 1968) dividen a la región chaqueña en 5 subregiones: Chaco-serrana, Chaco-leñosa, Chaco de Parques y Sabanas Secas, Chaco de Pastizales y Sabanas y Chaco de Esteros, Cañadas y Selvas de Ribera. Las dos últimas están incluidas dentro del Chaco Oriental de [Ragonese y Castiglioni](#) (1970), mientras que la subregión

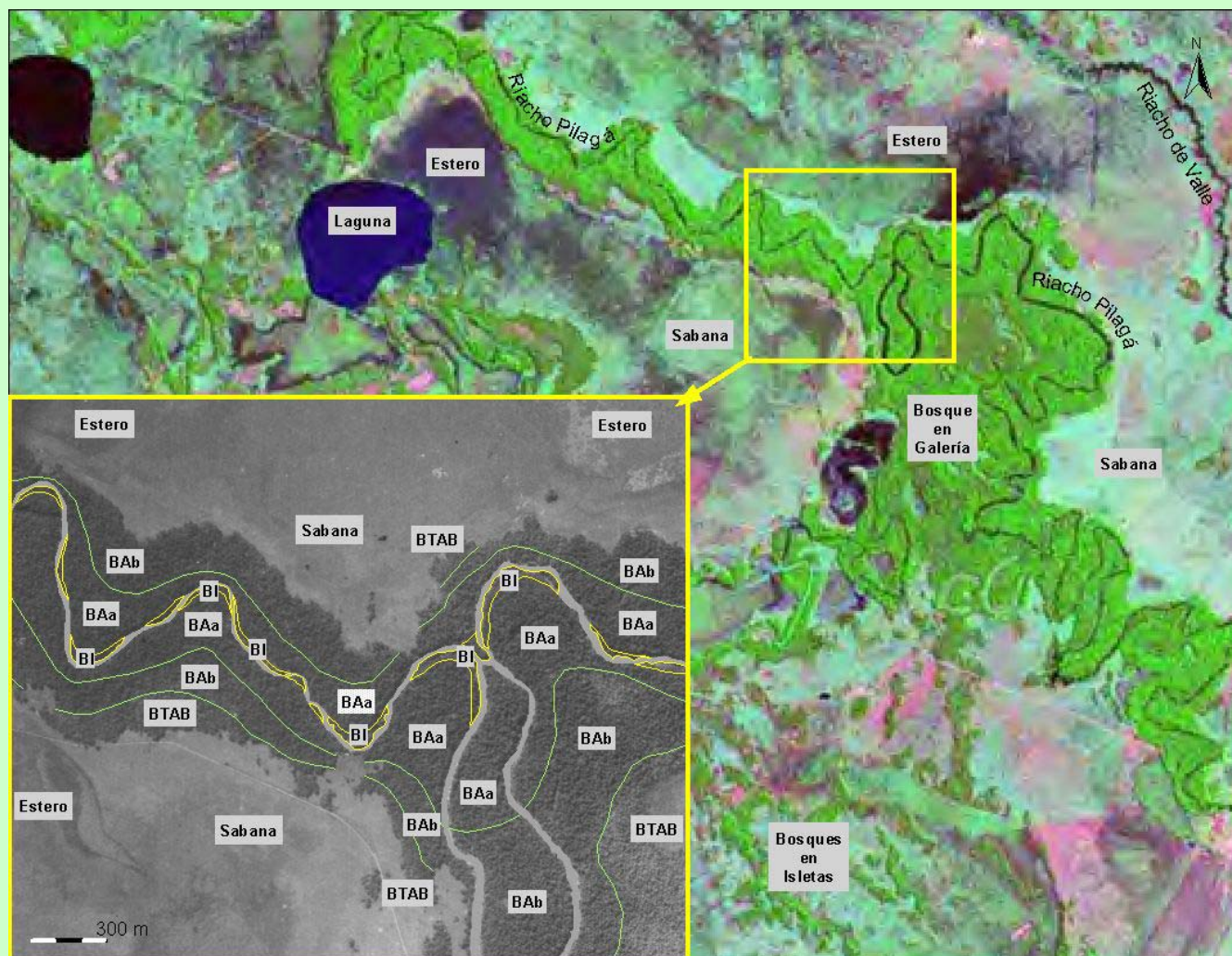


Fig 2. Unidades de vegetación en el sector estudiado del Chaco Oriental.

oeste del mismo.

[Morello y Adámoli](#) (1967; 1968; 1973; 1974) trabajando desde una perspectiva fitoecológica y considerando al Chaco como región natural, han dividido a la región de diferentes maneras a lo largo del tiempo. Colocan el límite este en el eje río Paraguay hasta su confluencia con el río Paraná, el borde occidental de los Esteros del Iberá en Corrientes (coincidiendo con el límite de las lavas volcánicas del Terciario) hasta encontrarse nuevamente con el río Paraná a los 29° S. En una primera

del Chaco de Parques y Sabanas Secas es lo que estos últimos autores consideran como zona de transición entre Chaco Oriental y Occidental. A su vez dividen al Chaco en 116 subunidades a las que llaman GUVAs (Grandes unidades de vegetación y ambiente) definidas como un área homogénea en que se repite un mismo modelo geomorfológico, de suelos, de vegetación, recursos, posibilidades y problemas. En contribuciones posteriores ([Morello y Adámoli](#), 1973; 1974) el Chaco aparece aún más subdividido.



Los bosques analizados en el presente trabajo corresponderían a la subregión de “esteros, cañadas y selvas en galería” propuesta por [Morello y Adámoli](#) (1973, 1974). A continuación se describe con mayor detalle la vegetación de los mismos.

### Unidades de bosques húmedos del Chaco Oriental

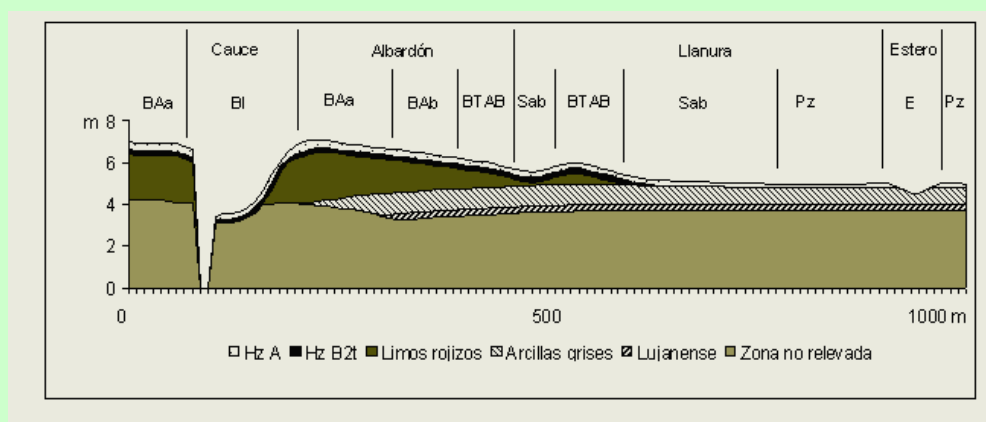
Los bosques del este de la provincia de Formosa, ocupan el segundo lugar (después de la selva Misionera) en el rango de riqueza de árboles, entre los ecosistemas de bosques naturales de Argentina ([Brown et al.](#), 1993; [Placci y Giorgis](#), 1993). Su flora es muy rica en especies madereras por lo que han sido intensamente explotados.

Las descripciones de los diferentes bosques están basadas en los censos realizados por [Placci](#) (1995) en el riacho Pilagá. Los mismos fueron hechos en las siguientes unidades de paisaje: Bosque de Inundación, Bosque de Albardón e isletas de bosque. A partir del análisis florístico y estructural de los datos obtenidos, se pudieron determinar las siguientes unidades de bosque a) **Bosque de Inundación (BI)**, en las zonas bajas cercanas al río b) **Bosque Transicional Austro-Brasileño (BTAB)** que incluye a los bosques en isletas y a los del borde de los albardones, c) **Bosque de Albardón Alto** que abarca los bosques cercanos al río, ubicados en la zona más alta del albardón, d) **Bosque de Albardón Bajo**, donde se incluyen los bosques distribuidos entre los anteriores, es decir en el borde del albardón (Fig. 2 y 3).

La Tabla 1 reúne valores comparativos de diferentes parámetros estructurales para cada tipo de bosque e individuos mayores a 5 de DAP. En los apéndices 1 a 3 se presentan los valores de densidad, área basal e índice de valor de importancia de las especies registradas en cada uno de los tipos de bosques. A fin de discutir los vínculos fitogeográficos de estos bosques con otros del subtrópico sudamericano se indica la distribución de las especies ([Placci](#), 1995). A partir de estos datos se considera como especies chaqueñas a aquellas que, pudiendo o no estar en otras unidades, también se encuentran en el Chaco Occidental; especies del chaco húmedo a aquellas para las cuales el autor no conoce otra área de distribución y especies extrachaqueñas a aquellas que no se encuentran en el chaco seco y además de estar en el chaco húmedo, son frecuentes en otras unidades como la selva pedemontana de las Yungas, la Selva Paranaense o el arco pleistocénico (ver [Prado](#), 1991, 1993ab). Las especies consideradas como del Chaco Oriental probablemente también sean especies extrachaqueñas ya que, dada la baja diversidad del Chaco Occidental, difícilmente una especie pase desapercibida, mientras que la presencia de ellas en otros bosques húmedos podría fácilmente no ser registrada.

#### *Bosque de inundación (BI).*

Se distribuyen en franjas de un ancho de 20 a 100 m y largos variables, generalmente menores a 200 m (Figs. 2 y 3). Se encuentran en posiciones topográficas muy bajas,



**Fig. 3.** Perfil idealizado y realizado (relación ejes X / eje Y = 1:100). Se indican los principales estratos del suelo y las unidades de vegetación asociadas a cada situación: **BI** = Bosque de Inundación; **BAA** = Bosque de Albardón Alto; **BAb** = Bosque de Albardón Bajo; **BTAB** = Bosque Transicional Austro-Brasileño; **Sab** = Sabana (incluye espartillares, algarrobales, raleras y palmares); **Pz** = pastizal inundable; **E** = estero ([Placci](#), 1995).



sometidas a inundaciones periódicas (Fig. 4) y sequías (Fig. 5), en la margen cóncava de los meandros del río, lo que sugiere su origen en procesos de sedimentación de bancos de

las demás unidades de bosque del área (Tabla 1). La mayoría de las especies que se encuentran en este bosque pueden ser consideradas como **exclusivas** del mismo.

Unidad de bosque		BI	BAa	BAb	BTAB
Sup. censada (m <sup>2</sup> )		4.000	10.000	7.000	6.000
Densidad (ind/ ha)	Arboles	1190 ± 61	1767 ± 174	1769 ± 274	1520 ± 294
	Lianas	85 ± 55	172 ± 58	56 ± 44	22 ± 28
	Muertos	125 ± 30	53 ± 21	71 ± 48	55 ± 24
Area basal (m <sup>2</sup> /ha)	Arboles	34 ± 12	36 ± 4	36 ± 8	28 ± 3
	Lianas	0,9 ± 0,7	0,9 ± 0,6	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,1
	Muertos	1,0 ± 0,6	1,4 ± 1,7	1,4 ± 1,2	1,9 ± 2
Nº de Sp en 0.1 ha		8 ± 1	18 ± 3	22 ± 5	27 ± 3
Nº de Sp Totales		13	46	47	54
'H (a partir de densidad)		1.3	2.8	3	3
'H (a partir de área basal)		1,8	1,6	2,7	3,2
Indice de complejidad		27,4	49,7	57,8	42,7
Altura máxima promedio		13,6	15,5	14,7	14,1

**Tabla 1.** Parámetros estructurales (promedio ± desvío estándar) de las cuatro unidades de bosque relevadas en el riacho Pilagá, Formosa, considerando individuos mayores o iguales a 5 cm de DAP. **BI:** Bosque de Inundación; **BAa:** Bosque de Albardón alto; **BAb:** Bosque de Albardón Bajo y **BTAB:** Bosque Transicional Austro-Brasileño (Placci, 1995).

arcillas.

Es un bosque denso de unos 13 m de altura y muy escasos emergentes que superan los 20 m, con un sotobosque muy abierto. El suelo está prácticamente desnudo y sólo crecen renovales de las especies arbóreas de esta unidad.



**Fig. 4.** Bosque de inundación sobre el Riacho Pilagá en creciente.

Se caracteriza por la presencia de pocas especies. El 70 % de las 13 especies son consideradas como extrachaqueñas y el 30% restante como especies del Chaco Oriental. Dos especies arbóreas (*Ocotea diospyrifolia* y *Pouteria glomerata*) aportan el 69.6% de la densidad total (Apéndices 1 a 3). Estas características le confieren una complejidad estructural y un índice de diversidad menor al de

Estos bosques presentan una mayor abundancia de individuos de categorías de DAP intermedias comparada con los demás bosques del área. Esto, junto a los bajos desvíos estandar de los valores de densidad y número de especies en 0.1 ha, indican una mayor homogeneidad espacial de su estructura comparada con aquellos.

#### *Bosque de albardón alto (BAa).*

Representa aproximadamente el 50% de la superficie del bosque de albardón y ocupa sus porciones más altas y cercanas al río (Fig. 2, 3 y 6). Igual que el **BAb** y el **BTAB** presenta una alta complejidad estructural dada por su elevada densidad, número de especies y altura del dosel, que junto a los índices de diversidad lo distinguen claramente del **bosque de inundación** (Tabla 1).

Es un bosque denso con un dosel de unos 15 m de altura y, en los sitios poco explotados, existen numerosos emergentes que alcanzan hasta 25 m. El sotobosque es muy abierto en los primeros dos metros de altura pero se hace muy denso entre los 2 y 7 m. El interior es muy umbrío, con el suelo casi desprovisto de vegetación herbacea y cubierto por una gruesa capa de hojarasca (Fig 7).

Bosque	BI (+)	BI (-)	BI-BAa	BAa	BAb	BTAB
Altura relativa (m)	4	5	6	7	6	5.5
<b>Euphorbiaceae</b>						
<i>Actinostemon sp</i>			*	***	**	
<i>Adelia spinosa</i>				*	***	*
<i>Sebastiania brasiliensis</i>					**	***
<b>Myrtaceae</b>						
<i>Psidium kennedianum</i>	***	**				
<i>Eugenia hyemalis</i>	*	***	*			
<i>Eugenia ovalifolia</i>			***	*	**	***
<i>Eugenia uniflora</i>			***	*	**	***
<i>Eugenia moraviana</i>			*	***	*	**

**Tabla 2.** Distribución de especies de Euphorbiaceae y Myrtaceae a lo largo del gradiente de bosques. \* = rara; \*\* = frecuente; \*\*\* = muy importante. **BI (+)** (Bosque de Inundación Típico), **BI (-)** (Bosque de Inundación más alto, con menor pulso de inundación), **BI-BAa** (límite entre Bosque de Inundación y Bosque de Albardón Alto), **BAa** (Bosque de Albardón Alto), **BAb** (Bosque de Albardón Bajo) y **BTAB** (Bosque Transicional Austro-Brasileño (Placci, 1995).



**Fig. 5.** Bosque de inundación Sobre el Riacho Pilagá en un momento de sequía.

En este bosque, el 82,6% de las especies son consideradas como extrachaqueñas, el 15,2% como del Chaco Oriental y sólo el 2,2% restante como chaqueñas. Las especies de mayor importancia son: *Actinostemon sp*, *Calycophyllum multiflorum* y *Trichilia catigua*. En un segundo lugar aparecen: *Gleditsia amorphoides*, *Patagonula americana*, *Myrcianthes pungens* y *Chrysophyllum gonocarpum*. Presenta especies **exclusivas** que cuando se encuentran en otro tipo de bosque aparecen en densidades muy bajas como: *Phytolacca dioica*, *Pentapanax warmingiana* y *Casearia gossypiosperma*, *Casearia sylvestris*, *Fagara rhoifolia* y *Ficus luschnathiana*.

La distribución de la densidad en clases diamétricas indica una alta importancia de las clases de diámetros menores, lo que se debe principalmente a la presencia de un abundante estrato arbóreo inferior dominado por

*Actinostemon sp* (1070 ind. > a 5 cm de DAP por hectárea), acompañada por *Trichilia catigua* (215 ind. > a 5 cm de DAP por hectárea). Entre ambas aportan el 65 % de la densidad total del bosque.

Si bien más del 85% de los individuos de *Actinostemon sp* son menores a 10 cm de DAP, esta especie mantiene su importancia aún al considerar sólo los individuos



**Fig. 6.** Bosque de albardón alto sobre la margen convexa de un meandro del Riacho Pilagá.

mayores a 10 cm de DAP. Está presente en densidades menores en el **BAb** y como individuos aislados en el **BTAB**. Desaparece por completo en el **BI**, pudiendo considerarse como una especie **exclusiva** del bosque de albardón (Tabla

2).

*Bosque de albardón bajo (BAb).*

Este tipo de bosque representa el 40% de la superficie del bosque de albardón, ocupando sus partes medias y externas y quedando encerrado por el **BAa** por un lado y el **BTAB** o el pastizal alto por el otro (Fig. . 2, 3 y 7).

El 72,1% de las especies de esta unidad de bosque son consideradas como extrachaqueñas, el 18,6% como del Chaco Húmedo y el 9,3% restante como chaqueñas. Está conformado por especies **preferentes del BAa** y del **BTAB** pero con distintas dominancias. No tiene especies **exclusivas**.

El alto número de especies más la elevada densidad (1956 ind. de más de 5 cm de DAP por hectárea), confieren al **bosque de albardón bajo** la mayor complejidad estructural entre los bosques del área (Tabla 1). La densidad de *Actinostemon sp.*, si bien elevada, disminuye en más del 50% respecto del **BAa** y el sotobosque es compartido con *Trichilia catigua*, *Adelia spinosa*, *Eugenia uniflora* y *Sebastiania brasiliensis* (Tabla 2). Este estrato arbóreo inferior es cerrado entre los 0 y 2 m, lo que sumado a la aparición de parches de bromeliáceas terrestres, dificultan el desplazamiento (Fig. 8).



Fig. 7. Pastizal y borde externo del Bosque de Albardón Bajo.

Las especies más importantes del estrato arbóreo son: *Patagonula americana*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Gleditsia amorphoides*, *Ruprechtia laxiflora*, *Diplokeleba floribunda*, *Bumelia obtusifolia*, *Myrcianthes pungens*, *Tabebuia ipe* y *Terminalia triflora*. No existen especies claramente dominantes, sino más bien, hay una codominancia



Fig. 8. Interior del Bosque de Albardón Bajo. entre un número mayor de especies.

*Bosque transicional austro-brasileño (BTAB).*

Representa aproximadamente el 7% del bosque de albardón (sus porciones más externas) y junto con las isletas propiamente dichas alcanza aproximadamente el 25% de la totalidad de bosques del área de estudio (Fig. . 2, 3 y 9).

Es un bosque más abierto y bajo que los anteriores, con un dosel de 14 m y escasos emergentes, si bien estas características fisonómicas pueden ser consecuencia de la intensa explotación que han recibido (Fig. 10). El sotobosque es muy diverso, denso y espinoso con dominancia de *Celtis pubescens*, *Goldmania paraguayensis*, *Eugenia uniflora*, *Eugenia ovalifolia* y *Sebastiania brasiliensis* (Tabla 2). El suelo con abundante vegetación herbácea llega a estar totalmente cubierto por bromeliáceas terrestres.

Es la unidad de bosque con mayor proporción de especies chaqueñas; sin embargo, el 62,3% son extrachaqueñas, el 17% del Chaco Húmedo y el 20,8% restante chaqueñas. Las especies más características del dosel arbóreo son *Caesalpinia paraguariensis*, *Astronium balansae*, *Diplokeleba floribunda*, *Bumelia obtusifolia*, *Terminalia triflora*, *Pisonia zapallo* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Estas son acompañadas por especies compartidas con los otros tipos de bosque como *Phyllostylon rhamnoides*, *Ruprechtia laxiflora*, *Patagonula americana* y *Myrcianthes pungens*. El quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*) nunca es dominante y aparece con muy baja frecuencia.

La densidad, área basal y altura son menores a las



obtenidas para los bosques de albardón, otorgándole un menor índice de complejidad. Sin embargo, el elevado número de especies que lo componen, especialmente considerando los individuos mayores a 5 cm de DAP ( $27 \pm 3$  spp. por décimo de hectárea) le confieren el mayor índice de diversidad (Tabla 1).



Fig. 9. Isletas de Bosque Transicional Austrobrasileño.

### Las unidades de bosque como gradiente continuo

La secuencia **BAa-BAb-BTAB** más que conformar una unidad homogénea, es en realidad un gradiente continuo, que ha sido dividido en tres sub-unidades. En el sentido **BAa→BAb→BTAB** de este gradiente se observa un aumento del número de especies de linajes chaqueños, pero con una permanencia de un buen número de especies de linajes paranaenses. Así, este gradiente de bosques parecería estar más fuertemente vinculado con la selva paranaense y el bosque pedemontano de las Yungas del N.O.A. que con la vegetación chaqueña (Brown *et al.*, 1993; Prado, 1993a,b). Más adelante se volverá sobre este tema para discutir la posición de estos bosques en un contexto regional.

Una porción de 50 Ha de bosque ribereño puede quedar dividida hasta en cuatro tipos de bosques (incluyendo al bosque de inundación). Esta subdivisión, por demás minuciosa para una unidad fisonómica de bosque tan pequeña en extensión (en escala de paisaje) como es el bosque ribereño, pretende dar un marco de referencia preciso para todo el análisis posterior, pero siempre deberá tenerse en cuenta que la misma persigue un objetivo meramente práctico y que los vínculos florísticos entre las

distintas porciones del gradiente **BAa-BAb-BTAB** son muy grandes inclusive entre sus extremos.



Fig. 10. Árboles emergentes sobre un dosel de especies arbóreas bajas típicas de sitios con explotación maderera.

La elevada densidad de árboles que presentan estos bosques, en todas sus categorías de diámetro, sumadas a su elevada diversidad, manifiestan el buen estado de conservación de los mismos a pesar de la explotación maderera sufrida. Esto sugiere una dinámica forestal de alta resiliencia a un régimen de disturbios.

### Cambio de especies del sotobosque a lo largo del gradiente

El cambio de especies a lo largo de las unidades de bosque descriptas incluye algunos grupos de especies de una misma familia o género que ocupan una posición similar en la estructura del bosque pero en diferentes sectores del gradiente.

A lo largo del gradiente **BAa-BAb-BTAB** se observa que *Actinostemon sp* es una Euforbiácea dominante del sotobosque en el **BAa** que si bien se mantiene hacia el **BAb** tiende a ser reemplazada por otra Euforbiácea, *Adelia spinosa*, y ésta a su vez es reemplazada casi por completo en el **BTAB** por otra Euforbiácea de sotobosque, *Sebastiania brasiliensis* (Tabla 2).

Un caso aún más marcado en cuanto a los límites de distribución a lo largo del gradiente se ve en especies de Mirtáceas acompañantes del sotobosque; en las porciones más inundables del **BI** se encuentra *Psidium kennedianum*; en **BI** algo más elevados y con pulso de inundación menos frecuente aparece con mayor frecuencia *Eugenia hyemalis*; ya en el límite del **BI** con **BAa** donde las inundaciones son



muy poco frecuentes aparecen *Eugenia uniflora* y *Eugenia ovalifolia*. La Mirtácea de sotobosque más común en el **BAa** es *Eugenia moraviana* mientras que en el **BAb** y **BTAB** vuelven a ser más comunes *E.uniflora* y *E.ovalifolia* (Tabla 2).

### Disponibilidad hídrica de las distintas unidades de bosque

En los bosques de tierras bajas de América tropical la distribución de las lluvias y la evapotranspiración determinan un gradiente hídrico que resulta en la secuencia: bosque pluvial tropical → bosque siempreverde estacional → bosque deciduo → bosque espinoso → arbustal espinoso → arbustal desértico (Beard, 1955). A lo largo de este gradiente disminuye la altura de los árboles, la densidad y la complejidad del bosque y aumentan las adaptaciones morfo-fisiológicas para resistir o evitar el estrés hídrico (Medina, 1983).

La transición de tipos de bosques que comprende desde la Selva Paranaense en Misiones hasta el Monte Chaqueño árido en el oeste del Chaco y Formosa puede analogarse a la secuencia descrita por Beard (1955), sin embargo en este caso no solo responde al gradiente hídrico sino también al aumento de los fríos invernales (Sarmiento, 1972). En el área correspondiente al Chaco Húmedo, a pesar de que las características climáticas pueden considerarse como homogéneas, se encuentra un complicado patrón de vegetación que comprende bosques fisonómicamente diferentes incluyendo los descriptos anteriormente.

Estudios sobre ecología de sabanas y bosques tropicales revelan que la disponibilidad de nutrientes y de agua en el suelo útil para los vegetales constituyen los factores claves que determinan la vegetación de un sitio (Huntley y Walker, 1982; Sarmiento, 1984). Esta última, si bien depende de las características locales del clima, está a su vez regulada por la topografía, el tipo de suelo y la profundidad de la napa freática (Ricklefs, 1973; Lugo, 1982, 1983, 1990; Lugo *et al.*, 1990ab; Frangi, 1983; Medina, 1983; Crawley, 1986; Kangas, 1990; Burnett *et al.*, 1997;

Clark *et al.*, 1998).

Otro nivel de factores que influyen produciendo cambios importantes sobre el tipo de vegetación asentada en un sitio, comprende a las interacciones planta-herbívoro, los disturbios naturales y la actividad humana (Frost *et al.*, 1985).

En el Chaco Oriental, los tradicionalmente llamados **bosques en galería** están conformados por dos unidades, **BI** y el gradiente **BAa-BAb-BTAB**, cuyas diferencias en composición y estructura sugieren distintos vínculos con el régimen hidrosedimentológico del río. El gradiente **BAa→BAb→BTAB** estaría regulado principalmente por: a) una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil para las plantas (disminución de la profundidad del suelo), b) una disminución en el drenaje del exceso de agua y por c) un aumento de la influencia de napas colgantes (menor profundidad de las arcillas de base). Todas estas variables, que se analizan a continuación, están directamente relacionadas con la altura topográfica de cada sitio.

### Relación entre topografía y la vegetación

La figura 3 representa un perfil esquematizado y sobrealzado del área de estudio (relación eje X / eje Y = 1:100), en el que se muestra la posición topográfica relativa de las unidades de bosque. En esta figura se destaca que la posición topográfica más elevada (7 m, llegando en ciertos casos a 7,50 m) se encuentra en la cumbre del albardón a ambos márgenes del río desde donde desciende hacia el fondo del cauce (cota 0) y en el otro sentido hasta el fondo del estero hasta cota 4,50 m.

En el área comprendida entre la cumbre del albardón y el fondo del cauce se presentan situaciones topográficas diferentes a cada margen del río. En la margen convexa de cada meandro, el río va erosionando al albardón, produciendo una barranca abrupta, con raíces expuestas (Fig. 6) y árboles caídos. En la margen cóncava en cambio, se producen bancos de sedimentación en forma de media luna a lo largo del meandro con un ancho que raramente

supera los 50 m y una altura de 3 a 4 m sobre el fondo del cauce del río.

La pendiente entre la cumbre del albardón (con bosque de albardón alto) y estas planicies (con bosque de inundación) oscila entre el 50 y 100%; así, la transición entre ambas comunidades es una angostísima faja paralela al río de importancia prácticamente despreciable. Desde esta planicie hasta el fondo del cauce, la caída es abrupta.

El resto del paisaje, desde la cumbre del albardón hasta el fondo del estero, puede ser separada en tres sectores topográficamente bien definidos:

- i. **Albardón:** comprende desde la cumbre del albardón (7 a 7,50 m) hasta el borde externo del mismo (6 a 5,50 m) con un ancho que oscila entre los 200 y 500 m (pendiente entre 0,5 y 1%). La vegetación de este gradiente topográfico comprende todas las unidades de bosque que en las descripciones realizadas en los párrafos anteriores fueron llamadas **bosque de albardón alto (BAa)**, **bosque de albardón bajo (BAB)** y **bosque transicional austro-brasileño (BTAB)** agrupadas en el gradiente **BAa-BAb-BTAB**. Además comprende algunos sectores de **"espartillares"**, comunidad dominada por *Elionurus muticus*, que tendrían su origen en procesos antrópicos (Eskuche, 1992).
- ii. **Llanura:** comprende desde el límite externo del albardón (5,50 a 6 m) hasta el borde del estero (5,00 m). Es el sector más variable en cuanto a su extensión en el paisaje pudiendo abarcar varios kilómetros. En el caso particular del área de estudio, en que se encuentra un estero cercano al albardón, la pendiente oscila entre 0,1 y 0,3%; cifras que pueden llegar a una pendiente prácticamente nula en otras áreas. Este sector del gradiente topográfico que no es objeto de análisis en este trabajo, ha sido caracterizado como un complicado gradiente de comunidades herbáceas asociadas a las pequeñas diferencias de nivel que regulan el tiempo de permanencia del anegamiento por lluvia o desbordes del río (Morello y Adámoli,

1967; Morello, 1970b). Entre éstas se destacan los **"pajabobales"** con dominancia de *Paspalum intermedium* en los sitios más bajos, el **"pajonal de paja amarilla"** (dominado por *Sorghastrum agrostoides*) y los **"palmares"** de *Copernicia alba* en los sitios más altos (Fig 11). Salpicados a manera de isletas en la matriz de pastizal pueden existir pequeñas elevaciones (hasta 5,50 o 5,75 m) con **"raleras"**, **"algarrobales"** o **"quebrachales"**.

- iii. **Estero:** Comienza en el borde del estero (5,00 m)



Fig. 11. Variación vegetacional asociada a un gradiente topográfico: estero con achirales (adelante), pastizal con palmars (medio) y Bosque de Albardón Bajo (fondo).

desde donde cae al fondo del estero (4,50 m), con pendiente de 1 a 5% (elevada para el área). Este gradiente incluye los **"peguajosales"** o **"achirales"** de *Talia* sp, **"pirizales"** de *Scirpus* sp, *Cyperus* sp y *Typha* sp, **"carquejales"** de *Baccharis* sp (Morello y Adámoli, 1967).

#### Probabilidad de inundación

Los bosques de inundación se encuentran en la margen del río entre 3,5 y 4,5 m por encima del fondo del cauce. Cuando el río alcanza dichas cotas comienzan a inundarse, llegando a tener hasta 3 m de agua (cota 6,5 m). Los bosques de inundación están sometidos a una inundación promedio de 108 días al año para cota 3,5 m y 78 días al año para cota 4.5 m con un máximo registrado de 242 y 198 días respectivamente (valores calculados para el período de 15 años comprendido entre 1978-1992); sin embargo existen años en que no se inundan. El pico de máxima probabilidad de inundación es en el mes de mayo y el de mínima durante agosto y septiembre.

Por encima de la cota de 5 m, el nivel alcanza el de los pastizales inundables. A medida que el río aumenta su nivel, encajonado entre los albardones a cada margen, aumenta el reflujo de agua desde el río hacia los esteros y pastizales a través de los canales que sirven de drenaje durante los períodos de estiaje. Por esta razón la probabilidad de inundación disminuye rápidamente por encima de esta cota.

En 1982 gran parte de la región estuvo afectada a importantes inundaciones. No obstante, entre los meses de noviembre y diciembre el río se mantuvo por encima de cota 6,5 m durante 7 días; situación que se repitió durante las inundaciones de 1986 (abril a junio) en que el río superó dicha cota durante 16 días. En ninguna de estas ocasiones el río superó la cota de 6,75 m. Dado que la cumbre del albardón se encuentra en los 7 m, el río no llegó a bañar al bosque de albardón alto; sólo una pequeña franja de este bosque, que se encuentra entre la cumbre del albardón y el bosque de inundación, es afectada por estas inundaciones extraordinarias. Sin embargo esta franja no constituye un **BAa** típico y más bien debe ser considerado como una franja ecotonal.

#### *Nivel freático*

El estero, podría ser considerado como un cuerpo de agua permanente, y solo ausente durante sequías muy prolongadas. La cota del espejo de agua en el mismo (5 m), se encuentra a sólo **50 cm por debajo** del nivel en que comienzan a aparecer las unidades de Bosque Transicional Austro-Brasileño (5,50 m) y de albardón pero entre **1 y 1,50 m por encima** del nivel del Bosque de Inundación. Esto indicaría a priori una freática con pendiente desde el estero hacia el cauce del río (Fig. 3). Así, El Bosque Transicional Austro-Brasileño tendría mejor acceso a la freática que al bosque de albardón alto.

Se ha comprobado que durante la época seca no existe aporte de agua por freática. Por el contrario, durante el período húmedo se detectó la aparición de napas freáticas colgantes en el pastizal, consecuencia de la elevada

impermeabilidad del sustrato (Placci, 1995).

#### *Estratificación del sustrato*

Aproximadamente a cota 3,5 m existe un sedimento arcilloso de color blanquecino correspondiente a lo que Groeber (1955) llamó Lujanense. Esta capa sedimentaria (que se presenta a lo largo de todo el gradiente), puede considerarse como un estrato de base sobre el que se han apoyado los depósitos que marcan las diferencias entre los bosques. Este estrato de base se encuentra a sólo 1,50 m de profundidad en los pastizales inundables y a más de 3 m en el albardón (Fig. 3).

Por encima del estrato Lujanense se encuentra una capa de arcillas color gris plomizo de aproximadamente 50 cm de espesor. Esta también fue hallada a lo largo de todo el gradiente topográfico.

El estrato siguiente superior está constituido por arcillas de color gris oscuro con un espesor que oscila entre los 30 y 60 cm. Es el estrato más superficial que se encuentra a lo largo de todo el gradiente topográfico. Su techo está a sólo 50 cm de profundidad en el pastizal inundable y a una cota de 4,5 m. En el albardón, aparece recién a los 3 m de profundidad y a una cota de cota 4 m. En la Fig. 3 estas arcillas se han graficado junto con las anteriores bajo el nombre de “arcillas grises”.

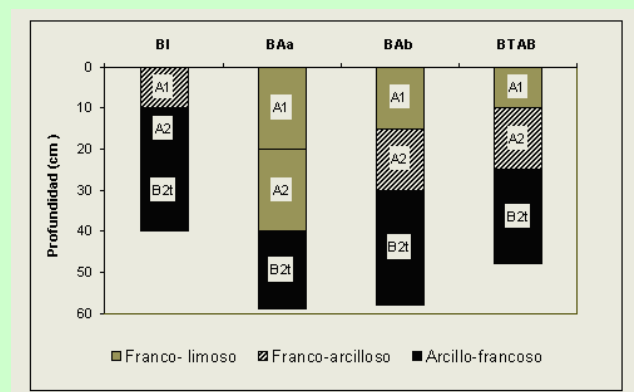
Por encima de estas arcillas gris oscuro y hasta los 50 a 75 cm de profundidad, aparece un estrato de arcillas y limos rojizos que constituyen el horizonte C de los suelos de los bosques aquí estudiados. Este sería el material depositado por el río que crea los relieves positivos: isletas y albardones. Mientras que en las primeras representa un estrato principalmente arcilloso de entre 30 y 50 cm, en los albardones alcanza hasta 2,50 m de espesor. Los 50 cm más profundos son arcillosos mientras que el resto es *limo-francoso*.

#### **Agua del suelo**

*Desarrollo de los suelos*

El suelo del Bosque de Inundación (**BI**) presenta marcadas diferencias con respecto a los suelos de los demás bosques, parecería no poseer un desarrollo de horizontes bien diferenciados. Al definir horizontes en relación a la abundancia de raíces se pueden reconocer, en éste y en los demás suelos, tres horizontes (Fig. 12). Posiblemente lo que en el **BI** se ha denominado  $A_2$  y  $B_{2t}$ , en realidad sea un horizonte C arcillo-francoso con densidad aparente no tan elevada como en los otros bosques.

En el resto del gradiente, **BAa-BAb-BTAB**, se encontró un horizonte  $B_{2t}$  arcillo-francoso que comienza a una profundidad de 40 cm en el **BAa** y 25 cm en el **BTAB** con un espesor de 20 a 25 cm respectivamente (Fig. 12). Su elevada densidad aparente (1.7) se mantiene prácticamente constante a lo largo del gradiente. Si bien se han encontrado raíces hasta 2,5 m de profundidad, la densidad de las mismas es bajísima y posiblemente limitada a unas pocas especies que logran atravesarlo.



**Fig. 12.** Profundidad y textura de los horizontes utilizados por las raíces ( $A_1$ ,  $A_2$  y  $B_{2t}$ ) en las cuatro unidades de bosque estudiadas. **BI** = Bosque de Inundación; **BAa** = Bosque de Albardón Alto; **BAb** = Bosque de Albardón Bajo y **BTAB** = Bosque Transicional Austro-Brasileño (Placci, 1995).

Por encima del horizonte  $B_{2t}$  se encuentra un horizonte  $A_2$  que en **BAa** es de textura franco-limoso y de 20 cm de espesor mientras que en **BAb** y **BTAB** es de textura franco-arcillosa y con un espesor de 15 cm (Fig. 12). La densidad aparente de 1.55 en **BAa** y **BAb** disminuye significativamente a 1.4 en **BTAB**.

El horizonte  $A_1$ , que posee la mayor densidad de raíces, es de textura franco-limoso en todo el gradiente y su espesor varía desde 20 cm en el **BAa** y 15 cm en **BAb** a sólo

10 cm en **BTAB** (Fig. 12). Su densidad aparente es significativamente menor que la de los demás horizontes y varía desde 1.1 en **BAa** a 0.75 en **BAb** y **BTAB**.

*Disponibilidad de agua*

En todos los bosques existe un significativo aumento tanto de la capacidad de campo como del punto de marchitez permanente hacia los estratos más profundos, debido a la mayor proporción de arcillas.

El suelo del **BAa** tiene significativamente mayor capacidad de almacenar agua útil que los suelos de los otros bosques. Esta diferencia se debe al espesor y textura de los horizontes  $A_1$  y  $A_2$ . El suelo del **BAb** puede almacenar más agua útil que el suelo del **BTAB** en el horizonte  $A_1$  y si bien este último puede almacenar un poco más de agua útil en el horizonte  $B_{2t}$  (debido a su mayor espesor) esta diferencia es prácticamente despreciable comparada con las diferencias de los horizontes  $A_1$  y  $A_2$ . El suelo del **BI** tiene la menor capacidad de almacenar agua útil.

Ante una intensa sequía todos los bosques presentan déficit hídrico. En las cuatro unidades de bosque, este déficit aumentará significativamente desde  $A_1$  hacia  $B_{2t}$ . El suelo que presentará mayor déficit es el del **BI** seguido en orden decreciente por el **BTAB**, **BAb** y **BAa**.

Cuando el período de sequía es de menor intensidad, los suelos de los bosques **BAa** y **BAb** disponen de buena cantidad de agua útil (significativamente mayor en el **BAa**) y el **BTAB** presenta déficit hídrico en los tres horizontes.

*Balance hídrico*

Los meses de mayor humedad del suelo son abril y mayo, donde todos los bosques del gradiente **BAa-BAb-BTAB** tienen una probabilidad muy similar de disponer de agua útil (por encima del punto de marchitez permanente) y una probabilidad de 60 a 70% de tener un suelo saturado en capacidad de campo (Placci, 1995). Al comienzo de la primavera (septiembre), es donde se notan las mayores diferencias entre los suelos. La Tabla 3 resume la



probabilidad de déficit hídrico para cada uno de los bosques a lo largo del año. Los meses de verano, enero y febrero, pueden considerarse como los más deficitarios en la disponibilidad de agua para las plantas estos bosques. Cabe destacar que inclusive en enero, considerado como el más seco, la probabilidad de déficit es inferior a la de disponibilidad de agua (Placci, 1995). En el mes de marzo tienden a disminuir las probabilidades de déficit hídrico y a incrementar las diferencias entre los bosques.

Estaciones del año	BI	BTAB	BAb	BAa
Otoño	< 10	< 10	< 10	< 10
Invierno	< 10	< 10	< 10	< 10
Primavera	58	37	32	15
Verano	52	49	46	40

**Tabla 3.** Probabilidad de déficit hídrico (%) en las diferentes estaciones para cada una de las unidades de bosque: Bosque de Inundación (**BI**), Bosque da Albardón Alto (**BAa**), Bosque de Albardón Bajo (**BAb**) y Bosque Transicional Austro- Brasileño (**BTAB**) (Placci, 1995).

### Análisis funcional de los bosques del chaco oriental

El complicado patrón de vegetación del Chaco Oriental responde principalmente a variaciones topográficas asociadas a diferencias en los suelos y pulsos de anegamiento. La presencia de un sustrato de horizontes arcillosos de alta densidad aparente y bajísima permeabilidad (Lujanense, arcillas plumizas y arcillas grises), a los que por comodidad se ha llamado arcillas de base, combinada con pendientes prácticamente nulas, confieren al paisaje una escasa energía de drenaje. De esta manera, pequeñas diferencias de nivel (del orden de la decena de centímetros) condicionan el tiempo de permanencia del anegamiento, originado tanto de la elevada pluviosidad durante los períodos húmedos, como de los desbordes del río (Popolizio, 1970; Neiff, 1986a). Se crea así un paisaje de *wetlands* o **humedales** (Lugo, 1983, 1990). En esta región se concentra la mayor oferta de humedales del Chaco, la cual representa una importante superficie dentro del conjunto de humedales Chaco-Pantanal (Adámoli, 1999).

En este contexto, la sedimentación de materiales limosos a ambas márgenes del río ha generado una situación muy particular en el paisaje: **los albardones**. El origen local y fósil de estos materiales (Renzuli, com.pers.), sumado a la

presencia de un perfil de suelo bien desarrollado (con horizonte B<sub>2t</sub>) y una altura topográfica superior a la máxima alcanzada por el río, aún durante las inundaciones extraordinarias, sugiere que los albardones han sido formados durante períodos de mayor pluviosidad que la actual como los propuestos por Groeber (1955) para hace 1000 a 8000 años. Su situación topográfica de cumbre, favorece el desarrollo de suelos con buen drenaje y escurrimiento del exceso de agua. El bosque que se desarrolla sobre este suelo está, entonces, exento de pulsos de anegamiento.

### Dinámica hídrica del Bosque de Inundación

El Bosque de Inundación se desarrolla en las posiciones topográficas más bajas, en el borde mismo del cauce del río y sometido a un pulso promedio de 110 días de inundación al año. Durante las inundaciones, el agua que baña al **BI** circula con la corriente del río. Constituye así, un **bosque de humedales de agua dulce corriente** o *freshwater riverine forested wetland* (Brown y Lugo, 1982). Su dinámica es entonces muy diferente a los demás ambientes inundables del área (pastizales, ralaras, algarrobales, palmares) que constituyen **ambientes de humedales de agua dulce estancada** o *freshwater basin wetlands* (Brown y Lugo, 1982).

Es de esperar entonces que en el **BI** las condiciones de oxigenación se mantengan más constantes y no haya tanta acumulación de compuestos tóxicos provenientes de la acción de organismos anearóbicos como ocurre en los ambientes de agua estancada. En el bosque de inundación pueden encontrarse renovales en perfectas condiciones, luego de haber permanecido 60 días completamente sumergidos.

Dada la baja capacidad de almacenamiento de agua útil del suelo del **BI**, ante un período sin lluvias y sin inundación se seca rápidamente. Posiblemente, este proceso de desecamiento se vea acelerado por la buena posibilidad de drenaje que brinda el canal del río en aguas bajas. La vegetación del **BI** queda así sometida a un doble pulso de

inundación y sequía. Pocas especies toleran este doble pulso, resultando en un bosque de baja diversidad y complejidad estructural (Lugo, 1978; Brown y Lugo, 1982; Frangi, 1983); característica compartida con la mayoría de los bosques de humedales (Cintrón, 1983; Brinson, 1990; Lugo *et al.* 1990b).

#### *Dinámica hídrica del gradiente de bosques BAa-BAb-BTAB*

##### *Agua de lluvia*

En las posiciones topográficas más altas, con mayor permeabilidad, (albardones e isletas), la alta pluviosidad ha favorecido la formación de un horizonte B<sub>2t</sub> (de 20 a 25 cm de espesor y densidad aparente por encima de 1,65). Este impide el buen desarrollo de raíces; muy pocas especies logran atravesarlo y la mayoría está limitada a la explotación de agua por encima del mismo (horizontes A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub>) y en menor escala del B<sub>2t</sub>. Así, la aptitud de estos suelos para el desarrollo de la vegetación depende principalmente de las características de los horizontes por encima de este "piso de maceta".

Las diferencias en capacidad de almacenamiento de agua útil (para una especie modelo) encontradas en los suelos a lo largo del gradiente **BAa-BAb-BTAB** son relativamente pequeñas (en el orden de los 20 mm). No obstante, el balance hidrológico muestra una mayor probabilidad de períodos de déficit hídrico en el **BTAB** que en el **BAa**, que puede ser suficiente para ejercer una influencia controladora sobre la vegetación (Anderson, 1981). Cabe destacar que esta probabilidad de déficit también es baja (menor al 50% durante el mes más seco en el **BTAB**, y del 27% si se considera un déficit mayor a 50 mm).

Durante el mes de agosto el suelo comienza a secarse y el suelo del **BTAB** dispondría de menor cantidad de agua útil que la explicable a partir de sus características físicas y del balance hidrológico. Si bien este fenómeno no ha sido aún estudiado, es posible que sea una consecuencia de la estructura y fenología del bosque más que un factor determinante de la misma. La ausencia de un estrato denso de sotobosque (como el producido por *Actinostemon* sp en

el **BAa**) y la mayor caducifoliedad del estrato superior permitirían una mayor entrada de luz al suelo aumentando así la evaporación de agua. Además, el estrato de bromeliáceas terrestres que se desarrolla en el sotobosque del **BTAB**, con gran capacidad de interceptar y almacenar el agua de lluvia, podría provocar una considerable disminución de la cantidad de agua que llega al suelo especialmente durante lluvias de baja intensidad como en general son las lluvias invernales.

##### *Agua freática*

Durante los períodos de sequía y con niveles bajos del río, no existe aporte de agua por freáticas superficiales que permita paliar el estrés hídrico de los bosques estudiados. Durante los períodos húmedos (luego de cada lluvia intensa) se forma un nivel freático colgante en el nivel de las arcillas de base. Estos estratos casi impermeables se encuentran a más de 2,5 m de profundidad en el **BAa** (por debajo de un estrato de limos) mientras que en el **BTAB** se encuentra a sólo 70 cm de profundidad (por debajo de horizontes arcillosos). El nivel freático temporario formado sobre estas arcillas constituye otro factor limitante (además del horizonte B<sub>2t</sub>) para el desarrollo de raíces a mayor profundidad en el **BTAB** (Pritchett, 1990). Su existencia no ha sido aún comprobada para el **BAa** pero dada la profundidad a que se encontraría no tendría importancia como limitante para las raíces. Esta freática colgante podría interpretarse como un reservorio de agua para el suelo, en cuyo caso estaría más fácilmente disponible para el **BTAB** que para el **BAa**. Dado que ésta no está presente durante los períodos de déficit hídrico su importancia hipotética radicaría en la disminución del período de déficit por ascensos capilares, sin embargo los cambios texturales y de densidades aparentes entre los horizontes constituyen verdaderas barreras para el movimiento ascendente del agua por capilaridad (Pritchett, 1990).

##### *Agua del río*

Dado que el nivel del río no alcanza a bañar la cumbre del albardón, la única manera en que podría ocurrir

un aporte de agua al mismo sería por medio de infiltración. Ya se ha insistido sobre la bajísima permeabilidad de las arcillas de base, quedando la probabilidad de infiltración limitada al estrato limoso por encima de ellas, es decir cuando el río supera la cota de 4,5 m. Un hipotético aporte de estas características en un momento en que los suelos se encuentran saturados no cambiaría la situación hídrica del suelo del **BAa** ya que el exceso de agua puede escurrir hacia sitios más bajos. Sin embargo este proceso de escurrimiento sumado a los desbordes del río que ocurren en los momentos de hiperhumedad ocasionaría un elevamiento del nivel de las napas colgantes aumentando la probabilidad de sobresaturación y anoxia del suelo del **BTAB**.

La única situación que podría explicar un aporte extra de agua al suelo del **BAa** respecto de los otros suelos, es entonces cuando el río se encuentra por arriba de la cota de las arcillas de base durante un período en que el suelo se encuentra en déficit hídrico o por lo menos por debajo de su capacidad de campo. La bajísima probabilidad de ocurrencia de este tipo de eventos sumado a su aleatoriedad sugiere que este mecanismo no puede explicar las diferencias de diversidad y estructura de los bosques estudiados. Más bien cabe argumentar que dichas diferencias se deben principalmente a las capacidades de almacenamiento de agua útil para las plantas en los horizontes mayormente utilizados por las raíces ( $A_1$  y  $A_2$ ) cuya profundidad está limitada por la presencia de un horizonte  $B_{2t}$  y por la limitante que significa la elevación de las napas colgantes durante los períodos húmedos.

### Dinámica hídrica del paisaje

Se trata entonces de una situación en la que todas las unidades de bosque se encuentran en mayor o menor grado limitadas por las características topo-edáficas. De todos ellos el **BI** es el que posee un tensor más frecuente e intenso, quedando más limitado en diversidad y complejidad estructural ([Erangi y Lugo, 1985](#)). En el otro extremo, el **BAa** es el menos limitado por las características del suelo. No posee problemas de exceso hídrico y la probabilidad de

déficit es baja. Debería entonces ser considerada como la comunidad de Chaco Húmedo más cercana al clímax climático.

Estas limitantes se reflejan en el abrupto cambio de diversidad y complejidad estructural entre el **BI** y el gradiente **BAa-BAb-BTAB**. En cambio, las diferencias en los valores de diversidad y complejidad estructural entre las distintas unidades del gradiente **BAa-BAb-BTAB**, son más bien pequeñas. El aumento observado hacia el **BTAB** podría explicarse a partir de su carácter transicional. En él se encuentran la mayoría de las especies características del **BAa** (extrachaqueñas) que pueden tolerar la situación hídrica del **BTAB** pero en densidades menores. A éstas se les suman las especies más típicamente chaqueñas que penetran en estos ambientes desde sitios vecinos pero que prácticamente desaparecen por completo hacia el **BAa**.

El modelo desarrollado por Sennhauser y Adámoli ([Sennhauser, 1991ab](#); [Adámoli et al., 1990](#)) para una situación de menores precipitaciones, en el centro sur de la provincia de Formosa, predice que ante una migración del río o abandono del cauce, la selva de ribera se transforma con el tiempo en un bosque chaqueño xerofítico. La estructura de la selva descripta correspondería prácticamente a la del **BTAB** descrito en este capítulo.

Este modelo asume que la presencia de selva de ribera está asociada a un aporte extra de agua por el río. Si bien no se realizaron estimaciones de la disponibilidad hídrica de cada suelo, la necesidad de un aporte extra de agua para mantener la estructura se infiere, en este caso, a partir de censos realizados en situaciones de abandono de cauce. Este modelo en un principio parecería contraponerse con lo expuesto anteriormente; sin embargo las características topo-edáficas son diferentes. A medida que el clima se hace más seco tienden a desaparecer las características hidromórficas de los suelos, que constituyen la mayor limitante en la zona más húmeda del Chaco.

En el Chaco Subhúmedo la mayor permeabilidad de los suelos permitiría por un lado un mejor ajuste de la vegetación con el clima en la áreas pluviodependientes y por otro la infiltración de agua desde el río y por lo tanto el

mantenimiento de comunidades edáficas de características más húmedas en las áreas fluviosubsidiadas.

Dicho de otra manera, en el Chaco Húmedo el principal tensor es el exceso de precipitaciones que no puede ser drenado por las características del relieve y la naturaleza de los sedimentos. Este ha llevado a la formación de suelos hidromórficos y por lo tanto con limitaciones en la profundidad útil para las raíces. La intensidad de déficit hídrico durante los períodos secos que sufre cada unidad de vegetación es inversamente proporcional a la profundidad de suelo útil. En el Chaco Subhúmedo y Seco, en cambio, el principal tensor es la deficiencia de precipitaciones. Todo aporte extra de agua permite el desarrollo de comunidades más diversas. Donde esto no existe, el fuego pasa a ser el factor más importante en la regulación de la estructura de la vegetación (Morello, 1970b; Morello y Adámoli, 1974).

## Conclusiones

Las principales conclusiones de este trabajo pueden sintetizarse en los siguientes puntos:

- i. El este de la provincia de Formosa presenta una elevada heterogeneidad ambiental, con pequeños parches de distintos tipos de bosques distribuidos en una matriz de pastizal.
- ii. Hay dos tipos estructural y funcionalmente bien diferentes de bosque: el bosque de inundación, **BI** y un gradiente de bosques no inundables por el río que a su vez ha sido dividido en tres unidades secuenciales, altamente vinculadas entre sí y llamadas bosque de albardón alto, bosque de albardón bajo y bosque transicional austro-brasileño (**BAa-BAb-BTAB**).
- iii. El **BI**, caracterizado por su baja diversidad y complejidad estructural, se encuentra sometido a un pulso de inundación promedio de 110 días anuales y al bajar el nivel del agua su suelo se seca rápidamente; queda así sometido a un doble pulso

de inundación y sequía.

- iv. A lo largo del gradiente **BAa-BAb-BTAB** hay un recambio parcial de especies con disminución de linajes paranaenses y aumento de linajes chaqueños en el sentido **BAa→BAb→BTAB**. Este gradiente estaría regulado principalmente por: a) una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil para las plantas (disminución de la profundidad del suelo), b) una disminución en el drenaje del exceso de agua y por c) un aumento de la influencia de napas colgantes (menor profundidad de las arcillas de base). Todas estas variables, están directamente relacionadas con la altura topográfica de cada sitio.
- v. La capacidad diferencial de almacenamiento de agua en los distintos suelos cobra mayor importancia en la determinación de las comunidades vegetales por ser el Chaco húmedo una región con variabilidad climática donde las sequías no siempre son predecibles y ocurren durante períodos de crecimiento vegetativo.
- vi. El **BAa** no recibe ningún aporte de agua extra desde el río que permita explicar las diferencias estructurales con el **BTAB**. Tales diferencias se deben, más bien, a las limitaciones en la disponibilidad hídrica que imponen las características topo-edáficas en el **BTAB**.
- vii. El **BAa** debe ser considerado, entonces, como la comunidad más cercana al clímax climático del Chaco húmedo.
- viii. La coexistencia e interacciones de los varios tipos de bosque con un ambiente herbáceo muy diverso hacen del Chaco Oriental un sistema muy particular. Ambos tipos fisonómicos tienen gran importancia económica y un mejor entendimiento de su dinámica y coexistencia contribuye a mejorar



el manejo. Esta heterogeneidad ambiental, en la que cada unidad presenta fluctuaciones temporales en la disponibilidad y producción de recursos ajustadas a pulsos diferentes (inundación, anegamiento, sequía), conforma un ambiente en continuo cambio pero con alta diversidad de oportunidades para su biota. Este posiblemente sea el principal factor que permite la coexistencia de un gran número de especies y formas de vida contrastantes, como posiblemente no exista otro sitio en Argentina.

### *Proyección a escala regional*

La elevada heterogeneidad del paisaje del Chaco Oriental puede ser interpretada como la respuesta de la vegetación a las intensas precipitaciones en un área de escasa energía de drenaje sumada a la presencia de períodos de déficit hídrico no siempre previsible. Este doble pulso, soportado sólo por especies anfitolerantes, favorece la formación de pajonales y pastizales con o sin palmar, comunidades edáficas que sin lugar a dudas dominan el paisaje del Chaco Oriental. Sólo en las situaciones con mejor drenaje (topográficamente más altas y en su mayoría creadas por sedimentación antigua o actual de los ríos), donde la vegetación escapa en mayor o menor grado de este doble pulso, se favorece la colonización por leñosas. Estas aparecen entonces como pequeñas isletas salpicando la matriz de pastizal o bien surcando el mismo a lo largo de los albardones de los ríos.

Todas las comunidades boscosas del Chaco Oriental poseen limitantes edáficas (profundidad de suelo limitada por horizontes impermeables y por napas colgantes de gran fluctuación), siendo la situación del **BAa** la que más se asemeja a la de un hipotético bosque desarrollado bajo las condiciones climáticas del Chaco Oriental pero sin limitantes edáficas. Si bien esta situación es hipotética para el Chaco húmedo, no lo es en la margen oriental del río Paraguay. Allí, bajo las mismas condiciones climáticas que las aquí analizadas, pero con una topografía algo quebrada

por la presencia del macizo brasileño, se forma un bosque continuo muy similar al **BAa** pero aún más enriquecido en especies (Placci, datos no publicados). En los valles con drenaje impedido como el de Carapeguá (25°55'S 57°15'W), reaparece la sabana salpicada con algarrobales y quebrachales.

Esta forma de interpretar el paisaje del Chaco húmedo nos plantea los siguientes interrogantes: 1) debe el Chaco Oriental seguir siendo considerado como Chaco?, 2) debe ser considerado como una nueva unidad? 3) o más bien, representa una subunidad más vinculada a la vegetación Paranaense?. Este hipotética unidad estaría caracterizada por la presencia de comunidades boscosas cercanas a un clímax climático, correspondientes a la Provincia Paranaense; sin embargo, por las restricciones edáficas antes mencionadas, tendría una dominancia paisajística de pajonales y sabanas, es decir de comunidades en clímax edáficos de linajes chaqueños.

[Placci](#) (1995) al igual que lo propuesto por [Prado](#) (1991, 1993b) considera que el Chaco Oriental debería ser excluido de la Provincia Chaqueña y que el límite occidental (si bien sigue siendo una zona de transición) se encontraría entre las isohietas de 900 y 1000 mm anuales, donde el tensor principal comienza a ser el déficit hídrico. Este límite coincide aproximadamente con el límite oriental de distribución del quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis quebracho-colorado*) que constituye la especie más característica de la provincia chaqueña, asociada con los suelos bien desarrollados.

Vale insistir en que el quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*) cuya presencia ha sido utilizada para definir los límites del Chaco, ocupa en el Chaco Oriental los suelos descabezados.

Los avances realizados en este sentido por [Prado](#) (1991, 1993b), Brown, Placci y Morales (datos no publicados) sugieren la existencia de una unidad que vincula al Chaco Oriental con los bosques pedemontanos (actualmente considerados como distrito de las Yungas) y ambos, más fuertemente vinculados con la selva Paranaense que con el Chaco. Estos bosques, caracterizados por la

presencia de muchas especies en común (especies transchaqueñas de [Morello y Adámoli](#), 1974) habrían tenido continuidad durante períodos más húmedos del pleistoceno a través de un arco por el norte del Chaco, "Arco Pleistocénico", el que a su vez se continuaría hasta la Caatinga ([Prado](#), 1991) y/o a través del mismo Chaco ([Brown](#), 1986).

**Bibliografía**

- ADÁMOLI, J.; E. SENNHAUSER; J.M. ACERO Y A. RESCIA .1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography*, 17: 491-500.
- ADÁMOLI, J. 1999. Los humedales del Chaco y Pantanal. En: Malvárez, A. I. (Ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. MAB-UNESCO- Universidad de Buenos Aires, 85-93 p.
- ANDERSON, A.B. 1981. White-sand vegetation of brasilian Amazonia. *Biotropica*, 13: 199-210.
- BEARD, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology*, 36: 89-100.
- BONFILS, C.G. 1970. Los recursos edáficos. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 11(supl.1): 103-109.
- BRINSON, M.M. 1990. Riverine Forests. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world 15*. Elsevier, Amsterdam, 87-142 p.
- BROWN, A.D. 1986. Autoecología de bromeliáceas epífitas y su relación con *Cebus apella* (Primates). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 474 p.
- BROWN, A.D.; L.G. PLACCI Y H.R. GRAU. 1993. Ecología y diversidad de las selvas subtropicales de Argentina. En: *Elementos de Política Ambiental* (F. Goin y R. Goñi, eds.) Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires, 215-222 p.
- BROWN, S. Y A. E. LUGO. 1982. A comparision of structural and functional characteristics of saltwater and freshwater forested wetlands. En: *Proceedings of the firts international wetlands conference* (B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel y D.F. Whigham, eds) National Institute of Ecology, Jaipur y International Scientific Publications. Jaipur, India, 109-130 p.
- BRUNIARD, E. 1962. Geografía pluviométrica de la provincia del Chaco. Nordeste, Fac. de Humanidades, Univ. Nacional del Nordeste, 4: 45-92.
- BURGOS, J.J. 1970. El clima de la región Noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11 (Supl.1): 37-101.
- BURNETT, M. R.; AUGUST, P. V.; BROWN, J. H. Y K. T. KILLINGBECK. 1997. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. I. A patch-scale perspective. *Conservation Biology*, 12: 363-370.
- CABRERA, A.L.. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo de Ciencias Naturales de la Ciudad Eva Perón*, 8 (Nueva Serie), Bot. 33: 87-168.
- CABRERA, A.L.. 1970. La vegetación del Paraguay en el cuadro fitogeográfico de América del Sur. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11 (Supl.1): 121-132.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2ºed. *Enc. Arg. Agricultura y Jardinería*. ACME S.A.C.I., Buenos Aires, 85 p.
- CABRERA, A.L. Y A. WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2º ed. *Monografías Científicas, Serie de Biología*, Secr. Gral. OEA, Washington, D.C., 122 p.
- CINTRÓN, B.B. 1983. Coastal freshwater swamp forest: Puerto Rico's most endangered ecosystems?. En: *Los Bosques de Puerto Rico* (A.E. Lugo, ed.) US Department of Agriculture Forest Service, Institute of Tropical Forestry, and Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, Puerto Rico, 249-282 p.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Y J. M. READ. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86: 101-112.
- CRAWLEY, M.J. 1986. The structure of plant communities. En: *Plant ecology* (M.J. Crawley, ed) Blackwell scientific publications, Oxford, 1-50 p.
- ESKUCHE, U. (1992). Sinopsis cenosistemática preliminar de los pajonales mesófilos semi-naturales del nordeste de la Argentina, incluyendo pajonales pampeanos y puntanos. *Phytocoenologia*, 21: 237-312.
- FRANGI, J.L. 1983. Las tierras pantanosas de montaña

- puertorriqueña. En: Los Bosques de Puerto Rico (A.E. Lugo, ed.) US Department of Agriculture Forest Service, Institute of Tropical Forestry, and Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, Puerto Rico. Pp: 233-247.
- FRANGI, J.L. Y A.E. LUGO. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecological Monographs*, 55: 351-369.
- FRENGUELLI, J. 1941. Rasgos principales de la fitogeografía argentina. *Rev. Mus. La Plata*, 3 (Bot.13): 65-181.
- FROST, P.; J.C. MENAUT; B. WALKER; E. MEDINA; O. SOLBRIG Y M. SWIFT. (1985). Responses of savanas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative programme of research. *Biology International*, Special Issue 10, 82 p.
- GROEBER, P. 1955. Bosquejo geológico y climatológico de Formosa. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 60: 265-284.
- HUNTLEY, B.J. Y B.H. WALKER. 1982. *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin.
- KANGAS, P.C. 1990. Long-term development of forested wetlands. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 25-51 p.
- LUGO, A.E. 1978. Stress and ecosystems. En: *Energy and environmental stress in aquatic systems* (J.H. Throp and J.W. Gibbons, eds.) *DOE Symposium Series* (CONF-771114). National Technical Information Service, Springfield, Va, 62-101 p.
- LUGO, A.E. 1982. Some aspects of the interaction among nutrient cycling, hidrology and soils in wetlands. *Water International*, 7: 178-184.
- LUGO, A.E. 1983. Definición, clasificación, funcionamiento y valor ecológico de tierras pantanosas. En: *Los Bosques de Puerto Rico* (A.E. Lugo, ed.) US Department of Agriculture Forest Service, Institute of Tropical Forestry, and Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, Puerto Rico, 226-232 p.
- LUGO, A.E. 1990. Introduction. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 1-14 p.
- LUGO, A.E.; S. BROWN Y M.M. BRISON. 1990a. Concepts in wetland ecology. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 53-85 p.
- LUGO, A.E.; M.M. BRISON Y S. BROWN. 1990b. Synthesis and search for paradigms in wetland ecology. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 447-460 p.
- MEDINA, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. En: *Tropical Rain Forest Ecosystem, A. Structure and Function*. (F.B. Golley, ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 225-237 p.
- MORELLO, J.H. 1970b. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco Argentino. *IDIA*, Diciembre, 1970, 31-52 p.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1967. Vegetación y ambiente del nordeste del Chaco argentino. Guía de viaje, tramo Resistencia-Puerto Pilcomayo. *IX Jorn. Arg. Bot. INTA*, Centro Regional Chaqueño, E.E.A., Cnia. Benitez, mimeog., 75 p.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del chaco argentino. Primera parte: Objetivos y metodología. *Serie fitogeográfica N°10*, INTA, Buenos Aires, 125 p.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1973. Subregiones ecológicas de la provincia del Chaco. *Ecología*, 1: 29-23.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. *Serie Fitogeográfica N°13*, INTA, Buenos Aires, 130 p.
- NEIFF, J.J. 1986a. Sinopsis ecológica y estado actual del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical*, 1: 5-35.
- NEIFF, J.J. 1986b. Aspectos metodológicos y conceptuales



- para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical*, 1: 1-4.
- PLACCI, L.G. Y P.A. GIORGIS. 1993. Estructura y diversidad de la selva del Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Actas de las VII Jornadas Técnicas sobre Bosque Nativo. Uso, Manejo y Conservación. Eldorado, Misiones*, 253-266 p.
- PLACCI, L. G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 150 p.
- POPOLIZIO, E. 1970. Algunos rasgos de la geomorfología del nordeste argentino. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11(Supl.1): 17-35.
- PRADO, D.E. 1991. A critical evaluation of the floristics links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Ph.D. Thesis, University of St. Andrews.
- PRADO, D.E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea*, 48: 145-172.
- PRADO, D.E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48: 615-629.
- PRITCHETT, W.L. 1990. *Suelos Forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento*. Edit. Limusa, México, 634 p.
- RAGONESE, A.E. Y J.C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11(Supl.1): 133-160.
- RENZULI, M. 1986. Los suelos de la Provincia de Formosa. *Boletín de la Sociedad Rural de Formosa*, 5: 12-23.
- RICKLEFS, R.E. 1973. *Ecology*. Chiron Press, Oregon, 861 p.
- SARMIENTO, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology*, 60: 367-410.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecoogy of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 235 p.
- SENNHAUSER, E.B. 1991a. Composición y dinámica de los bosques fluviales de la Cuenca inferior del río Bermejo. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- SENNHAUSER, E.B. 1991b. The concep of stability in connection with the gallery forests of the chaco region. *Vegetatio*, 94: 1-13.
- TERUGGI, M.E. 1970. Bosquejo geológico del Paraguay y de la provincia de Corrientes. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11:(Supl.1): 1-15.

## Apéndice 1

Especies características de las situaciones de mayor disponibilidad hídrica. Se indican los valores de densidad, área basal e I.V.I. (Índice de valor de Importancia) para cada especie y el total de cada unidad de bosque: bosque de inundación (BI), bosque de albardón alto (BAa), bosque de albardón bajo (BAb) y bosque transicional austro-brasileño (BTAB) en el Riacho de Pilagá, Formosa. En las columnas de la derecha se indican las áreas en que se encuentra la especie (según Adámoli, 1973; Prado, 1990, 1993b y Placci, 1995): Chaco Occidental (CH), Chaco Oriental (O), Bosque pedemontano de las Yungas (Y), Selva Paranaense (P) y Arco Pleistocénico (A).

Especie	Densidad (Árboles.ha <sup>-1</sup> )				Area basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )				I.V.I.				Distribución				
	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	Baa	BAb	BTAB	CH	O	Y	P	A
<i>Muelleria fluvialis</i>	5				0,042				1,6					O			
<i>Cynometra bahuinifolia</i>	5				0,092				1,7					O			
<i>Desconocido 1</i>	100				4,398				30,3					O			
<i>Psidium kennedianum</i>	150	1			0,96	0,003			27,6	0,2				O			
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	310	3			20,2	0,684			103	2,5				O		P	
<i>Geoffroea striata</i>	10				0,055				3,1					O	Y		A
<i>Crataeva tapia</i>	120				0,638				19,9					O			A
<i>Pouteria glomerata</i>	410				4,998				65					O			A
<i>Cathormion polycephallum</i>	15	1	4	10	1,014	0,02	0,287	0,4	7,4	0,3	1,6	3,2		O	Y		A
<i>Randia armata</i>	35			13	0,304			0,035	10,1			2,1		O	Y	P	A
<i>Inga uruguensis</i>	15	4			1,137	0,305			6,6	1,7				O	Y	P	A
<i>Picramnia sellowii</i>	5	3		10	0,032	0,015		0,078	1,6	0,5		1,1		O		P	
<i>Rollinia emarginata</i>	10	2			0,027	0,006			1,9	0,5				O		P	
<i>Sapindus saponaria</i>		1				0,006				0,2				O	Y		A
<i>Guarea macrophylla</i>		7				0,261				1,4				O	Y	P	
<i>Pilocarpus pennatifolius</i>		2				0,006				0,3				O		P	
<i>Genipa americana</i>		1				0,013				0,3				O			
<i>Casearia gossypiosperma</i>		9				0,203				2,1				O		P	
<i>Ficus luschnathiana</i>		2	1			0,14	0,087			0,8	0,5			O		P	
<i>Phytolaca dioica</i>		11				1,394				6,3				O		P	A
<i>Pentapanax warmingiana</i>		8				0,253				2,3				O		P	A
<i>Casearia sylvestris</i>		3				0,019				0,7				O	Y	P	A

<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	4				0,266				1,6				O Y P A
<i>Fagara rhoifolia</i>	3	1			0,119	0,044			0,8	0,4			O Y P A
<i>Fagara sp</i>	5		2		0,045		0,01		0,7		0,3		O
<i>Actinostemon sp</i>	1120	469	7		6,85	2,189	0,015		93,4	40,3	1,3		O
<i>Calycophyllum multiflorum</i>	80	117			3,998	2,077			22,1	18			O Y
<i>Trichilia catigua</i>	212	174	22		2,353	0,849	0,08		31,2	19,9	3		O Y P
<i>Gleditsia amorphoides</i>	55	57	12		5,977	3,408	0,445		25,6	17	3,6		O Y P A
<i>Maclura tinctoria</i>	6	4	17		0,527	0,067	0,019		2,6	1	1,3		O Y P A
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	33	4	32		1,023	0,088	0,184		9	1	4,8		O Y P A
<i>Pterogine nitens</i>	3		2		0,118		0,15		1		0,8		O Y P A
<b>Total sin lianas</b>	1190	1767	1769	1520	33,9	35,684	35,678	28,813					
<b>Total con lianas</b>	1275	1939	1824	1542	34,797	36,562	35,998	28,915	300	300	300	300	

## Apéndice 2

Especies características de las situaciones intermedias de disponibilidad hídrica. Se indican los valores de densidad, área basal e I.V.I. (Índice de valor de Importancia) para cada especie y el total de cada unidad de bosque: Bosque de Inundación (BI), Bosque de Albardón Alto (BAa), Bosque de Albardón Bajo (BAb) y Bosque Transicional Austro- Brasileño (BTAB) en el Riacho de Pilagá, Formosa. En las columnas de la derecha se indican las áreas en que se encuentra la especie (según [Morillo y Adámoli](#), 1973; [Prado](#), 1990, 1993b y [Placci](#), 1995): Chaco Occidental (CH), Chaco Oriental (O), Bosque pedemontano de las Yungas (Y), Selva Paranaense (P) y Arco Pleistocénico (A).

Especie	Densidad (Árboles.ha <sup>-1</sup> )				Area basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )				I.V.I.				Distribución				
	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	CH	O	Y	P	A
<i>Eugenia moraviana</i>		15	10	17	0,069	0,032	0,063		2,5	1,4	2,1		O		P		
<i>Holocalix balansae</i>		7	10	2	0,86	0,559	0,023		3,9	3,2	0,4		O		P		
<i>Peltophorum dubium</i>		7	16		0,934	0,945			4,1	4,9			O		P	A	
<i>Capparis flexuosa</i>		13	16	3	0,107	0,062	0,01		2,9	2,6	0,6		O				A
<i>Myrcianthes pungens</i>		44	160	125	1,245	2,064	1,036		11	22,8	17,2		O	Y	P	A	
<i>Patagonula americana</i>		25	81	68	2,45	5,345	1,093		11,6	25,3	12,6		O	Y	P	A	
<i>Ruprechtia laxiflora</i>		17	84	93	1,064	2,711	1,779		6,2	19,1	18,5		O	Y	P	A	
<i>Crysophyllum marginatum</i>		6	33	15	0,093	0,314	0,095		1,6	5,9	2,4		O	Y	P	A	
<i>Fagara naranjillo</i>		3	4	2	0,073	0,044	0,023		0,9	0,7	0,4		O	Y	P	A	
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>		17	43	128	1,989	1,673	2,839		8,6	11,3	26		O	Y			
<i>Tabebuia ipe</i>		7	23	27	0,732	1,04	0,495		3,6	6,8	5,9		O		P	A	
<i>Adelia spinosa</i>		6	21	5	0,208	0,193	0,017		1,7	3,8	1		O				
<i>Guazuma ulmifolia</i>			4	3		0,135	0,038				1,1	0,7	O				
<i>Diplokeleba floribunda</i>		2	33	70	0,69	1,884	2,147		2,3	10	16,9		O				



<i>Astronium balansae</i>	1	19	17	0,018	0,837	0,514	0,3	4,9	4,2	O			
<i>Eugenia uniflora</i>	3	157	163	0,009	0,706	0,644	0,7	17,1	20,1	O	Y	P	A
<i>Terminalia triflora</i>	1	87	102	0,055	1,678	1,785	0,4	14,4	19,5	O	Y	P	A
<i>Pisonia zapallo</i>	1	4	17	0,003	1,123	0,964	0,2	3,9	6,1	O	Y	P	A
<i>Celtis pubescens</i>	4	3	28	0,055	0,015	0,103	1	0,6	4,1	O	Y		A
<i>Opuntia schultzei</i>	3	10	7	0,03	0,135	0,042	6	2	1,3	O		P	
<i>Arecastrum romanzoffianum</i>	3	4	15	0,182	0,179	0,405	1,2	1,3	3,7	O		P	
<i>Brumelia obtusifolia</i>	3	19	32	0,218	3,069	2,566	1,3	11,7	13,4	CH	O	Y	A
<i>Sorocea sprucei</i>		4	28		0,042	0,304		0,9	5,6	O			
<i>Guettarda uruguensis</i>		1	35		0,008	0,138		0,3	5,6	O			
<i>Eugenia ovalifolia</i>		3	43		0,011	0,131		0,5	5,4	O		P	
<i>Coccoloba cordata</i>		3	8		0,012	0,049		0,5	1,7	O	Y	P	
<i>Allophylus edulis</i>		1	12		0,004	0,04		0,3	2,2	O	Y	P	
<i>Goldmania paraguayensis</i>		1	17		0,026	0,117		0,3	3,2	O			A
<i>Sebastiania brasiliensis</i>		58	190		0,345	0,99		6,8	22,3	O	Y	P	A
<i>Achatocarpus praecox</i>		7	28		0,099	0,226		1,4	4,7	CH	O	Y	P
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>		7	43		1,037	4,927		4,2	23,9	CH	O	Y	
<i>Capparis retusa</i>			10			0,045			2	CH	O	Y	

## Apéndice 3

Especies características de las situaciones de menor disponibilidad hídrica. Se indican los valores de densidad, área basal e I.V.I. (Índice de valor de Importancia) para cada especie y el total de cada unidad de bosque: Bosque de Inundación (BI), Bosque de Albardón Alto (BAa), Bosque de Albardón Bajo (BAb) y Bosque Transicional Austro- Brasileño (BTAB) en el Riacho de Pilagá, Formosa. En las columnas de la derecha se indican las áreas en que se encuentra la especie (según [Morillo y Adámoli](#), 1973; [Prado](#), 1990, 1993b y [Placci](#), 1995): Chaco Occidental (CH), Chaco Oriental (O), Bosque pedemontano de las Yungas (Y), Selva Paranaense (P) y Arco Pleistocénico (A).

Especie	Densidad (Árboles.ha <sup>-1</sup> )				Area basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )				I.V.I.				Distribución				
	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	CH	O	Y	P	A
<i>Schinopsis balansae</i>			4	3			0,236	0,298			1,2	1,6		O			
<i>Maythenus ilicifolia</i>				2				0,008				0,3		O		P	
<i>Erythroxylon cuneifolium</i>				5				0,015				0,8		O	Y	P	
<i>Scutia buxifolia</i>			1	2			0,003	0,005			0,3	0,3		O	Y		A
<i>Pithecellobium scalare</i>				5				0,108				1,3		O	Y		A
<i>Chorisia speciosa</i>				3				1,448				5,4		CH	O	Y	
<i>Zizyphus mistol</i>				2				0,304				1,4		CH	O	Y	
<i>Cereus stenogonus</i>			1	2			0,016	0,003			0,3	0,3		CH	O		P
<i>Schinus fasciculatus</i>				3				0,021				0,7		CH	O		P
<i>Tabebuia nodosa</i>				5				0,128				1,3		CH	O		
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>				15				1,366				7		CH	O		
<i>Prosopis alba</i>				3				0,036				0,7		CH	O		
Lianas	85	172	56	22	0,897	0,877	0,32	0,101	20,1	25,2	8,6	3,1					

