

Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales

Ignacio M. Barberis¹, Juan Pablo Lewis¹ & William B. Batista²

¹Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, Casilla de Correo 14, S2125ZAA Zavalla, Argentina

²Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, C1417DSQ Buenos Aires, Argentina

Resumen: Describimos patrones de heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina en tres diferentes escalas espaciales. Primero, examinamos la distribución de las distintas formaciones leñosas en el paisaje; luego analizamos la heterogeneidad interna de una de ellas, el bosque de *Schinopsis balansae* y finalmente la heterogeneidad dentro de las áreas con microrrelieve convexo presentes en ese tipo de bosque. En la escala de paisaje, la vegetación leñosa varía en distancias de kilómetros con el relieve asociado a la alternancia de valles fluviales e interfluvios. En las partes altas hay bosques densos mixtos, a alturas intermedias hay bosques abiertos de *S. balansae* (quebrachales) y en los valles hay sabanas de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* (algarrobales) o *Copernicia alba* (palmares) que flanquean a la vegetación herbácea higrófila de los valles. A lo largo del gradiente topográfico, disminuye la densidad de árboles y arbustos y aumentan las proporciones de plantas leñosas espinosas, con hojas compuestas y pequeñas. Dentro de un quebrachal, la estructura del bosque varía marcadamente en distancias de decenas de metros en relación con diferencias de microrrelieve y humedad del suelo. Las áreas con relieve convexo tienen mayor densidad de plantas leñosas, mayor proporción de arbustos y menor proporción de individuos con hojas compuestas o con espinas que las planas. Las áreas planas asociadas con suelos húmedos contienen menor diversidad de especies leñosas y mayor proporción de plantas con hojas pequeñas que las asociadas con suelos secos. Dentro de las áreas convexas del quebrachal, dos especies de bromeliáceas terrestres, *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha*, forman colonias de varios metros de sección en el sotobosque que se alternan con parches sin bromeliáceas. Los parches con bromeliáceas tienen mayor proporción de árboles y menor proporción de arbustos que los parches sin las mismas. Finalmente, discutimos los factores ambientales que afectan la heterogeneidad estructural en cada escala espacial.

Summary: We describe patterns of vegetation structure of the forests of the Cuña Boscosa Santafesina at three different spatial scales. First, we examined the spatial distribution of different woody formations at the landscape scale; then we focus on the internal heterogeneity of the *Schinopsis balansae* forests, and finally on the heterogeneity of one of the environmental areas within these forests. At the landscape level, woody vegetation varies at distances about kilometers with topography according to the alternation of several valleys and intervalleys. At the highest positions there are mixed dense forests; at intermediate positions there are open forests dominated by *Schinopsis balansae* (quebrachales). In the valleys, surrounding hygrophylous communities, there are savannas of *Prosopis nigra* var. *ragonesei* (algarrobales) and *Copernicia alba*. Along this topographic gradient, there is a decrease in the density of tree and shrub individuals, and an increase in the proportion of woody plants with spines and small composite leaves. Within a quebrachal, the structure and floristic composition change markedly in tenths of meters in relation to differences in microtopography and soil moisture. Areas with convex topography have higher tree and shrub densities, and lower proportion of individuals with composite leaves and spines, than in plain areas. Plain areas associated with wet soils have lower species number and higher proportion of plants with smaller leaves than those associated with dry soils. Within convex areas of the quebrachal, the vegetation heterogeneity is related to the presence of colonies from two prickly bromeliads: *Bromelia serra* and *Aechmea distichantha*. Due to their clonal growth, bromeliad distribution in the understory determines the alternation of patches with and without them. Patches with bromeliads have a higher proportion of trees and lower proportion of shrubs than patches without bromeliads. Finally, we discussed the effect of different environmental factors on forest structure at different spatial scales.

Introducción

El Gran Chaco ocupa más de 1.000.000 de km² en el Norte de Argentina, Este de Bolivia, Oeste de Paraguay y una pequeña parte al Sur de Brasil (Cabrera y Willink, 1980). Esta región se divide en un sector occidental seco y otro oriental húmedo cuya porción más austral es la Cuña Boscosa Santafesina (Ragonese y Castiglioni, 1970; Ramella y Spichiger, 1989). Ubicada entre el valle del río Paraná y los Bajos Submeridionales, la Cuña Boscosa se extiende hacia el sur hasta Gobernador Crespo y hacia el norte hasta Basaíl en la provincia del Chaco (Fig. 1). Se trata de una llanura con suave pendiente de noroeste a sudeste formada sobre una cuenca sedimentaria sobreelevada con loess y limos loessicos depositados durante el Cuaternario y disectados por las cuencas de varios arroyos que la recorren con dirección general de norte a sur para luego desviarse hacia el este y volcarse en el valle del río Paraná (Popolizio et al., 1978; Lewis y Pire, 1981). El clima es templado-cálido húmedo con lluvias estivales de 800 a más de 1000 mm anuales y una estación seca invernal de duración variable (Burgos, 1970). Las precipitaciones presentan una gran variabilidad interanual, por lo que ocurren sequías tanto en invierno como en verano (Fig. 2). Los suelos predominantes son halo-hidromórficos y forman mosaicos muy complejos (Espino et al., 1983). La vegetación más conspicua es el bosque xerofítico que se alterna en el paisaje con sabanas gramíneas y con esteros (Lewis y Pire, 1981).

Los bosques de la Cuña Boscosa presentan una notable heterogeneidad estructural y florística (Ragonese y Covas, 1940; Lewis y Pire, 1981; Marino y Pensiero, 2003) (Ver Caja: *Estructura de la vegetación*). Diversos estudios han atribuido la heterogeneidad de los bosques chaqueños a diferencias espaciales en la topografía, el tipo de suelo y los regímenes de incendios, de pastoreo y de explotación forestal (Morello, 1970; Morello y Adámoli, 1974; Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991; Placci, 1995; Sarmiento, 1996; Barberis et al., 1998, 2002; Tálamo y Caziani, 2002; Zak y Cabido, 2002; Cabral et al., 2003; Marino y Pensiero, 2003). Estos factores ambientales afectan los procesos de regeneración y supervivencia de árboles de modo heterogéneo en el espacio y generan, en consecuencia, diferencias en la estructura de los bosques que se manifiestan en una jerarquía de escalas espaciales (Long, 1968;

Urban et al., 1987; Chaneton, Capítulo 1). En este capítulo describimos la heterogeneidad de los bosques de la Cuña Boscosa en la escala de paisaje (i.e. distancias de kilómetros) y presentamos dos ejemplos de su heterogeneidad en escalas de mayor detalle: primero la heterogeneidad interna de los stands (i.e. distancias de decenas de metros) de la formación vegetal más extendida, el bosque de *Schinopsis balansae* y luego, la heterogeneidad de la vegetación en áreas con microrrelieve convexo dentro de dichos bosques (i.e. distancias de metros) (Fig. 3). Para cada escala espacial, postulamos controles ambientales de la heterogeneidad estructural vertical y horizontal (Ver Caja: *Estructura de la vegetación*). Finalmente, presentamos una interpretación histórica y evolutiva de la similitud fisonómica entre distintas escalas.

Heterogeneidad de la vegetación leñosa en el paisaje: el gradiente topográfico

La Cuña Boscosa está surcada por una red de drenaje relativamente densa formada por las cuencas de los arroyos El Rabón, Los Amores, Las Garzas, El Rey, Malabrigo, El Toba y Espín que desaguan en el río Paraná. Estos arroyos y sus afluentes han modelado un relieve suavemente ondulado con laderas de varios kilómetros de longitud que van desde interfluvios planos hasta el fondo de los valles. A lo largo de estas laderas se distribuyen las principales formaciones boscosas del paisaje en aparente correspondencia con diferencias de humedad y salinidad (Fig. 3; Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991). En las porciones más altas y mejor drenadas de los interfluvios se encuentran los bosques densos mixtos muy ricos en especies (Lewis et al., 1994). En posiciones intermedias de las laderas se encuentran los quebrachales, bosques abiertos de *Schinopsis balansae*, que ocupan grandes extensiones sobre suelos halo-hidromórficos con drenaje lento (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991; Marino y Pensiero, 2003). En las posiciones bajas de las laderas, antes de llegar a los esteros que aparecen en los fondos de los valles, hay algarrobales, bosques o sabanas dominados por *Prosopis nigra* var. *ragonesei*, o menos frecuentemente por palmares, sabanas de *Copernicia alba*. Estas formaciones, que ocupan suelos salinos e inundables, tienen un estrato herbáceo dominado por especies halofitas como *Spartina argentinensis* o hidrófitas como

Panicum prionitis (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991).

Los bosques densos mixtos ubicados en las partes más altas del paisaje tienen un importante desarrollo de la estructura vertical. Típicamente, tienen un estrato arbóreo alto de más de 10 metros de altura, rico en especies y un estrato arbóreo bajo de alrededor de 5 metros de altura con *Eugenia uniflora* frecuentemente acompañada por renuevos de las especies del dosel. Este canopeo es casi continuo y sólo presenta claros pequeños asociados con pequeñas depresiones o con árboles caídos. Por debajo del estrato arbóreo inferior hay otro estrato leñoso con individuos más jóvenes de las especies arbóreas y con algunos arbustos. El estrato herbáceo es muy pobre, y en algunas zonas umbrías son abundantes las bromeliáceas como *Bromelia serra*. Las lianas y epífitas son en general poco abundantes (Lewis et al., 1994). Estos bosques aumentan en riqueza florística de sur a norte (Lewis, 1991). Mientras al sur de la Cuña Boscosa contienen principalmente especies de linaje chaqueño como *Acacia praecox*, *Prosopis* spp., *Sideroxylon obtusifolium* y *Achatocarpus praecox*, al norte contienen también especies de linaje amazónico o Austro-Brasileñas como *Arecastrum romanzoffianum*, *Holocalyx balansae*, *Allophylus edulis*, *Tabebuia heptaphylla*, *Ficus luschnathiana*, etc. (Lewis et al., 1994). La escasez de *Schinopsis balansae* y la presencia de muchas especies de linaje amazónico indicarían que estos bosques, o por lo menos sus stands más septentrionales, no son verdaderos bosques chaqueños, sino bosques de transición con los bosques austrobrasileños (Prado, 1993 a, b).

Los quebrachales o bosques abiertos de *Schinopsis balansae* ubicados en las porciones intermedias de las laderas tienen una cobertura leñosa discontinua interrumpida por extensas abras. Estos bosques han sido intensamente explotados para la obtención de tanino en la primera mitad del siglo XX (Bitlloch y Sormani, 1997; Marino y Pensiero, 2003). En los stands mejor recuperados, la cobertura leñosa presenta un estrato arbóreo superior de 8 a 12 m de altura, formado por *Schinopsis balansae*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Acacia praecox* y *Prosopis* spp, y uno arbustivo, de 2 a 7 m de altura, con *Achatocarpus praecox*, *Maytenus vitis-idaea* y *Celtis pallida* acompañados de ejemplares jóvenes de las especies arbóreas (Lewis et al., 1997; Marino

y Pensiero, 2003). Hay algunas enredaderas (*Pithecoctenium cynanchoides*, *Dolichandra cynanchoides*, *Forsteronia glabrescens*, *Muehlenbeckia sagittifolia*), epífitas (*Tillandsia*) y abundantes líquenes. En las abras, el estrato herbáceo tiene mayor densidad de pastos que bajo el canopeo arbóreo (Ragonese y Covas, 1940; Lewis y Pire, 1981; Lewis et al., 1997; Marino y Pensiero, 2003). Los quebrachales varían poco en composición florística de sur a norte y es muy raro que contengan especies austro-brasileñas.

Los algarrobales flanquean a los esteros y ocupan los suelos salinos que se inundan al fin del verano. Tienen estructura de sabana o de bosque de algo más de 4 metros de altura, pobre en especies leñosas (Lewis y Pire, 1981). El estrato arbóreo está dominado por *Prosopis nigra* var. *ragonesei* acompañado a veces por *Geoffroea decorticans* (chañar), *Acacia caven* (espinillo) y *Copernicia alba* (palmera caranday). En el estrato herbáceo crecen especies halófilas como *Portulaca cryptopetala*, *Sporobolus pyramidatus*, y *Spergula platensis*, y en algunos lugares pajonales de *Spartina argentinensis*. Cuando comienzan las lluvias, rebrota *Echinochloa helodes* que a fines del verano forma un denso césped con *Leersia hexandra*, *Ludwigia peploides* y otras especies higrófilas. El área ocupada por los algarrobales, comparada con la de los quebrachales, es muy pequeña. La composición de la vegetación leñosa de estas sabanas no varía apreciablemente de sur a norte.

La distribución de las formaciones leñosas a lo largo de las laderas de la Cuña Boscosa resulta en una secuencia relativamente ordenada de cambios en las características estructurales de la vegetación (Fig. 4). A medida que se desciende en el gradiente topográfico disminuyen la densidad de árboles y arbustos, la continuidad de la cobertura leñosa y la riqueza de especies leñosas y aumenta la proporción de individuos con espinas y con hojas compuestas o pequeñas. (c.f. Sarmiento, 1972; Sejzer, 1973; Eskuche, 1986). La proporción de arbustos en la vegetación leñosa es máxima en los quebrachales ubicados en la parte intermedia de las laderas. Esta variación estructural sugiere que a medida que se desciende por las laderas, en la dirección en que se concentra el agua de escurrimiento hasta llegar a los márgenes de valles frecuentemente inundables, la vegetación leñosa adquiere un

carácter progresivamente xerófitico. Esta aparente paradoja podría deberse a que durante las épocas de sequía estival o invernal, cuando la disponibilidad es más limitante, la humedad del suelo podría en efecto ser menor en las partes bajas que en las partes altas de las laderas como resultado de la mayor concentración de sales y densidad de pastos (Walter, 1977).

Heterogeneidad interna del quebrachal: microrrelieve y humedad

Los quebrachales crecen sobre un sustrato que es marcadamente heterogéneo como resultado de un pronunciado microrrelieve. Dentro de un stand de quebrachal aparecen desniveles de hasta 50 cm entre áreas convexas y planas o plano cóncavas en distancias de decenas de metros (Barberis et al., 1998). Estos desniveles locales han sido atribuidos a procesos pseudokársticos, a la erosión hídrica, y a la actividad de hormigas cortadoras de hojas (*Atta vollenweiderii*) que construyen grandes nidos de varios metros de diámetro (Popolizio et al., 1978). A esta heterogeneidad microtopográfica se asocia un mosaico de heterogeneidad en los regímenes de drenaje y aereación de los suelos (Barberis et al., 2002). Mientras los suelos de las áreas convexas son bien drenados, los de las áreas planas algo elevadas son frecuentemente secos y los de las más bajas frecuentemente encharcados (Espino et al., 1983; Barberis et al., 1998, 2002). Los primeros 10 cm de suelo de las áreas convexas tienen mayor capacidad de intercambio catiónico, mayor suma de bases en el complejo de intercambio, mayor cantidad de calcio y menor proporción de sodio en el complejo de intercambio que los de las áreas planas (Tabla 1). Esta heterogeneidad del sustrato está asociada con una marcada heterogeneidad en la estructura y en la composición del bosque (Fig. 3b; Barberis et al., 1998, 2002).

Las áreas convexas dentro de los quebrachales tienen cobertura leñosa continua con alta densidad de árboles, arbustos y plántulas de especies leñosas (Barberis et al., 2002). En estas áreas se encuentran todas las especies leñosas del bosque y la dominancia es compartida por especies arbóreas, como *Acacia praecox*, *Achatocarpus praecox*, *Sideroxylon obtusifolium*, y arbustivas, como *Celtis pallida*, *Capparis retusa* y *Grabowskia duplicata* (Barberis et al., 2002). El estrato herbáceo está comunmente dominado por bromeliáceas espinosas, *Aechmea distichanta*

o *Bromelia serra* (matorral de "caraguatá"; Marino y Pensiero, 2003). Las áreas planas secas tienen una cobertura leñosa discontinua, con *Schinopsis balansae*, *Prosopis* spp. y *Geoffroea decorticans* como especies dominantes, con muy baja proporción de arbustos (Barberis et al., 2002). El sotobosque de estas áreas está dominado por pastos cespitosos como *Piptochaetium stipoides*, *Stipa neesiana* y *Stipa papposa* ("flechillares"; Marino y Pensiero, 2003) o presenta suelo desnudo por efecto del sobrepastoreo y pisoteo por el ganado (Pire y Prado, 2001). Las áreas planas húmedas tienen muy escasos árboles y vegetación herbácea de vegas de "canutillos" con *Leersia hexandra*, *Luziola peruviana*, *Panicum hians*, *Panicum stoloniferum*, *Cyperus prolixus*, *Cyperus virens* y *Alternanthera pungens* (Lewis y Pire, 1981; Marino y Pensiero, 2003).

La heterogeneidad de la vegetación del quebrachal aparece organizada en una secuencia de cambios estructurales a lo largo del gradiente microtopográfico que resulta similar a la observada a lo largo del gradiente topográfico a la escala de paisaje (Fig. 5). A medida que se desciende desde las áreas convexas a las planas húmedas la densidad de individuos y la diversidad de especies leñosas disminuyen (Barberis et al., 1998, 2002). A lo largo del mismo gradiente aumenta la proporción de plantas leñosas con hojas compuestas y con espinas. Además, las áreas planas secas tienen la menor proporción de arbustos y la mayor proporción de plantas leñosas con hojas pequeñas. Aparentemente, las diferentes áreas determinadas por el microrrelieve están asociadas con porciones de bosque con diferente grado de xerofitismo.

Heterogeneidad en la escala de parche: las colonias de bromeliáceas

Dentro de las áreas convexas de los quebrachales, la vegetación del sotobosque presenta heterogeneidad asociada con la presencia de densas colonias de dos especies de bromeliáceas terrestres: *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* (Lewis y Pire, 1981; Barberis, 1998; Marino y Pensiero, 2003). Estas colonias tienen extensión reducida (100 a 1000 m²) y densidad variable (55 ± 40 indiv/10m²). Debido a la distribución espacial agrupada de estas plantas, consecuencia de su propagación por estolones o rizomas, muchos parches sotobosque quedan sin colonizar (Fig. 3c). Por ejemplo, en un stand de quebrachal, un tercio de la superficie de

las áreas convexas no está ocupada por colonias de bromeliáceas espinosas (Barberis, 1998). Como resultado, la heterogeneidad del sotobosque de las áreas convexas incluye parches sin colonias de bromeliáceas y parches dominados por una o ambas especies de bromeliáceas. *Aechmea distichantha* es una especie terrestre o epífita facultativa, con raíces que sirven para apoyo mecánico y son condicionalmente absorbentes. Sus hojas forman un tanque (i.e. fitotelmata) que intercepta y retiene en su interior el agua de lluvia, la materia orgánica, así como los propágulos que caen. En cambio, *Bromelia serra* es una especie terrestre, con raíces absorbentes arraigadas al suelo y fitotelmata poco desarrollado. La presencia o ausencia de estas especies de bromeliáceas terrestres y las diferencias morfológicas y ecofisiológicas entre ellas determinarían que la dinámica del agua del sotobosque y el acceso de las semillas de especies leñosas al suelo difiriera entre los distintos tipos de parche. Estas diferencias podrían determinar patrones espaciales en el establecimiento de especies leñosas en las áreas convexas. En este sentido, la información disponible (Barberis et al., 2002) muestra que la densidad y la diversidad de especies de plantas leñosas, así como las proporciones de plantas con hojas compuestas, pequeñas o con espinas, son similares entre parches con y sin bromeliáceas terrestres (Fig. 6). La proporción de arbustos, en cambio, es menor dentro de las colonias de bromeliáceas que en los parches sin bromeliáceas (Fig. 6).

Factores condicionantes de la heterogeneidad estructural en distintas escalas espaciales

En la escala de paisaje, la heterogeneidad estructural de las formaciones leñosas (i.e. bosque mixto denso, quebrachal y algarrobal) parece estar principalmente asociada con la variación en los regímenes de humedad y desecamiento del suelo a lo largo de las laderas. En las partes más altas, donde están los bosques densos mixtos, los episodios de anegamiento y desecación serían relativamente poco importantes. Bajo estas condiciones, la elevada cobertura del bosque produce un sotobosque sombrío con pocos arbustos y pastos en el cual la regeneración de los árboles estaría controlada principalmente por la dinámica de claros en el canopy (Wenzel y Hampel, 1998). A medida que se desciende por las laderas, la influencia de los pulsos de

inundación y sequía sobre la vegetación aumentaría progresivamente (Morello, 1970) y determinarían el aumento en la proporción de plantas leñosas con aspecto xerófito y la disminución en la densidad y cobertura de árboles. La disminución en la cobertura de árboles, con la consiguiente mayor iluminación del sotobosque, permitiría la presencia de arbustos y pastos en el quebrachal y de pastos en el algarrobal (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991). Debido a la mayor densidad de pastos y a la ocurrencia de episodios de desecamiento en las partes bajas de las laderas, el pastoreo por ganado vacuno y los incendios cobrarían importancia como controles del establecimiento y supervivencia de árboles y arbustos en el algarrobal. A su vez, el pastoreo y los incendios interactúan porque cuando el ganado consume el pasto, no quedaría suficiente material combustible para ser consumido por el fuego.

Dentro del quebrachal, la heterogeneidad del bosque parece también estar asociada con la variación espacial en los regímenes de humedad y desecamiento. Esta variación estaría vinculada con el microrrelieve. En las áreas convexas, el suelo tiene buen drenaje y el bosque presenta cobertura leñosa continua, alta densidad de árboles y arbustos y la mínima proporción de plantas leñosas con características de xerofitismo. En las áreas planas, las alternancias de anegamiento y desecación limitarían el desarrollo de la vegetación leñosa a una menor densidad de árboles con frecuentes características de xerofitismo. La heterogeneidad estructural de este bosque se mantendría además porque afectaría a los patrones espaciales de dispersión y regeneración del componente leñoso. En las áreas convexas, la mayoría de las especies son dispersadas por aves, mientras en las áreas planas abundan las especies dispersadas por el ganado o por el viento (Barberis et al., 2002).

En las áreas convexas del quebrachal, la estructura del componente leñoso difiere entre parches con y sin bromeliáceas terrestres dominantes en el sotobosque. Los parches sin bromeliáceas tienen una proporción mayor de arbustos que los parches con bromeliáceas. La conexión entre estos patrones no es clara. Por un lado, la presencia de un sotobosque con arbustos podría limitar el establecimiento o persistencia de las colonias de bromeliáceas. Por el otro, las bromeliáceas espinosas podrían afectar la distribución de los árboles

y arbustos porque disminuyen el tránsito del ganado (Pire y Prado, 2001) y podrían afectar el establecimiento de las plántulas (Barberis, 1998).

Algunos factores condicionantes de la heterogeneidad estructural, como la variación en los regímenes de humedad y desecamiento del suelo, actúan en varias escalas espaciales, y producen en consecuencia similitud estructural entre componentes de distintas escalas. El análisis de dichos factores en tiempos históricos y evolutivos permite comprender con mayor detalle la similitud fisonómica a distintas escalas espaciales.

Interpretación histórica y evolutiva de la similitud fisonómica entre distintas escalas

La vegetación de las áreas planas del quebrachal tiene características estructurales similares a las observadas en los algarrobales. Las dos principales especies arbóreas en las áreas planas del quebrachal, *Prosopis* spp. y *Geoffroea decorticans*, son también codominantes en el algarrobal (Morello y Adámoli, 1974; Lewis y Pire, 1981; Prado, 1993a; Placci, 1995; Cabral et al., 2003). En parte, esto podría estar relacionado a la expansión de la distribución de *Prosopis* spp. y *Geoffroea decorticans* en el paisaje ocurrida luego de que la introducción del ganado vacuno determinó el sobrepastoreo de la sabanas y pastizales mantenidos por el fuego y promovió la dispersión de estas especies leñosas (Morello y Saravia Toledo, 1959; Morello y Adámoli, 1974). En las últimas décadas, este proceso se ha acelerado debido a la dispersión por aves en los parches de árboles (Cabral et al., 2003).

La dinámica de los algarrobales y las áreas planas del quebrachal también presentarían cierta similitud. Según la magnitud de las sequías o inundaciones en lapsos plurianuales, los algarrobales, y otras comunidades que flanquean los esteros, ganan o pierden terreno a lo largo del gradiente topográfico. De manera similar, estos disturbios producirían el aumento o disminución en superficie de las áreas convexas y planas del bosque de *Schinopsis balansae*. Podría conjeturarse, que las áreas del quebrachal constituirían las teselas dinámicamente asociadas de un intrincado mosaico (Watt, 1947; Ver Caja: *Estructura de la vegetación*).

Los algarrobales y las áreas planas del quebrachal presentan similitud respecto a las

frecuentes inundaciones estivales y las intensas sequías invernales (Sarmiento, 1996). Sin embargo, la configuración del paisaje podría determinar diferencias entre ambos ambientes. Los algarrobales cubren áreas continuas y están generalmente cerca de sabanas frecuentemente inundables de *Copernicia alba* y *Panicum prionitis* (Morello, 1970). En cambio, las áreas planas del bosque de *Schinopsis balansae* están fragmentadas y aisladas dentro de una matriz de bosque cerrado. Estas diferencias determinarían diferentes regímenes de actividad de la fauna, dispersión de propágulos, inundación y fuego entre ambos ambientes (López de Casenave et al., 1998), y pudieron haber resultado en diferentes presiones de selección en tiempo evolutivo. Por ejemplo, la mayoría de los *Prosopis* spp. de los algarrobales son *P. nigra* var. *ragonesei* (Lewis y Pire, 1981), mientras que en el bosque de *S. balansae* la mayoría son *P. alba*, *P. nigra* o sus híbridos (Lewis et al., 1997). Esto sugiere que, a pesar de la amplia similitud de pulsos de inundación y sequía y la posibilidad de intercambio genético (Palacios y Bravo, 1981), la diferenciación de ecotipos habría ocurrido entre las poblaciones de las extensas sabanas y las de las áreas fragmentadas en el bosque de *Schinopsis balansae*.

Bibliografía

- Barberis, I. M. 1998. Distribución y regeneración de especies leñosas en relación con la heterogeneidad ambiental en un bosque de *Schinopsis balansae* del sur del Chaco Oriental. Magister Scientiae en Recursos Naturales. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 126 p.
- Barberis, I. M.; E. F. Pire y J. P. Lewis. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 46: 515-524.
- Barberis, I. M.; W. B. Batista; E. F. Pire; J. P. Lewis y R. J. C. León. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13: 607-614.
- Bitlloch, E. y H. A. Sormani. 1997. Los enclaves forestales de la región chaqueño-misionera. *Ciencia Hoy*, 7: 41-52.
- Burgos, J. J. 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 11 (supl.): 37-102.
- Cabral, A. C.; J. M. De Miguel; A. J. Rescia; M. F. Schmitz y F. D. Pineda. 2003. Shrub

- encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14: 145-152.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Monografías científicas, serie biológica 13. Washington, D.C. Secretaría General de la O.E.A. 122 p.
- Eskuche, U. 1986. Bericht über die 17. Internationale Pflanzengeographische Exkursion durch Nordargentinien (1983). *Veroff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel, Zurich*, 91: 12-117.
- Espino, L. M.; M. A. Seveso y M. A. Sabatier. 1983. Mapa de suelos de la provincia de Santa Fe. Tomo II. MAG Santa Fe e INTA EERA Rafaela, Argentina. 220 p.
- Lewis, J. P. 1981. La vegetación de la provincia de Santa Fe. En: Estudios de geografía de la provincia de Santa Fe: Homenaje al Dr. Alfredo Castellanos. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos. 121-148.
- Lewis, J. P. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco. *Journal of Vegetation Science*, 2: 125-130.
- Lewis, J. P. y E. F. Pire. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. Instituto de Botánica Agrícola, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina. 42 p.
- Lewis, J. P.; E. F. Pire y I. M. Barberis. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 45: 1013-1020c.
- Lewis, J. P.; E. F. Pire y J. L. Vesprini. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VIII. *Candollea*, 49: 159-168.
- Long, G. 1968. Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie. Document No. 46. Montpellier. CNRS - Centre d'études phytosociologiques et écologiques.
- López de Casenave, J.; J. P. Pelotto; S. M. Caziani; M. Mermoz, y J. Protomastro. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk*, 115: 425-435.
- Marino, G. y J. F. Pensiero. 2003. Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana*, 41: 17-28.
- Morello, J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco argentino. *IDIA*, 276: 31-52.
- Morello, J. y C. Saravia Toledo. 1959. El bosque chaqueño. II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3: 209-258.
- Morello, J. 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. I.N.T.A., Buenos Aires. 129 p.
- Palacios, R. A. y L. D. Bravo. 1981. Hibridación natural en *Prosopis* (Leguminosae) en la región chaqueña argentina. Evidencias morfológicas y cromatográficas. *Darwiniana*, 23: 3-35.
- Pire, E. F. y D. E. Prado. 2000. Pautas empíricas para un manejo sustentable de los bosques de la cuña boscosa santafesina. En Bertonatti, C. y Corcuera, J. (eds.), Situación ambiental argentina 2000. Buenos Aires. Fundación Vida Silvestre Argentina. 257-260.
- 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.; P. Y. Serra y G. O. Hortt. 1978. Bajos Submeridionales. Grandes unidades taxonómicas de Santa Fe. Centro de Geociencias Aplicadas, Serie C - Investigación. Resistencia, Chaco, Argentina. 205 p.
- Prado, D. E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of the 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 the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48: 615-629.
- Ragonese, A. E. y G. Covas. 1940. La distribución geográfica de los quebrachales en la provincia de Santa Fe. *Revista Argentina de Agronomía*, 7: 176-184.
- Ragonese, A. E. y J. A. Castiglioni. 1970. La vegetación del Parque chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 11(supl): 133-166.
- Ramella L. y R. Spichiger. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco I. *Candollea*, 44: 639-680.
- 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. 1996. Ecología de pastizales y sabanas en América Latina. En: Sarmiento, G. y Cabido, M. (eds.), Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina. Cyted y Cielat, Venezuela. 15-24.
- Sejzer, D. 1973. Variación de caracteres estructurales y funcionales en comunidades vegetales chaqueñas. *Ecología*, 1: 25-28.
- Tálamo, A. y S. M. Caziani. 2002. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184: 79-92.

Urban, D. L., R. V. O'Neill, y H. H. J. Shugart. 1987. Landscape Ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience*, 37: 119-127.

Walter, H. 1977. Zonas de Vegetación y Clima. Barcelona. Ediciones Omega. 245 p.

Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35: 1-22.

Wenzel, M. y H. Hampel. 1998. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco húmedo argentino. *Quebracho*, 6: 5-18.

Zak, M. y M. Cabido. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science*, 5: 213-226.

CAJA: ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

La vegetación tiene una estructura particular que permite distinguir distintos fragmentos en las escalas de paisaje, de comunidad o de parche. Esta estructura de la vegetación puede ser descrita en términos de caracteres que definen su heterogeneidad vertical, su heterogeneidad horizontal, así como su fisonomía (Ver más abajo). La heterogeneidad vertical es el resultado de las distintas 'formas de crecimiento' de las especies que componen la vegetación y que determinan o no la presencia de distintos 'estratos'. La heterogeneidad horizontal puede ser consecuencia de la heterogeneidad ambiental o de la 'sociabilidad' de las especies.

Típicamente, la estructura de la vegetación está asociada con las características del ambiente físico, en particular con los regímenes de temperatura y humedad, aunque también es influida con frecuencia de disturbios como el fuego y las inundaciones o por el pastoreo. A nivel de paisaje, el relieve es uno de los principales factores que determinan la heterogeneidad de estos factores ambientales. La distinta exposición de las pendientes hace variar la insolación y con ella todos los factores del ambiente aéreo y edáfico. Los requerimientos, o las tolerancias de las distintas especies no son iguales, por lo tanto se distribuyen diferencialmente a lo largo de los distintos gradientes ambientales, lo que confiere una estructura específica variable a la vegetación.

Dentro de la comunidad, no todas las especies pueden alcanzar la misma altura y los individuos de una misma especie tampoco llegan a la misma altura, ya que a lo largo de sus vidas, pasan por períodos que pueden ser muy largos, meses o años, en que su crecimiento es suprimido, y otros en que son liberados y reclutados hacia el canopeo. Este hecho produce la fragmentación del ambiente en 'sinusias' ocupadas por distintos grupos de especies, y como las sinusias no son horizontalmente homogéneas se fragmentan en sentido horizontal, permitiendo o no la ocupación del espacio por distintas especies.

Todos estos factores hacen que la vegetación esté constituida por grupos o manchones de distintas especies distribuidas en sentido vertical u horizontal como 'teselas' de un 'mosaico'. En definitiva la disposición de estas teselas o la complejidad de este mosaico a distintas escalas determinan la estructura de la vegetación a distintos niveles.

Caracteres que definen la estructura de la vegetación:

- *Estratificación*: Los individuos de las especies que alcanzan una misma altura forman un estrato. Se pueden distinguir estratos arbóreos, arbustivos, herbáceos y muscinales.
- *Formas de crecimiento*: los vegetales pueden clasificarse en árboles, arbustos, hierbas o brioides según su tamaño o altura y ramificación.
- *Fisonomía*: Aspecto característico o apariencia de una comunidad vegetal o de la vegetación, que es consecuencia de la heterogeneidad vertical y horizontal de la comunidad.
- *Mosaico*: Patrón de distribución de las especies e individuos sobre el terreno cuando la vegetación no es homogénea, ni responde a gradientes ambientales.
- *Periodicidad*: variaciones estacionales que se producen dentro de la comunidad a lo largo del año (e.g. fenología). Las especies pueden ser deciduas o siempreverdes.
- *Presencia de espinas*: La presencia de espinas está asociada a la presencia de herbívoros o a ambientes áridos.
- *Sinusia*: Capas horizontales superpuestas en que se fracciona el ambiente. Cada una de ellas tiene condiciones climáticas (luz, temperatura, humedad, etc.) distintas.
- *Sociabilidad*: expresa cómo se agrupan los individuos en el espacio (e.g. aislado, en grupos, en colonias, etc.). Está relacionada con el tipo de reproducción de las especies.
- *Tamaño de hojas*: El tamaño de las hojas está asociado al intercambio de calor y humedad con el ambiente. Las hojas grandes son favorecidas en climas cálidos con baja luminosidad y alta humedad. Las hojas pequeñas son favorecidas en ambientes soleados o secos y en climas fríos.
- *Tesela*: Cada una de las partes con que se forma un mosaico.



Fig. 1. Ubicación de la Cuña Boscosa (área sombrada) en la provincia de Santa Fe. Modificado de Lewis (1981).

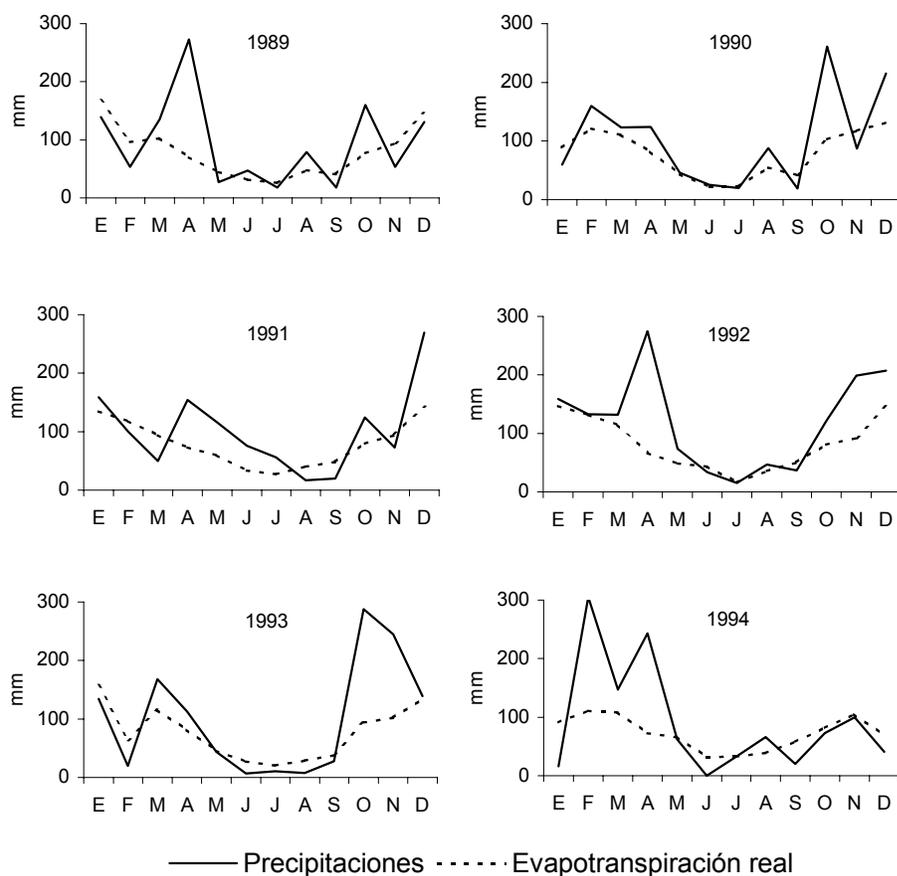


Fig. 2. Valores mensuales de precipitación y evapotranspiración real para la localidad de Reconquista (Santa Fe) durante los años 1989 a 1994. En aquellos meses en los que las precipitaciones superan a la evapotranspiración se produce un exceso de agua, mientras que cuando la evapotranspiración supera a las precipitaciones se produce un déficit.

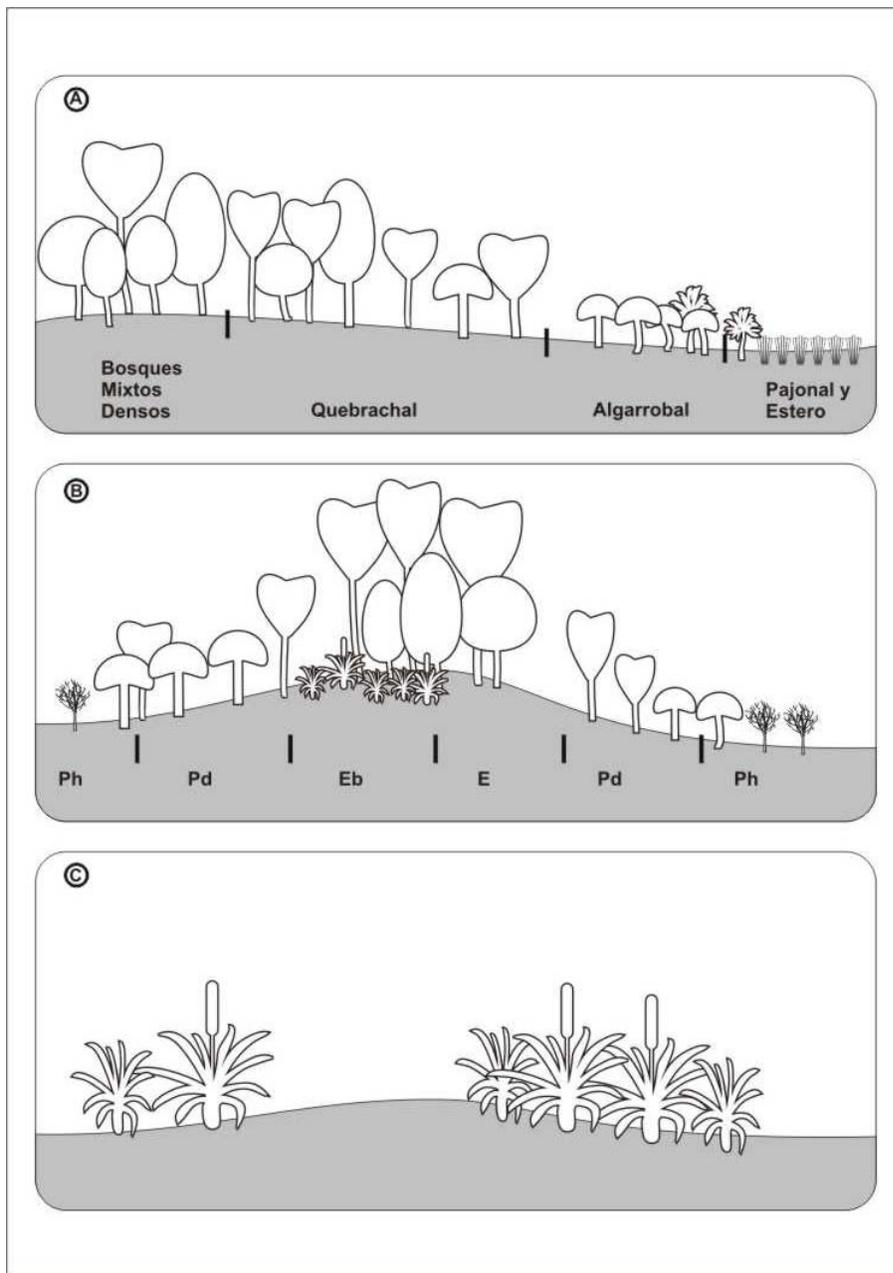


Fig. 3. Diagrama de la heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina en distintas escalas espaciales. A: Escala de paisaje (distancias de 1000 a 10000 metros). B: Escala de stand de bosque de *Schinopsis balansae* (distancias de 100 a 1000 metros). C: Escala de áreas convexas en un bosque de *Schinopsis balansae* (distancias de 1 a 10 metros). Códigos de áreas a la escala del stand: E = convexa, Pd = plana seca, Ph = plana húmeda.

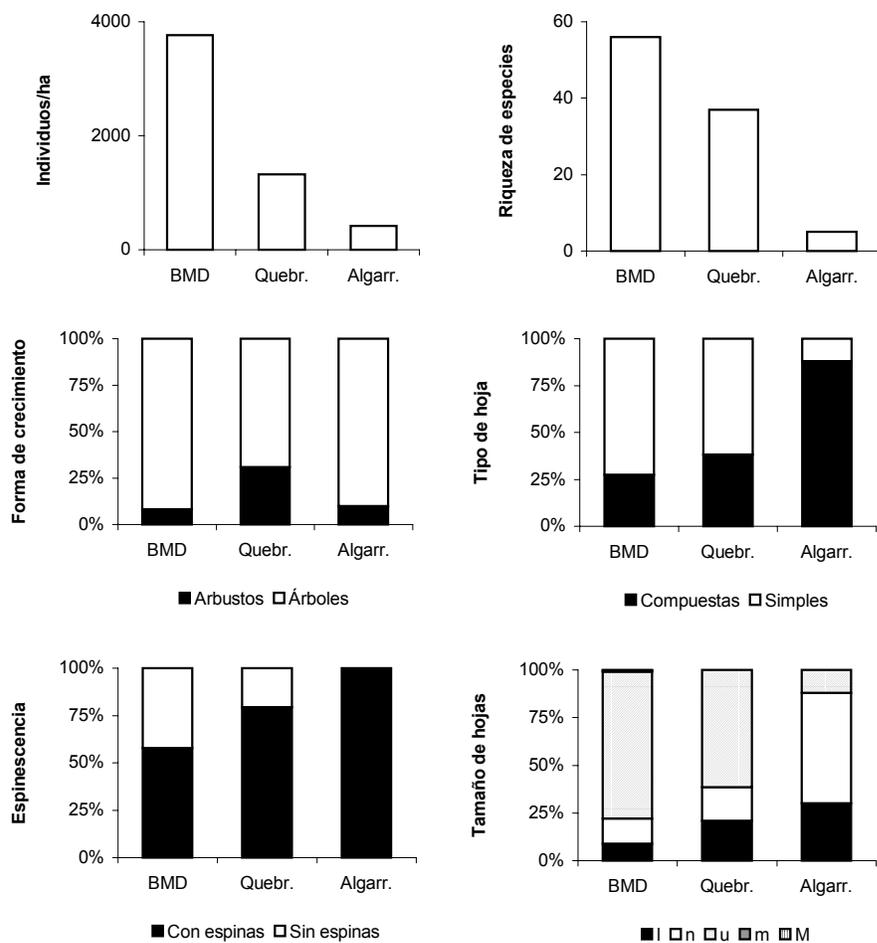


Fig. 4. Caracteres fisonómicos y estructurales de los distintos tipos de bosques del Chaco santafesino.

Códigos tipos de bosque: BMD = bosque mixto denso, Quebr. = quebrachal, Algarr. = algarrobal.

Código de tamaño de hojas: l = leptófilas (<0,25 cm²), n = nanófilas (0,25-2,25 cm²), u = micrófilas (2,25-20,25 cm²), m = notófilas (20,25-45 cm²), M = mesófilas (>45 cm²). Basado en Lewis y Pire (1981), Lewis et al. (1994), Lewis et al. (1997) y Marino y Pensiero (2003).

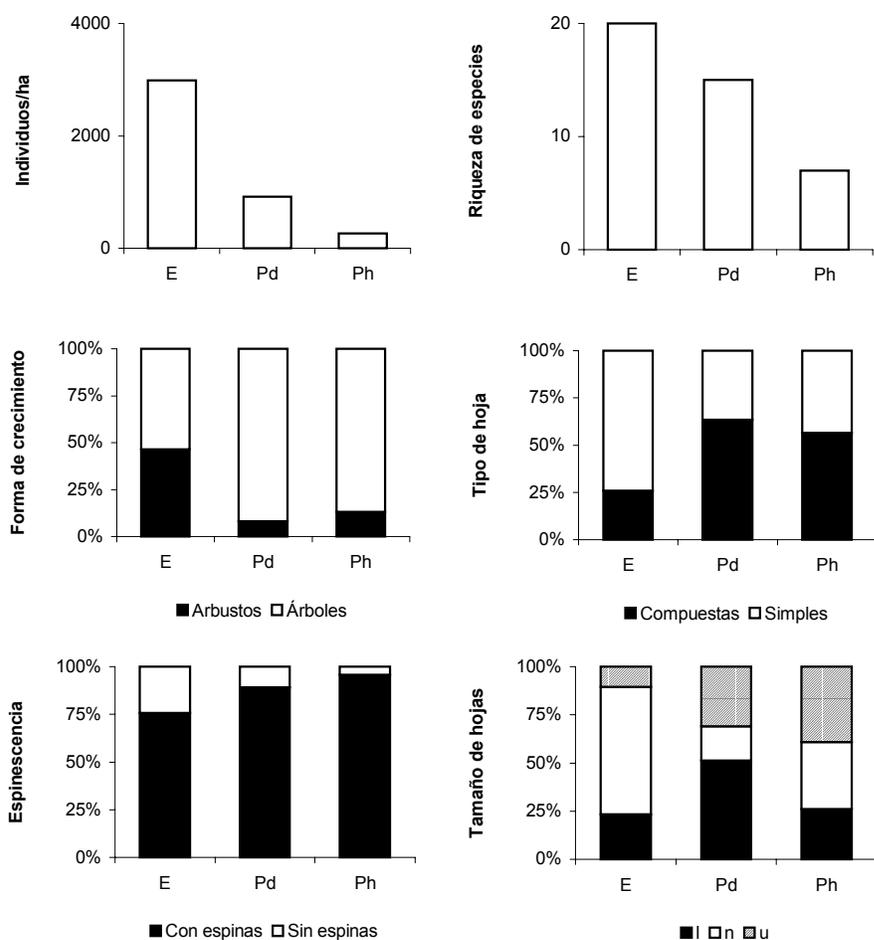


Fig. 5. Caracteres fisonómicos y estructurales de las distintas áreas del bosque de *Schinopsis balansae*.

Códigos de áreas: E = convexa, Pd = plana seca, Ph = plana húmeda. Código de tamaño de hojas: l = leptófilas ($<0,25 \text{ cm}^2$), n = nanófilas ($0,25\text{-}2,25 \text{ cm}^2$), u = micrófilas ($2,25\text{-}20,25 \text{ cm}^2$). Basado en Lewis et al. (1997), Barberis (1998) y Barberis et al. (2002).

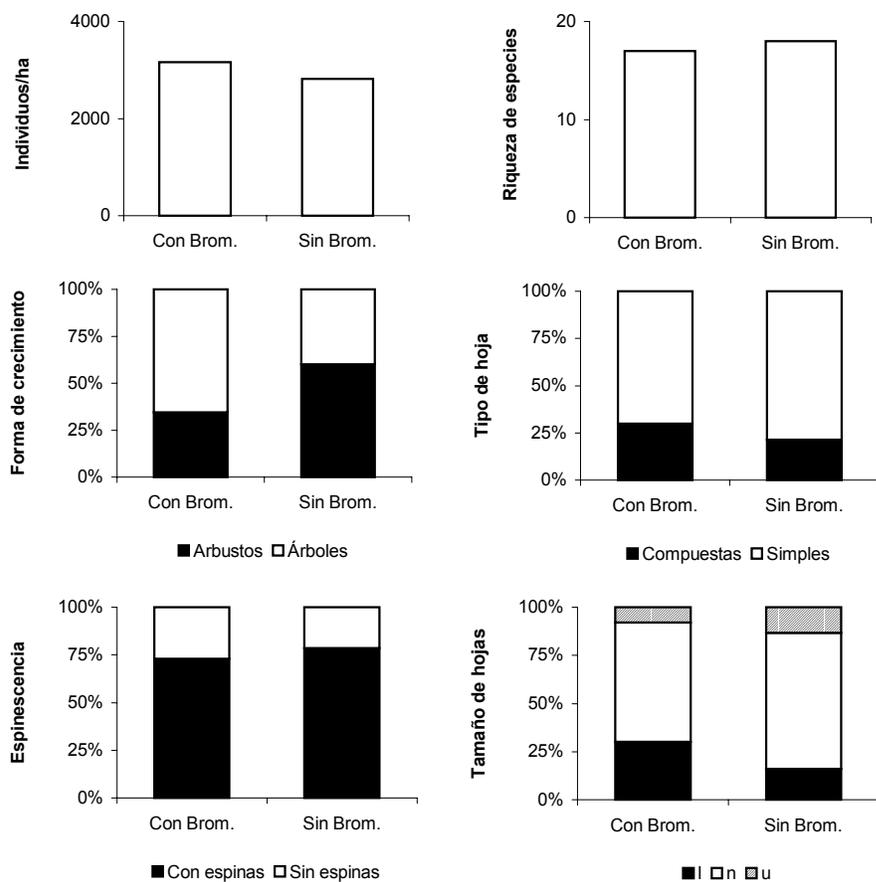


Fig. 6. Caracteres fisonómicos y estructurales de los parches con y sin bromeliáceas terrestres espinosas en las áreas convexas de un bosque de *Schinopsis balansae*. Código de tamaño de hojas: l = leptófilas (<math><0,25\text{ cm}^2</math>), n = nanófilas (0,25-2,25 $\text{cm}^2</math>), u = micrófilas (2,25-20,25 $\text{cm}^2</math>). Basado en Barberis (1998) y Barberis et al. (2002).$$

Tabla 1. Características fisico-químicas del horizonte superficial de suelo de las distintas áreas del bosque de *Schinopsis balansae*. Códigos de áreas: E = convexa, Pd = plana seca, Ph = plana húmeda. Código de las variables: T = capacidad de intercambio catiónico, S = suma de bases en el complejo de intercambio, S/T = porcentaje de saturación con bases en el complejo de intercambio, Na/T = porcentaje de sodio en el complejo de intercambio. Resultado de las pruebas de Kruskal Wallis entre áreas: ns = diferencias no significativas, * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001. Número de muestras en cada área: E = 20, Pd = 11 y Ph = 13.

Variable	Unidad	Áreas			
		E	Pd	Ph	
pH		5,5	5,3	5,6	ns
P	ppm	49,78	53,51	48,45	ns
Resistencia	mohm/cm	2104	2822	3744	*
Ca	meq/100g	20,48	15,65	15,13	***
Mg	meq/100g	2,86	1,16	2,32	ns
Na	meq/100g	1,59	1,73	1,980	ns
K	meq/100g	1,24	1,34	1,160	ns
T	meq/100g	31,90	24,90	23,59	***
S	meq/100g	28,07	19,74	20,82	***
S/T	%	87,79	82,11	88,11	ns
Na/T	%	5,39	7,01	7,66	**