



Universidad Nacional de Rosario
Facultad de Ciencias Agrarias
Licenciatura en Recursos Naturales



Estructura y distribución de las poblaciones de leñosas en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”

Alumna: Juliana Santi

Director: Dr. (Ing. Agr.) Rodrigo Freire

Co- Director: Dr. (Ing. Agr.) José Vesprini

Lugar de trabajo: Delta del río Paraná: “Reserva municipal Los Tres Cerros”

Año: 2020

ÍNDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	2
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	11
MATERIALES Y MÉTODOS	12
Sitio de estudio	12
Análisis estadísticos.....	20
RESULTADOS	21
Especies leñosas en los albardones de la “Reserva Municipal los Tres Cerros”	21
Comunidades arbóreas de la “Reserva Municipal los Tres Cerros”	26
Distribución de las especies leñosas a lo largo de un gradiente topográfico	36
DISCUSIÓN	43
Especies leñosas en albardones de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” ...	43
Comunidades leñosas de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”	46
Distribución de las especies leñosas a lo largo de un gradiente topográfico	49
CONCLUSIÓN	54
BIBLIOGRAFÍA	56
ANEXOS	64

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las comunidades vegetales presentes en humedales del río Paraná	7
Figura 2. Ubicación de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”	13
Figura 3. Altura del río en el Puerto Rosario desde enero 2019 hasta diciembre 2020	14
Figura 4. Localización de las parcelas en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”	16
Figura 5. Medición de altura topográfica a partir de un nivel óptico.....	17
Figura 6. Mediciones de alturas topográficas a campo	18
Figura 7. Transectas realizadas entre albardones y entre parcelas	19
Figura 8. Imágenes de las especies leñosas registradas en la Reserva	22
Figura 9. Características morfológicas de las especies registradas	25
Figura 10. Localización de las comunidades en sus respectivas parcelas.....	27
Figura 11. Altura topográfica de las distintas comunidades	28
Figura 12. Comunidades arbóreas en los albardones de la Reserva	29
Figura 13. (a) Relación entre altura topográfica, abundancia y riqueza de las comunidades. (b) Relación entre altura topográfica y área basal total de las comunidades.....	35
Figura 14. Altura topográfica de las distintas especies y categorías a partir de un modelo lineal mixto	37
Figura 15. Altura topográfica de las distintas especies a partir de un modelo lineal mixto	39
Figura 16. (a) Relación entre la altura topográfica y el área basal (modelo lineal mixto) (b) Relación entre la altura topográfica y la altura de los individuos (modelo lineal mixto) para las distintas especies arbóreas	42

Figura A1 (a). Efectos aleatorios del modelo de la variación de altura topográfica para las distintas especies	64
Figura A1 (b). Efectos aleatorios del modelo del área basal total (cm ²) en función de la altura topográfica para las distintas especies	65
Figura A1 (c). Efectos aleatorios del modelo de altura de los individuos (m) en función de la altura topográfica para las distintas especies.....	66
Figura A2. Comparaciones múltiples de la variable altura topográfica para las distintas especies.....	67
Figura A3. Comparaciones múltiples de la variable altura de los individuos para las distintas especies.....	68

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies registradas en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”, abundancia de adultos y juveniles.....	23
Tabla 2. Comunidades arbóreas de la Reserva Municipal Los Tres Cerros”	26
Tabla 3. Caracterización de las parcelas de las distintas comunidades; especies registradas, área basal total, riqueza, diversidad y equitatividad	31
Tabla 4. Partición de la varianza para las variables: altura topográfica, altura de los individuos y área basal total asociada a los distintos factores aleatorios.....	36
Tabla 5. Efecto de la altura topográfica sobre las distintas especies arbóreas y categorías para las distintas parcelas y albardones.....	38
Tabla 6. Efecto de la especie y la altura topográfica (factores fijos) sobre el área basal y la altura de los individuos (modelo lineal mixto)	41

AGRADECIMIENTOS

A mis Padres por haberme dado la oportunidad de estudiar esta hermosa carrera y por su amor incondicional; a mi hermana Agustina, por haber estado a mi lado y sido mi sostén en el inicio de esta vida facultativa y en todo paso que doy, a mis hermanos Matías y Elena por acompañarme siempre.

A mis abuelos, por apoyarme en esta etapa y en especial a mi abuela Elsa, por estar presente con sus palabras de aliento, su amor y sus velas en cada examen.

A Rodrigo, José e Ignacio por guiarme en esta última etapa con paciencia, compromiso y dedicación.

A Patricia, Graciela, Caterina, Jorgelina, Ángeles, Mariana, Eugenio, Agustín y Fernando miembros de la Cátedra de Ecología, por enseñarme día a día como llevar tareas de docencia e investigación con tanta dedicación, y por aconsejarme en los momentos necesarios.

A mis amigas Mauchi y Agus, que recorrimos codo a codo todos los momentos y emociones de la carrera; y a todos/todas los/las amigos/as que me acompañaron en esta hermosa vida facultativa y me hicieron pasar momentos inolvidables.

A toda mi familia y amigas/os de la vida por estar siempre a mi lado.

A mi compañero Tomás, por acompañarme en todo momento, especialmente en este último tiempo.

A la Facultad de Ciencias Agrarias y la Universidad Nacional de Rosario por ser pública y brindarnos la posibilidad a muchos de realizarnos como profesionales.

MUCHAS GRACIAS!!

RESUMEN

La vegetación que se establece en el delta del río Paraná varía de acuerdo a la heterogeneidad ambiental asociada a la influencia fluvial y a un gradiente de probabilidad de inundación que determina diferencias respecto de la conformación del paisaje y el régimen hidrológico. La variación topográfica genera un gradiente ambiental a lo largo del cual, las poblaciones de las distintas especies vegetales se distribuyen. Las plantas se ubican espacialmente a partir de la respuesta fisiológica a determinados factores ambientales bióticos y abióticos (edáficos y climáticos). El objetivo de este trabajo fue conocer en qué porciones del gradiente topográfico se ubica cada especie arbórea registrada en los albardones de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”. A su vez, se compararon las comunidades arbóreas en cuanto a la riqueza de especies leñosas, diversidad, equitatividad y área basal total. Las comunidades de leñosas identificadas fueron sabana de espinillo, espinillar, curupizal, ceibal, timbozal de timbó colorado, timbozal de timbó blanco y bosque alto. La conclusión fue que las comunidades más diversas y equitativas se registraron a mayor altura (bosque alto, timbozal de timbó blanco) mientras que las comunidades halladas en la porción más baja del gradiente topográfico (sabana de espinillo y espinillar) obtuvieron bajos valores de diversidad. A partir de modelos estadísticos concluimos que las poblaciones de las especies *Vachellia caven*, *Sapium haematospermum*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Albizia inundata*, *Erythrina crista-galli* y *Nectandra angustifolia* difieren en su posición en el terreno, encontrándose a *E. contortisiliquum* en las posiciones más elevadas asociado a *N. angustifolia*, en las alturas más bajas se ubicó *V. caven* pudiendo estar acompañada por *S. haematospermum* y a alturas intermedias *E. crista-galli* junto a *S. haematospermum* también. Por último, *A. inundata* no mostró un patrón claro de distribución a lo largo del gradiente topográfico.

Palabras claves: Comunidades arbóreas, Delta del río Paraná, gradiente topográfico, leñosas, vegetación.

ABSTRACT

The vegetation of the delta of the Paraná River varies according to the environmental heterogeneity associated with the fluvial influence and with a flood probability gradient that determines differences regarding the conformation of the landscape and the hydrological regime. Plants are spatially distributed based on the physiological response to certain biotic and abiotic environmental factors (edaphic and climatic). The topographic variation generates an environmental gradient along which the populations of the different plant species are distributed. The purpose of this work was to identify the portions of the topographic gradient where each tree species grows in the “Reserva Municipal Los Tres Cerros”. At the same time, the woody communities were also compared in terms of their richness, diversity, and evenness: the woody communities identified were savanna of *V. caven*, espinillar, curupizal, ceibal, timbozal de *E. contortisiliquum*, timbozal de *A. inundata* and tall forest. The conclusion was that the most diverse and equitable communities were those that were recorded at the highest altitude (tall forest, timbozal de *A. inundata*) while the communities found in the lower portion of the topographic gradient (savanna of *V. caven* and espinillar) showed low diversity values. Using statistical models we conclude that the populations of the species *Vachellia caven*, *Sapium haematospermum*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Albizia inundata*, *Erythrina crista-galli*, and by *Nectandra angustifolia* differed in their topographic positions, with *E. contortisiliquum* and *N. angustifolia* occupying the highest positions ; *V. caven* was located at the lowest altitudes and may be accompanied by *S. haematospermum* and in intermediate portions of the gradient, *E. crista-galli* together with *S. haematospermum* as well. Finally, *A. inundata* did not show a clear pattern of distribution along the topographic gradient.

Key words: Paraná River Delta, vegetation, tree communities, topographic gradient, woody.

INTRODUCCIÓN

Según las reglas ecológicas del ensamble, las especies que se encuentran en un determinado lugar y su abundancia están condicionadas por el conjunto de especies regionales y los filtros ambientales (Weiher y Keddy, 2001), y es posible establecer relaciones entre las características del ambiente y la vegetación que allí se encuentre (Gleason, 1926). La vegetación puede variar de manera abrupta o gradual asociada a la variación ambiental (Gleason, 1926; Austin, 1985) y cuando no es posible establecer los límites que corresponden a las distintas asociaciones o unidades de vegetación, esta variación en la vegetación puede entenderse a partir de la distribución de las especies que conforman estas unidades (Gleason, 1926).

Las especies vegetales se ubican geográficamente a partir de la respuesta fisiológica a determinados factores ambientales bióticos y abióticos (edáficos y climáticos), los cuales por si mismos o combinados permiten a los individuos de las poblaciones establecerse, crecer y reproducirse (Gleason, 1926; Wiens, 1976; Kent, 2012). Son la aptitud individual de las especies y su crecimiento los que se ven determinados por estos factores del ambiente. Por lo tanto, cada especie tiene un máximo de abundancia dentro de su óptimo ambiental particular (es decir un determinado nivel de factor ambiental) y aparece en un rango limitado y característico de ese factor del ambiente (Perelman et al., 2005). Entonces, en el óptimo ambiental, la abundancia de una población es máxima, y la variación ambiental que se aleje de ese óptimo (para cada especie) va a condicionar el número de individuos y/o su crecimiento (Gleason, 1926). La variación topográfica genera un gradiente ambiental a lo largo del cual, las poblaciones de las distintas especies vegetales se distribuyen (Whittaker, 1967) y, si bien la curva de respuesta más utilizada para mostrar este patrón de variación de la abundancia ante este gradiente es de tipo gaussiana, existen distintos tipos de respuestas (Kent, 2012).

En general, a escala de paisaje, la heterogeneidad de la vegetación está determinada en gran parte por los factores abióticos como las características del relieve o del suelo, y a una escala de mayor detalle (parche-micrositio), la distribución de las plantas individuales (entre otros factores bióticos y autoecológicos) determina la heterogeneidad de la vegetación, donde interacciones como la competencia y la

facilitación ejercen una fuerte influencia sobre el patrón espacial de la comunidad (Hoopes y Hall, 2002). Por consiguiente, la escala espacial considerada condiciona la importancia de los factores ecológicos que inciden en la heterogeneidad de la vegetación (Chaneton, 2005).

Los humedales, en general, son definidos como “las extensiones de marismas, pantanos y turberas o superficies cubiertas de aguas, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporarias, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluyendo las extensiones de aguas marinas cuya profundidad en marea baja no exceda los seis metros” (Convención Ramsar, 1971). Actualmente, se define al humedal como un ambiente en el cual la presencia temporaria o permanente de agua superficial o subsuperficial causa flujos biogeoquímicos propios y diferentes a los ambientes terrestres y acuáticos. Rasgos distintivos son la presencia de biota adaptada a estas condiciones, comúnmente plantas hidrófitas, y/o suelos hídricos o sustratos con rasgos de hidromorfismo (Benzaquén et al., 2017). Entre los principales filtros ambientales que condicionan la vegetación se encuentran el nivel de agua, régimen natural de disturbios y disponibilidad de nutrientes (Keddy, 1983) como ocurre en ecosistemas lóticos (Budke et al., 2006). En el delta del río Paraná, la vegetación varía de acuerdo a la heterogeneidad ambiental asociada a la influencia fluvial y en una menor escala asociada a un gradiente de probabilidad de inundación que determina diferencias respecto de la conformación del paisaje y el régimen hidrológico (Malvárez, 1997). Este funcionamiento hidrológico conlleva a que la condición esencial para que puedan establecerse y persistir los organismos vegetales es que estén adaptados a la alternancia de sequías e inundaciones. Ambos fenómenos se repiten con distinta periodicidad (frecuencia), tienen duración variable (amplitud), alcanzan diferente magnitud (intensidad) y ocurren en determinada época del año (estacionalidad) (Neiff, 2004).

El río Paraná es un ecosistema fluvial, alimentado y regulado por las fluctuaciones de los cursos de agua (Neiff, 1996). La principal característica de este ecosistema, considerada una propiedad emergente del mismo, es su dinamismo ecológico, que determina la formación de diversos ambientes, confiriéndole gran heterogeneidad la cual se ve reflejada en la vegetación (Franceschi y Lewis, 1979;

Aceñolaza et al., 2004). Esta heterogeneidad ambiental interna determina la riqueza y diversidad y, además, al ser una zona inundable, es el régimen de inundación (o los pulsos de inundación y sequía) el principal factor que determina las características y la permanencia de las comunidades vegetales a través del tiempo (Malvárez, 1997; Marchetti y Aceñolaza, 2012). Las islas que se presentan a lo largo y ancho del río fueron formadas por la acumulación de sedimentos y por interacciones geomorfológicas, hidrológicas y biológicas de los diversos niveles de organización. En ellas la vegetación ha ido evolucionando a través del tiempo: las condiciones impuestas por el entorno determinan las especies vegetales que se establecen (Brumnich et al., 2019).

Como se mencionó previamente, uno de los principales factores que influye en el establecimiento y abundancia de una determinada especie es el régimen hidrológico, siendo el mismo un componente crítico que desencadena importantes fenómenos ecológicos (Junk et al., 1989; Junk y Wantxen, 2004) como regular el intercambio y acumulación de materia orgánica entre los cauces y las llanuras aluviales (Ward et al., 1999). Al ser las inundaciones el mayor factor de cambio en la estructura biótica, muchos árboles y plantas herbáceas poseen adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten realizar la fotosíntesis en condiciones de inmersión prolongada (Neiff y Malvárez, 2004). En el período comprendido desde octubre a marzo en el río Paraná, durante períodos de aguas altas, los sedimentos, nutrientes y semillas son distribuidos a nuevos lugares del sistema fluvial; mientras que la germinación, crecimiento y colonización de nuevos sitios se lleva a cabo en fases de aguas bajas, desde abril a septiembre (Neiff, 1990; 2004). Sin embargo, existe una variabilidad interanual que hace que este sistema no sea tan predecible como otros humedales, donde se destacan los ciclos ENOS, que se producen por diferencias de presión en el Pacífico austral, presentando una oscilación en una fase cálida (El Niño) y una fría (La Niña). Estos eventos suelen estar asociados a variaciones en la temperatura superficial del mar. Las inundaciones en el río Paraná son uno de los impactos provocados por El Niño (Rabuffetti, 2018).

La vegetación que se establezca en estos ambientes tan heterogéneos va a estar condicionada por la configuración geomorfológica del paisaje, la dinámica de ésta

a través del tiempo, su intervención en el accionar de las fases hidrológicas y las adaptaciones de la vegetación a los períodos de inundaciones y sequías, pudiendo clasificarse en comunidades leñosas de mayor riqueza y diversidad que se establecen en sitios altos de menor inundabilidad, comunidades tanto herbáceas como leñosas y arbustivas en zonas de inundabilidad intermedia y por último las zonas bajas, ya sea con agua permanente o zonas deprimidas inundadas temporalmente, son colonizadas por comunidades herbáceo-arbustivas palustres (Figura 1) (Marchetti et al., 2013a).

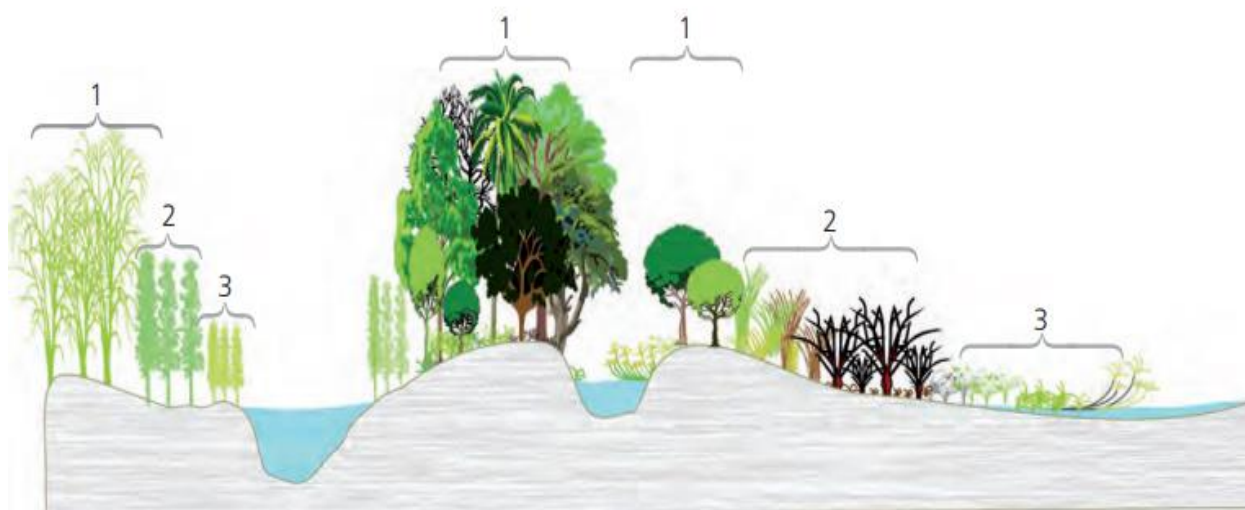


Figura 1. Ubicación de las comunidades vegetales presentes en humedales del río Paraná. 1) Comunidades con vegetación arbórea en sitios topográficamente altos, 2) Comunidades de especies herbáceas, arbóreas y arbustivas en zonas intermedias 3) Comunidades con vegetación herbáceas o arbustivas palustres en zonas bajas con humedales lóticos o leníticos (tomado de Marchetti et al., 2013a).

La ecorregión Islas de los ríos Paraná y Paraguay se extiende a lo largo de la llanura chaco-pampeana, incluyendo el corredor fluvial y las planicies aluviales del tramo inferior del río Paraguay, de los tramos medios e inferior del río Paraná y el cauce del Río de la Plata; en donde como se mencionaba anteriormente, se alternan bosques y arbustales en los angostos albardones ribereños, pajonales y pastizales en depresiones y sobre las riberas de los cursos de agua y en las lagunas interiores se encuentran comunidades higrófilas y acuáticas (Matteucci, 2012). En el último tramo del río Paraná, se constituye la subregión Delta del río Paraná, que se extiende a lo largo de 330 km abarcando una superficie aproximada de 19.300 km², desde el sur de la

ciudad de Diamante (32° 5'S) en la provincia de Entre Ríos hasta las cercanías de la ciudad de Buenos Aires (34° 29'S) (Kandus et al., 2019). Un sector del Delta del Paraná fue designado en el año 2015 como Sitio Ramsar, incluyendo los territorios de los Parques Nacionales "Predelta" e "Islas de Santa Fe" (Giacosa et al., 2019).

La subregión Delta del Paraná se encuentra dentro de la provincia Fitogeográfica Paranaense, en la subdivisión "Bosques y humedal deltaico" (Oyarzabal et al., 2018). A su vez, en el Inventario de Humedales de la Región del Complejo Fluvio-Litoral del Bajo Paraná, el Delta se localiza en la "Región Humedales del corredor fluvial Chaco-Mesopotámico", subregión "Ríos, esteros, bañados y lagunas del río Paraná (Kandus et al., 2019), en donde podemos clasificar las unidades de vegetación o comunidades que se presentan en 3 grandes grupos; comunidades herbáceas, sabanas y bosques (Franceschi et al., 1985).

Las comunidades herbáceas pueden diferenciarse en acuáticas (radicantes y flotantes), palustres (pajonales en sentido amplio) y terrestres (campos o praderas) (Burkart, 1957). En los pajonales del Delta Superior la especie *Coleataenia prionitis* es la dominante mientras que en la vegetación perilacunar, que rodea los cuerpos de agua se distinguen los cataisales, verdolagales, camalotales, juncales, etc. (Franceschi et al., 1985). En lagunas y madrejones de aguas tranquilas, se hallan comunidades con especies como *Azolla* sp. o *Lemna* sp. (Burkart, 1957).

En cuanto a la sabana que se dispone en posiciones más elevadas que las comunidades anteriores; generalmente el estrato arbóreo discontinuo está formado por *Vachellia caven*, la cual tiende a disponerse en grupos y el estrato herbáceo es continuo, denso y con una elevada riqueza de especies (Franceschi et al., 1985).

Haciendo referencia a las comunidades arbóreas que se establecen en el delta del Paraná, la superficie que ocupan está estimada en 735,49 km², es decir, el 4 % de la superficie total de la región y las especies leñosas que las constituyen provienen de las provincias Fitogeográficas de las Yungas, Paranaense y Chaqueña (Enrique et al., 2011). La comunidad de leñosas que se establezca va a depender de la posición geográfica y del grado de madurez de los albardones. Las especies leñosas pioneras que se establecen sobre bancos de arena son los sauces (*Salix humboldtiana*) y alisos

(*Tessaria integrifolia*) hasta que los albardones son lo suficientemente altos para dar lugar al establecimiento de los bosques insulares (Franceschi et al., 1985). Además, el estrato arbóreo de las islas del río Paraná se empobrece de norte a sur, hasta el delta cisplatino, donde el río se abre en dos brazos principales y confluye con el río Uruguay, en el cual la riqueza vuelve a aumentar (Menalled y Adámoli, 1995). En los albardones ubicados en la porción superior del Delta se encuentran los bosques insulares, bosques angostos compuestos por especies como *Nectandra angustifolia*, *Albizia inundata*, *Myrsine laetevirens*, *Erythrina crista-galli* y *Sapium haematospermum*. (Franceschi y Lewis, 1979). Estas comunidades mantienen su unidad fisonómica, estructural y ecológica con ingreso de muy pocas especies desde los paisajes que atraviesan, a su vez pueden coexistir con especies presentes en ecosistemas de sabana o bosques de tierra firme (Neiff, 2004). Estos bosques también fueron clasificados como bosque subfluvial y espinillar. El bosque subfluvial se distingue por la presencia de las especies arbóreas mencionadas anteriormente con la adición de *Enterolobium contortisiliquum* (timbó colorado) y *Myrsine laetevirens* (canelón); mientras que el espinillar cuenta con *Vachellia caven* como especie dominante pudiendo estar acompañada por otras especies leñosas y arbustos (Morello, 1949). Los bosques que se establecen en los albardones más altos y desarrollados en la porción inferior del delta conforman el Monte Blanco, siendo la más compleja y estratificada comunidad del delta (Burkart, 1957). Cuenta con la presencia de 45 especies arbóreas y arbustivas, destacando la palmera pindó (*Syagrus romanzoffiana*), la murta (*Myrceugenia glaucescens*), el mataojo (*Pouteria salicifolia*), el chal-chal (*Allophylus edulis*), el anacahuita (*Blepharocalyx salicifolius*), el espinillo (*Vachellia caven*) y el tala (*Celtis tala*) entre otras (Kalesnik, 2000).

La “Reserva Municipal Los Tres Cerros” ubicada en el delta superior del río Paraná en la provincia de Entre Ríos frente a la ciudad de Rosario, se ubica en la Unidad de paisaje “Bosques y praderas de las islas de cauce y fajas de meandros del río Paraná”. El comportamiento fenológico y el patrón de inundación de esta zona está dado por la variación anual estacional y variabilidad interanual estacional (Kandus et al., 2019). En los censos realizados por Valfosca (2020) en la reserva, las comunidades que se registraron fueron: comunidades acuáticas, embalsados, camalotal, varillal, juncal, catayzales, pajonal de carrizo, pajonal mixto, pajonal de paja de techar, sabana

de espinillo, ceibal, espinillar, timbozal de timbó colorado o blanco y bosque alto. El 12,89% de la superficie total de la Reserva está cubierta por las comunidades arbóreas, siendo ambos timbozales las comunidades leñosas que abarcaron la mayor superficie. En cuanto a las especies arbóreas inventariadas en “Los Tres Cerros”, las mismas fueron *Albizia inundata*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Erythrina crista-galli*, *Nectandra angustifolia*, *Salix humboldtiana*, *Sapium haemospermum*, *Senegalia bonariensis* y *Vachellia caven* (Valfosca, 2020).

Se conoce que existe un gradiente topográfico a lo largo del cual se disponen las distintas comunidades vegetales en el delta del río Paraná (Malvárez, 1997; Marchetti y Aceñolaza, 2005; Marchetti y Aceñolaza, 2012; Marchetti et al., 2013b; Marchetti et al., 2016), pero poco se sabe sobre la porción de ese gradiente efectivamente ocupado por las distintas especies arbóreas y cómo varía su abundancia a lo largo del mismo. Conocer las características y disposición de estas especies es uno de los pasos iniciales en la investigación biológica y el diseño de planes de manejo de áreas protegidas (Marino et al., 2006). Además este conocimiento es necesario para valorar los servicios ecosistémicos que nos proveen tanto los bosques como el ecosistema de cual forman parte los humedales. Algunos de los servicios que nos provee el humedal son: la amortiguación de inundaciones, es decir, reducen los picos de crecidas, retienen los excedentes de las escorrentías y los liberan lentamente; la depuración del agua, ya que facilita la sedimentación y la retención de materiales en suspensión; la productividad primaria y el almacenaje de carbono, entre otros (Kandus et al., 2010). Y por último, además de ser utilizados por los pobladores como fuente de recursos madereros, melíferos, alimenticios y medicinales, los árboles son de vital importancia para el refugio y protección tanto de animales silvestres como especies herbáceas, además conducen a un mayor depósito de aluviones, retardando la corriente de agua, modulan el balance entre erosión y sedimentación y la relación de acumulación y transferencia de nutrientes en las cuencas (Marino et al., 2006; Neiff, 2004).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general: Describir la distribución espacial de las poblaciones de especies leñosas a lo largo de un gradiente topográfico, teniendo en cuenta su estructura de tamaños y la comunidad a la que pertenecen, en albardones internos del delta del río Paraná.

En albardones de un sector interno del delta del río Paraná se desarrollaron los siguientes **objetivos específicos:**

- Evaluar la riqueza y diversidad de los ensamblajes de especies leñosas presentes en bosques de diferentes albardones teniendo en cuenta su posición en el gradiente topográfico.
- Describir la distribución espacial de las distintas poblaciones de especies leñosas presentes en bosques en diferentes albardones a lo largo de un gradiente topográfico.
- Analizar el efecto de la topografía sobre las poblaciones arbóreas, en cuanto a la proporción adultos-juveniles y el tamaño de los individuos en bosques en diferentes albardones.

Hipótesis:

- La riqueza y diversidad de los ensamblajes de especies leñosas en diferentes albardones en un sector interno del delta del río Paraná varía a lo largo del gradiente topográfico.
- Las distintas poblaciones de especies leñosas presentes en bosques en diferentes albardones en un sector interno del delta del río Paraná se ubican en distintas porciones del gradiente topográfico.
- Las plántulas y los juveniles de las especies leñosas ocupan una porción del gradiente topográfico más amplio que los adultos permitiendo que el régimen de inundación sea el que determine su permanencia a lo largo del tiempo en diferentes albardones en un sector interno del delta del río Paraná.
- El crecimiento de los individuos (DAP y altura) de las distintas especies leñosas se ve condicionado por variaciones en el régimen de inundación asociadas al

gradiente topográfico en diferentes albardones en un sector interno del delta del río Paraná.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio:

Este trabajo se desarrolló en terrenos pertenecientes a la Municipalidad de Rosario (Figura 2) en el delta del río Paraná a la altura de la ciudad de Rosario ($32^{\circ} 52' 59,35''$ S, $60^{\circ} 36' 08,77''$ O). En una fracción de los terrenos que pertenecen a la Municipalidad, se conformó la "Reserva Municipal Los Tres Cerros" ($32^{\circ} 51' 44.01''$ S; $60^{\circ} 35' 30.89''$ O) que abarca 376 ha y está ubicada en el departamento de Victoria provincia de Entre Ríos. La misma tiene por finalidad constituir una reserva ecológica y fue utilizada con anterioridad con fines ganaderos, aunque la presencia de ganado vacuno aún no ha sido eliminada.

La principal característica de la zona en la que se encuentra nuestro sitio de estudio es que al estar compuesta por un conjunto de macrosistemas de humedales, la dinámica de la región es muy cambiante, ya que no responde a factores que operan a gran escala, como el clima o la geología, sino a una dinámica de pulsos (Alzugaray et al., 2016).

El clima es templado húmedo sin estación seca. Las temperaturas medias anuales rondan los 18°C en el norte de la región y $16,7^{\circ}\text{C}$ en el sur, la amplitud térmica es baja ya que la presencia de los cuerpos de agua hace que la temperatura se mantenga uniforme. Las precipitaciones medias anuales no superan los 1000 mm y se distribuyen regularmente a lo largo del año (aunque en los meses invernales se reduce) (Quintana y Bo, 2010). Gran parte de la superficie de la región está formada por depósitos litorales originados en las ingresiones y regresiones marinas ocurridas durante el Holoceno Medio y por depósitos sedimentarios arrastrados por los ríos tributarios de la gran cuenca del Paraná (Matteucci, 2012). Los suelos predominantes en el área pertenecen al orden de los Entisoles y en menor medida los Molisoles, ambos muy influenciados por la dinámica hidrológica (Malvárez, 1997).

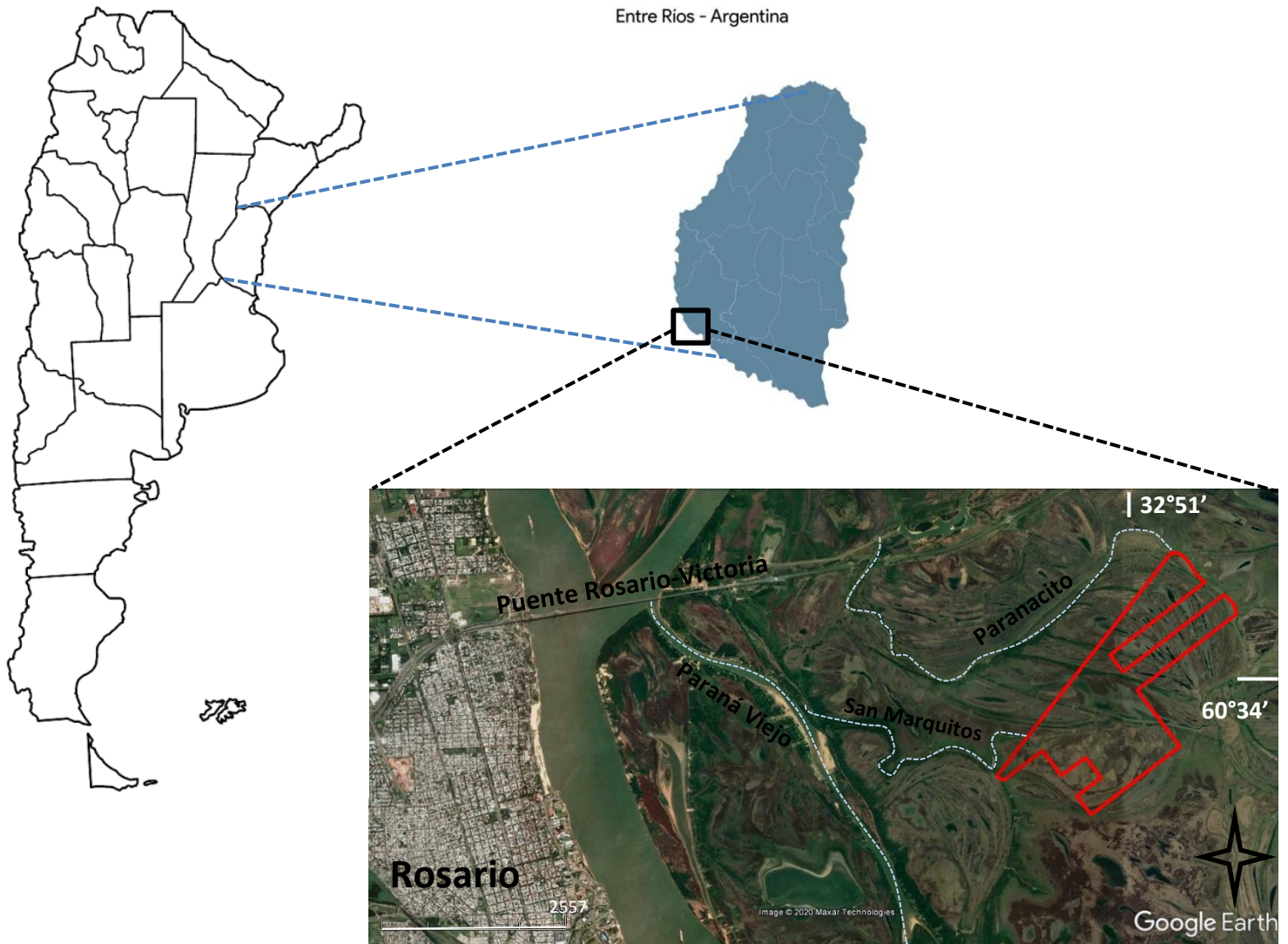


Figura 2. La Reserva Municipal los Tres Cerros (polígono rojo) se ubica en el departamento de Victoria (provincia de Entre Ríos), frente a la ciudad de Rosario (provincia de Santa Fe). Las vías de acceso son por el riacho Paranacito arribando a la zona noreste de la reserva, o por el arroyo San Marquito llegando a la parte sudoeste del predio. La imagen satelital fue tomada de Google Earth de la fecha 28/12/2020.

Unidad de muestreo:

Para conocer la estructura de ensamblajes de especies leñosas, tanto su riqueza y diversidad se delimitaron parcelas de muestreo como unidades de muestreo y para estudiar el efecto de la topografía sobre los individuos adultos de las distintas especies leñosas se consideraron a los individuos dentro de las parcelas como unidad de muestreo.

Trabajo de campo:

A lo largo del período comprendido entre diciembre de 2019 y agosto 2020, realizamos cinco campañas de trabajo a los lotes de la “Reserva Municipal los Tres Cerros”. El período estudiado estuvo bajo la influencia de sequía y tiempo seco y también por fuegos descontrolados en toda la región (aunque no se quemaron los lotes correspondientes a la reserva). La altura del río en el Puerto de Rosario en los meses de estudio osciló entre 1,6 m (diciembre 2019) y 0,6 m (agosto 2020) (Figura 3). El Índice de Oscilación del Sur se mantuvo alrededor de valores normales, es decir, se mantuvo una fase neutral entre El Niño y La Niña (Servicio Meteorológico Nacional, 2020). La última inundación registrada en el Paraná fue en 2016, la cual superó los 6,1 m de hidrométrica y estuvo influenciada por el fenómeno del Niño (Armijo, 2020).

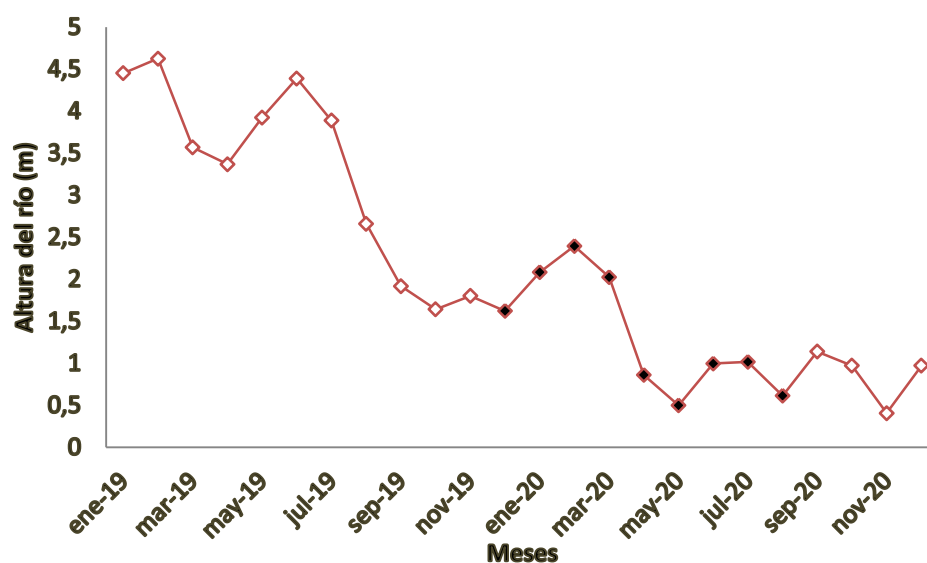


Figura 3. Altura del río en el Puerto Rosario desde enero 2019 hasta diciembre 2020. Los puntos negros señalan los meses comprendidos el período de estudio (CIM, 2015).

Previo a la selección de parcelas y contando con el mapa de distribución de la vegetación de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” (Valfosca, 2020), se realizó una recorrida del área de estudio para identificar las distintas comunidades arbóreas presentes.

Parcelas: Sobre cinco albardones ubicados en una transecta de 1850 m (distancia aproximada desde el albardón norte ubicado a 160 m del arroyo Paranacito hasta el albardón más lejano a 2010 m del mismo arroyo) de la reserva (los albardones se emplazan con una orientación oeste-este), y teniendo en cuenta la localización de las comunidades arbóreas, se establecieron 13 parcelas al azar (Figura 4). La forma que adquirieron fue de rectángulos con un área de 300 m² (Osinaga et al., 2014), lo que resultó una superficie total de 3900 m² analizados en nuestro sitio de estudio. Las parcelas se realizaron de esta manera ya que era adecuado para registrar y analizar las variaciones de altura topográfica en el ancho de casi todos los albardones, debido a que la característica principal de los mismos es su elevada relación largo-ancho.

El centro de parcela fue elegido al azar, se tomaron sus coordenadas geográficas, su altura topográfica y en función de ese punto se delimitó la parcela. Para que todas las parcelas tuvieran una altura topográfica relativa a un mismo punto fue necesario realizar una transecta desde el centro de las mismas hasta un mojón proveniente de mensuras catastrales ubicado en el albardón Norte, el cual fue seleccionado por ser un punto estable y cómodo en el sistema de estudio.

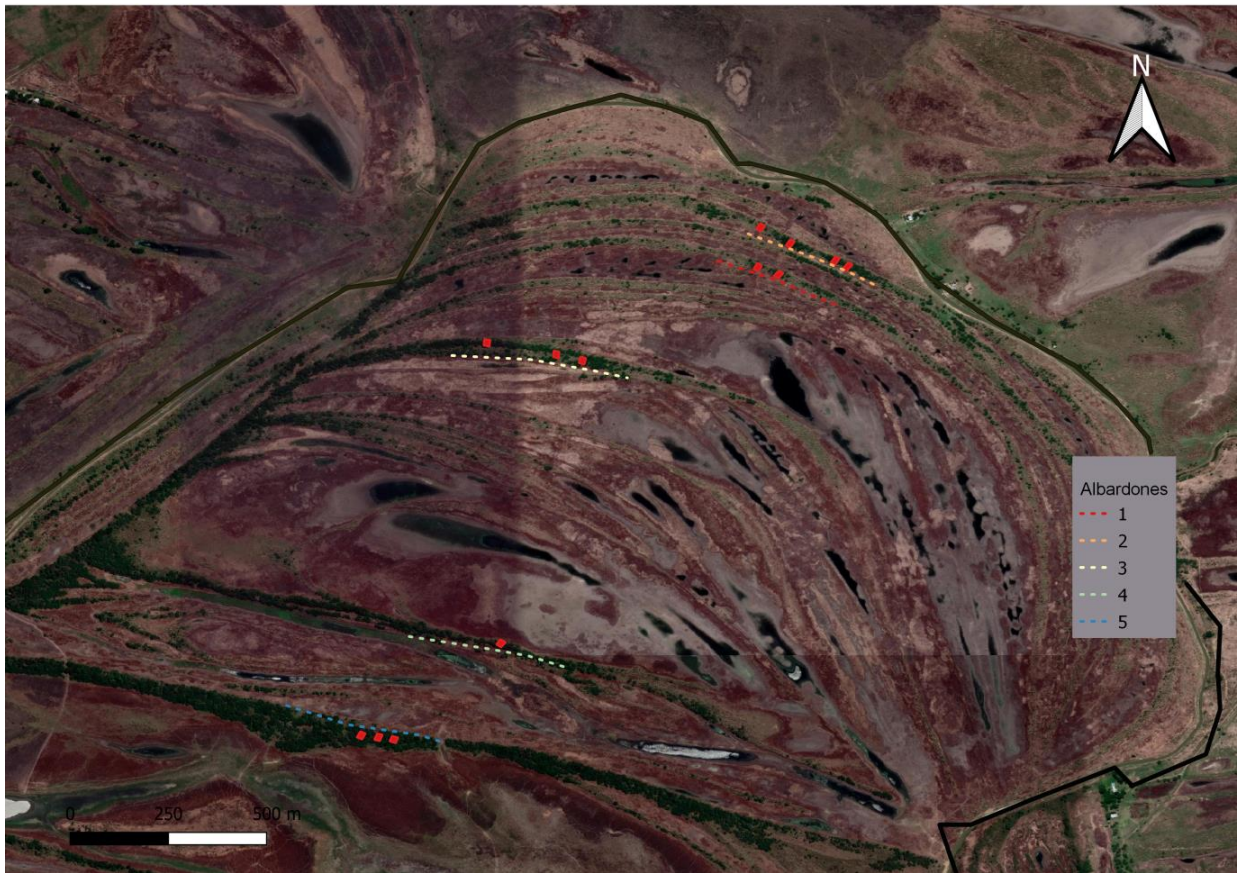


Figura 4. Localización de parcelas (polígonos rojos) sobre albardones (líneas punteadas) en la Reserva Municipal los Tres Cerros, el arroyo Paranacito (línea negra) rodea el predio. La imagen satelital proviene de Google Earth..

Estructura de los ensambles de leñosas: Para el estudio de la estructura de los ensambles de leñosas se utilizó la información correspondiente a la riqueza y abundancia de especies arbóreas presente en la parcela.

Árboles adultos: Dentro de cada parcela se censaron todos los árboles adultos (más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho) como fuera propuesto por Marino et al. (2006), se midieron altura y diámetro a la altura del nivel del pecho de cada individuo. Luego se midió la altura topográfica del suelo donde se desarrollan (relativa al centro de parcela) posicionando la regla del nivel óptico a 0,5 m al noroeste de la planta.

Regeneración: Dentro de cada parcela se identificaron todos los individuos de especies leñosas que no hubieran sido considerados individuos adultos y a cada uno se lo discriminó por categoría dependiendo de su altura. Aquellos que presentaron un diámetro menor a 10 cm a la altura del nivel del pecho se dividieron en juveniles o plántulas. Los juveniles fueron las plantas con una altura mayor a 30 cm y las plántulas las que no alcanzaron esta altura. A cada individuo se le midió la altura topográfica del suelo posicionando la regla del nivel óptico a 0,5 m al Noroeste de la planta.

Mediciones de altura con el nivel óptico: La variación en la altura topográfica para los individuos de las distintas especies arbóreas, para las parcelas y para establecer diferencias de altura entre los puntos de referencia entre los distintos albardones se midió utilizando un nivel óptico marca Leica modelo NA332, cuya precisión es de 1.8 mm, presenta un aumento de 32 x y un campo visual < 2.1 m a 100 m (Figura 5).

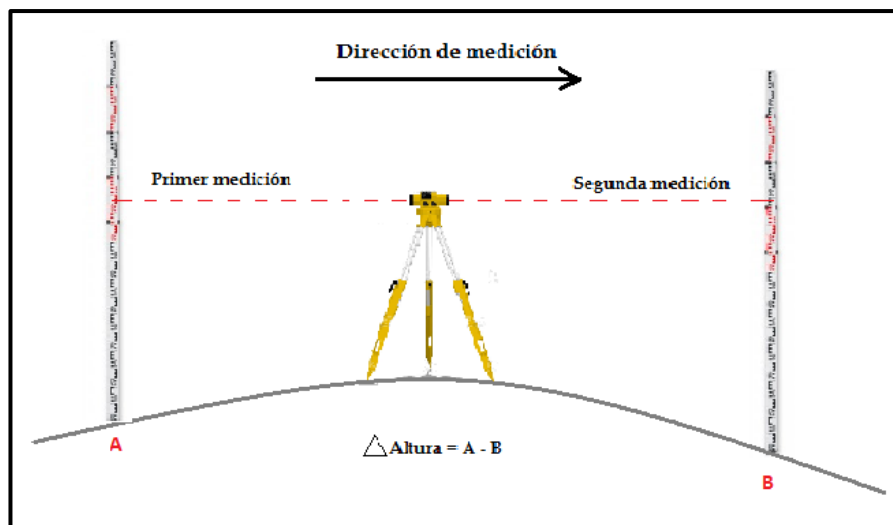


Figura 5. Medición de altura topográfica a partir de un nivel óptico. Para obtener la diferencia de altura entre dos puntos se resta al valor de la primera medición el de la segunda.

En nuestro sistema, teniendo en cuenta la distancia entre albardones y la longitud de los mismos, se dividieron las mediciones en dos partes. La primera consistió en una transecta de 1850 m con sentido suroeste-noreste que conectaba todos los albardones trabajados al punto de referencia, de esta manera obteníamos una altura relativa al mojón para todos los albardones (Figura 6 y 7,a). En la segunda parte se establecieron las parcelas en el campo y se midió la diferencia de altura entre el centro de la parcela y el punto de referencia del albardón correspondiente (Figuras 6 y 7,b).

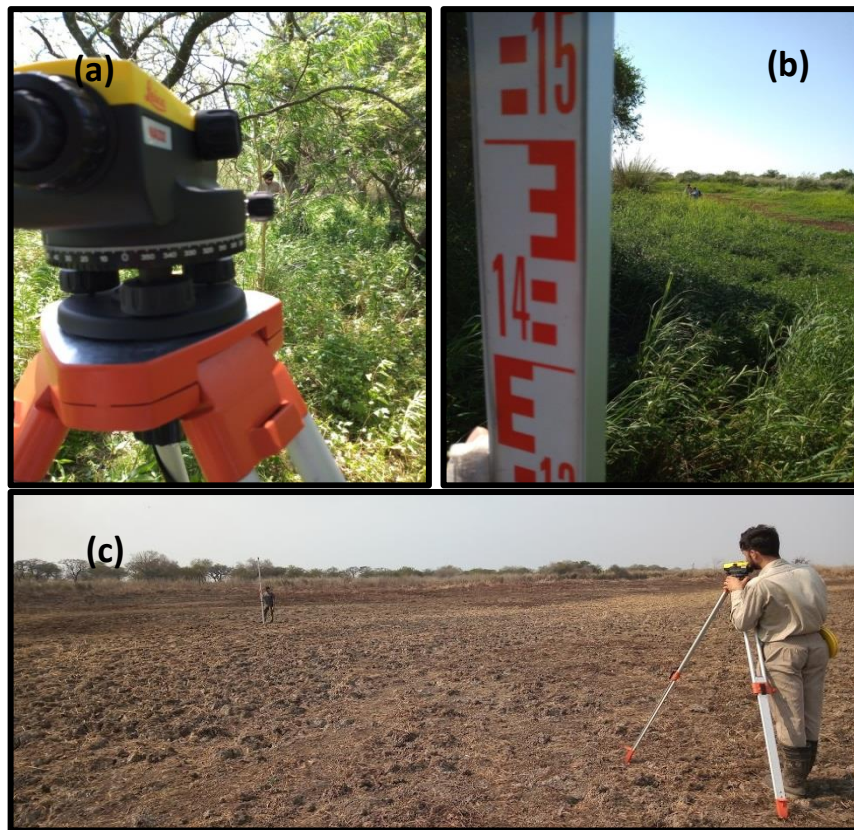


Figura 6. (a) Medición de altura topográfica desde el centro de parcela con un nivel óptico (b) Medición de alturas entre parcelas (c) Medición de diferencias de altura de los puntos de referencia entre albardones en la Reserva Municipal los Tres Cerros.

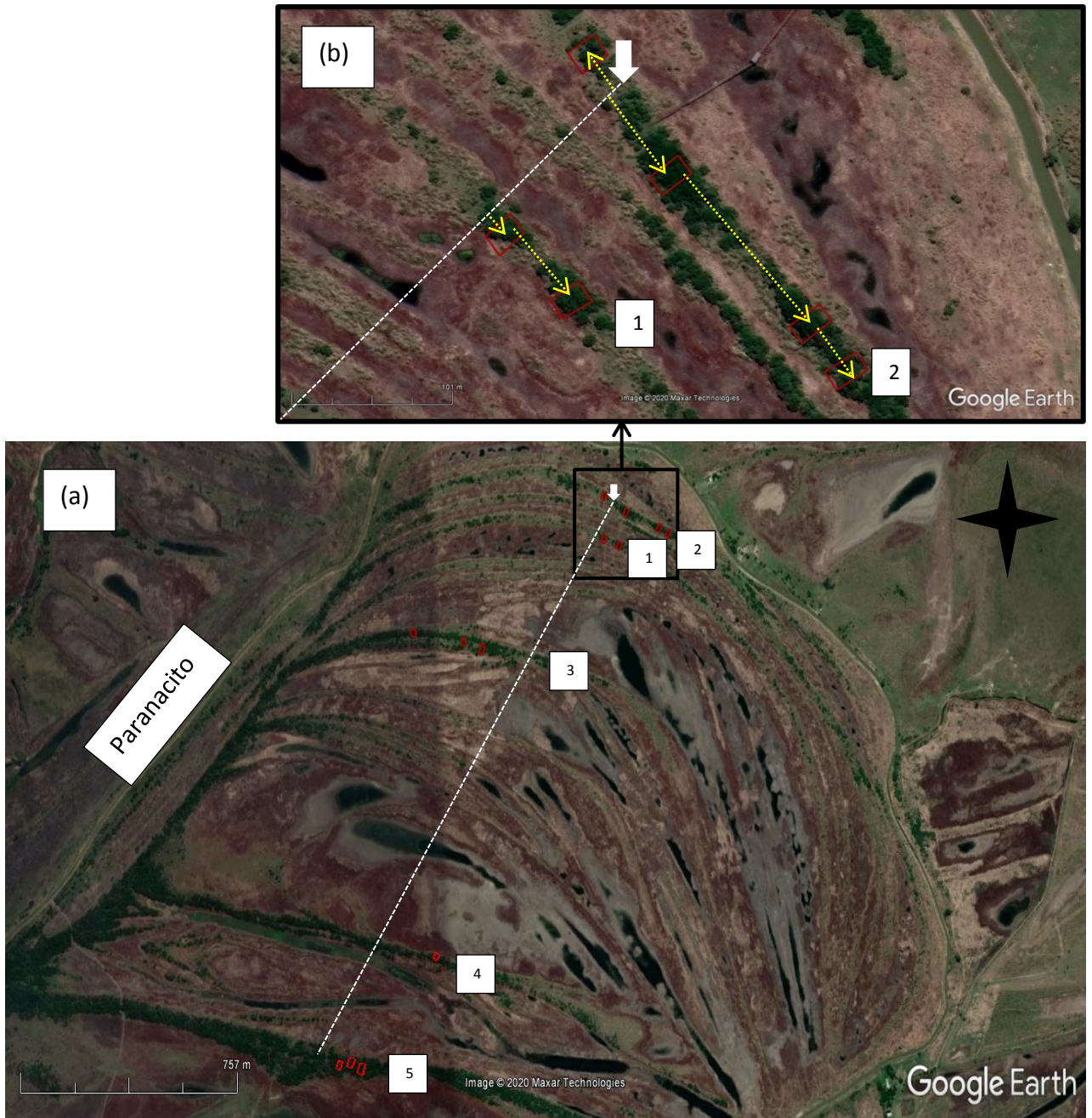


Figura 7. (a) Transecta (línea punteada blanca) que permitió conocer las diferencias de altura entre los albardones (números) finalizando en el mojón de referencia (flecha blanca). **(b)** Detalle de los albardones uno y dos, medición de diferencia de altura entre el centro de parcela y el punto de referencia del albardón correspondiente (flechas amarillas) en la “Reserva Municipal los Tres Cerros”. Los polígonos rojos delimitan las parcelas muestreadas. Imagen disponible en Google Earth correspondiente al 18/03/2020.

Análisis estadísticos:

Para determinar si existían diferencias entre especies con respecto a su área basal (calculado a partir de los datos de DAP de individuos adultos) luego de realizar un test de normalidad, y de homogeneidad de varianza y verificar que no cumplían con los requisitos del análisis de la varianza, utilizamos el test no paramétrico Kruskal-Wallis. A su vez, se realizaron comparaciones entre especies utilizando un Man Whitney Wilcoxon Test (Colín, 2018). Para comprobar si existían diferencias entre las especies con respecto a la altura que alcanzaban los individuos adultos se realizó también el test no paramétrico Kruskal-Wallis al igual que lo realizado para el área basal.

Para analizar cómo se ubican los individuos (tanto adultos como juveniles) de las distintas especies en las distintas posiciones topográficas, y determinar qué relación hay entre esta ubicación y el área basal y la altura (de dichos árboles) se utilizaron modelos lineales generales mixtos anidados (parcelas anidadas dentro de los albardones) con la función *lmer* del paquete *lme4* en R (R Core Team, 2020; Crawley 2007).

Para conocer la partición de la varianza de los factores aleatorios, es decir, la proporción de la variancia asociada a las parcelas y albardones, se utilizó el método de estimación de máxima verosimilitud restringida (REML) del paquete *lme4* en R (Douglas et al., 2019). La repetibilidad (en este caso el ICC o Correlación Intra Clase) representa la fracción de la varianza total que puede atribuirse a la variación de los distintos factores aleatorios (parcelas anidadas a los albardones) para diseños jerárquicos o anidados. Es decir, nos permite entender la estructura de la variación biológica (Stoffel et al., 2017).

Para determinar la significancia de los efectos fijos de las distintas variables (p-valor) se utilizó la corrección Kenward-Roger, donde se comparaban dos modelos, uno con la variable a determinar su efecto y otro modelo sin la misma y a partir de un análisis Anova se determinó su valor. El ajuste del modelo se obtuvo de la función *r.squaredGLMM* del paquete *MuMin*, el R^2 condicional mide la bondad de ajuste y el poder de predicción del modelo teniendo en cuenta los efectos fijos y aleatorios, mientras que el R^2 marginal sólo tiene en cuenta los efectos fijos. Por último, realizamos

tests de Tukey para la comparación de medias y para visualizar las diferencias significativas de la variable en consideración entre especies. Se incluyó una corrección de Bonferroni (método de ajuste del p value para comparaciones con t-tukey), se utilizó la función `glht` del paquete `multcomp` en R y para mejorar la visualización de los efectos se utilizó la función `cid` en el mismo software, la cual asigna letras distintas en el caso de existir diferencias significativas entre especies (Garibaldi et al., 2019).

En cuanto a los ensambles de especies leñosas, para cada parcela se estimó su riqueza, equitatividad (índice de Pielou) y diversidad (índice de Simpson) con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011).

RESULTADOS

Especies leñosas en los albardones de la “Reserva Municipal los Tres Cerros”

En el total de las parcelas censadas fueron registrados 262 individuos, 193 adultos y 69 juveniles, de seis especies leñosas arbóreas (Figura 8) pertenecientes a tres familias y tres órdenes; *Vachellia caven* (espinillo), *Sapium haemospermum* (curupí), *Enterolobium contortisiliquum* (timbó colorado), *Albizia inundata* (timbó blanco), *Erythrina crista-galli* (ceibo) y por último *Nectandra angustifolia* (laurel de río) (Tabla 1). Las mismas fueron halladas formando comunidades de sabana, con el espinillo como especie dominante del estrato arbóreo, y comunidades boscosas como Timbozales de *Enterolobium contortisiliquum*, Timbozales de *Albizia inundata*, Ceibales, Curupizales, Espinillares y Bosques Altos (formados por *N. angustifolia*, *A. inundata*, *E. crista-galli*, *S. haemospermum* y *V. caven*).

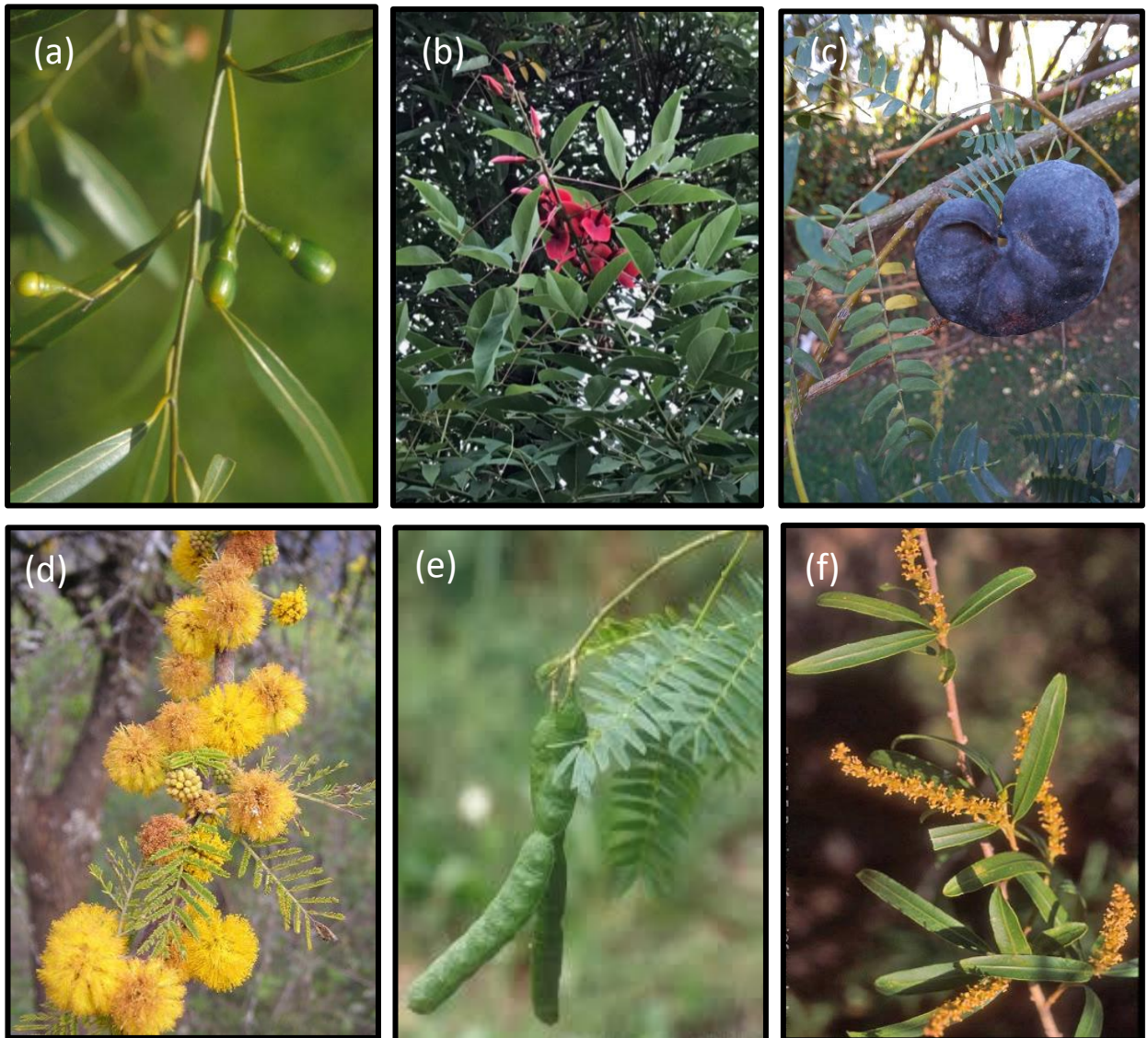


Figura 8. Fotografías de especies leñosas encontradas en la Reserva Municipal los Tres Cerros: (a) Laurel de río. (b) Ceibo. (c) Timbó colorado. (d) Espinillo. (e) Timbó blanco. (f) Curupí. Fotografías propias o tomadas del Instituto de Botánica Darwinion.

Tabla 1. Especies encontradas en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”. Se detalla el orden, la familia botánica a la que pertenecen, el número total de individuos que se registraron en las parcelas incluidas en este estudio, distinguiendo adultos de juveniles y la constancia, es decir, el número de parcelas en las que se registró la especie.

Orden	Familia	Especie(*)	Nombre común	N° total de individuos	Adultos	Juveniles	Constancia
Fabales	Fabaceae	<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby y J.W. Grimes	Timbó blanco	14	8	6	3
Fabales	Fabaceae	<i>Enterolobium</i> <i>contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timbó colorado	77	65	12	4
Fabales	Fabaceae	<i>Erythrina crista-</i> <i>galli</i> L.	Ceibo	47	43	4	11
Fabales	Fabaceae	<i>Vachellia caven</i> (Molina) Seigler y Ebinger	Espinillo	89	49	40	13
Laurales	Lauraceae	<i>Nectandra</i> <i>angustifolia</i> (Schrad.) Nees & Mart.	Laurel de río	6	4	2	5
Malpighiales	Euphorbiaceae	<i>Sapium</i> <i>haemospermum</i> Müll. Arg.	Curupí	29	24	5	13

La abundancia de árboles juveniles fue menor al número de adultos en todas las especies arbóreas y, si bien dentro de las parcelas muestreadas no se registró ninguna plántula, en zonas aledañas se observaron individuos de laurel, espinillo y timbó blanco.

De las especies mencionadas, se obtuvieron diferencias significativas ($H(5) = 39,2$ p-value $< 0,001$) con respecto a la altura alcanza por los individuos adultos de las distintas especies (test no paramétrico Kruskal-Wallis). Los individuos de *Nectandra angustifolia* presentaron los mayores valores de altura, con una máxima de 10 m, y una mediana de 7,5 m. *E. crista-galli* alcanzó una máxima de 9 m aproximadamente, pero su mediana fue de 6 m, mientras que la mediana de *A. inundata*, *E. contortisiliquum* y *S. haematospermum* fue de 5,5 m siendo los individuos de curupí los que alcanzaron valores máximos de altura (9,5 m) con respecto a las dos especies de timbó (colorado y blanco) 7,5 y 9,5 m respectivamente. En cuanto a *V. caven* la máxima altura hallada fue de 7,5 m y su mediana fue la más baja (4 m), cabe destacar que esta especie fue la única que presentó diferencias significativas con el resto, exceptuando al timbó blanco (Figura 9,a).

Las especies también presentaron diferencias significativas ($H(5) = 52,8$ p-value $< 0,001$) en cuanto al área basal de los árboles adultos (test no paramétrico Kruskal-Wallis). El laurel de río presentó la mediana más elevada para el área basal (medida en el tronco/troncos a la altura del pecho), con un valor cercano a los 3000 cm² distinguiéndose del espinillo, timbó colorado y ceibo, presentando este último un área basal aproximadamente 1000 cm². Si bien la distribución de datos obtenidos con respecto a esta variable dentro de cada especie fue amplia, se destacan los registros de los individuos de curupí cuyo valor máximo fue de 5000 cm², siendo la mayor área registrada, y el mínimo cercano a 100 cm² y sólo registró diferencias significativas con el espinillo. El ceibo, se diferenció de la mayoría de las especies exceptuando el curupí. El timbó colorado se distinguió tanto del laurel como del espinillo y ceibo; y por último el timbó blanco se diferenció del ceibo y obtuvo valores cercanos al espinillo, cuya mediana rondó los 224 cm² presentando diferencias significativa con todas las especies restantes (Figura 9,b).

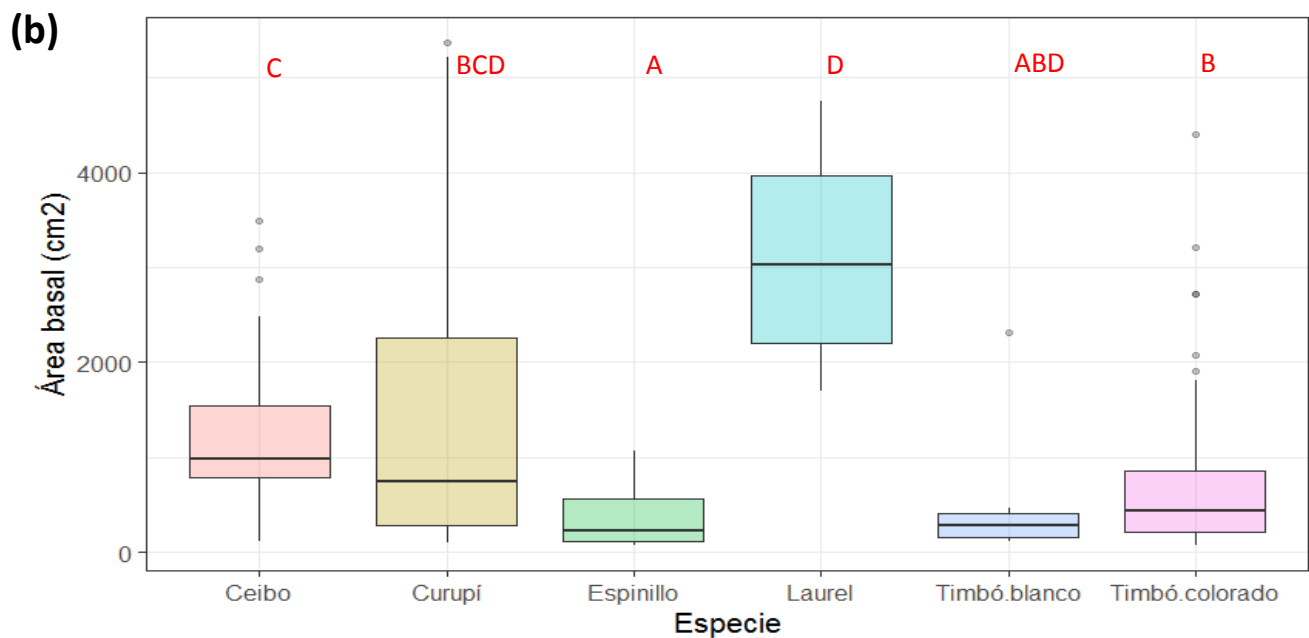
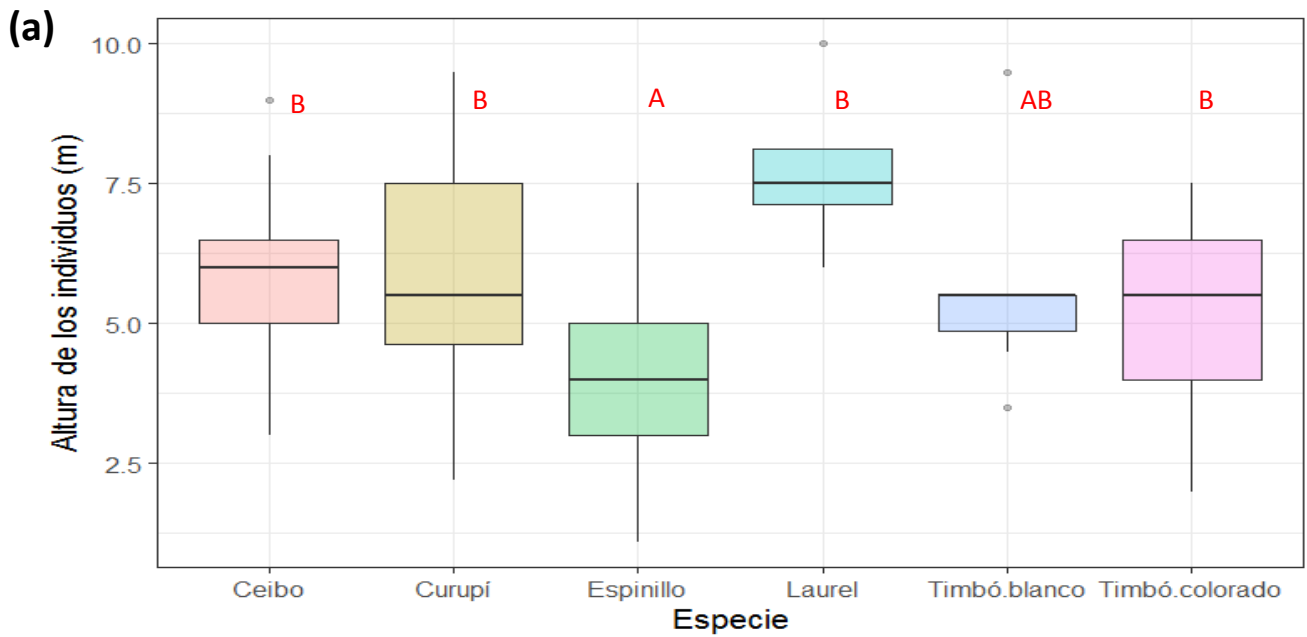


Figura 9. Características morfológicas de las especies registradas en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”. La caja representa el 50% de los datos, siendo la línea intermedia la mediana, la inferior el percentil del 25% de los datos y la línea superior el 75% de los mismos. **(a)** Altura alcanzada por los individuos adultos de las distintas especies. **(b)** Área basal total de los individuos adultos de las especies. Letras diferentes representan diferencias significativas entre especies (test no paramétrico Kruskal-Wallis)

Comunidades arbóreas de la “Reserva Municipal los Tres Cerros”

De las 16 comunidades vegetales descritas para la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” (Valfosca, 2020) identificamos en nuestras unidades de muestreo (parcelas) comunidades de sabanas donde se encuentra el espinillo como especie dominante del estrato arbóreo y comunidades boscosas de timbó colorado, timbó blanco, laurel, curupí, ceibo y espinillo (Tabla 2) (Figura 10).

Tabla 2. Listado de comunidades vegetales correspondientes a las parcelas delimitadas en los distintos albardones de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” y especies que las componen.

Parcelas	Comunidad	Adultos (%)	Juveniles (%)	Espinillo (%)	Curupí (%)	Ceibo (%)	Laurel (%)	Timbó colorado (%)	Timbó blanco (%)
1, 2 y 3	Sabana de espinillo	59	41	72,5	17,5	10	-	-	-
7	Espinillar	54	46	77	15	8	-	-	-
8	Curupizal	82	18	18	37	45	-	-	-
5, 9 y 10	Ceibal	84	16	30	10	38	6	16	-
4 y 6	Timbozal de timbó colorado	84	16	3	3	3	-	91	-
13	Timbozal de timbó blanco	65	35	15	10	20	-	-	55
11 y 12	Bosque alto	84	16	28	16	28	15,5	-	12,5

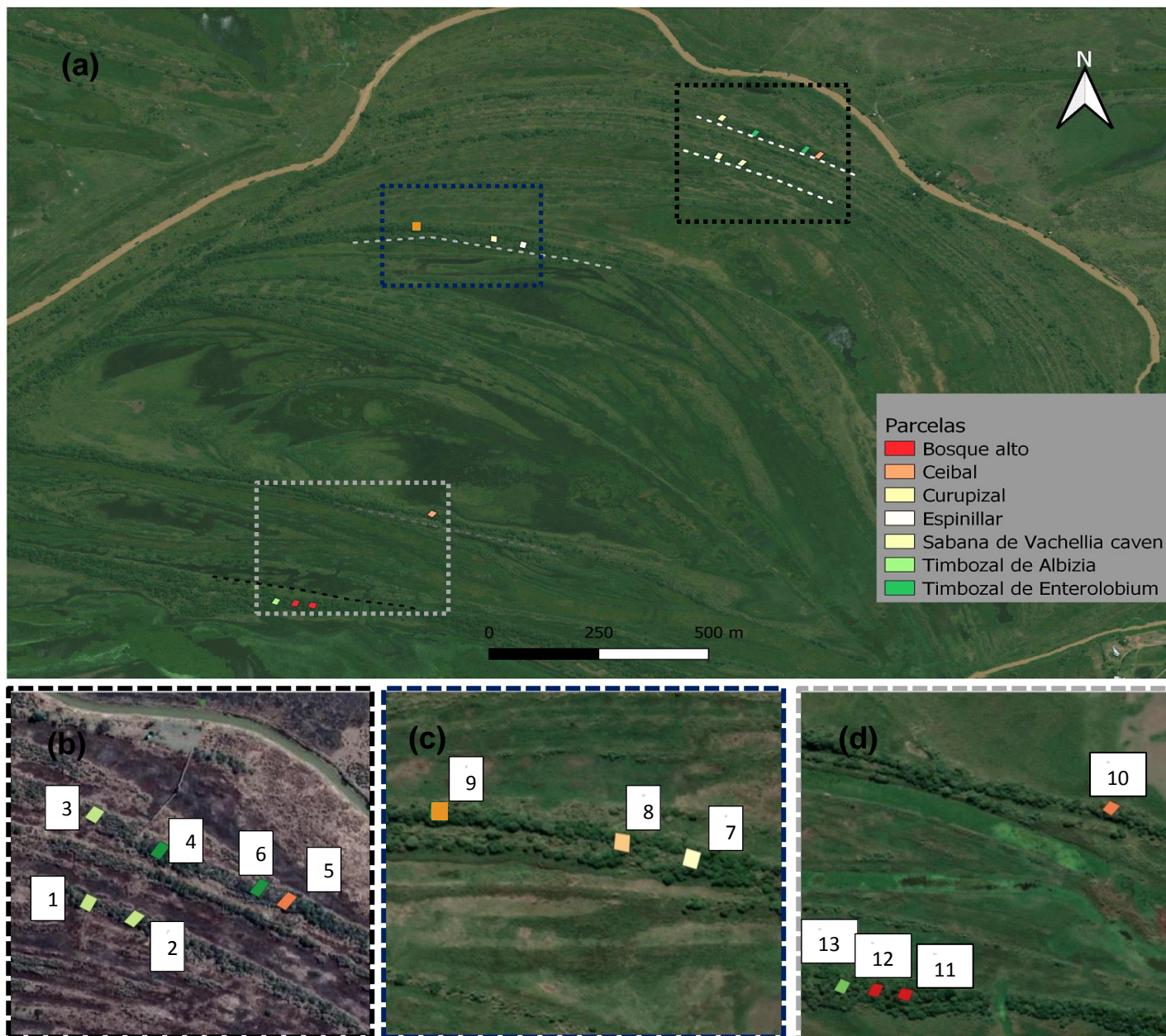


Figura 10. (a) Localización de parcelas en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”. En diferentes colores se muestra la comunidad a la cual pertenece cada parcela (b) Detalle de los albarzones 1 y 2, (c) Detalle del albarzón 3 y (d) Detalle de los albarzones 4 y 5. Imagen superior disponible en Bing, imágenes inferiores disponibles en Google Earth para la fecha 16/09/2020.

Las distintas comunidades se ubicaron a distintas alturas topográficas en los albardones: el bosque alto se ubicó en las posiciones más elevadas del terreno, las dos parcelas analizadas en promedio se ubicaron a los 139 cm con respecto a la parcela de la comunidad más baja (parcela 1 de sabana de espinillo). El timbozal de timbó blanco también se ubicó en las porciones más altas del gradiente topográfico con unos centímetros de diferencia a la comunidad anterior, a los 127,5 cm. El ceibal y el timbozal de timbó colorado se encontraron en alturas similares, a 89 y 109 cm respectivamente de la parcela de menor altura. Mientras que en las posiciones más bajas, se localizaron las comunidades cuya especie arbórea dominante era el espinillo, tanto la sabana de espinillo (33 cm) como el espinillar (22,6 cm). En cuanto al curupizal, se lo encontró a los 54 cm, en una altura intermedia, es decir, en posición más elevada que donde dominaba el espinillo pero por debajo de los timbozales y ceibales (Figura 11 y 12).

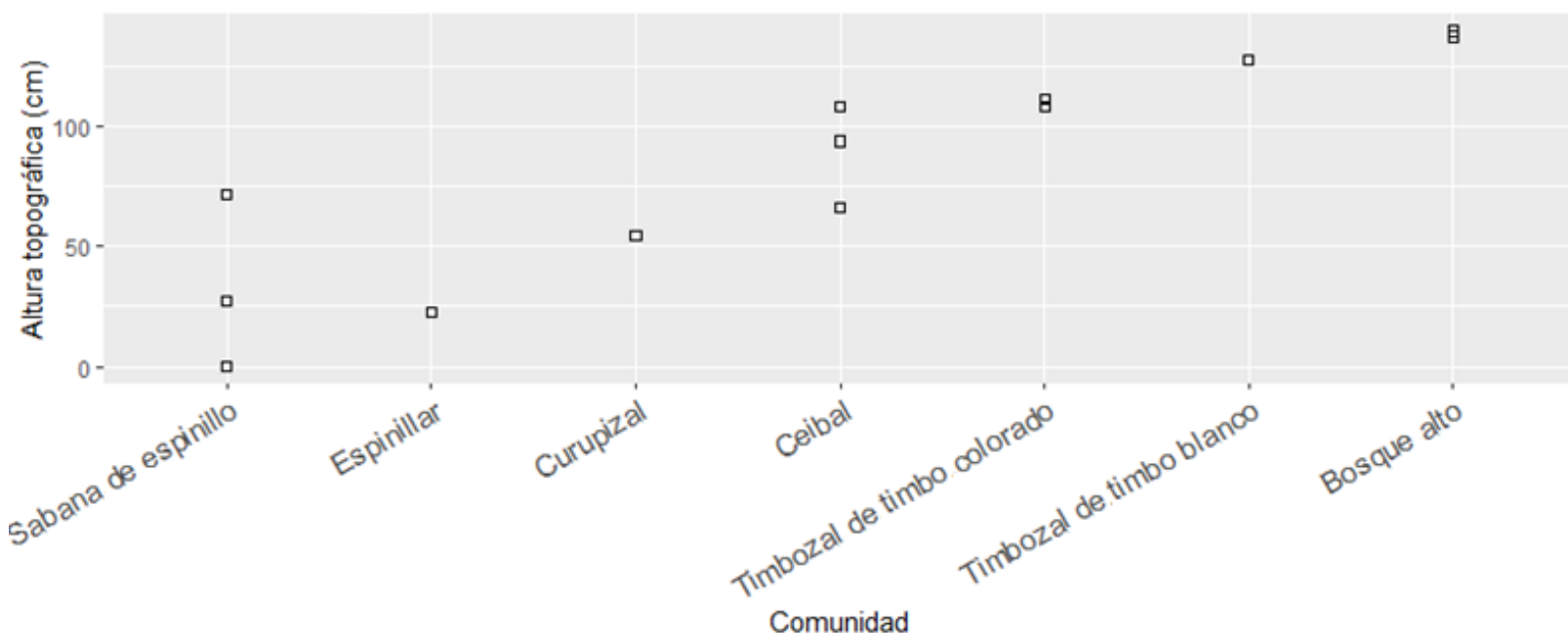


Figura 11. Altura topográfica relativa (cm) de las comunidades arbóreas de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”, se relacionó la altura de cada parcela con respecto a la parcela más baja (Parcela 1) la cual correspondía a la comunidad “sabana de *V. caven*”.

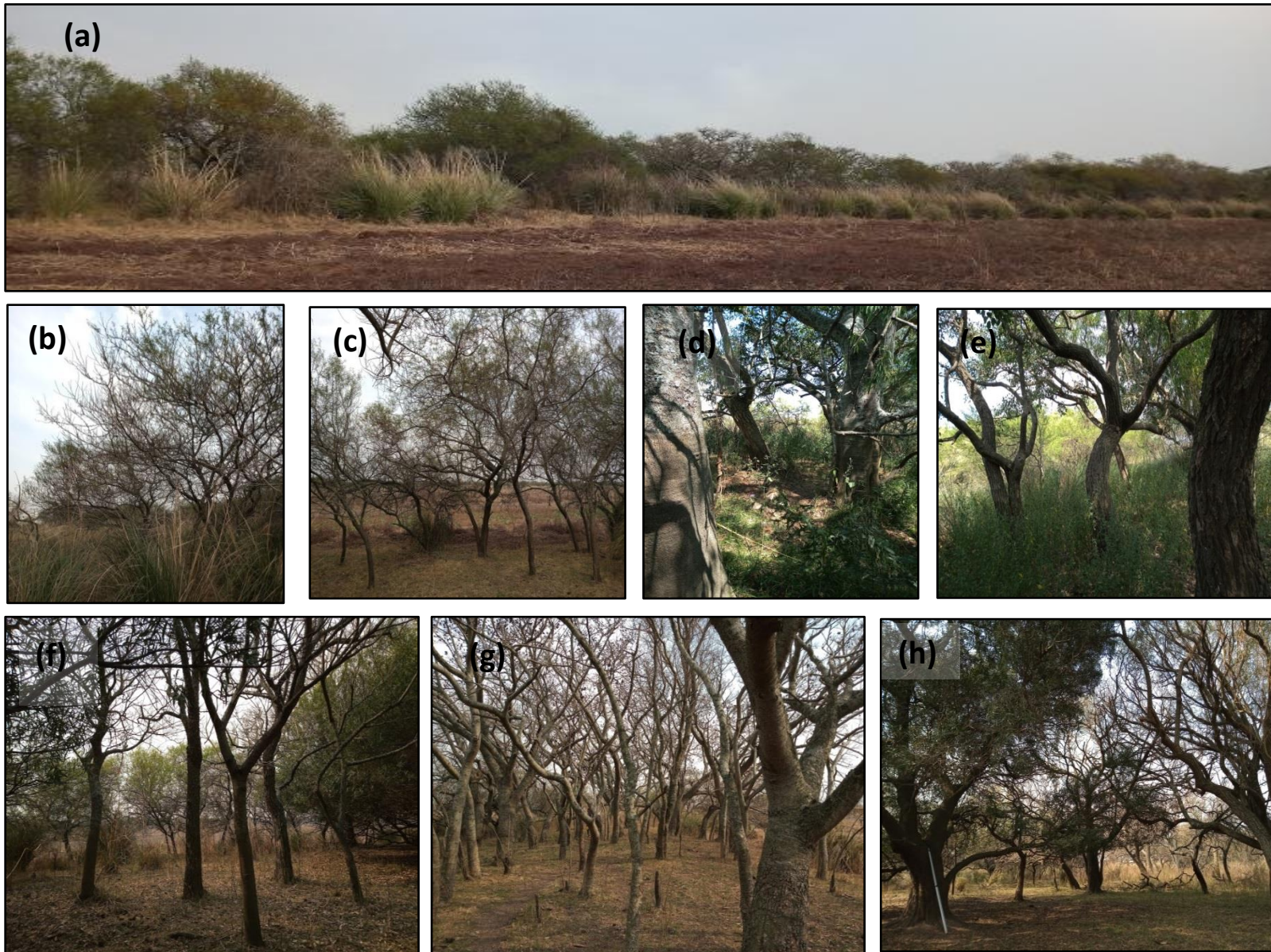


Figura 12. Comunidades presentes en los albardones de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” (a) Albardón. (b) Sabana de espinillo. (c) Espinillar. (d) Curupizal (e) Ceibal. (f) Timbozal de timbó colorado) (g) Timbozal de timbó blanco (h) Bosque alto.

Descripción de las comunidades arbóreas

Sabana de espinillo

Para esta comunidad, la especie arbórea dominante fue el espinillo (*Vachellia caven*) acompañado principalmente por *Coleataenia prionitis* (Tabla 3 Figura 12,b). La comunidad se encontró en una altura topográfica promedio de 13 cm por debajo del punto de referencia utilizado. La parcela que se halló en la altura más baja fue a los -37,3 cm, siendo la misma la menor altura registrada de todas las comunidades. La riqueza arbórea de la comunidad fue de 3 especies y la diversidad 0,37. En las dos parcelas que se hallaban por debajo del punto de referencia (Parcela 1 y 2) contaron con la presencia mayormente de espinillos y unos pocos individuos de curupí, mientras que la parcela que se encontraba a 34,4 cm por encima de nuestro 0 (Parcela 3) contó además con la presencia del ceibo. En la Sabana de espinillo la densidad de individuos fue de 700 ind/ha, mientras que el área basal 20,66 m²/ha (Tabla 3).

Espinillar

El espinillar se ubicó a una altura similar de la sabana de espinillo (-14,7 cm). *V. caven* es la especie dominante pero con un marcado aumento de la cobertura del estrato arbóreo. La riqueza fue de 3 especies, espinillo, curupí y ceibo siendo la diversidad 0,38, similar a la Sabana (Tabla 3 Figura 12,c). La densidad de individuos de fue 433,3 ind/ha mientras que el área basal 38,3 m²/ha.

Tabla 3. Caracterización de las comunidades presentes en la “Reserva Municipal los Tres Cerros”: abundancia (total y discriminando por especie y categoría), área basal total, riqueza, diversidad y equitatividad (obtenida a partir del programa PC Ord).

Comunidad	Parcela	Espinillo		Curupí		Ceibo		Timbó colorado		Abundancia total	Area basal total (cm ²)	Riqueza	Diversidad	
		Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil				Equitatividad (índice de Pielou)	Diversidad (índice de Simpson)
Sabana de Espinillo	1	9	3	2	1	-	-	-	-	15	4373	2	0,72	0,32
	2	15	17	2	1	-	-	-	-	35	4791	2	0,42	0,16
	3	2	4	2	1	3	1	-	-	13	9427	3	0,96	0,64
Espinillar	7	4	6	2	-	1	-	-	-	13	11486	3	0,62	0,38
Curupizal	8	1	1	4	-	4	1	-	-	11	12383	3	0,95	0,63
Timbozal de timbó colorado	4	-	1	1	-	2	-	33	7	44	26632	4	0,29	0,17
	6	1	-	1	-	1	-	20	4	27	26826	4	0,34	0,21

Tabla 3. Continuación.

Comunidad	Parcela	Espinillo		Curupí		Ceibo		Timbó colorado		Timbó blanco		Laurel		Abundancia total	Area basal total (cm ²)	Diversidad	
		Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil			Riqueza	Equitatividad (índice de Pielou)
Ceibal	5	5	5	2	1	5	-	2	-	-	-	1	1	22	13187	5	0,87
	9	1	-	1	1	14	-	10	1	-	-	-	-	28	26826	4	0,74
	10	3	1	1	-	4	-	-	-	-	-	1	-	10	12587	4	0,86
Timbozal de timbó blanco	13	2	1	2	-	4	-	-	-	5	6	-	-	20	9092	4	0,84
Bosque alto	11	2	-	1	-	2	-	-	-	1	-	1	1	8	14732	5	0,97
	12	4	1	3	-	3	2	-	-	2	-	1	-	16	13052	5	0,92

Curupizal

Subiendo en el gradiente topográfico, se ubicó la comunidad del curupizal (Figura 10), en donde la especie que dominaba era el curupí (*Sapium haematospermum*), estando acompañada por las mismas especies que las comunidades anteriores (ceibo y espinillo) pero en distintas proporciones (Figura 12,d). Por consiguiente, la riqueza arbórea fue de 3 especies pero la diversidad fue de 0,63 distinguiéndose de las comunidades anteriores por su elevada equitatividad, siendo esta de 0,95 (Tabla 3). La altura topográfica que registró la única parcela de esta comunidad fue de 17 cm (altura relativa al punto de referencia). La densidad de individuos fue de 367 ind/ha mientras que el área basal fue de 41,3 m²/ha.

Ceibal

Esta comunidad está constituida por el ceibo (*Erythrina crista-galli*) como especie dominante, pudiendo estar acompañado por timbó colorado, curupí, espinillo y laurel (Figura 12,e). La riqueza fue de 5 especies arbóreas y la diversidad promedio 0,65, siendo la equitatividad de 0,82. En cuanto a la densidad de organismos leñosos fue de 667 ind/ha y el área basal 58,4 m²/ha (Tabla 3). La porción del gradiente topográfico en la que se ubicó la comunidad fue en alturas intermedias, a los 51,9 cm, en posiciones similares al timbozal de timbó colorado.

Timbozal de timbó colorado

En promedio la altura topográfica que registró la comunidad dominada por *Enterolobium contortisiliquum* fue de 72,15 cm. La riqueza de la comunidad fue de 4 especies: timbó colorado, curupí, espinillo y ceibo y la diversidad promedio fue de 0,19 (Tabla 3 Figura 12,f), siendo la equitatividad 0,315. En cuanto a la densidad de individuos en la comunidad fue de 1183 ind/ha y el área basal 89,1 m²/ha.

Timbozal de timbó blanco

Esta comunidad se caracterizó por la dominancia de la especie timbó blanco (*Albizia inundata*), la misma sólo se registró en el albardón 5, es decir que no se hallaron individuos de la especie en otro albardón (Figura 12,g). Se realizó una parcela (parcela 13) cuya altura fue de 90,2 cm con respecto al mojón de referencia. Se registró

una densidad de 667 ind/ha correspondientes a 4 especies, timbó blanco, ceibo, espinillo y curupí. El área basal fue 30,3 m²/ha y por último, la diversidad que tuvo la comunidad fue de 0,63 con una equitatividad de 0,84 (Tabla 3).

Bosque alto

La comunidad de bosque alto fue la que ubicó la posición más elevada del gradiente topográfico, con una altura relativa promedio de 101 cm. La característica principal de la comunidad fue la presencia de grandes individuos de *Nectandra angustifolia* acompañados por otras especies arbóreas, como el timbó blanco, el curupí, ceibo y espinillo (Figura 12,h). La riqueza arbórea fue de 5 especies, siendo la misma la más elevada del resto de las comunidades al igual que su diversidad la cual en promedio fue de 0,765. La equitatividad del Bosque Alto fue de 0,95, con similar número de ejemplares de todas las especies presentes. La densidad de la comunidad fue de 400 ind/ha mientras que el área basal fue 46,3 m²/ha (Tabla 3).

Relación entre altura topográfica, abundancia, riqueza y área basal de cada comunidad

Las comunidades con menor abundancia (medida en número de individuos) se desarrollaron en las posiciones más altas del gradiente (bosque alto) y en las posiciones más bajas del gradiente (espinillar y curupizal), exceptuando la sabana de espinillo que tuvo valores de abundancia intermedios a pesar de estar en las posiciones más bajas. Además, las comunidades que se registraron en las alturas más bajas presentaron también las menores valores de riqueza (Figura 13,a y 13,b).

Las comunidades con abundancia intermedia y alta se ubicaron en alturas topográficas intermedias o intermedias a altas (ambos timbozales y ceibal). A su vez, estas comunidades junto al bosque alto, fueron también las que presentaron mayor riqueza de especies (Figura 13,a y 13,b).

La sabana de espinillo es la comunidad que tiene menor área basal y es también la que se encuentra a menor altura topográfica, las comunidades con las mayores áreas basales son aquellas que se encuentran a una altura topográfica intermedia (timbozal de timbó colorado y ceibal). Las comunidades con áreas basales intermedias fueron

aquellas de las alturas topográficas mas altas (bosque alto y timbozal de timbó blanco) y las de alturas topográficas mas bajas (espinillar y curupizal) (Figura 13,c).

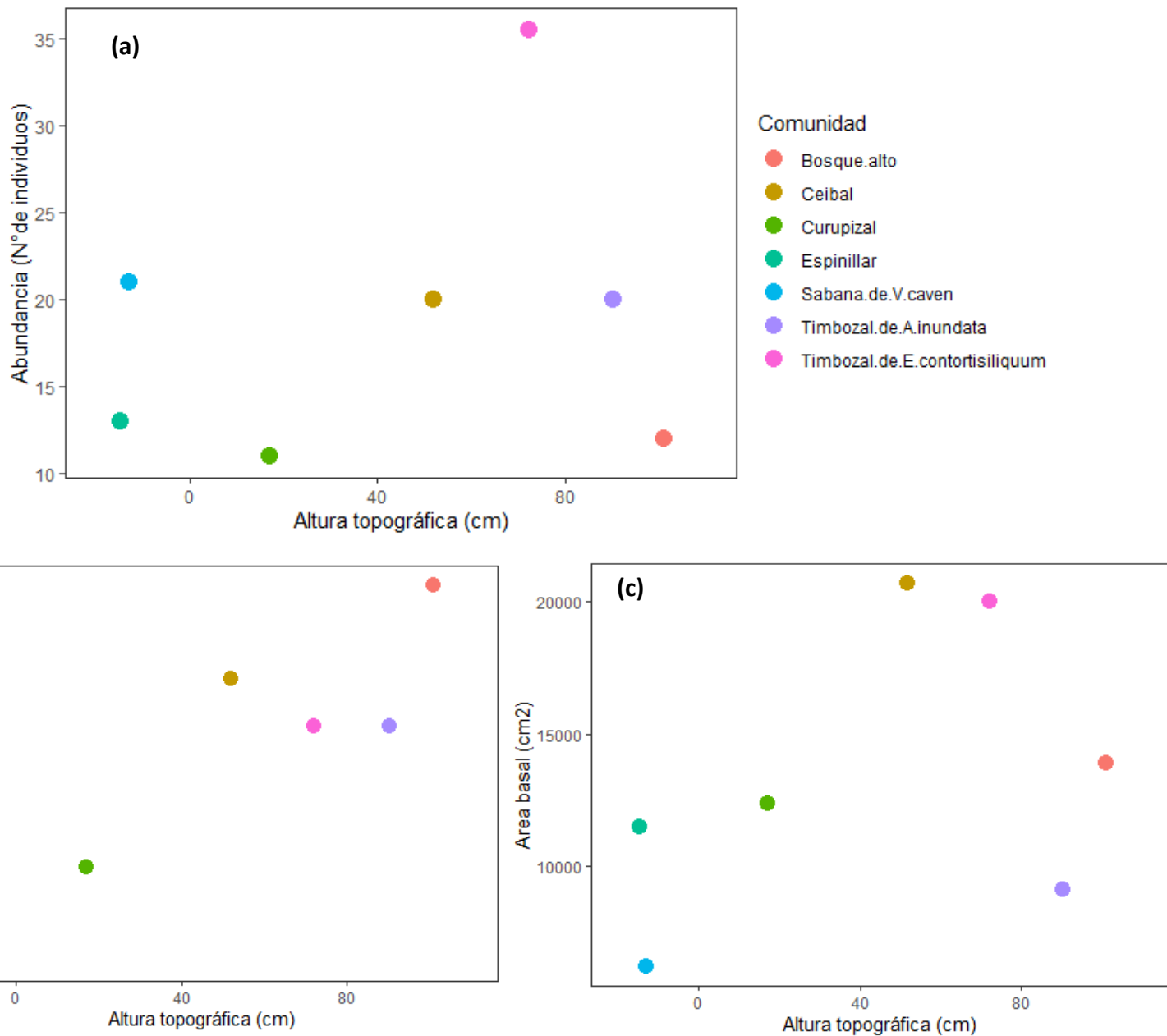


Figura 13. Relación **(a)** entre la altura topográfica y la abundancia (N° de individuos) **(b)** entre la riqueza y la altura topográfica y **(c)** entre la altura topográfica y el área basal total promedio para cada comunidad encontrada en la “Reserva Municipal los Tres Cerros”. Los distintos colores corresponden a las distintas comunidades.

Distribución de las especies leñosas a lo largo de un gradiente topográfico

Relación entre especies y altura topográfica

Se observó una gran variación de la altura topográfica en el territorio asociada a la presencia de albardones y zonas bajas. Sobre los albardones se ubicaron los individuos de las especies arbóreas formando parte de las comunidades descritas. La variación en la altura topográfica de los distintos individuos estuvo asociada principalmente a diferencias entre albardones y en menor medida a diferencias entre las parcelas de un mismo albardón (Tabla 4; Anexo 1 a). La altura y el área basal de los árboles no se explican a partir de la variación de la altura entre las parcelas ni entre los albardones (Tabla 4) (Anexo 1 b, c).

Tabla 4. Partición de la varianza de los factores aleatorios obtenido a partir de la función lmer del paquete lme4 en R. Se evaluó la variación de las variables: altura topográfica, altura de los individuos y área basal total asociada a los distintos factores aleatorios (parcelas anidadas en albardones) en la Reserva Municipal los Tres Cerros. En negrita se muestran los factores que explican la mayor proporción de la variancia.

Variables	Varianza		
	Parcela	Albardón	Error
Altura topográfica	0,06	0,83	0,10
Altura individuos	0,01	0,02	0,97
Área basal de los individuos	0,03	0,09	0,87

En el gradiente topográfico analizado en el que se registraron diferencias máximas de altura (relativa) entre individuos de 2,04 m, las distintas especies arbóreas se ubicaron en distintas porciones del mismo. Si bien se observa que los juveniles se ubicarían en zonas más bajas que los adultos (Figura 14), no hubo un efecto diferencial (estadísticamente significativo) de la altura topográfica para adultos y juveniles. No hubo interacción especie x categoría, y tampoco hubo un efecto de la categoría (Tabla 5).

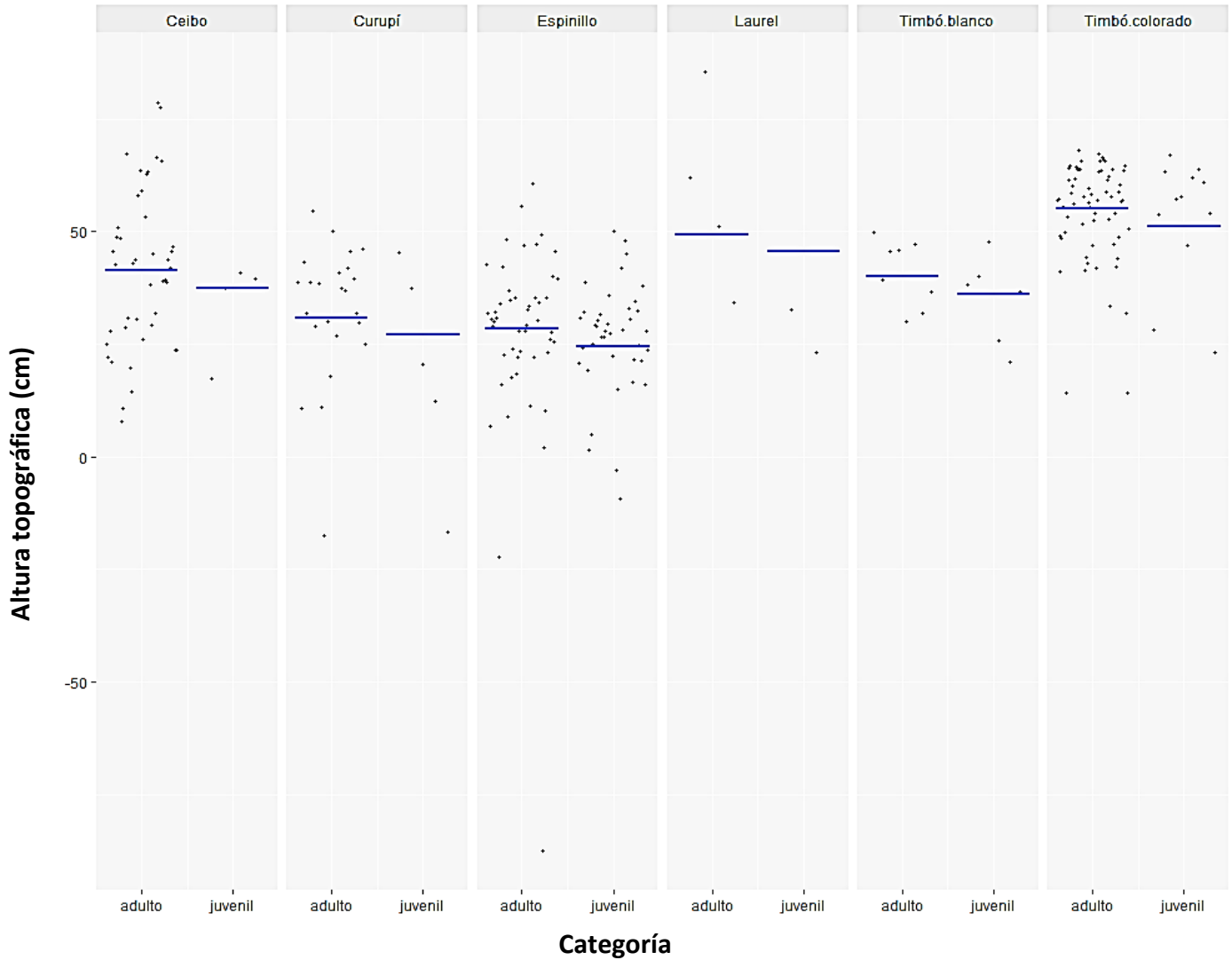


Figura 14. Altura topográfica de las distintas especies y categorías (modelo lineal mixto, con la función lmer del paquete lme4). Dentro de cada especie y categoría, se muestran la mediana (línea azul) y la distribución de los registros (puntos) de todos los individuos presentes en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”.

Tabla 5. Efecto de la altura topográfica sobre las distintas especies arbóreas y categorías en la Reserva Municipal los Tres Cerros. Las variables fijas fueron especie y categoría mientras que las aleatorias parcelas anidadas en los albardones (modelo lineal general mixto utilizando la función lmer del paquete lme4 en R).

Variables	Especies			Categoría			Ajuste del modelo	
	Gl	F	p-valor	Gl	F	p-valor	R ² marginal	R ² condicional
Altura Topográfica	5	7,58	<0,001	1	2.51	0.11	0,05	0,90

El timbó colorado se ubicó en las porciones más altas del gradiente topográfico, mientras que el espinillo se localizó en las porciones más bajas del mismo (Figura 15; Anexo 2). Se distinguieron dos grupos con diferentes comportamientos a lo largo del gradiente analizado liderados por estas especies; el timbó colorado asociado con el laurel a mayores alturas topográficas, y el espinillo acompañado por el curupí asociados a las porciones más bajas del gradiente. A su vez, el ceibo comparte el ambiente con todas las especies, exceptuando al espinillo y el timbó colorado, localizándose en una zona intermedia del gradiente topográfico. Por último, el timbó blanco no presentó diferencias en cuanto a su posición en el gradiente con ninguna especie, por lo tanto podría crecer tanto en zonas bajas como altas (Figura 15).

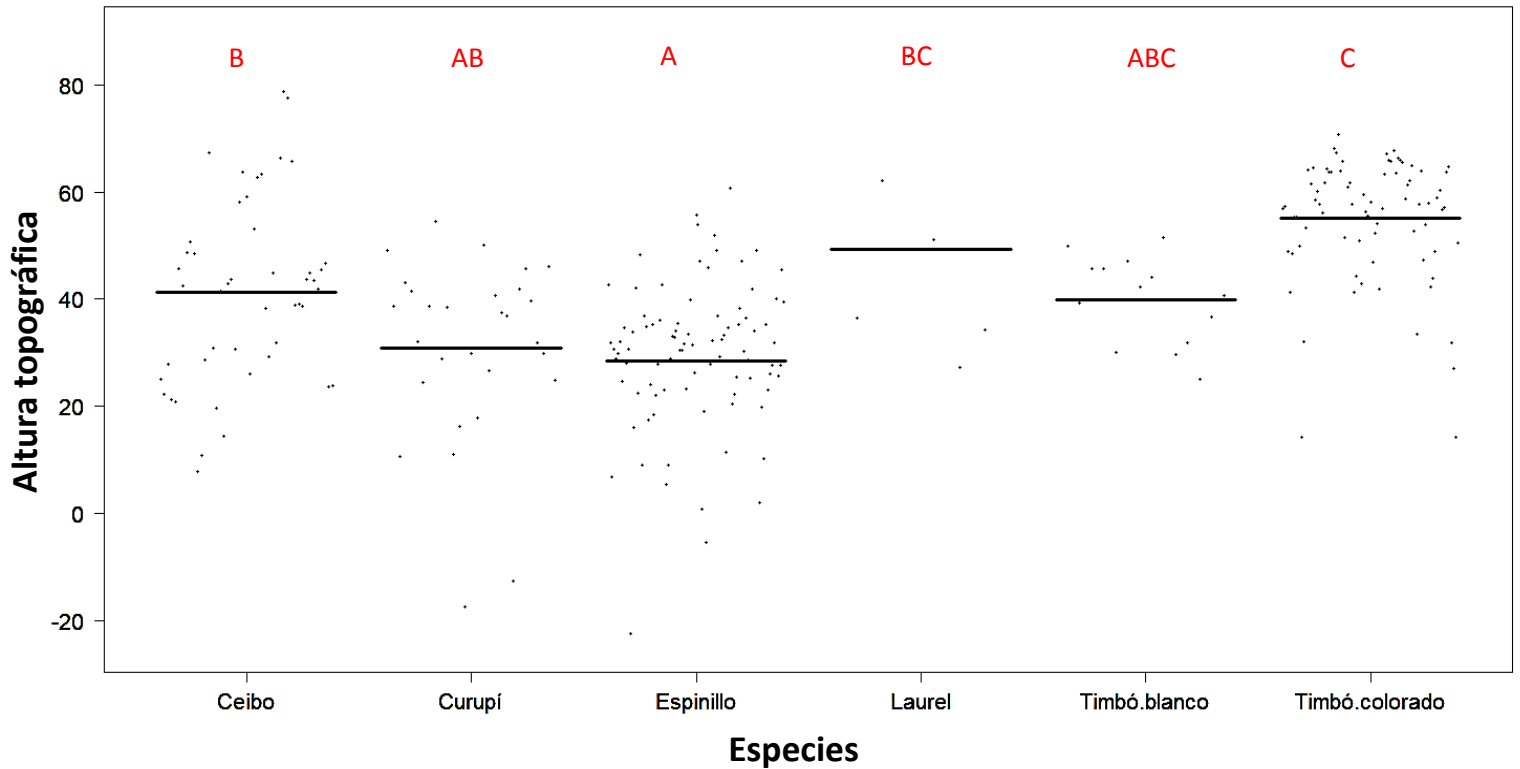


Figura 15. Altura topográfica para las distintas especies presentes en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” (modelo lineal mixto con la función lmer del paquete lme4). Letras diferentes entre especies indican diferencias significativas. Para cada especie se muestra la mediana (línea) y la distribución de los datos (puntos).

Estructura de tamaños en el gradiente topográfico

El área basal (cm^2) que presentaron los individuos estuvo relacionada con la posición que ocuparon en el gradiente topográfico, es decir, la altura topográfica en la que se encontraron y la especie a la cual pertenecían (Tabla 6). En cuanto a la altura de los individuos, la diferencia se asoció a las características de las distintas especies, no siendo la altura topográfica una variable que explique su variación (Tabla 6).

El efecto del gradiente topográfico sobre el área basal fue diferente para las distintas especies. En especies como el curupí, el laurel y el timbó blanco se evidenció un aumento marcado del área basal a medida que se asciende en el gradiente

topográfico. En otras especies como el ceibo, timbó colorado y espinillo se observó una leve tendencia a la disminución del área basal con la altura topográfica. (Figura 16.a).

Por otro lado, las diferencias de altura alcanzada por los individuos, no se pudieron explicar en base a la topografía ($p= 0,07$; casi significativo) (Tabla 12; Figura 16.b) pero sí hubo efectos diferenciales para las distintas especies. El espinillo se diferenció del curupí y ceibo, siendo estas diferencias las únicas significativas. El resto de las especies no se diferenciaron entre sí en cuanto a la altura de sus individuos (Ver Anexo 3).

Tabla 6. Efecto de la especie y la altura topográfica (factores fijos) sobre el área basal total (cm²) y la altura de los individuos (m) en la “Reserva Municipal Los Tres cerros” teniendo en cuenta el diseño de parcelas anidadas adentro de los albardones (factores aleatorios) (modelo lineal general mixto utilizando una función lmer del paquete lme4 en R).

Variables	Especies			Altura topográfica			Especie: Altura topográfica			Ajuste del modelo	
	Grados de libertad	F	p-valor	Grados de libertad	F	p-valor	Grados de libertad	F	p-valor	R ² marginal	R ² condicional
Área basal total (cm ²)	5	22,88	<0,001	1	1,87	0,01	5	2,92	0,01	0,31	0,34
Altura de los individuos (m)	5	41,83	<0,001	1	2,39	0,11	5	2,12	0,07	0,28	0,50

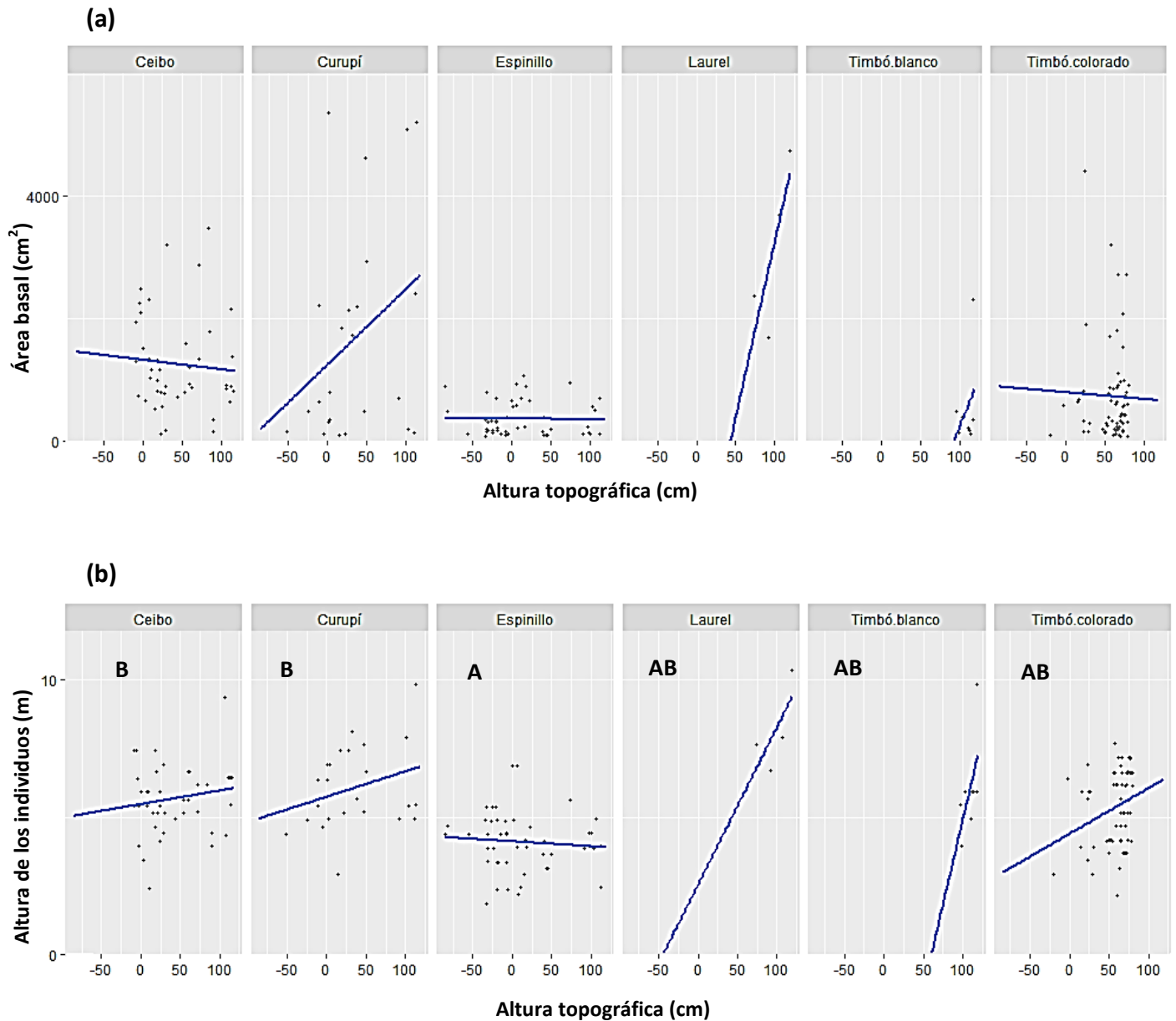


Figura 16. (a) Relación entre la altura topográfica y el área basal de los individuos (modelo lineal mixto, con la función lmer del paquete lme4) **(b)** relación entre la altura topográfica y la altura de los individuos (modelo lineal mixto, con la función lmer del paquete lme4) para las distintas especies arbóreas en albardones de la “Reserva Municipal los Tres Cerros”. Letras diferentes entre especies indican diferencias significativas.

DISCUSIÓN

Especies leñosas en albardones de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”

De las ocho especies arbóreas encontradas por Valfosca (2020) en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” en nuestra zona de estudio sólo se registraron 6 especies; *Vachellia caven* (espinillo), *Sapium haemospermum* (curupí), *Enterolobium contortisiliquum* (timbó colorado), *Albizia inundata* (timbó blanco), *Erythrina crista-galli* (ceibo) y por último *Nectandra angustifolia* (laurel de río). La razón de no haber hallado individuos de *Salix humboldtiana* y *Senegalia bonariensis* como Valfosca (2020) puede deberse a que esta última fue poco abundante en sus registros y de *Salix humboldtiana* sólo halló un individuo en zonas aledañas a la Reserva.

En un relevamiento de vegetación realizado por Aceñolaza et al. (2004) en el Parque Nacional Pre-delta, ubicado al Norte de nuestro sitio de estudio, en albardones de cauce se registraron al aliso de río (*Tessaria integrifolia*) y sauce (*Salix humboldtiana*). A su vez, en albardones más internos se hallaron ceibos, timbó colorados, curupíes, timbó blancos, laureles, ingas (*Inga uraguensis*), y sangre de drago (*Croton urucurana*). Brumnich et al. (2019) en un estudio realizado en la llanura aluvial del río Paraná Medio también registraron las especies aliso de río, sauce y sangre de drago pero su sitio de estudio se ubicaba en los márgenes del cauce principal del río. La razón de no haber encontrado individuos de aliso de río ni de sauce puede deberse a que estas especies son pioneras, asentándose sobre bancos de arena o en zonas altas marginales al cauce del río (Marchetti y Aceñolaza, 2011), mientras que nuestras parcelas se realizaron sobre albardones internos desarrollados presentes en la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”. De La especie *Croton urucurana* mencionada en ambos relevamientos (Aceñolaza et al., 2004; Marchetti y Aceñolaza, 2011) si bien no se hallaron ejemplares en nuestro sitio de estudio, fueron observados en zonas aledañas (Freire, *obs. pers.*).

Neiff (2004) afirma que en los bosques fluviales el número de especies es más bajo en comparación con los bosques terrestres situados a la misma latitud. Además sostiene que en una hectárea en los albardones del Delta del Paraná pueden coexistir menos de seis especies, lo que explicaría la relativamente baja riqueza arbórea

registrada en la reserva. Asimismo, como mencionaron Franceschi y Lewis (1979) y Franceschi et al. (1985), el estrato arbóreo de las islas del río Paraná se empobrece de norte a sur, hasta que el río se abre en dos brazos principales y confluye con el río Uruguay, en el cual la riqueza vuelve a aumentar (Menalled y Adámoli, 1985). El relevamiento de especies arbóreas que realizaron estos autores en Puerto Gaboto (provincia de Santa Fe) registró similares especies a las halladas en nuestra zona, *Nectandra falcifolia*, *Albizia inundata*, *Myrsine laetevirens*, *Erythrina crista-galli* y *Sapium haematospermum* (Franceschi y Lewis, 1979). A su vez, en un relevamiento de vegetación realizado en la reserva provincial “El Rico” (Santa Fe) e islas aledañas, se registraron las mismas especies que las censadas en Puerto Gaboto con la adición de *Vachellia caven* e *Inga uraguensis* (Franceschi et al., 1985). Además, en el trabajo de Morello (1949), realizado en el ambiente insular entre Rosario y Puerto Gaboto, se registraron las mismas especies que en nuestro trabajo, con la única particularidad que además registró *Myrsine laetevirens* (canelón).

Kalesnik (2000) en su tesis doctoral realizó un estudio de la vegetación del Bajo delta del Paraná en donde menciona la presencia de 45 especies arbóreas y arbustivas, destacando la palmera pindó (*Syagrus romanzoffiana*), la murta (*Myrceugenia glaucescens*), el mataojo (*Pouteria salicifolia*), el chal-chal (*Allophylus edulis*) y el anacahuita (*Blepharocalyx salicifolius*), espinillo (*Vachellia caven*) y tala (*Celtis tala*) entre otras. Cabrera y Willink (1973) incluyen a esta zona dentro del Distrito Uruguayense de la Provincia Pampeana pudiendo ser la influencia atlántica razón de esta mayor diversidad, y la consecuente aparición de elementos florísticos por la confluencia con el río Uruguay (Franceschi y Lewis, 1979; Kalesnik, 2000).

Haciendo referencia a la constancia de las especies a lo largo del río Paraná, Burkart (1957) aludió al ceibo y curupí como especies constantes en todo el río mientras que el timbó blanco, hasta donde había podido comprobar, no penetraba más allá de las islas Lechiguanas, frente a Ramallo. Burkart ubicó al timbó colorado sólo en albardones con monte blanco (en el delta inferior) cercano al río Uruguay difiriendo con nuestros resultados. En cuanto al espinillo y el laurel aparecen tanto en delta superior como en el denominado delta inferior o bajo delta del Paraná.

En cuanto a la estructura de edades, la cual nos permitiría inferir sobre la regeneración de las especies arbóreas presentes en la Reserva Municipal Los Tres Cerros, constituye la base para la renovación y continuidad de las especies e incluye los procesos de producción y dispersión de semillas, germinación y establecimiento de las plántulas (Norden, 2014). A su vez, la regeneración está limitada por la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas, donde las plantas son más sensibles a las condiciones del medio (Mari y Galassi, 2010). En nuestro sitio de estudio notamos que los juveniles se hallaron en menor cantidad con respecto a los adultos para todas las especies y no se registraron plántulas en las parcelas pero sí se observaron en zonas aledañas. Una de las razones podría deberse al efecto de la sequía en la época de muestreo, ya que la germinación de las semillas requiere de suelo húmedo (Neiff, 2004). O al contrario, podría suceder que la humedad del suelo y la frecuencia e intensidad de inundaciones generen que plantas germinadas de especies no adaptadas mueran al quedar completamente sumergidas, siendo la posición topográfica la que determine el efecto y duración de las inundaciones o también la herbivoría es una situación de riesgo durante el establecimiento de las plántulas (Mari y Galassi, 2010). Otra de las razones podría deberse a que las especies que viven en estos bosques son fuertemente heliófitas, por lo que es posible encontrar un estrato denso de individuos coetáneos y tener solo uno o dos estratos de árboles (Neiff, 2004).

Además otra de las consideraciones a tener en cuenta para definir la ubicación de las especies en la regeneración es su dispersión, es decir, la acción de ubicar semillas y/o frutos a determinada distancia de la planta madre. Como mencionan en el trabajo realizado por De Noir et al. (2002) y Carvalho et al. (2005), los mecanismos de dispersión son un factor esencial en la distribución natural de las especies y en la movilización e intercambio de material genético dentro y fuera de las poblaciones. Estos procesos se ven condicionados por dos factores: las características físicas y morfológicas de las unidades de dispersión y la presencia de barreras climáticas y edáficas que limitan el crecimiento y desarrollo de nuevos individuos (De Noir et al., 2002). Especies como el timbó colorado presentan semillas impermeables al agua (Malavasi y Malavasi, 2004) por lo cual los períodos de inundación no serían un problema para su dispersión, el ceibo también se dispersa por agua, presentando grandes semillas y rápida germinación y crecimiento (González y Cadenazzi, 2015), el

espinillo puede dispersarse tanto por agua como también por aves (corzuelas y charatas) y mamíferos (tapires, guanacos, vacas) (Aronson, 1992). Otras especies presentes en la Reserva presentan dispersión zoócora, estas son el curupí (Saravy et al., 2003) y el laurel (Roldán y Larrea, 2003), las cuales requieren de aves o insectos que dispersen sus semillas.

Comunidades leñosas de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”

En cuanto a las comunidades arbóreas, a los bosques que se desarrollan en las islas del Paraná Medio, Marchetti y Aceñolaza (2005) los clasificaron en bosques maduros de albardones marginales, bosques mixtos de albardones internos y bosques jóvenes de albardones marginales. Los bosques de albardones marginales, tanto los bosques maduros como los jóvenes, se caracterizaron por la presencia principalmente de *Salix humboldtiana* y *Tessaria integrifolia*. Estas comunidades no fueron registradas en nuestro sitio de estudio por estar ubicada sobre albardones internos y no marginales. En el caso del bosque mixto los autores lo consideraron formaciones boscosas altas, cerradas y dominadas por timbó (*Albizia inundata*), ingá (*Inga uraguensis*) y/o laurel (*Nectandra angustifolia*). En nuestra área de estudio se halló presente la comunidad dominada por *Albizia inundata*, y el bosque alto con la presencia dominante de *Nectandra angustifolia*, pero no se registró ningún individuo de *Inga uraguensis*.

Al igual que Franceschi y Lewis (1979) observamos que las comunidades arbóreas que se encuentran en el delta del río Paraná se posicionaron en las zonas más altas y desarrolladas, denominadas albardones, cuya característica principal es la alta relación largo/ancho. Sin embargo, nuestros resultados caracterizaron más comunidades arbóreas que la denominada por estos autores “Forestum insularis” formada principalmente por laurel, timbó blanco, canelón, ceibo y curupí o “Bosque mixto” dominado en cada comunidad por las especies arbóreas mencionadas previamente, ceibo, curupí y timbó blanco (Aceñolaza et al., 2005).

Las comunidades arbóreas que registramos en los albardones de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros” fueron siete: sabana de *Vachellia caven*, espinillar, curupizal, ceibal, timbozal de *Enterolobium contortisiliquum*, timbozal de *Albizia inundata* y bosque alto. Las comunidades coinciden con lo descrito por Valfosca

(2020), con la excepción del curupizal que no fue registrado en su estudio en donde describió todas las comunidades presentes, mientras que en este trabajo sólo se registraron las arbóreas.

En un trabajo donde se caracterizó la biodiversidad del Parque Nacional Pre Delta, ubicado a 76 km de nuestro sitio de estudio, Aceñolaza et al., (2004) documentaron que, en albardones internos, son más frecuentes los bosques de curupí y los de timbó blanco; hallándose el ceibo y ocasionalmente timbó colorado, ambos como acompañantes o conformando pequeños bosques. Mientras que en albardones más antiguos y mejor conservados, aparece laurel del río, ingá, curupí y sangre de drago (*Croton urucurana*), aunque todos tienden a formar bosquecillos más o menos coetáneos. En nuestro estudio, el laurel de río también se halló como dominante del bosque alto en el albardón más desarrollado. Sin embargo, no estuvo presente el curupí como dominante en este albardón como así tampoco ingá ni sangre de drago. En el mismo albardón que registró al bosque alto también encontramos el timbozal de timbó blanco. En el resto de los albardones de alturas intermedias se encontraron los bosques de timbó colorado, curupí, ceibo. Por último, al igual que Valfosca (2020) en albardones menos desarrollados se localizó la sabana de espinillo.

Morello (1949) clasificó a las comunidades arbóreas más desarrolladas o “evolucionadas” presentes en su zona de estudio (región comprendida entre Rosario y Puerto Gaboto) en bosque fluvial y espinillar. El bosque fluvial estaba dominado por especies como el curupí, laurel, ceibo, timbó blanco, canelón y timbó colorado y se asociaba al paisaje de albardón, con suelos arcillosos. Burkart (1957) recopiló la información generada por Morello (1949) y realizó una descripción más amplia de las comunidades presentes en toda la extensión del Delta del Paraná, haciendo referencia al bosque fluvial como “bosque fluvial mixto subclimacico”, compuesto por ceibo, curupí, laurel timbó blanco y sauce y hace referencia a esta comunidad como “la máxima expresión vegetal”. En nuestra caracterización la denominamos “Bosque alto” coincidiendo con Burkart (1957) y Morello (1949) que es la comunidad que se encuentra en los ambientes más desarrollados, en el cual encontramos asociaciones de laurel, timbó blanco, ceibo, curupí y espinillo.

El cuanto al timbozal de timbó blanco, Morello (1949) lo clasifica dentro de las comunidades menores del bosque insular, menos desarrollado que el bosque fluvial, y lo asocia solamente con espinillos; mientras que Burkart (1957) lo asocia con ceibo, curupí y laurel. Nuestros resultados fueron similares a los de Burkart (1957), se registraron individuos de curupí y ceibo, sin embargo sumado a estas especies se hallaron individuos de espinillo al igual que Morello (1949). Con respecto al timbozal de timbó colorado, se obtuvieron los mismos resultados que Valfosca (2020), la especie dominante estuvo acompañada por ceibo, curupí y espinillo.

Como subunidades menores, Morello (1949) menciona las comunidades dominadas por canelón (especie no registrada en nuestro estudio) y comunidades dominadas por el ceibo y no acompañada por otra especie arbórea. Burkart (1957) ubica al ceibal en suelos negros y altos. En nuestra comunidad denominada ceibal la riqueza de especies leñosas fue una de las mayores, difiriendo con Morello (1949).

Otra de las comunidades que menciona Morello (1949) en su trabajo fue una formada por sólo dos especies, el ceibo y el curupí sucediendo al alisal o sauzal y como antecesor del bosque fluvial. Burkart (1957) también hace referencia a una comunidad dominada por el curupí “Lecheronales” las cuales solo se encuentran en el delta superior y pueden estar asociados a ceibos y sauces. Similares resultados se dieron en la comunidad a la cual llamamos curupizal, el cual además de estas especies (curupí y ceibo) contaba con una baja abundancia de espinillos.

Morello (1949) en su trabajo hace referencia al espinillar a lo que en esta tesina distinguimos entre sabana de *Vachellia caven* y espinillar. En el primer caso los define como “bosques claros que dejan grandes espacios cubiertos por césped”, la dominancia de la especie es total y los ubica en los únicos sitios que quedan a salvo durante las inundaciones periódicas sobre suelo arcillo-arenoso suelto. En nuestro análisis, si bien se hallaron otros individuos como el curupí o ceibo, la equitatividad fue baja, es decir, la mayoría de los individuos registrados correspondían a *V. caven*. En los sitios más húmedos Morello (1949) menciona que pueden encontrarse especies de ceibo, laureles y timbó blanco. En nuestra comunidad denominada espinillar se presentaron ceibos y curupíes al igual que la sabana de espinillo aunque la equitatividad del espinillar fue mayor.

Por último, en cuanto a la diversidad de especies arbóreas en los ensambles, Brumnich et al. (2019) afirma que el principal impulsor de los cambios en la diversidad forestal es la dinámica hidrogeomórfica la cual está relacionada con la edad de persistencia y la elevación del relieve. Neiff (2004) relaciona positivamente a la riqueza con la distancia al curso del río o arroyo, con la altura de los albardones (menor frecuencia y amplitud de las fases de inundación) y con la regularidad del régimen hidrológico. Si bien a la hora de estimar la riqueza incluye otras formas de crecimiento (hierbas, arbustos y árboles), en nuestro caso, la comunidad de sabana de espinillo tuvo la menor riqueza de especies arbóreas y se ubicó en las zonas de albardones más bajos, seguidos por espinillar y curupizal con tres especies. A su vez, la comunidad de sabana presentó la menor área basal total, seguida por el espinillar. Luego ascendiendo en el gradiente topográfico, el ceibal y los timbozales tanto de timbó colorado como blanco registraron una riqueza de cuatro especies, y el área basal total de las primeras dos fueron los más elevados, mientras que en la comunidad restante el valor fue bajo. Y para finalizar, en la posición más elevada el bosque alto con una riqueza de cinco especies, el cual se ubicó en el albardón más alto. La poca abundancia de individuos en esta comunidad puede deberse a que al encontrarse individuos de gran tamaño (la sumatoria del área basal de los adultos fue más elevada que otras comunidades) como laureles, no permitan el crecimiento de otras especies a su alrededor, lo cual podría ser un efecto de la sombra que genera durante todo el año ya que es una especie perenne.

Distribución de las especies leñosas a lo largo de un gradiente topográfico

Es de relevancia mencionar que realizando una amplia búsqueda bibliográfica no se encontraron trabajos científicos comparando detalladamente la porción del gradiente ocupado por las distintas poblaciones de especies arbóreas en el delta del Paraná ni en toda la extensión del río. La mayoría de los trabajos generalmente comparan las alturas topográficas de las comunidades presentes (Franceschi y Lewis, 1979; Malvárez, 1997; Aceñolaza et al., 2004; Marchetti y Aceñolaza, 2005; Marchetti y Aceñolaza, 2012; Marchetti et al., 2013b; Marchetti et al., 2016) o caracterizan la vegetación no entrando en el detalle de alturas topográficas sino más bien en el grado de desarrollo de los albardones o el sustrato donde se asientan las comunidades. A su vez, el régimen hidrológico (frecuencia, intensidad, tensión, amplitud y estacionalidad de las fases del

pulso hidrosedimentológico) es considerado uno de los principales condicionantes de la distribución de las comunidades biológicas en estos sistemas (Casco, 2004). Los efectos del régimen hidrológico sobre la vegetación además de depender de la posición topográfica en que se ubique la comunidad también dependen de otros factores como la arquitectura geomorfológica, la carga de sedimentos y la dinámica de los canales (Marchetti y Aceñolaza, 2012).

A partir de este trabajo confirmamos, al igual que Whittaker (1967) que la variación topográfica genera un gradiente ambiental a lo largo del cual, las poblaciones de las distintas especies leñosas se distribuyen. El gradiente topográfico influye principalmente sobre las características del pulso de inundación, que es uno de los determinantes del paisaje de humedal. Es decir que la frecuencia y duración (régimen) de una inundación está directamente relacionada a la ubicación topográfica de una comunidad en estudio o de una población de determinada especie (Aceñolaza et al., 2004). Un ejemplo de lo mencionado anteriormente es el espinillo, que al ubicarse en las zonas más bajas del albardón, toleraría el crecimiento bajo períodos determinados de inundación, mientras que las poblaciones de otras especies por encontrarse en zonas más elevadas del terreno no lo harían.

Neiff (2004) afirma que conocer la ubicación de las especies permite establecer los límites extremos en que pueden persistir con éxito o el rango óptimo en que prosperan. Individuos de espinillo, ceibo y curupí se encontraron en todas las comunidades analizadas, y a diversas alturas topográficas, esto puede deberse a que sus nichos son muy amplios, pudiendo establecerse en diversos suelos y variadas condiciones ambientales (Morello, 1949). Por ejemplo, el ceibo en estudios realizados por Kandus (1997) en la porción del Delta inferior, se encontró tanto en zonas bajas o albardones incipientes (al igual que el aliso y el sauce de río) como también en el interior de las islas.

Los análisis estadísticos realizados en nuestro trabajo mostraron que el timbó colorado y el laurel se posicionaron en las zonas más altas del gradiente topográfico. Sin embargo, la altura que registró la comunidad dominada por el timbó blanco fue mayor al promedio de las parcelas de la comunidad dominada por el timbó colorado, atribuyendo esta diferencia a la variabilidad topográfica en los albardones a pequeña

escala y a que sólo se registraron individuos de timbó blanco en un albardón. Como se mencionó en párrafos anteriores, Morello (1949) en los albardones más antiguos, maduros y altos hace referencia al monte blanco constituido por especies como el laurel, curupí, timbó blanco, ceibo y timbó colorado. Marchetti y Aceñolaza (2011) encontraron a *Salix humboldtiana* en las alturas topográficas más elevadas, y a menos de un metro de diferencia se ubicaban las comunidades más desarrolladas de albardones internos con el laurel como especie dominante seguido por comunidades de estadios anteriores con timbó blanco y sangre de drago. Al no tener ejemplares de la especie *S. humboldtiana* ya que se ubican en zonas marginales al río no pudimos establecer una comparación con estos resultados, si bien coincidimos en que el laurel se ubicó en las porciones medias y altas del gradiente topográfico, mientras que el timbó blanco no se ubicó en una porción específica del gradiente pudiéndose hallar en cualquier parte del mismo.

El espinillo ocupó las porciones más bajas del terreno, pudiéndose hallar con el curupí y/o el timbó blanco. El ceibo se encontró en alturas intermedias, junto con el curupí, el laurel y el timbó blanco. Morello (1949) y Valfosca (2020) mencionan que las comunidades dominadas por el espinillo representan una zona de transición entre el pajonal y el bosque ubicándolo en las posiciones más bajas. A su vez, Neiff (2004) afirma que los espinillares de *Vachellia caven* de la planicie inundable de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, pueden permanecer totalmente cubiertos por agua durante dos meses, por lo que se deduciría que se encuentran en las posiciones más bajas del gradiente topográfico. Uno o dos meses después de quedar el suelo descubierto florecen profusamente y sus frutos tienen semillas viables.

Marchetti y Aceñolaza (2012) mencionaron que la mayoría de las comunidades leñosas en la porción del Paraná Medio, no difirieron con respecto a su posición topográfica. Por consiguiente, el régimen hidrológico al que están sometidas es similar (frecuencia de pulso, intensidad, amplitud promedio y días inundados), sin embargo, las comunidades son diferentes en su composición florística, fisonomía y estructura. Los autores atribuyen las diferencias entre las comunidades a otras variables como arquitectura geomorfológica, las diferentes cargas de sedimentos y la dinámica del canal principal. La diferencia en los resultados podría deberse a que sus estudios se

centraron a nivel de comunidades (tanto herbáceas como arbóreas) y compararon bosque de *Vachellia caven*, bosque de *Tessaria integrifolia*, bosque de *Salix humboldtiana* y bosques pluriespecíficos ubicados en zonas distanciadas entre sí, mientras que nosotros nos enfocamos en cada población de especies que se encontrarían dentro del “bosque pluriespecífico” y nuestro sitio de estudio se concentraba en una superficie más restringida.

El equipo de Budke et al. (2006) estudió las relaciones entre la estructura de los componentes arbóreos, la topografía y los suelos de un bosque de ribera, en el Río Botucaraí (Sur de Brasil) y concluyeron que las inundaciones y la heterogeneidad del suelo definen principalmente la estructura espacial de los bosques ribereños y, además, las variables ambientales también se ven influenciadas en última instancia por cambios topográficos a escala local. Tanto Marchetti y Aceñolaza (2012) como Budke et al. (2006) plantean la hipótesis de que en los sitios más elevados, es más probable que ocurran cambios estructurales debido a interacciones de especies o la sucesión autógena que a factores limitantes como las inundaciones. Podría verse esta situación en el bosque alto, que al establecerse en el albardón más desarrollado y de mayor altura se registraron individuos de laurel de gran porte que ocupaban una gran superficie impidiendo el crecimiento de otras especies.

En cuanto a la posición del gradiente topográfico que ocupan los individuos de las distintas edades, los juveniles ocuparon la misma fracción del gradiente que los adultos de su propia especie, ya que no se registraron diferencias significativas entre ellos. Sin embargo, los datos parecieran sugerir que los juveniles se ubican en posiciones más bajas que los adultos. Si bien no se registraron plántulas en las parcelas, Mari y Galassi (2010) afirmaron que la emergencia de plántulas fue mayor en posiciones topográficas más bajas. Con respecto al tamaño de los individuos (área basal y altura alcanzada) encontramos un efecto de la altura topográfica sobre la distribución espacial de las distintas especies y su área basal. En algunas de ellas se observaba un aumento del área a medida que se ubicaban a mayor altura en el gradiente topográfico. No fue así con la altura que alcanzaban los individuos, encontrándose diferencias entre especies pero no una variación asociada a la altura topográfica. Resultados más precisos se hubieran obtenido utilizando un instrumento

para medir la altura exacta de los individuos, ya que esta variable fue estimada visualmente. En cuanto al área basal, Neiff (2004) afirma que el diámetro de los árboles varía mucho al considerar los distintos bosques. Además, es posible también que a medida que se van asentando los individuos se vaya modificando la microtopografía debido al efecto estabilizador que tiene el sistema radical sobre el sustrato.

Parte de la variación de la altura topográfica de los individuos se asoció a la variación entre albardones, es decir, la altura del albardón o su desarrollo fue uno de los factores que determinó la altura en la que se establecieron y crecieron los individuos de las distintas especies arbóreas. No obstante, no sucedió lo mismo para las variables área basal y altura de los individuos para los cuales no se identificaron efectos ni de las parcelas ni de los albardones, pudiendo estar determinada las diferencias en el tamaño por características intrínsecas de las especies.

Para obtener resultados más contundentes se podría haber utilizado como referencia de la altura topográfica de los individuos al pelo de agua del río Paraná o de alguno de sus brazos que presente alta conectividad con el canal principal. De esta manera se podría obtener la altura absoluta, relacionando los valores del día de muestreo con el nivel hidrométrico del río y a su vez corrigiendo el valor con el aumento de la pendiente hidráulica, como realizaron Marchetti et al. (2019) y Brumnich et al. (2019). Al realizar los muestreos en un período de sequía y bajante no fue posible ejecutar esta metodología ya que los cuerpos de agua presentes no se conectaban al canal principal del río. Además, como afirman Botrel et al. (2002) para sacar conclusiones sobre la distribución de las especies frente a las variables ambientales se deberían realizar muchas repeticiones de las distintas especies para poder así generalizar sobre la ubicación de las distintas poblaciones en los albardones. Al estar nuestro estudio restringido a parcelas al azar en cinco albardones la abundancia de algunas especies como el laurel y timbó blanco fueron bajas, y a su vez, la última especie mencionada sólo fue registrada en un albardón.

CONCLUSIÓN

El presente trabajo realizado en la “Reserva municipal Los Tres Cerros” tuvo la finalidad de establecer las relaciones entre las poblaciones de leñosas y la topografía de los albardones. Esta tesina es la primera en analizar cómo se distribuyen las poblaciones de leñosas con respecto a este gradiente ambiental. Además se describieron las comunidades presentes en cuanto a su riqueza, diversidad y abundancia de las distintas especies.

Se registraron un total de 265 individuos de seis especies; *Vachellia caven*, *Sapium haemospermum*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Albizia inundata*, *Erythrina crista-galli* y *Nectandra angustifolia*. Estos individuos se encontraban en distintas comunidades, las cuales fueron definidas previamente a partir de su/s especie/s dominante/s, en donde se incluyeron fisonomías de sabana y de bosque, la sabana fue dominada por la especie arbórea *V. caven* mientras que como bosques identificamos Espinillares, Curupizales, Timbozales tanto de timbó colorado como de blanco, Ceibales y el denominado Bosque Alto.

Confirmamos la hipótesis de que las poblaciones de las especies arbóreas están condicionadas por la altura topográfica del terreno, siendo el espinillo el que se ubica en las partes más bajas del gradiente topográfico, el timbó colorado en las más altas y el ceibo en la porción intermedia, el curupí puede encontrarse en el gradiente tanto con el espinillo como con el ceibo, el laurel puede ubicarse en alturas altas como el timbó colorado o intermedias como el ceibo. Por último, el timbó blanco puede desarrollarse en cualquier posición del gradiente topográfico. Además, afirmamos que el área basal de los individuos también está relacionada con la altura topográfica a la cual se encuentre, siendo este efecto distinto para cada especie. No fue así con la altura que alcanzaron los individuos, cuyas diferencias se debían principalmente a las características de las especies.

En cuanto a la regeneración, refutamos la hipótesis de que existía un efecto de la altura topográfica diferencial para las distintas categorías. Si bien se observó que los juveniles de todas las especies se hallaron en alturas menores que los adultos, las diferencias no fueron significativas. Por último, haciendo referencia a las comunidades arbóreas si bien no tenemos evidencia estadística en cuanto a la ubicación de las

comunidades en el gradiente, observamos que las que estaban dominadas por *V. caven* se ubicaron en las zonas más bajas del albardón, la comunidad de Bosque Alto en las porciones más altas y desarrolladas y las comunidades restantes (Curupizal, Ceibal y ambos Timbozales) en posiciones intermedias. Se observó que en las comunidades que se desarrollaban en las porciones intermedias y altas de los albardones más desarrollados obtenían los mayores valores de riqueza y diversidad, siendo el Bosque alto el más diverso, mientras que la Sabana de espinillos cuya localización era en las zonas bajas, registró la menor riqueza y diversidad (del estrato arbóreo).

Conocer cómo se disponen espacialmente las especies es de vital importancia para determinar el efecto que tienen en cada una de ellas la variación estacional asociada a períodos de inundación que se presentan en el ecosistema en el cual se encuentran. Poblaciones de especies que se encuentren en posiciones bajas posiblemente toleren mayor frecuencia y duración de las inundaciones como también mayor altura que alcance el agua, que aquellas que se posicionan en alturas más elevadas del albardón. Sin embargo para concluir con esa premisa se deberían realizar más investigaciones en otras zonas para contar con la presencia de un mayor número de individuos en distintos albardones.

Se aspira a que este trabajo aporte al conocimiento sobre las características y requerimientos de las especies presentes en los humedales del delta del río Paraná de manera de que esta información sobre la distribución espacial de las especies leñosas y las características de los ensambles sirva como herramienta de gran valor para el manejo y la conservación de estos ecosistemas y de los bienes y servicios que proveen a la comunidad.

BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza PG, Povedano H, Manzano A, Muñoz J de D, Areta, J y Ronchi Virgolini, AL. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre Delta. Miscelánea 12: 169-184.

Aceñolaza P, Sione WF, Kalesnik F, y Serafini MC. 2005. Determinación de unidades homogéneas de vegetación en el Parque Nacional Pre-Delta (Argentina). Miscelánea 14: 82-90.

Alzugaray C, Di Leo N, y Carnevale N. 2016. Mapa forestal del valle de inundación e islas del Río Paraná y sur de la Provincia de Santa Fe. Revista Quebracho 24: 81-94.

Armijo Cortés C. 2020. Determinación de requerimientos de caudales que favorezcan el hábitat físico asociado a servicios ecosistémico de producción de peces en el Río Paraná. Tesis doctoral. Universidad de Chile.

Aronson J. 1992. Evolutionary biology of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae): infraspecific variation in fruit and seed characters. Annals of the Missouri Botanical Garden 79: 958-968.

Austin MP. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. Annual Review of Ecology and Systematics, 16: 39-61.

Benzaquén, L, Blanco D, Bó R, Kandus P, Lingua G, Minotti P, y Quintana R. 2017. Regiones de Humedales de la Argentina. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Fundación Humedales/Wetlands International, Universidad Nacional de San Martín y Universidad de Buenos Aires. p.333.

Botrel RT, Oliveirafilho AT, Rodrigues LA y Curi N. 2002. Influencia del suelo y la topografía en las variaciones en la composición y estructura florística de la comunidad arbórea-arbustiva de un bosque semideciduo estacional en Ingaí, MG. Revista Brasileira de Botânica 25: 195-213.

Brumnich F, Marcheti ZY y Pereira MS. 2019. Changes in forest diversity over a chronosequence of fluvial islands. Biogeosciences and Forestry 12: 306-316

Budke JC, Jarenkow JA y Oliveira-Filho AT. 2006. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside. *Plant Ecology* 189: 187–200.

Burkart A. 1957. Ojeada sinóptica sobre: La vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana* 11: 457-561.

Cabrera AL y Willink A. 1973. Biogeografía de América latina. Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. p.117.

Carvalho DA, Oliveira Filho A, Vilela EA, Curi N, Van Den Berg E, Fontes MA y Botezelli L. 2005. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 329-345.

Casco SL. 2004. Distribución de la vegetación fluvial y su relación con el régimen de pulsos en el Bajo Parana. En: Acenolaza, F.G. (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*. Miscelánea 12: 125–130.

Chaneton EJ. 2005. Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. En Oesterheld M, Aguiar MR, Ghera CM y Paruelo JM. 2005. *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando JC León*. Editorial Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. p. 472.

CIM. 2015. Centro de Informaciones Meteorológicas. Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas. UNL. Página web: <http://fich.unl.edu.ar/cim/>

Convención Relativa a los Humedales de Importancia Internacional especialmente como Hábitat de Aves Acuáticas. 1971. Ramsar, Irán.

Colín CAN. 2018. Análisis de varianza no paramétrica: un punto de vista a favor para utilizarla. *Acta agrícola y pecuaria* 4: 69-79.

Crawley MJ. 2007. *The R book*. Inglaterra. John Wiley y Sons Ltd. p. 449.

De Noir FA., Bravo S y Abdala R. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales* 9: 140-150.

Douglas B, Maechler M, Bolker B y Walker S. 2019. lme4: Linear Mixed-Effects Models Using 'Eigen' and S4. <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

Enrique MC, Vargas D, Kalesnik FA, Bono J, Parmuchi MG, Aceñolaza PG, Strada M, Montenegro C, Kandus P. 2011. Bosques Nativos. En: Kandus P, Minotti PG, Borro MM, editores. Contribuciones al conocimiento de los humedales del Delta del Río Paraná: herramientas para la evaluación de la sustentabilidad ambiental. San Martín: UNSAM Edita. Pp 20-21.

Franceschi EA y Lewis JP. 1979. Notas sobre la vegetación del valle santafecino del río Paraná (R. Argentina). *Ecosur* 6: 55-82.

Franceschi EA, Prado DE., y Lewis JP. 1985. Comunidades vegetales y mapa de vegetación: reserva El Rico e islas aledañas (Santa Fe). Rosario. Universidad Nacional de Rosario. p. 40.

Garibaldi LA, Oddi FJ, Aristimuño FJ, y Behnisch AN. 2019. Modelos estadísticos en lenguaje R. Río Negro, Editorial UNRL. p.260.

Giacosa B, Compiladora. Andelman M, Balderrama D y Matarasso M. Editores. 2019. Plan de Manejo del Sitio Ramsar Delta del Paraná. Fundación Humedales/Wetlands international. Buenos Aires, Argentina.

Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

González S y Cadenazzi M. 2015. Recolonización natural por bosque ribereño en margen izquierda del embalse de Salto Grande: Identificación de especies pioneras. *Agrociencia Uruguay* 19: 1-13.

Hoopes MF y Hall LM. 2002. Edaphic factors and competition affect pattern formation and invasion in a California grassland. *Ecological Applications* 12: 24-39.

Junk WJ, Bayley PB y Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.

Junk WJ y KM Wantxen. 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches and applications. Proceedings of the Second International Symposium of the Management of Large Rivers for Fisheries, Vol II. FAO. Pp.117-148.

Kalesnik FA. 2000. Relación entre las comunidades vegetales de los neoecosistemas de Albardón y la heterogeneidad ambiental del Bajo Delta del Río Paraná: Tendencias sucesionales y proyecciones sobre la composición futura. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.

Kandus P. 1997. Análisis de Patrones de vegetación a escala regional en el Bajo Delta del Río Paraná (Argentina). Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.

Kandus P, Morandeira N, y Schivo F. 2010. Bienes y servicios ecosistémicos de los humedales del Delta del Paraná. Wetlands International: Fundación Humedales.

Kandus P, Minotti P, Morandeira N, Gayol M. 2019. Inventario de Humedales de la Región del Complejo Fluvio-litoral del Bajo Paraná. Programa Corredor Azul. Fundación Humedales / Wetlands International y Universidad Nacional de San Martín. Buenos Aires, Argentina.

Keddy PA. 1983. Freshwater wetlands human-induced changes: indirect effects must also be considered. *Environmental Management* 7(4): 299-302.

Kent M. 2012. Vegetation description and data analysis- A practical approach. Second edition. Ed. Wiley-Blackwell. p 414.

Malavasi UC y Malavasi MDM. 2004. Dormancy breaking and germination of *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong seed. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47: 851-854.

McCune B, Mefford MJ. 2011. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, USA, MjM Software.

Malvárez AI. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Buenos Aires. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.

Marchetti Z y Aceñolaza P. 2005. Detección satelital y descripción de patrones de vegetación en islas del Paraná Medio. Instituto Superior de Correlación Geológica, Serie Miscelanea, 14: 151-158.

Marchetti ZY, Acenolaza PG. 2011. Vegetation communities and their relationship with the pulse regime on islands of the Middle Parana River, Argentina. *Iheringia Serie Botánica* 66: 209–226.

Marchetti ZY y Aceñolaza PG. 2012. Pulse regime and vegetation communities in fluvial systems: The case of the Parana River floodplain, Argentina. *Flora* 207: 795–804.

Marchetti ZY, Latrubesse EM, Pereira MS y Ramonell CG. 2013a. Vegetation and its relationship with geomorphologic units in the Parana River floodplain, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 46: 122-136.

Marchetti Z, Giraudo A, Ramonell C, y Barberis IM. 2013b. Humedales del río Paraná con grandes lagunas. *Inventario de los Humedales de Argentina: Sistemas de Paisajes de Humedales del Corredor Fluvial Paraná Paraguay*, 187-206.

Marchetti ZY, Minotti PG, Ramonell CG, Schivo F y Kandus P. 2016. NDVI patterns as indicator of morphodynamic activity in the middle Paraná River floodplain. *Geomorphology* 253: 146-158.

Marchetti ZY, Massa ES y Brumnich F. 2019. Sediment and nutrient deposition in different riparian forests and floods of the Middle Paraná River. *Ecohydrology* 13, e2153.

Mari EKA, y Galassi ME. 2010. ¿Factores ambientales o herbivoría controlan la emergencia de plántulas en un bosque fluvial del río Paraná? *Interciencia* 35(8).

Marino GD, Marchetti ZY y Pensiero JF. 2006. Clave para el reconocimiento de la flora leñosa nativa del sitio Ramsar Jaaukanigas (Provincia de Santa Fe, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41: 77-84.

Matteucci SD. 2012. Ecorregión Delta e Islas de los ríos Paraná y Uruguay. En: J Morello, SD Matteucci, AF Rodríguez y ME Silva (Eds.) *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Buenos Aires. Orientación Gráfica Editora. p. 447-488.

Menalled FD y Adámoli JM. 1995. A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River delta, Argentina. *Vegetatio* 120: 81-90.

Morello J. 1949. Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata.

Neiff JJ y Malvárez AI. 2004. Grandes humedales fluviales. En Malvárez I, Bó RF (comps.): Documentos del Curso Taller Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina. Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires - RAMSAR - US Fish and Wildlife Service - U.S. Department of State. p. 77-85.

Neiff JJ. 2004. Bosques fluviales de la cuenca del Paraná. Ecología y manejo de los bosques de Argentina. La Plata, Argentina.

Neiff JJ. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424-441.

Neiff JJ. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 167-180.

Norden N. 2014. De porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia forestal* 17: 247-261.

Osinaga O, Báez S, Cuesta F, Malizia A, Carrilla J, Aguirre N, y Malizia L. 2014. Monitoreo de diversidad vegetal y carbono en bosques andinos-Protocolo extendido. Protocolo 2-Versión 1. Quito, Ecuador. Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina. p. 222.

Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I, Maturo HM, Aragón R, Campanello PI, Prado D, Oesterheld M, León RJC. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28: 40-63.

Perelman SB, Batista WB y León RJC. 2005. El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. Fitosociología y técnicas relacionadas. En Oesterheld M, Aguiar MR, Ghera CM y Paruelo JM. 2005. La heterogeneidad de la vegetación de los

agroecosistemas. Un homenaje a Rolando JC León. Editorial Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.

QGIS Development Team. 2020. QGIS geographic information system. Open source geospatial Foundation project.

Quintana RD y Bó R. 2010. Caracterización general de la región del Delta del Paraná. En Blanco, D.E. y F.M. Méndez (eds) Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná: Situación, efectos ambientales. Buenos Aires, Argentina. Fundación Humedales / Wetlands International. p. 5-15.

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rabuffetti AP. 2018. Influencia de la variabilidad climática sobre la composición de la comunidad íctica en el tramo medio del río Paraná. Tesis doctoral. CONICET.

Roldán AI y Larrea DM. 2003. Fenología de 14 especies arbóreas y zoócoras de un bosque yungeño en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 38:125-140.

Saravy FP, Freitas PD, Lage MA, Leite SJ, Braga LF y Sousa MP. 2003. Síndrome de dispersão em estratos arbóreos em um fragmento de floresta ombrófila aberta e densa em alta floresta-MT. *Revista do Programa de Ciências Agro-Ambientais* 2: 1-12.

Servicio Meteorológico Nacional (2020) <https://www.smn.gob.ar/boletines/el-niño-la-niña-agosto-2020>

Stoffel MA, Nakagawa S y Schielzeth H. 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1639-1644.

Valfosca ME. 2020. Vegetación de la “Reserva Municipal Los Tres Cerros”: composición florística y distribución espacial. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Rosario.

Ward JV, Tockner K y Schiemer F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research y Management*, 15: 125–139.

Weiher E, Keddy P. 2001. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge. Cambridge University Press. p. 432.

Whittaker RH. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264.

Wiens JA. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 81-120.

ANEXOS

Anexo 1.

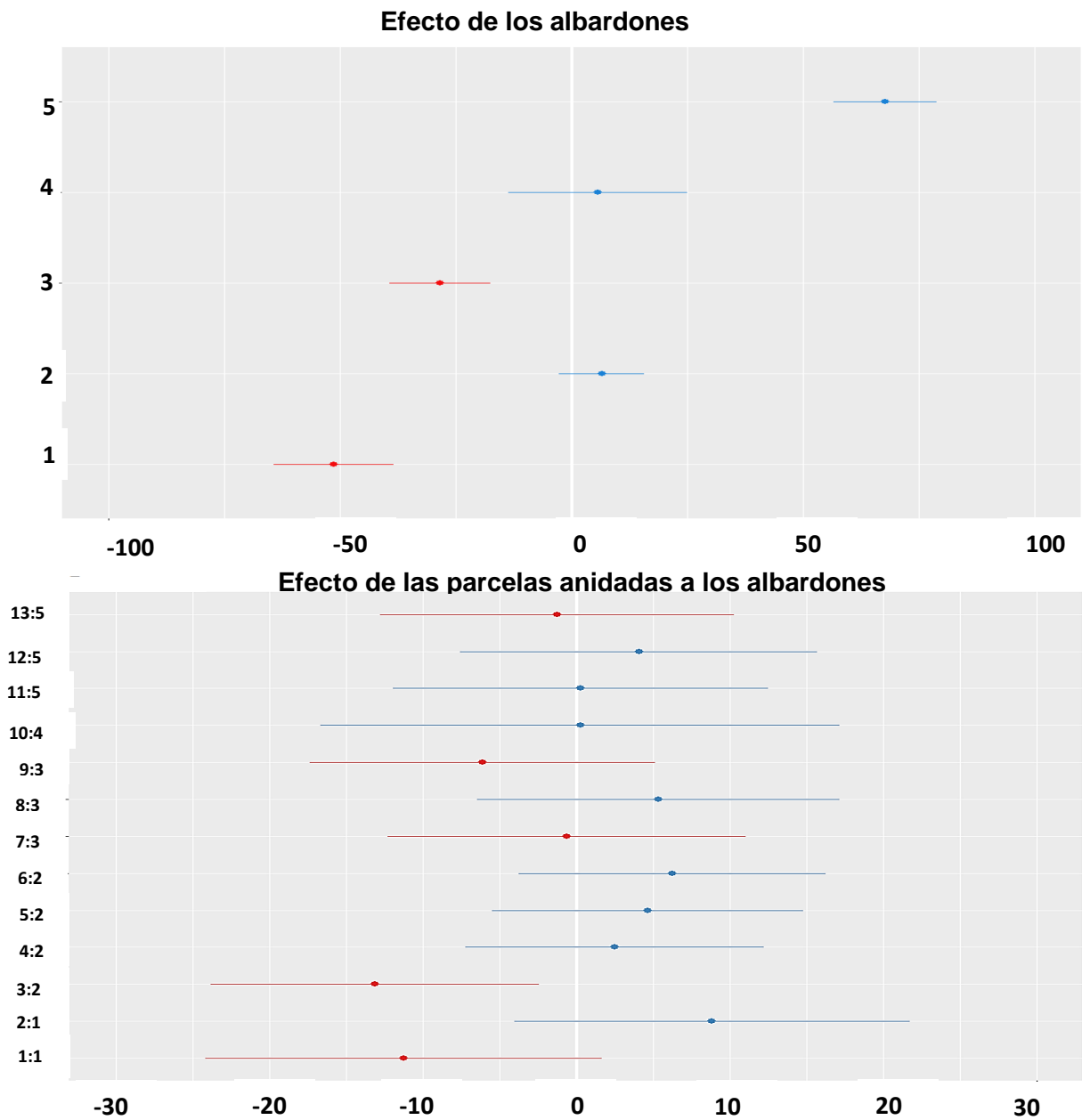
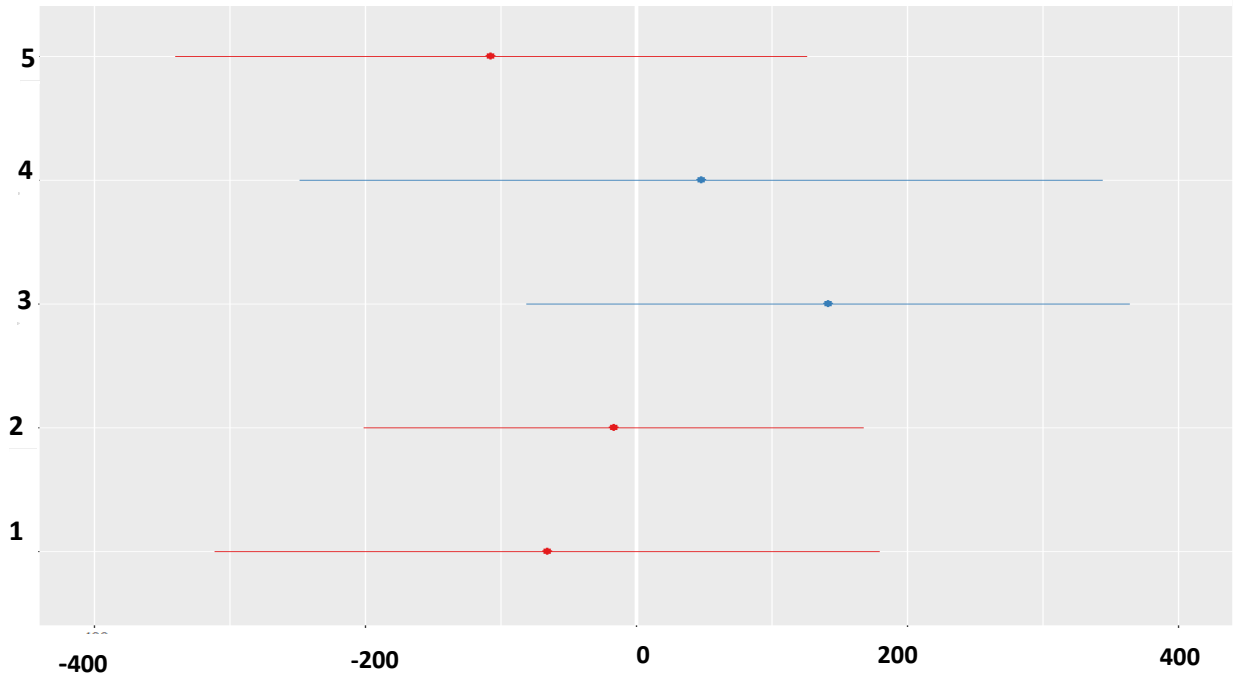


Figura A1 (a). Efectos aleatorios del modelo de la variación de altura topográfica para las distintas especies. La figura de arriba muestra el efecto de los albardones y la de abajo las parcelas anidadas a los albardones (paquete sjPlot con la función plot_model Rstudio).

Efecto de los albardones



Efecto de las parcelas anidadas a los albardones

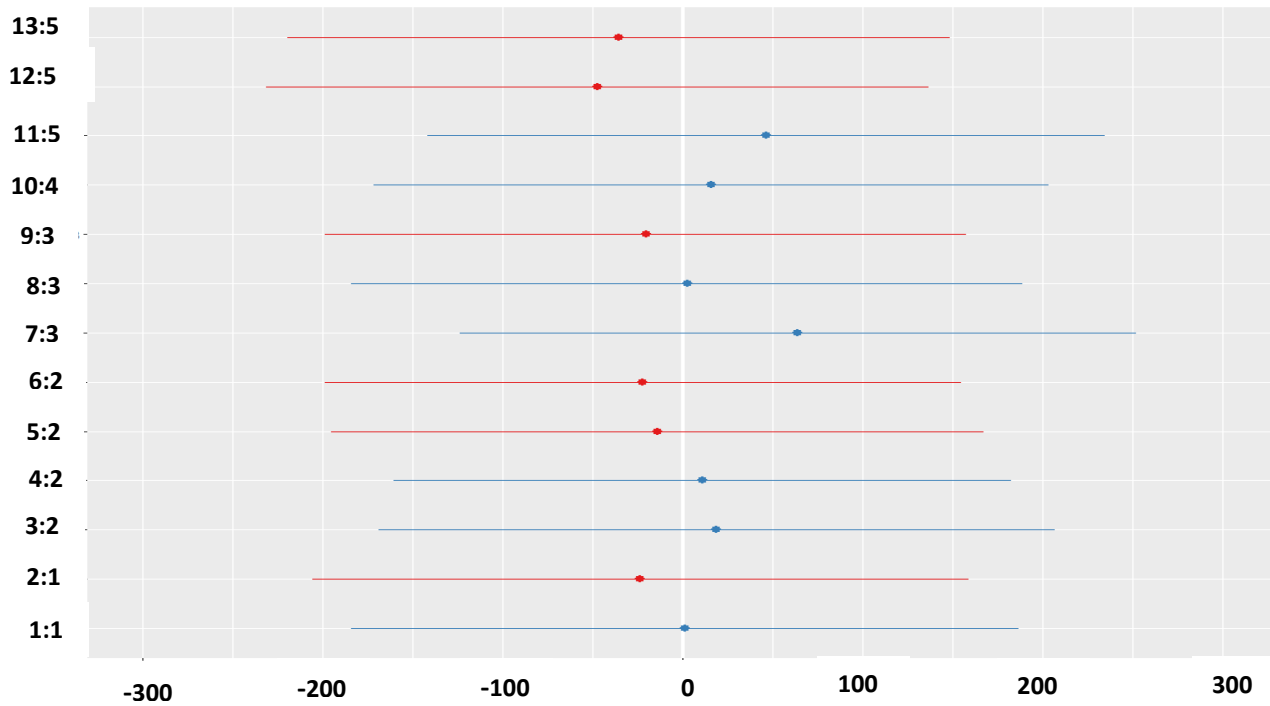
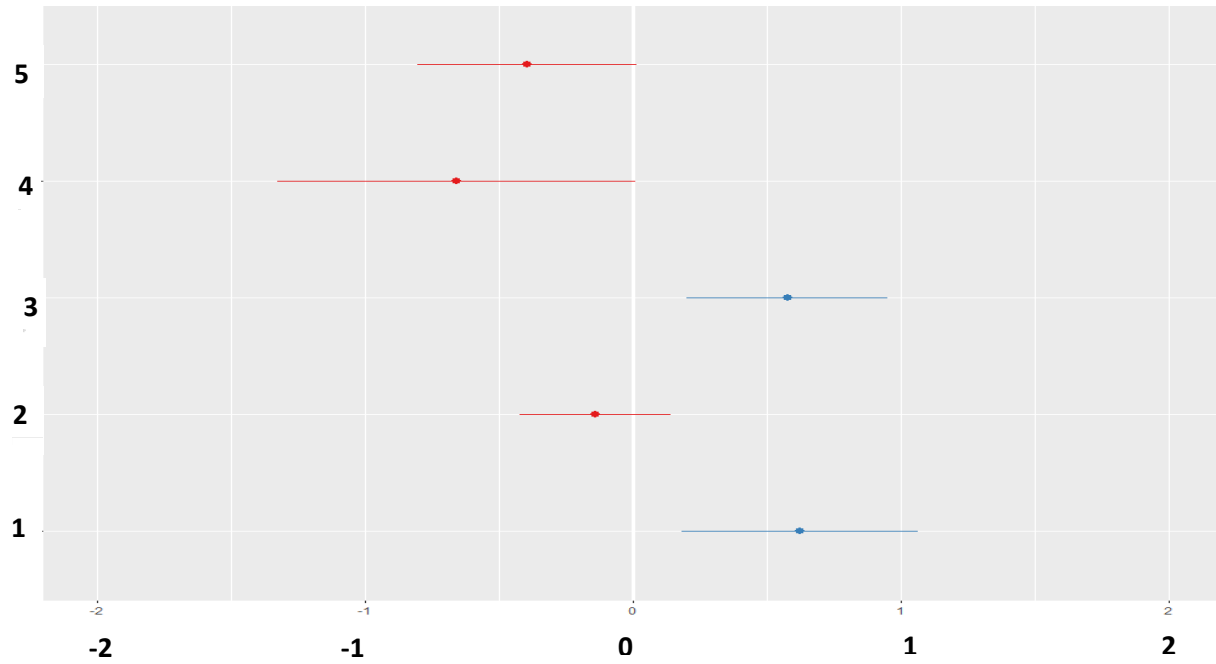


Figura A1 (b). Efectos aleatorios del modelo del área basal total (cm^2) en función de la altura topográfica para las distintas especies. La figura de arriba muestra el efecto de los albardones y la de abajo las parcelas anidadas a los albardones (paquete sjPlot con la función plot_model Rstudio).

Efecto de los albardones



Efecto de las parcelas anidadas a los albardones

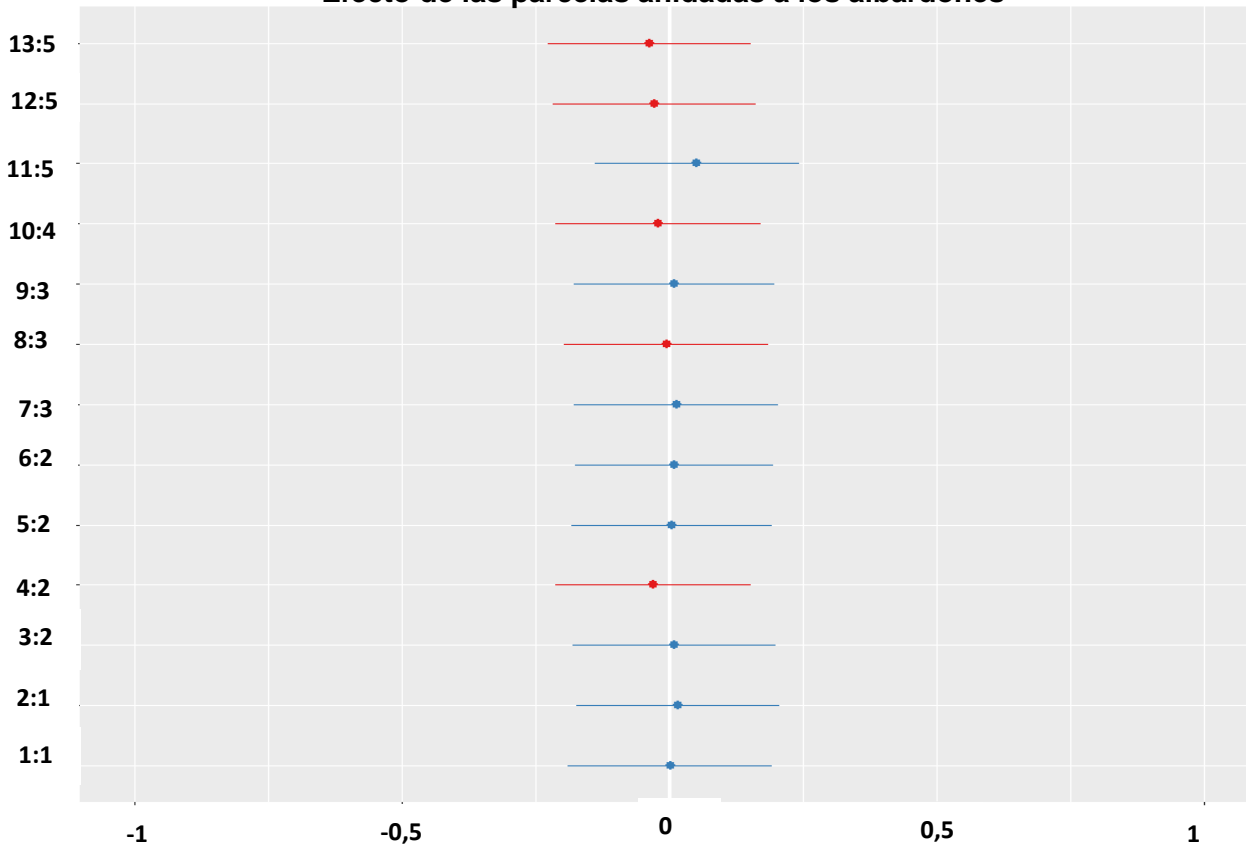


Figura A1 (c). Efectos aleatorios del modelo de la altura de los individuos (cm^2) en función de la altura topográfica para las distintas especies. La figura de arriba muestra el efecto de los albardones y la de abajo las parcelas anidadas a los albardones (paquete sjPlot con la función plot_model Rstudio).

ANEXO 2.

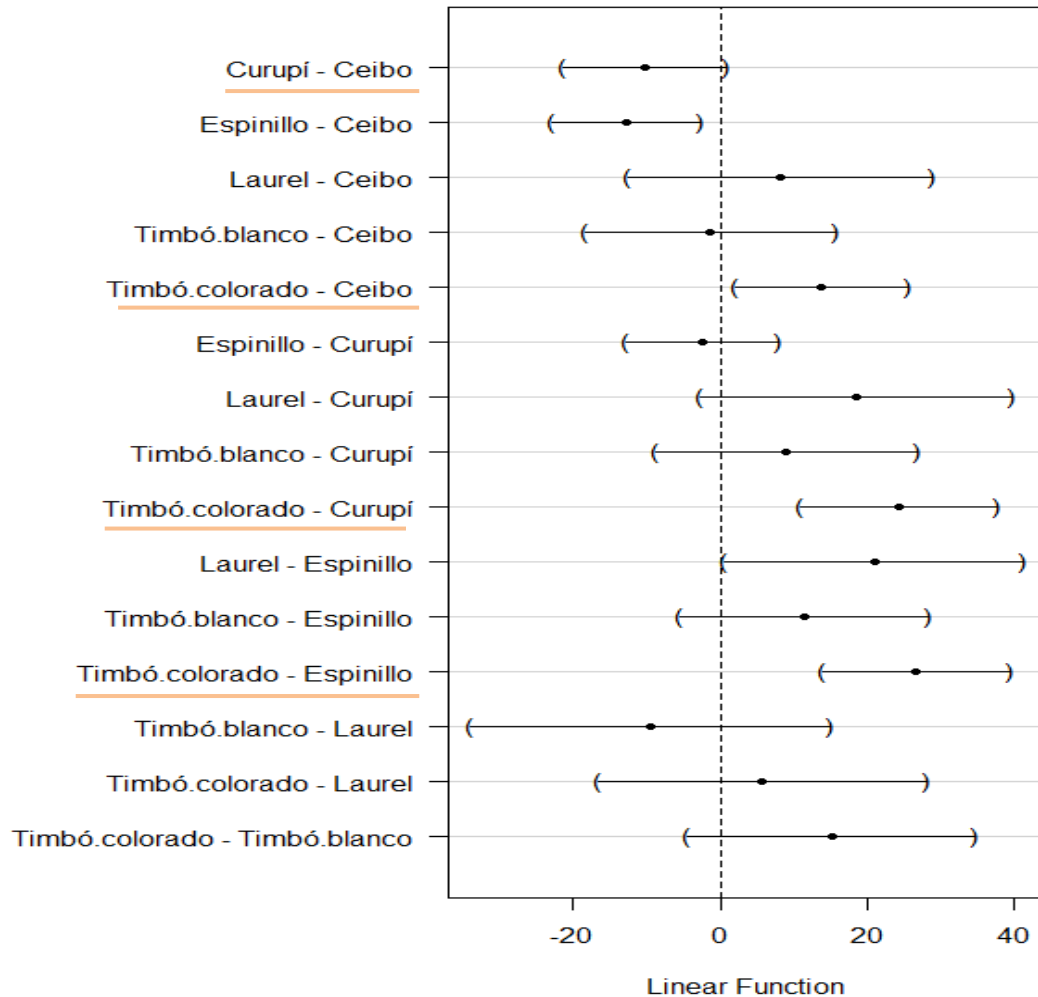


Figura A2. Comparaciones múltiples de la variable altura topográfica para las distintas especies. Si la línea que determina la comparación entre especies no se superpone con el 0 de la función, hay diferencias significativas entre especies (subrayado). Realizada con la función `glht` del paquete `multcomp` en R y además se realizó una corrección de bonferroni (método de ajuste del p value para comparaciones con t tukey).

ANEXO 3.

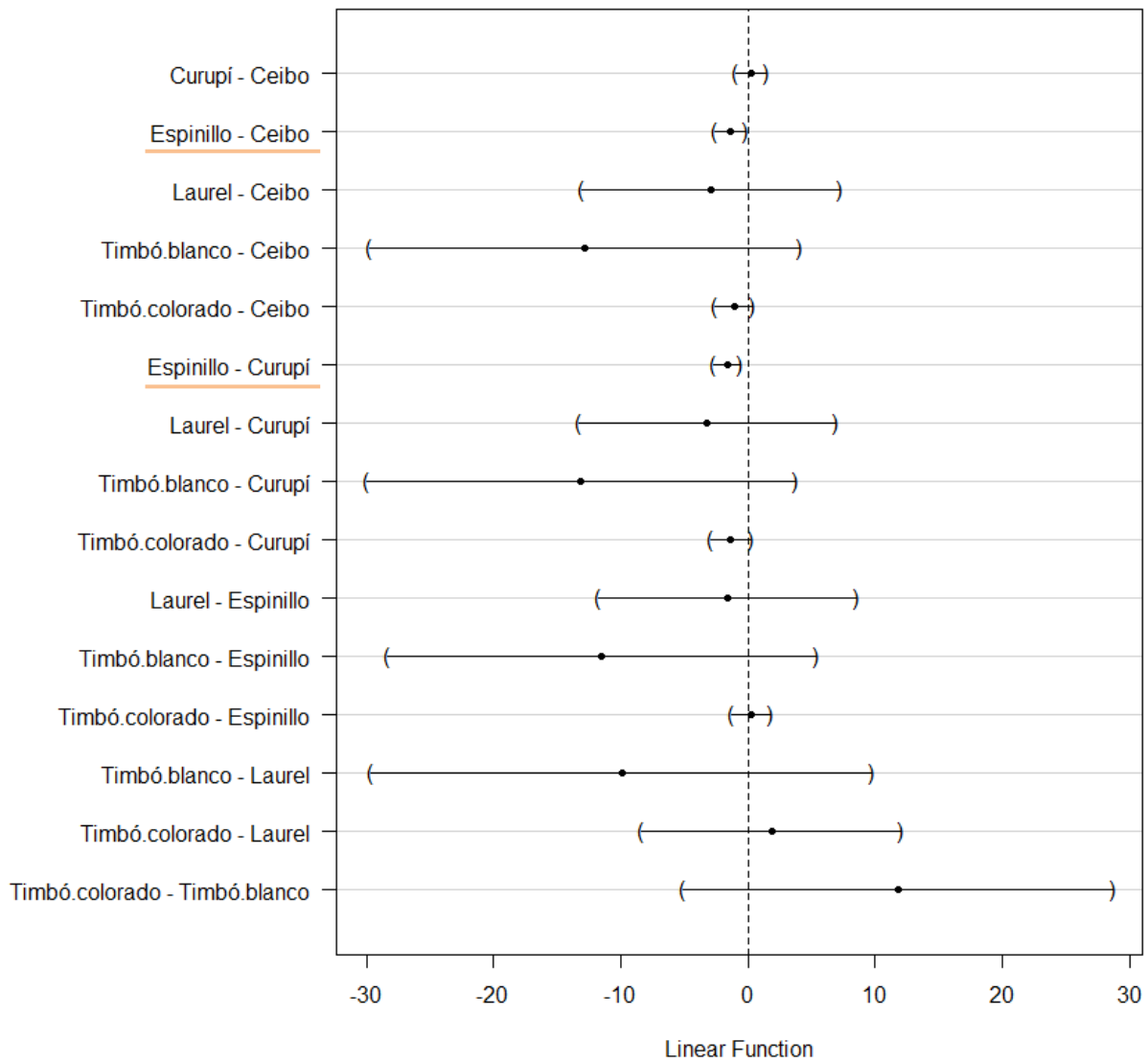


Figura A3. Comparaciones múltiples de la variable altura de los individuos para las distintas especies. Si la línea que determina la comparación entre especies no se superpone con el 0 de la función, hay diferencias significativas entre especies (subrayado). Realizada con la función `glht` del paquete `multcomp` en R y además se realizó una corrección de bonferroni (método de ajuste del p value para comparaciones con t tukey).