



UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

**REGENERACIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS EN COMUNIDADES BOSCOSAS DE
DIFERENTES POSICIONES TOPOGRÁFICAS DEL SURESTE DE FORMOSA**

MARÍA BELÉN SENDER

Licenciada en Ciencias Biológicas

Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Agrarias

DIRECTOR

Dr. DARIÉN E. PRADO

Co-DIRECTOR

Dr. IGNACIO M. BARBERIS

Zavalla, Junio de 2012

DEDICATORIA Y
AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a quienes convirtieron su vida en una obra de sacrificio y amor para formar seres humanos de bien; se lo dedico a mis padres, Silvia y Mario.

Se lo dedico también a la comunidad científica, y a la humanidad en general, para que cada humilde contribución al conocimiento de la Naturaleza, sus leyes y procesos, sea en pos de que podamos establecer una relación cada vez más armónica y respetuosa con el medio que nos rodea, y todas las formas de vida con las que lo compartimos.-

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mis padres y a mis hermanos quienes, con su esfuerzo y acompañamiento, me hicieron posible llegar hasta acá, y me brindaron la posibilidad de crecer en libertad, estudiar lo que deseaba y tener una base moral sólida y completa.

Al CONICET, a la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR, a la cátedra de Botánica y a los señores Juan Pablo Lewis, Darién Prado e Ignacio Barberis por darme la oportunidad de ser parte de un proyecto de investigación y formarme como profesional y docente.

A la empresa Alparamis S.A., por permitirme llevar a cabo la investigación en la Reserva Natural El Bagual, y al encargado de la misma, Sr. Alejandro Di Giacomo, por su siempre buena predisposición para recibirnos, por su ayuda y generosa hospitalidad.

A Mauro, mi compañero de vida, por estar a mi lado y ser parte de todo este largo proceso de crecimiento personal y profesional, por su compañía desde todo punto de vista y por toda la ayuda brindada, por aceptar mis ausencias y viajes de campaña.

A Stella y Jorge, por su amor y su apoyo, y por hacer más fácil mi establecimiento en las tierras santafecinas.

Nuevamente agradezco a Ignacio y a Darién, por trabajar a la par mía, tanto en el campo como en el gabinete; por sus infinitas contribuciones al trabajo y a la documentación del mismo; por su buena predisposición para leer y corregir tantas veces como hiciera falta el manuscrito de tesis; por sus consejos profesionales y por ser verdaderos compañeros y colegas.

Todo mi agradecimiento a Yanina Aquilanti, Virginia Mogni, Hernán Maturo y Luciano Galetti, por su imprescindible ayuda en el trabajo de campo, de invernáculo y de gabinete, y por ser compañeros y amigos desinteresados.

A todos los ayudantes de cátedra que viajaron con nosotros a Formosa en las diferentes oportunidades, porque sin ellos no podríamos haber completado el trabajo: Virginia Mogni, Yanina Aquilanti, Luciano Galetti, Eduardo Binaghi, Mario Scarafio, Juan Ignacio Cárcamo, José María Cárcamo, Mariel Spiñeira, Virginia Jordán.

A todos los compañeros de trabajo (Yani, Virgi, Vero, Marta, Chiro, Agustina, Alejandra, Lucho, Luis, Hernán, Damián, Nacho, Darién) porque con su apoyo, compañía y amistad hicieron que el lugar de trabajo fuera un espacio de aprendizaje, servicio y disfrute.

A los evaluadores del proyecto y de la presente tesis, por su buena voluntad y predisposición, y por sus valiosas contribuciones.

Agradezco a todos los que directa o indirectamente han contribuido para que este trabajo pudiera realizarse.

Finalmente, agradezco a la vida por haberme dado el mejor regalo de graduación... un hijo.

MUCHAS GRACIAS.-

ÍNDICE GENERAL

Índice de figuras	9
Índice de tablas	13
Resumen	15
Abstract	17
Capítulo 1	19
<i>Introducción general</i>	19
Capítulo 2	29
<i>Descripción y comparación del banco de renovales en tres tipos de bosques</i> <i>formoseños</i>	29
INTRODUCCIÓN	30
MATERIALES Y MÉTODOS	37
RESULTADOS	52
DISCUSIÓN	79
CONCLUSIONES	105
Capítulo 3	107
<i>Respuesta a condiciones controladas de 'sequía' e 'inundación' de plántulas de</i> <i>ocho especies leñosas del chaco oriental, Argentina</i>	107
INTRODUCCIÓN	108
MATERIALES Y MÉTODOS	118
RESULTADOS	134
DISCUSIÓN	171
CONCLUSIONES	197

Capítulo 4	199
<i>Discusión general</i>	199
Anexos	215
Anexo I	216
Anexo II	227
Anexo III	231
Bibliografía	234

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Mapa de las regiones fitogeográficas del centro-noreste de Argentina.</i>	38
Figura 2. <i>Ubicación geográfica de la Estancia 'El Bagual'</i>	40
Figura 3. <i>Unidades ambientales en la Reserva El Bagual y transectas delimitadas en los tres tipos de bosques.</i>	43
Figura 4. <i>Grado de cobertura promedio del canopy por transecta (A), frecuencia de ocurrencia de los grados de canopy (1-5) en los cuadrantes censados (B), altura de canopy promedio por transecta (C), peso seco de la hojarasca promedio por transecta (D) y porcentaje promedio por transecta de la cobertura del sotobosque (E), en cada tipo de bosque</i>	53
Figura 5. <i>Porcentaje de cobertura promedio (A) y frecuencia de cada clase de cobertura del sotobosque (B) en cada tipo de bosque</i>	55
Figura 6. <i>A: Porcentaje de cobertura, y B: Frecuencia, de cada especie de Bromeliácea en cada tipo de bosque</i>	55
Figura 7. <i>Frecuencia de ocurrencia por transecta de las clases de micro-relieves en los tres tipos de bosques.</i>	57
Figura 8. <i>Análisis de Discriminación Canónica de los cuadrantes (A) y las transectas (B) censadas en cada tipo de bosque</i>	58
Figura 9. <i>Valor promedio por transecta de las variables ambientales: 'hojarasca' (A), 'porcentaje de cobertura total del sotobosque' (B) y 'porcentaje de cobertura por Bromeliáceas' (C), en cada clase de topografía de los tres tipos de bosques.</i>	61
Figura 10. <i>Porcentaje de especies (A) y de individuos (B) por hábito de crecimiento, en los tres tipos de bosques.</i>	63

Figura 11. <i>Curvas de rarefacción para los tres tipos de bosques.....</i>	68
Figura 12. <i>Frecuencia promedio de cuadrantes vacíos por transecta (25 m²) en cada tipo de bosque.....</i>	68
Figura 13. <i>Promedio de la abundancia (A), riqueza (B), Diversidad de Shannon (C) y equitatividad (D) por transecta (25 m²) en cada tipo de bosque.....</i>	70
Figura 14. <i>Asociación entre el número de renovales y las variables estructurales y ambientales cuantitativas para cada tipo de bosque.....</i>	71
Figura 15. <i>Número de renovales observados y esperados en función del 'tipo de topografía' para cada tipo de bosque.</i>	72
Figura 16. <i>Análisis de Clasificación de las transectas del Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF), de acuerdo a la abundancia de renovales.....</i>	74
Figura 17. <i>Gráficos del Análisis de Discriminación Canónica (CAP) de los censos florísticos en los tres tipos de bosques. A: Discriminación de cuadrantes censados (1 m²). B: Discriminación de transectas (25 m²).</i>	76
Figura 18. <i>Análisis de Discriminación Canónica de los datos florísticos asociados a las variables estructurales y ambientales cuantitativas, de los cuadrantes (A) y las transectas (B) de cada tipo de bosque.....</i>	78
Figura 19. <i>Relación entre la posición topográfica y la tolerancia esperada a los tratamientos de 'sequía' e 'inundación' para las plántulas de las especies leñosas en los distintos bosques.</i>	117
Figura 20. <i>Invernáculo donde se llevó a cabo el experimento.....</i>	122
Figura 21. <i>Porcentaje de agua en las macetas del tratamiento 'sequía', antes y después de cada instancia de riego, en todas las especies.....</i>	126

Figura 22. <i>Porcentaje de agua en las macetas del tratamiento 'control', antes y después de cada instancia de riego, en todas las especies.....</i>	128
Figura 23. <i>Altura inicial promedio (A) y área foliar inicial promedio (B) en los tres tratamientos.....</i>	135
Figura 24. <i>Supervivencia de plántulas en los tratamientos a lo largo del tiempo de experimentación, y supervivencia final.....</i>	136
Figura 25. <i>Variación de la altura en el tiempo, en los tres tratamientos de disponibilidad hídrica, para todas las especies bajo estudio.</i>	138
Figura 26. <i>Altura final promedio (A), área foliar final promedio (B) y biomasa final total promedio (C), en los tratamientos 'sequía' y 'control'.</i>	143
Figs 27. <i>Biomasa final promedio en hojas (A), tallo (B) y raíz (C), en los tratamientos 'sequía' y 'control'</i>	145
Figura 28. <i>Tasa de crecimiento relativo (RGR) promedio en altura (A) y en área foliar (B), en los tratamientos 'sequía' y 'control'</i>	147
Figura 29. <i>Área foliar específica –SLA- promedio (A) y relación de área foliar –LAR- promedio (B), en los tratamientos 'sequía' y 'control'.</i>	148
Figura 30. <i>Asignación de biomasa promedio a hoja –LMF- (A), tallo –SMF- (B) y raíz –RMF- (C), en los tratamientos 'sequía' y 'control'</i>	150
Figura 31. <i>Altura final promedio (A), área foliar final promedio (B) y biomasa final total promedio (C), en los tratamientos 'control' e 'inundación'</i>	152
Figura 32. <i>Biomasa final promedio en hojas (A), tallo (B) y raíz (C), en los tratamientos 'control' e 'inundación'</i>	154
Figura 33. <i>Tasa de crecimiento relativo (RGR) promedio en altura (A) y en área foliar (B), en los tratamientos 'control' e 'inundación'</i>	155

Figura 34. Área foliar específica –SLA- promedio (A) y relación de área foliar –LAR- promedio (B), en los tratamientos ‘control’ e ‘inundación’	157
Figura 35. Asignación de biomasa promedio a hoja –LMF- (A), tallo –SMF- (B) y raíz –RMF- (C), en los tratamientos ‘control’ e ‘inundación’	158
Figura 36. Distribución de las especies en función de la tolerancia promedio a los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’, medida en términos de: promedio de todas las variables (A) y supervivencia (B).....	162
Figura 37. Distribución de las especies en función de la tolerancia promedio a los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’, medida en términos de las ‘variables morfológicas’: altura final (A), área foliar final (B), biomasa final total (C), biomasa final en hojas (D), biomasa final en tallo (E) y biomasa final en raíz (F).....	163
Figura 38. Distribución de las especies en función de la tolerancia promedio a los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’, medida en términos de: RGR en altura (A), SLA (B), LAR (C), LMF (D), SMF (E) y RMF (F)	165
Figura 39. Asociación entre el valor de IT (Índice Topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’, medida en términos de ‘supervivencia’ (A), ‘altura final’ (B) y ‘area foliar final’ (C).....	167

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Descripción de los tipos de micro-relieves descriptos en cada cuadrante censado.....	45
Tabla II. Asignación de las transectas, en base a las variables estructurales y ambientales, a cada uno de los bosques.	58
Tabla III. Coeficientes de correlación de Spearman y valor “p” de significación de cada variable ambiental cuantitativa con los ejes del Análisis de Discriminación Canónica.	58
Tabla IV. Coeficientes de correlación de las variables estructurales y ambientales, y su valor ‘p’ de significación, de los sitios censados en el Bosque Ribereño	60
Tabla V. Coeficientes de correlación de las variables estructurales y ambientales, y su valor ‘p’ de significación, de los sitios censados en el Bosque Transicional.....	60
Tabla VI. Coeficientes de correlación de las variables estructurales y ambientales, y su valor ‘p’ de significación, de los sitios censados en el Monte Fuerte.....	63
Tabla VII. Lista de familias y especies censadas, con hábito de crecimiento predominante y abundancia en cada tipo de bosque.	66
Tabla VIII. Asignación de los censos florísticos a cada uno de los bosques	76
Tabla IX. Lista de especies con valor indicador significativo ($p < 0,05$), su abundancia y frecuencia relativa para cada tipo de bosque, y el Valor Indicador resultante.....	76
Tabla X. Familia, fenología (en el Chaco Húmedo), tipo de fruto y características de las semillas de las especies leñosas utilizadas en el experimento.....	119
Tabla XI. Fórmulas para estimar el área foliar inicial de cada especie, con los correspondientes coeficientes de regresión (r^2) y significación estadística (p).....	123

Tabla XII. Valores del <i>Índice Topográfico (IT)</i> en % para cada especie.....	131
Tabla XIII. Resultados del test de diferenciación entre tratamientos, de las variables <i>‘altura inicial’</i> y <i>‘área foliar inicial’</i> en todas las especies	135
Tabla XIV. Resultados de la evaluación de interacción, por medio de análisis de aleatorización entre los tres factores: <i>‘tratamiento’</i> , <i>‘bosque’</i> , <i>‘especie’</i>	142
Tabla XV. Resultados del análisis de varianza realizado entre los tratamientos <i>‘sequía’</i> y <i>‘control’</i> , para todas las especies	142
Tabla XVI. Resultados del análisis de varianza realizado entre los tratamientos <i>‘inundación’</i> y <i>‘control’</i> , para todas las especies.....	151
Tabla XVII. Valores de tolerancia promedio al tratamiento <i>‘sequía’</i> para todas las variables medidas en cada especie	160
Tabla XVIII. Valores de tolerancia promedio al tratamiento <i>‘inundación’</i> para todas las variables medidas en cada especie.....	160

RESUMEN

Los bosques del este de la provincia de Formosa (Argentina), pertenecientes al Distrito del Chaco Húmedo, se distribuyen formando una *coenoclina* desde el borde del albardón del curso de agua, donde se encuentra el llamado 'Bosque Ribereño', desarrollándose en la zona intermedia un 'Bosque Transicional', hasta la parte topográficamente más baja con el 'Quebrachal' de *Schinopsis balansae*, denominado 'Monte Fuerte'. La distribución de las especies en los tres tipos de bosques podría estar explicada por la capacidad de las plantas para sobrevivir a diferentes condiciones de disponibilidad hídrica. En la presente tesis se estudian la composición florística, abundancia, riqueza y diversidad del banco de renovales de las tres comunidades boscosas, así como ciertas condiciones ambientales del sotobosque (e.g. porcentaje de cobertura y altura del canopy, cantidad de hojarasca, cobertura del sotobosque, presencia de especies Bromeliáceas, topografía local) y se evalúa experimentalmente la tolerancia de las plántulas de algunas especies leñosas (*Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* y *Schinopsis balansae*) a condiciones controladas de anoxia y de sequía. La mayoría de las variables evaluadas en el estudio florístico y ambiental del sotobosque permiten ordenar a los tres tipos de bosques en un gradiente que se corresponde con su ubicación en el área de estudio. El Bosque Ribereño es el bosque de mayor magnitud en cuanto a su cobertura y altura del canopy, y producción de hojarasca, y ocurrió lo contrario con el Monte Fuerte. El Bosque Transicional presentó características ambientales intermedias,

asemejándose en algunas de ellas a uno u otro de los dos bosques restantes. A pesar de la proximidad de estos bosques, la diferencia fundamental en el banco de renovales entre los mismos radica en su composición florística. El Bosque Ribereño es el más rico en número de individuos totales, especies y familias. Le sigue el Bosque Transicional, y luego el Monte Fuerte. Asimismo, el Bosque Ribereño resultó superior al resto de los bosques en abundancia y riqueza promedios, mientras que no hubo diferencias en diversidad y equitatividad entre ellos. En condiciones controladas, las plántulas de todas las especies resultan menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente, que al nivel de 'sequía' implementado. Ninguna de las especies vio afectado su crecimiento en el tratamiento 'sequía'. Los resultados obtenidos en este trabajo permitieron confirmar que el banco de renovales de los bosques presentes en el área de estudio se diferencia principalmente por su composición florística, lo que determinaría, a la madurez, una estructura fisonómica diferenciada. La tolerancia de las plántulas de las especies estudiadas a la condición de sequía implementada, puede estar relacionada con la pertenencia de varias de dichas especies a bosques que, por su composición florística y distribución geográfica, corresponden al dominio de los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos.

Palabras clave: bosques, Chaco Húmedo, inundación, plántulas, sequía, tolerancia.

ABSTRACT

The forests of eastern Formosa province (Argentina), belonging to the Humid Chaco District, are distributed forming a *coenoclina* from the edge of watercourses, where the so-called 'Riparian Forest' is located, the 'Transitional Forest' developing in intermediate zones, to lower places with a *Schinopsis balansae* dominated forest, called 'Hardwood Forest'. The species distribution in the three forest types could be explained by the ability of plants to survive in different conditions of water availability. In this thesis, species composition, abundance, richness and diversity of sapling bank of the three forest communities are studied, as well as understory environmental conditions (e.g. percentage of canopy cover and height, leaf litter amount, understory coverage, Bromeliad species presence, local topography). Tolerance to flooding and drought conditions of some woody species seedlings (*Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* and *Schinopsis balansae*) is experimentally evaluated. Most of the variables evaluated in the understory environmental and floristic study sort the three forest types along a gradient matching their location in the field. The Riparian Forest is the forest of greater magnitude in terms of coverage, canopy height and litter production, and the opposite occurred with the Harwood Forest. The Transitional Forest presented intermediate environmental characteristics, resembling one or another of the two remaining forests. Despite the proximity of these forests, the main difference in the sapling bank consists of their floristic composition. The Riparian Forest is the richest in number of total individuals, species and families. The Transitional Forest

follows it, and then the Hardwood Forest. Additionally, the Riparian Forest was superior to other forests in average abundance and richness, whereas no significative differences in diversity and evenness were found. Under controlled conditions, seedlings of all species were less tolerant to permanent anoxic conditions than to the 'drought' level implemented. The growth of no species was affected in the 'drought' treatment. The results obtained in this work allow to confirm that the seedling bank of forests in the study area differ mainly by their floristic composition, which would determine, at maturity, a distinct physiognomic structure. The tolerance of seedlings of the species studied under implemented drought condition may be related to the membership of several of these species to forests which, by their floristic composition and geographical distribution, belong to the Seasonally Dry Tropical Forests Dominium.

Keywords: drought, flooding, forest, Humid Chaco, seedlings, tolerance.



CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques tropicales y subtropicales, secos y lluviosos, albergan una gran diversidad de especies vegetales con una distribución variable en el espacio, que conforma patrones observables a nivel de pequeña, mediana y gran escala (Balvanera *et al.* 2011, Toledo *et al.* 2011). Aunque han sido muy estudiados, poco se sabe aun acerca de los mecanismos que influyen en el mantenimiento de dichos patrones y diversidad vegetal (Balvanera *et al.* 2011). La presencia de patrones de distribución no-azarosa de las especies con respecto a gradientes ambientales ha sido documentada a varias escalas en numerosas comunidades vegetales del mundo (Grubb 1977, Lewis 1991, Wenzel & Hampel 1998, Engelbrecht *et al.* 2007, Pires de Mello Ribeiro & Felfili 2009), y se establece que la disponibilidad hídrica a lo largo de gradientes topográficos juega un rol crítico en la distribución de la vegetación (Balvanera *et al.* 2011). Tales observaciones corroboran lo propuesto por varios biólogos sobre la diferenciación de nichos con respecto a los recursos, como una explicación para el mantenimiento de la diversidad local en las comunidades multiespecíficas (Ashton 1969, Tilman 1982, Comita *et al.* 2007, Toledo *et al.* 2011).

Los cambios en la disponibilidad de humedad del suelo, causados por el cambio climático y la fragmentación de bosques, probablemente alteran la distribución de especies vegetales leñosas y la composición y diversidad de la comunidad vegetal (Engelbrecht *et al.* 2007, Balvanera *et al.* 2011, Toledo *et al.* 2011). Asimismo, los pulsos de sequía e inundación podrían ser un factor limitante

en el crecimiento de las plantas (Parolin 2001, Slot & Poorter 2007, Parolin 2010) que afectan su establecimiento en los diferentes ambientes (López & Kursar 2003) y determinan, por lo tanto, la estructura y composición florística de las comunidades. La distribución y variabilidad de las precipitaciones e inundaciones (que determinan un gradiente hídrico) actuarían, entre otros factores, como “fuerzas selectivas” en el establecimiento de especies leñosas, influyendo en la regeneración de las comunidades vegetales y en su composición en los diferentes ambientes (Morello 1970). Por otro lado, la menor riqueza específica de los bosques de zonas inundables o temporalmente secas ha sido atribuida al hecho de que sólo unas pocas especies son capaces de tolerar largos períodos de inundación o de sequía (Richards 1952).

En este contexto, la presencia de plántulas de las especies leñosas y su capacidad de sobrevivir y establecerse como individuos adultos en las comunidades boscosas, es uno de los aspectos principales a tener en cuenta para poder comprender la composición florística, riqueza, diversidad y estructura de los remanentes de bosques actuales, a la vez que estos fenómenos están íntimamente relacionados con las posibilidades efectivas de conservación de estos bosques.

Si bien algunos trabajos demuestran la tolerancia de plántulas de ciertas especies leñosas a la sequía o a la inundación (e.g. Anderson & Pezeshki 1999, López & Kursar 1999, Poorter & Markesteijn 2008, Parolin 2010), muy pocos han estudiado la tolerancia de los estadios iniciales (los más susceptibles a dichos factores de estrés) a ambos factores (Parolin 2001, Mensah *et al.* 2006). Para hacer frente a las condiciones de estrés, las plantas emplean estrategias a nivel morfológico y fisiológico que le otorgan plasticidad, y desarrollan caracteres que

permanecerán en ellas como preadaptaciones a potenciales condiciones de estrés (Grubb 1998, Slot & Poorter 2007, Barchuk & Valiente-Banuet 2006, Valladares *et al.* 2007). De esta forma, conociendo la relación entre la vegetación y las condiciones hídricas en las que se desarrolla, puede evaluarse la amplitud ecológica de las especies y establecer posibles asociaciones con su área de distribución. En este sentido, las especies con mayor amplitud en cuanto a las condiciones necesarias para el establecimiento y desarrollo de sus plántulas, poseerán un área de distribución más vasta, que incluso abarque ambientes donde las condiciones hídricas sean contrastantes, como lo demuestran algunos estudios realizados sobre la distribución de especies presentes en la región del Gran Chaco (Lorenzi 1992, Zuloaga & Morrone 1999, Prado 2000, Cardoso *et al.* 2009, Queiroz 2009, Franco & Brea 2010, Pereira *et al.* 2010). Por lo tanto, el estudio y comprensión de los factores en la regeneración de las comunidades vegetales, toma importancia como un medio de acercarnos a la comprensión de la distribución de las especies (Balvanera *et al.* 2011; Toledo *et al.* 2011).

La unidad fitogeográfica del Gran Chaco se extiende por el centro-norte de Argentina, oeste de Paraguay, sureste de Bolivia y una pequeña porción al suroeste de Brasil (Prado 1993a, Biani *et al.* 2005), ocupando alrededor de 1.000.000 de km² (Bucher 1982). Esta región ha estado bajo una gran presión de deforestación y fragmentación en las últimas décadas (Zak & Cabido 2002; Zak *et al.* 2004). Es una gran llanura aluvial sobre sedimentos loésicos y el clima es subtropical estacional (con una marcada estación desfavorable muy seca y fría; Cabido *et al.* 1993), diferenciándose un sector oriental más húmedo y uno occidental más seco (Ragonese & Castiglioni 1970, Prado 1993a), conocidos como Chaco Oriental o

Chaco Húmedo, y Chaco Occidental o Chaco Seco (Cabido *et al.* 1994), respectivamente. En el sector argentino de la provincia fitogeográfica del Chaco, las condiciones climáticas y las características edáficas de las zonas topográficamente más bajas, determinan la existencia de ambientes sometidos a situaciones hídricas contrastantes en diferentes épocas del año. Esta situación, que puede observarse tanto en la región oriental del Chaco (“Chaco Húmedo”) como en el Chaco semiárido, genera la existencia de comunidades vegetales particulares de cada región, que soportan condiciones extremas de inundación o sequía, como lo demuestran estudios realizados en ambas regiones (Neiff 1986a, Adámoli *et al.* 1990, Páez & Marco 2000).

Por otra parte, durante los años coincidentes con el fenómeno ENSO (El Niño Southern Oscillation) las mayores precipitaciones se traducen en inundaciones extraordinarias en el Chaco Húmedo. En los últimos 20 años se ha registrado un aumento de las precipitaciones medias anuales en la mitad norte de la Argentina y particularmente en el Chaco Húmedo, así como se han incrementado las variaciones de las mismas (Forte-Lay 1987, Natenzon 2003). Las predicciones del cambio global sostienen que esta región sufrirá un incremento de las precipitaciones promedio (Forte-Lay 1987), lo cual implica que los ciclos de inundación y sequía usuales se verán alterados y probablemente intensificados. Sin embargo, y a pesar de su importancia regional y nacional, se desconoce el efecto de dichos ciclos sobre las distintas comunidades boscosas y sus especies.

Las especies de los bosques de zonas topográficas más bajas suelen estar expuestas tanto a excesos como a déficit hídricos, tal como ocurre en el Chaco Semiárido (Páez & Marco 2000) y Chaco Húmedo (Prado 1993a), donde la dinámica

del escurrimiento sería clave para comprender el funcionamiento del paisaje (Neiff 1986b). Coincidentemente, se ha postulado que los individuos y las especies más tolerantes a la inundación serían también más tolerantes a la sequía (Grime 1979, Loreti & Oosterheld 1996).

Los bosques pertenecientes al Distrito del Chaco Oriental (*sensu* Cabrera 1971), o también llamado Chaco Húmedo, se ven afectados por un gradiente climático, edáfico y geomorfológico (Morello & Adámoli 1968, 1974) que determina una alta heterogeneidad florística y fisonómica (Placci 1995). Morello & Adámoli (1967) y Lewis (1991) han descrito comunidades leñosas que se distribuyen en función de condiciones de humedad y salinidad del suelo, correlacionadas con la posición topográfica. De esta manera, la comunidad denominada 'algarrobal' (*sensu* Morello & Adámoli 1967 y Lewis 1991) se ubica en la parte más baja del gradiente, contigua al pastizal, y es un bosque muy abierto y homogéneo, mientras que el 'quebrachal' se ubica en zonas intermedias pero más elevadas que el anterior, y el 'bosque fuerte' está situado en la parte más alta topográficamente, presentando los dos últimos una elevada heterogeneidad interna. Sumado a esto se postula en Prado 1993 (a y b) que los 'quebrachales' de *Schinopsis balansae* prosperan sobre suelos bajos y alcalinos, mientras que los Bosques Transicionales Austro-Brasileños (Prado 1993a y b; Placci 1995) se sitúan en posiciones más elevadas y suelos más evolucionados. Por otra parte, los bosques estudiados por Placci (1995) para el este de Formosa se ubicarían en un gradiente regulado principalmente por una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil (disminución de la profundidad efectiva del suelo), una disminución en el drenaje del exceso de agua y

un aumento de la influencia de los acuíferos, variables directamente relacionadas con la altura topográfica.

En el área de estudio, ubicada hacia el sudeste de Formosa (Argentina), las comunidades boscosas se distribuyen formando una *coenoclina* (*sensu* Lewis 1995) desde el borde del albardón del curso de agua, donde se encuentra el llamado ‘Bosque Ribereño’ (BR), desarrollándose en la zona intermedia un ‘Bosque Transicional’ (BT), que por su fisonomía es denominado ‘Urundayzal’ por los lugareños (Maturo *et al.* 2005), hasta la parte topográficamente más baja con el denominado ‘Monte Fuerte’ (MF), también llamado ‘Quebrachal’. Las dos primeras comunidades pueden agruparse dentro del linaje Transicional-Austro-Brasileño (Prado 1993a), mientras que las especies del ‘Monte Fuerte’ corresponden al linaje chaqueño en sentido estricto (Prado 1993b), aunque todos son considerados Bosques Subtropicales, debido a las condiciones climáticas bajo las cuales se encuentran. Estudios previos realizados por Placci (1995), Maturo *et al.* (2005) y Maturo (2009), en bosques del este de Formosa, que incluyen la descripción y análisis de la composición florística de los mismos, sostienen que el Bosque Ribereño y el Bosque Transicional tienen mayor número de especies leñosas que el Monte Fuerte. Este último desarrolla en áreas más bajas, susceptibles a inundación en la estación lluviosa y con baja capacidad de drenaje, lo que genera condiciones temporales de anoxia por anegamiento, y posterior sequía por impermeabilidad del suelo. La distribución de las especies en los diferentes tipos de bosques podría estar explicada entonces por la capacidad diferencial de las plantas para sobrevivir a tales condiciones.

Es escasa la información sobre diversidad del sotobosque y dinámica de la regeneración de especies leñosas en los bosques del Chaco Húmedo, y de los efectos de factores ambientales (agua, luz, etc.) sobre los procesos de la regeneración (e.g. germinación, crecimiento, supervivencia, asignación de biomasa). Por lo tanto, el estudio de la regeneración y reclutamiento de las especies leñosas del Chaco Húmedo formoseño, y su relación con la tolerancia de las plántulas a condiciones de sequía e inundación, permitirá ampliar los conocimientos acerca de la dinámica de las comunidades boscosas de la región, establecer criterios para un adecuado manejo y alentar los esfuerzos para su conservación.

Objetivo general

Analizar la regeneración de especies leñosas en las principales comunidades boscosas (Bosque Ribereño, Bosque Transicional y Monte Fuerte de *Schinopsis balansae*) del sureste de Formosa y el desarrollo de plántulas de especies de dichas comunidades según la disponibilidad de agua en el suelo.

Objetivos específicos

1- Establecer si existen diferencias en las condiciones ambientales y estructurales, la composición específica, abundancia, riqueza y diversidad de renovales entre el Bosque Ribereño, el Bosque Transicional y el Monte Fuerte (Quebrachal de *Schinopsis balansae*) del sureste de Formosa.

2- Evaluar si existen diferencias entre algunas de las especies leñosas de las tres comunidades boscosas (Bosque Ribereño, Bosque Transicional y Monte Fuerte) en la tolerancia de sus plántulas a la inundación y a la sequía, a partir de parámetros morfológicos y de crecimiento.

Estructura de la tesis

La presente tesis está organizada en 4 capítulos, los cuales contienen la siguiente información: el Capítulo 1 introduce al tema general de la tesis, referido al estudio de algunos aspectos de la regeneración de los bosques presentes en la región del Chaco Húmedo (Formosa, Argentina). Se presenta en dicho capítulo una descripción general del área de estudio, y los aspectos de interés a considerar a lo largo de la investigación, en relación al banco de renovales de tres tipos de bosques chaqueños, y ciertos aspectos del crecimiento de algunas de sus especies leñosas en función de la disponibilidad hídrica. En el Capítulo 2 se expone una descripción de las condiciones ambientales y estructurales del sotobosque de los bosques estudiados, y se compara la composición florística, abundancia, riqueza y diversidad del banco de renovales de los mismos. Se presentan además consideraciones acerca de posibles relaciones entre los factores ambientales y estructurales del sotobosque, y la composición florística del banco de renovales. En el Capítulo 3 se presenta un diseño experimental en invernáculo para analizar la tolerancia de las plántulas de algunas especies leñosas de cada tipo de bosque estudiado, a diferentes condiciones controladas de disponibilidad hídrica ('sequía' e 'inundación'). Se describen los aspectos morfológicos considerados como variables respuesta a

los tratamientos aplicados y se agrupan las especies en función de su tolerancia a los mismos. Por último, el Capítulo 4 consiste en una consideración general de las principales conclusiones de esta tesis, y un análisis de la distribución biogeográfica de cada especie estudiada en el ensayo experimental, como una forma de acercamiento a la comprensión de la respuesta diferencial observada en cada especie frente a los tratamientos de disponibilidad hídrica aplicados, y su presencia en el área de estudio.



CAPÍTULO 2

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN DEL BANCO DE RENOVALES

EN TRES TIPOS DE BOSQUES FORMOSEÑOS

CAPÍTULO 2

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN DEL BANCO DE RENOVALES EN TRES TIPOS DE BOSQUES FORMOSEÑOS

INTRODUCCIÓN

En las comunidades boscosas, la presencia de plántulas de especies leñosas y su capacidad de sobrevivir y establecerse como individuos adultos es uno de los aspectos principales a tener en cuenta para comprender la composición florística, diversidad y estructura resultante de las mismas. Los procesos regenerativos de cada especie (producción y dispersión de semillas, germinación y emergencia, supervivencia y crecimiento de las plántulas hacia el dosel) son influidos de distintas maneras por los factores ambientales (Grubb 1977), los cuales varían espacial y temporalmente debido a la heterogeneidad del bosque, afectando la densidad y composición del banco de plántulas (Schupp & Fuentes 1995, Barberis 1998, Norden *et al.* 2007, Comita & Hubbell 2009, Paine & Harms 2009, Rüger *et al.* 2009, Lebrijos *et al.* 2010, Swamy *et al.* 2011, Myster 2012). A su vez, las características propias de cada especie, tales como: época de floración, tipo de fruto, tipo y tamaño de semilla, modo de dispersión, presencia y duración de dormancia y época de germinación, controlan los procesos anteriormente mencionados y condicionan, por lo tanto, las posibilidades de regeneración de una población en un determinado ambiente (Garwood 1983, Norden *et al.* 2007, Wiegand *et al.* 2009).

En relación al ambiente en el que se desarrollan las poblaciones, la interacción entre el patrón de temperatura y lluvia, y la disponibilidad de nutrientes y agua útil para las plantas en el suelo, han sido considerados como factores claves que determinan las características y distribución de las comunidades vegetales terrestres, lo cual genera un gradiente de condiciones que se reflejan en el patrón de vegetación, así como en la estructura y composición florística de dichas comunidades (Morello & Adámoli 1968, 1974, Placci 1995, Placci & Holz 2005, Slot & Poorter 2007, Markesteijn & Poorter 2009, Toledo *et al.* 2011). De esta manera, se reconoce ampliamente entre los ecólogos la existencia de correlaciones entre la disponibilidad de agua, la topografía y la distribución de las especies (Webb & Peart 2000, Comita *et al.* 2007, Engelbrecht *et al.* 2007, Kursar *et al.* 2009, Parolin 2010), lo que genera su distribución no-azarosa con respecto a gradientes ambientales (Comita *et al.* 2007, Balvanera *et al.* 2011).

La diversidad vegetal de los bosques tropicales y subtropicales decrece a medida que aumentan las limitantes edáficas e hídricas (Richards 1952, Wright 1992, Huston 1994, Givnish 1999, Parolin *et al.* 2004). La baja diversidad en los bosques frecuentemente ocurre en hábitats estacionalmente inundados y ello es porque solo unas pocas especies de árboles son tolerantes a largos períodos de inundación (López & Kursar 1999). Esto se ve reflejado en las comunidades vegetales, ya que, a lo largo de un gradiente hídrico, disminuye la altura de los árboles, la densidad y la complejidad del bosque (Medina 1983, Placci 1995, Grubb 1998, Maturo *et al.* 2005) y aumentan las adaptaciones morfológicas y fisiológicas para resistir o evitar el estrés hídrico (Medina 1983).

El Chaco Oriental, también conocido como Chaco Húmedo (Prado 1993a), se extiende como una faja relativamente estrecha desde el suroeste del Brasil (cerca de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul; Prado *et al.* 1992) hasta el paralelo 31° S en la Argentina (cerca de Gobernador Crespo, Santa Fe, extremo sur de la Cuña Boscosa Santaefecina; Lewis y Pire 1981). En el Chaco Húmedo, a pesar de la aparente homogeneidad geológica y de relieve, en pequeñas extensiones coexisten desde bosques y selvas hidrófilas constituidos por especies del Dominio Amazónico (*sensu* Cabrera y Willink 1980), hasta sabanas y arbustales achaparrados espinosos con características xerofíticas conformados por especies de linaje chaqueño (Prado 1993a, Placci 1995, Maturo 2009). La heterogeneidad florística interna de los bosques del Chaco está vinculada con la heterogeneidad de micrositios (Lewis 1991) que, en la mayoría de los bosques, está relacionada a la arquitectura del mismo, la que determina su patrón de microclimas interno, especialmente el ambiente lumínico y el microrelieve. Estos factores estarían directamente relacionados con el desarrollo de la vegetación (Lewis 1991).

En el norte del Chaco Húmedo ('Chaco de Esteros, Cañadas y Selvas de Ribera' *sensu* Morello & Adámoli 1968; 'Subregión de Esteros, Cañadas y Selvas de Ribera' *sensu* Oakley *et al.* 2005) la baja pendiente general, sumada a la torrencialidad de los ríos alóctonos, favorecen los fenómenos fluviomorfológicos y se genera en consecuencia una topografía muy irregular, con albardones elevados con respecto a los alrededores anegables (Ginzburg & Adámoli 2006). De esta manera, la divagación del curso de los ríos produce una marcada heterogeneidad ambiental en el paisaje (Adámoli *et al.* 1990, Sennhauser 1991), lo cual provoca la existencia de comunidades diferenciadas de sabanas, pastizales y distintos tipos de bosques

(Morello & Adámoli 1968, 1974, Placci 1995, Maturo *et al.* 2005). Este complicado patrón de vegetación respondería principalmente a variaciones topográficas, asociadas a diferencias edáficas y pulsos de anegamiento (Placci 1995). Por otra parte, se ha propuesto que la respuesta de la vegetación se traduciría en una disminución de especies de linaje paranaense y un aumento de las de linaje chaqueño a medida que la altura topográfica disminuye (Biani *et al.* 2005).

Dada la baja capacidad de evacuación hídrica y la impermeabilidad de los suelos del Chaco Húmedo, sumado a las precipitaciones relativamente abundantes, el sistema entra periódicamente en estrés por acumulación de agua (Neiff 1986b). Los pulsos de sequía e inundación podrían ser un factor limitante en el crecimiento de las plantas (Parolin 2001), afectando de esta manera el establecimiento de las mismas en los diferentes ambientes (López & Kursar 2003) y determinando, por lo tanto, la estructura y composición florística de las comunidades. Según Morello (1970) la distribución y variabilidad de las precipitaciones e inundaciones (que determinan un gradiente hídrico), entre otros factores, actuarían como “fuerzas selectivas” en el establecimiento de especies leñosas, influyendo en la regeneración de las comunidades vegetales y en la composición de las mismas en los diferentes ambientes. De esta manera, la composición florística de los diferentes bosques influiría en la estructura fisonómica de los mismos (como ser, altura y grado de cobertura del canopeo), lo que, a su vez, estaría relacionado con las condiciones ambientales internas de cada bosque y la entrada de luz al sotobosque. Por otro lado, estas condiciones ambientales influyen en el desarrollo y características del sotobosque de cada bosque, y esto afectaría la posibilidad de regeneración del

mismo, facilitando o impidiendo el establecimiento y desarrollo de plántulas de las especies arbóreas.

Los bosques del este de la provincia de Formosa, perteneciente al Distrito del Chaco Oriental (Cabrera 1971), se desarrollan a lo largo de un gradiente ambiental (Morello & Adámoli 1968, 1974) que afecta y se ve reflejado en la composición florística y fisonomía de los diferentes tipos de bosques (Placci 1995). Se encuentran, de esta forma, ubicados a lo largo de dicho gradiente tres comunidades boscosas ('Bosque Ribereño' -BR, 'Bosque Transicional' -BT y 'Monte Fuerte' -MF) claramente diferenciables por su fisonomía, ubicación topográfica y composición florística (Placci 1995, Maturo *et al.* 2005 y Maturo 2009).

Existen muy pocos antecedentes de estudios de regeneración de bosques del Chaco Húmedo y de las condiciones ambientales que la condicionan; en su mayoría los estudios existentes muestran los patrones de distribución de las plántulas de especies leñosas en función de la presencia de claros (Placci 1995, Wenzel & Hampel 1998), o de la microtopografía (Barberis 1998, Barberis *et al.* 2002). Por lo tanto, el estudio de la regeneración y reclutamiento de las especies leñosas del Chaco Húmedo formoseño permitirá ampliar los conocimientos acerca de la dinámica de las comunidades boscosas de la región, como condición necesaria para realizar una adecuada tarea de preservación y conservación de los bosques chaqueños.

Objetivo

Estudiar y comparar algunas características estructurales y ambientales del Bosque Ribereño, Bosque Transicional y Monte Fuerte, y del sotobosque de los mismos, como posibles condicionantes del desarrollo de renovales de especies leñosas y, por lo tanto, de la composición florística de cada bosque. Por otro lado, se pretende comparar la diversidad y composición florística del banco de renovales de dichos bosques, y analizar su posible relación con las condiciones ambientales de su entorno.

Hipótesis

- Se considera que, en los bosques más altos y con mayor cobertura del canopy, la mayor entrada de luz (i.e. menor cobertura del canopy) favorecerá la presencia de renovales de especies leñosas, mientras que la alta cobertura del sotobosque tendrá el efecto contrario. La cobertura del canopy es inversamente proporcional a la cobertura del sotobosque.
- Sobre la base de las diferencias florísticas de los bosques adultos, encontradas por Maturo (2009), y su fisonomía contrastante (observación *in situ*), se estima que dichas diferencias se verán reflejadas también en la composición florística del banco de renovales de dichos bosques.

Predicciones

- El Bosque Ribereño presentará los mayores valores de altura y cobertura del canopeo, y menor desarrollo de sotobosque, situación contraria a lo que se cree ocurrirá en el Monte Fuerte.
- El Bosque Ribereño y el Bosque Transicional presentarán mayor abundancia y riqueza de renovales de especies leñosas que el Monte Fuerte, concordando con lo que ocurre en el estrato adulto (Maturó 2009), y podría existir un solapamiento de especies de renovales entre el Bosque Ribereño y Bosque Transicional, y entre éste último y el Monte Fuerte, ya que son comunidades contiguas y linderas.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El Chaco Húmedo cubre una angosta región en sentido meridional desde Mato Grosso do Sul en el Brasil, hasta la Cuña Boscosa Santaefecina en Argentina (Prado 1993a). En este último país, comprende el este de las provincias de Formosa y Chaco, nordeste de Santa Fe y noroeste de Corrientes, abarcando una gran llanura de clima cálido y húmedo, surcada por numerosos ríos, arroyos y cañadas (Ragonese & Castiglioni 1970). Su clima es más húmedo que en los demás distritos de la Provincia Chaqueña, la precipitación aumenta de oeste a este y alcanza una media anual superior a los 1200 mm (Galmarini & Raffo del Campo 1964, Burgos 1970).

En esta región el período de lluvias se inicia durante la primavera, presentando una distribución estacional de régimen unimodal durante la estación cálida, con una tendencia a un doble pico: uno próximo al fin de la primavera y otro al finalizar el verano e inicio del otoño, con un mínimo durante la estación invernal. Dichas precipitaciones son de elevada intensidad, es decir copiosas y concentradas, las cuales, sumadas a la rápida saturación de los suelos y la escasa pendiente, desencadenan procesos de inundación pluvial. En cambio, la época seca se presenta durante el invierno, como un fenómeno más generalizado y de mayor alcance regional (Di Giacomo & Krapovickas 2005).

Al sudeste de la provincia de Formosa, dentro de la Unidad Biogeográfica del Chaco Argentino (Fig. 1), se encuentra ubicada la Reserva Natural El Bagual (REB,

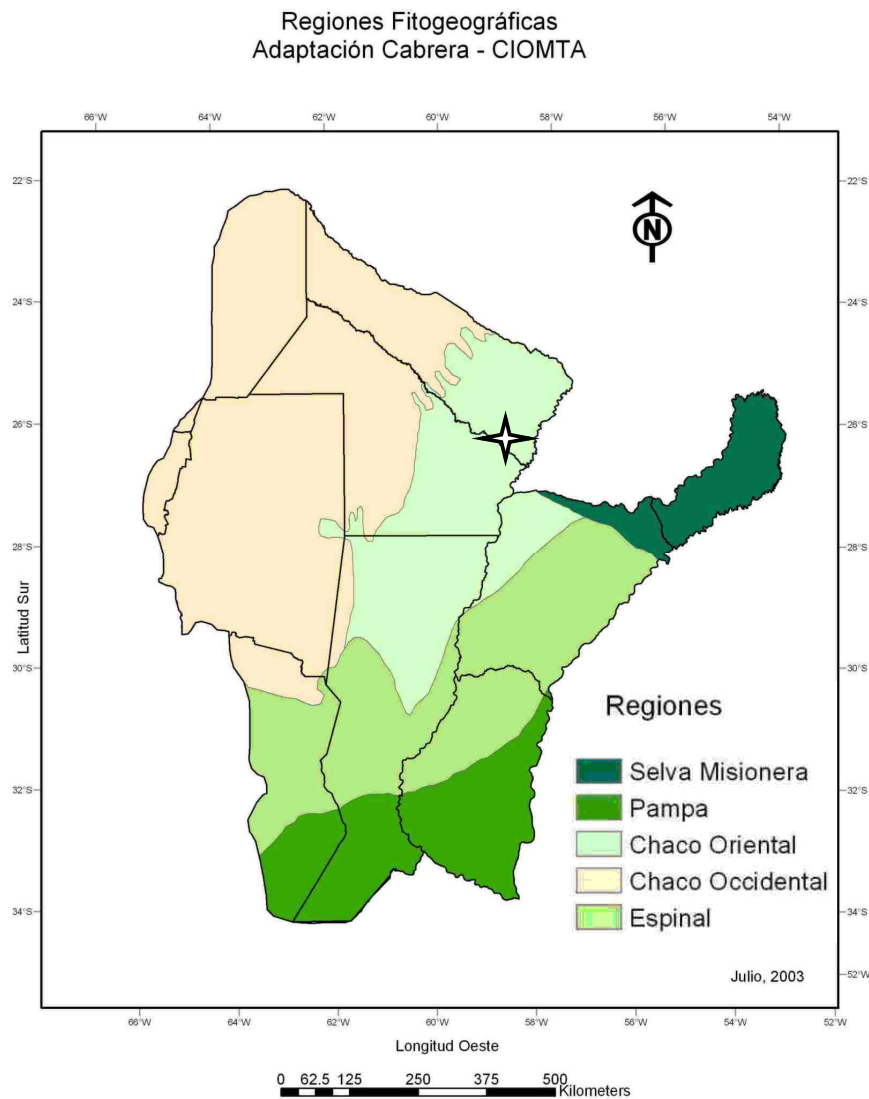


Figura 1. Mapa de las regiones fitogeográficas del centro-noreste de Argentina (extraído del sitio oficial del Centro de Investigación, Observación y Monitoreo Territorial y Ambiental (CIOMTA, <http://www.ciomta.com.ar/regionesfito.html>). La estrella indica la ubicación del área de estudio.

26°10'53"S y 58°56'39"W, 68 m s.n.m; Fig. 2), en la cual se llevó a cabo el estudio. Ésta cuenta con una superficie de 3336 ha y es atravesada por un curso de agua autóctono y temporario, de flujo lento, denominado "Riacho Mbiguá" (Di Giacomo & Krapovickas 2005). Está compuesta por un mosaico de ambientes, entre los que se encuentran bosques, arbustales, pastizales, sabanas y humedales, que se distinguen en 11 unidades fisonómicas o unidades ambientales que representan la heterogeneidad de la subregión del Chaco Húmedo (Maturó *et al.* 2005).

En función del gradiente hídrico, en el área estudiada pueden identificarse tres comunidades boscosas diferentes (Maturó 2009):

- Bosque Ribereño (BR): ocupa una superficie aproximada de 126 ha (Bogado *et al.* 1985), a lo largo de albardones. El suelo sobre el que desarrollan estos bosques es bien evolucionado y no erosionado, rico en materia orgánica y con buena disponibilidad hídrica, debido a su cercanía al curso de agua, y de altura topográfica mayor al resto de los bosques (Morello y Adámoli 1968, 1973, 1974, Placci 1995). La fisonomía es de bosque muy alto cerrado, con el estrato superior que alcanza los 16 a 25 m de altura (Anexo I A). En este estrato dominan *Enterolobium contortisiliquum* ('timbó colorado'), *Handroanthus heptaphyllus* ('lapacho rosado'), *Gleditsia amorphoides* ('espina de corona'), *Patagonula americana* ('guayaibí'), *Holocalyx balansae* ('alecrín'), *Phytolacca dioica* ('ombú') y *Ficus luschnathiana* ('higuerón').
- Bosque Transicional o 'Urundayzal' (BT): se desarrolla en la parte más baja de los albardones entre el Bosque Ribereño y los Bañados, donde el suelo está más erosionado y es relativamente salino. En la Reserva ocupa una superficie total aproximada de 243 ha (Bogado *et al.* 1985). La fisonomía de

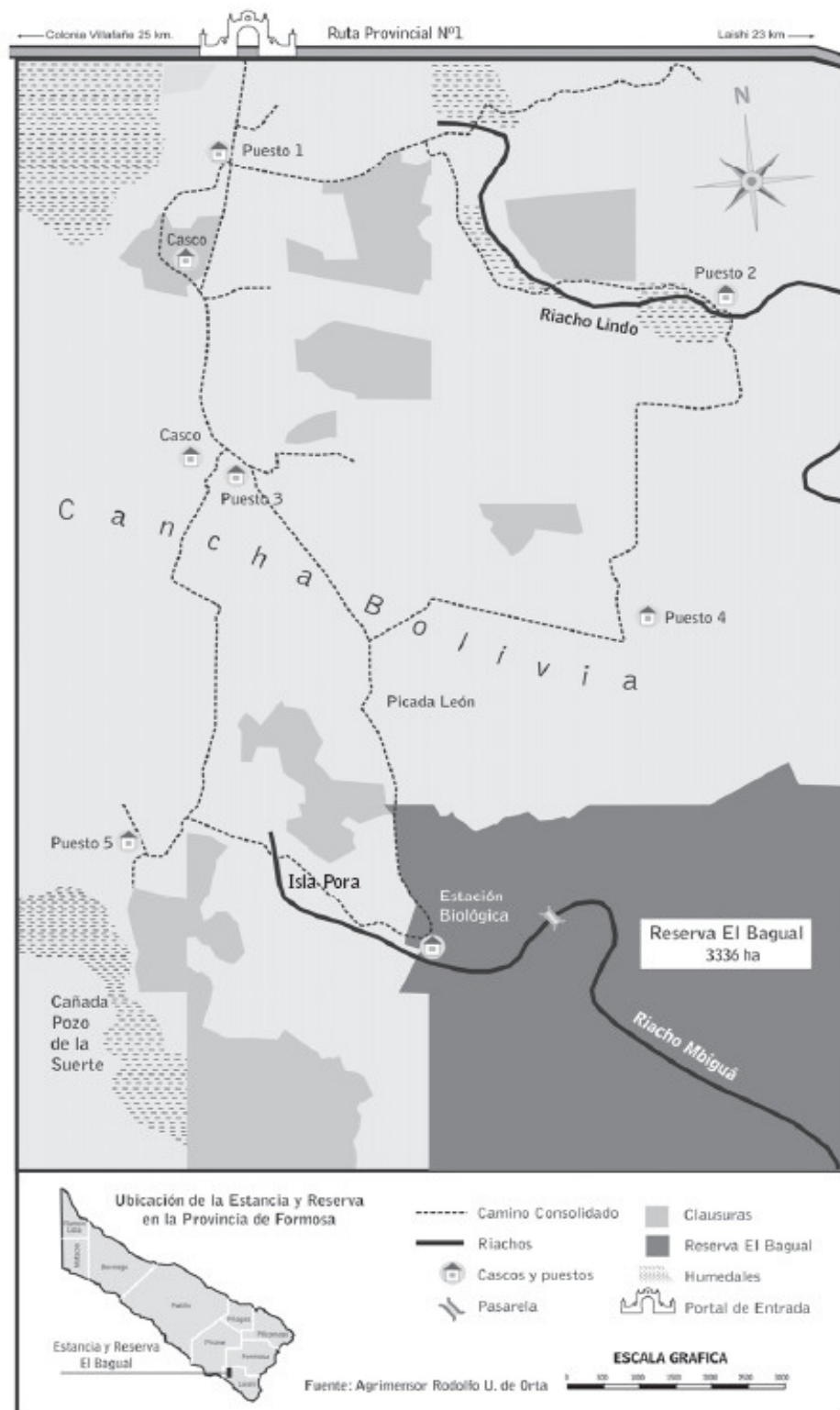


Figura 2. Ubicación geográfica de la Estancia 'El Bagual' en la provincia de Formosa, Argentina, y ubicación del área de reserva dentro de la misma (Di Giacomo & Krapovickas 2005).

esta unidad es la de un bosque alto cerrado (Morello & Adámoli 1968), cuya composición es heterogénea y varía de una isleta a otra, pero manteniendo siempre un patrón de especies de maderas duras y semiduras. El estrato más alto que presenta esta unidad alcanza los 15 m, con pocos individuos emergentes (Anexo I B). Las especies dominantes son: *Myracrodruon balansae* ('urunday') que se presenta en la periferia de la unidad y *Diplokeleba floribunda* ('palo piedra'), acompañadas por *Pisonia zapallo* ('Francisco Álvarez'), *Patagonula americana* ('guayaibí'), *Handroanthus heptaphyllus* ('lapacho rosado'), *Myrcianthes pungens* ('guabiyú'), *Phyllostylon rhamnoides* ('palo lanza'), *Syagrus romanzoffiana* ('pindó'), *Albizia inundata* ('timbó blanco'), *Caesalpinia paraguariensis* ('guayacán'), *Gleditsia amorphoides* ('espina de corona'), *Microlobius foetidus* ('palo hediondo') y *Aspidosperma quebracho-blanco* ('quebracho blanco').

- Monte Fuerte o 'Quebrachal' (MF): ocurre en áreas topográficamente bajas sobre suelos degradados salino-alcálinos con un horizonte superior de muy escasa profundidad (Morello & Adámoli 1968) y ocupa una superficie aproximada de 22 ha (Bogado *et al.* 1985). Debido a las características del suelo y su ubicación topográfica, esta unidad se encuentra sometida a inundaciones estacionales, seguidas por períodos de sequía en las épocas de bajas precipitaciones, lo que constituye un régimen hídrico pulsátil, que ocasiona situaciones de estrés hídrico para las plantas, tanto por anegamiento y anoxia como por sequía. La comunidad vegetal tiene una fisonomía de bosque abierto con un estrato alto que alcanza los 15 m (Anexo I C), dominado por *Schinopsis balansae* ('quebracho colorado'),

Aspidosperma quebracho-blanco ('quebracho blanco'), *Prosopis* spp. ('algarrobos'), *Caesalpinia paraguariensis* ('guayacán') y *Ziziphus mistol* ('mistol').

Una síntesis del estado del conocimiento de la botánica, la ecología y el estado de preservación de estos bosques formoseños se puede encontrar en Maturo *et al.* (2005), Maturo y Prado (2006) y Maturo (2009).

MUESTREO

Sobre la base del mapa de vegetación existente de la Reserva El Bagual (De Francesco *et al.* 2005), en cada tipo de bosque (BR, BT y MF) se instalaron cinco transectas de 1 m × 50 m. Las mismas se ubicaron distanciadas al menos 200 m entre ellas y alejadas 20 m de la bordura (Fig. 3). En cada transecta se delimitaron sistemáticamente 25 cuadrantes de 1 m × 1 m, a 1 m de distancia entre ellos (i.e. 25 m² / transecta), como adaptación del método empleado por Comita *et al.* (2007) (Anexo I D).

Características estructurales y ambientales

En cada cuadrante se realizaron observaciones de la estructura y características del ambiente de cada bosque. Se estimó la *cobertura del canopeo* utilizando una escala subjetiva, de grado 1 a 5, donde el número 1 indica una completa apertura del canopeo en el cuadrante censado, mientras que el número 5 indica que el dosel se encuentra cubriendo completamente el cuadrante; el gradiente

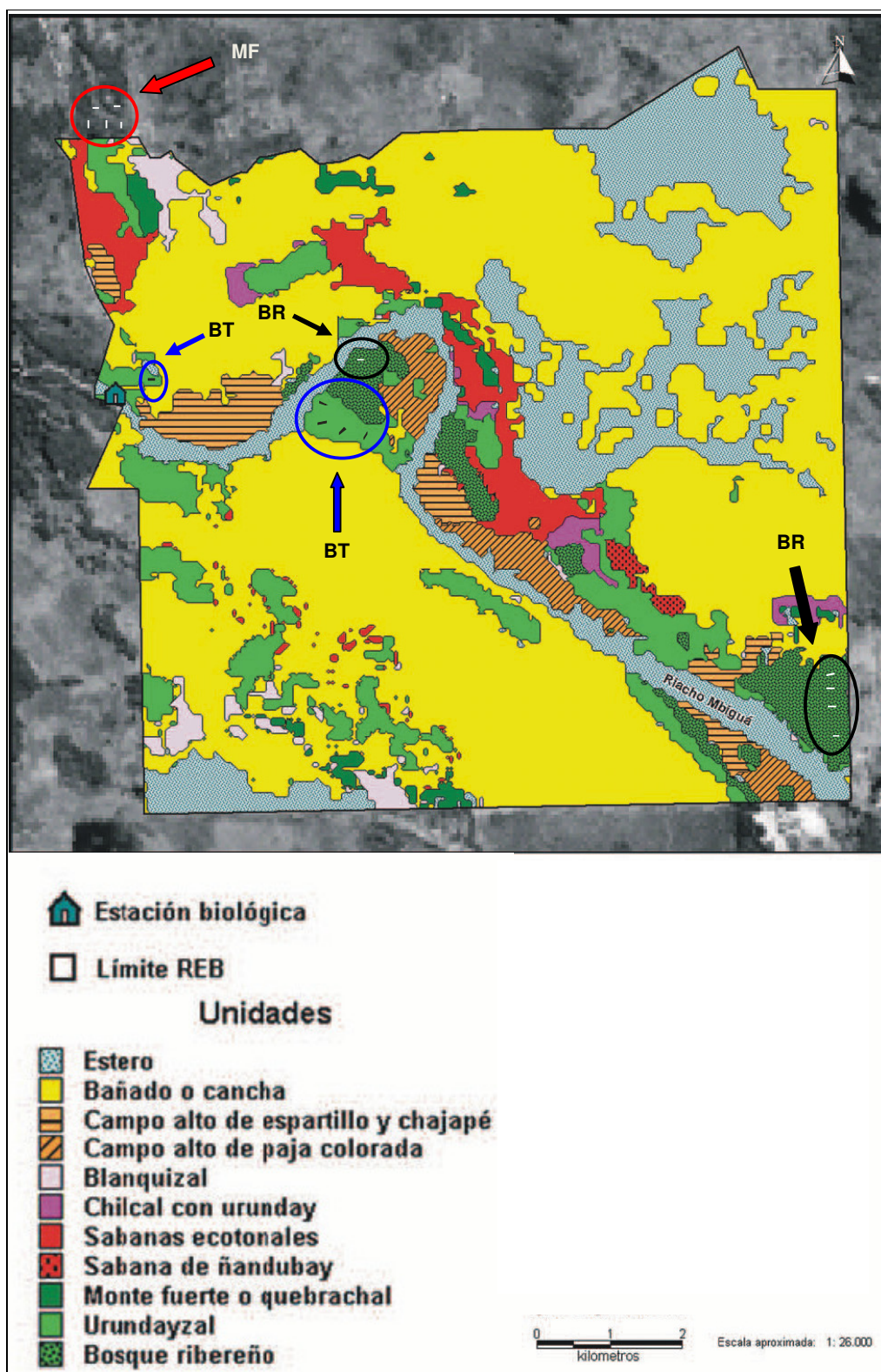


Figura 3. Unidades ambientales en la Reserva El Bagual y transectas delimitadas en los tres tipos de bosques: Bosque Ribereño –BR, Bosque Transicional –BT, y Monte Fuerte –MF (mapa tomado de Maturo 2009).

intermedio, de 2 a 4, corresponde al 25%, 50% y 75% del cuadrante cubierto por el dosel, respectivamente. De manera subjetiva, se estimó la *altura de canopeo* de cada cuadrante censado, registro que fue tomado por un mismo observador a lo largo de todo el muestreo. Por otro lado, para establecer el *peso seco de hojarasca*, se tomó en cada cuadrante una muestra de hojarasca de una superficie de 10 cm × 10 cm, que luego fue secada a 60 °C durante 48 hs y pesado en balanza electrónica (Scaltec Instruments, Heilingen Stadt, SBA 52. Alemania). Se caracterizó el sotobosque en cada cuadrante según el tipo de cobertura vegetal presente en dicho estrato. Se estimó subjetivamente el *porcentaje de cobertura total del sotobosque* en el cuadrante y el *porcentaje de cobertura por componente* del mismo. Los tipos de cobertura considerados como componentes del sotobosque fueron (modificado de Barberis & Lewis 2005): presencia/ausencia de musgos, especies de Bromeliáceas, especies herbáceas (todos aquellos individuos que no fueran especies leñosas, musgos, ni Bromeliáceas), ramas caídas dentro del cuadrante y troncos de árboles presentes en el cuadrante. Entre las Bromeliáceas se determinó cuáles fueron las especies presentes (*Pseudananas sagenarius* (Arruda) Camargo, *Bromelia serra* Griseb., *Bromelia hieronymi* Mez y *Aechmea distichantha* Lem). Por último, se establecieron cinco *tipos de micro-relieve* (modificado de Barberis 1998 y Barberis *et al.* 2002): ‘cóncavo’, ‘bajo’, ‘plano’, ‘alto’ y ‘convexo’, de acuerdo a la topografía local y a la extensión del área ocupada (Tabla I).

<i>Tipos de micro-relieve</i>	<i>Descripción</i>	<i>Extensión</i>
Cóncavo	áreas cóncavas restringidas y anegables	menor a 3 m de radio
Bajo	zona planas deprimidas y regulares	mayor a 3 m de radio
Plano	zonas planas, topográficamente más altas que los “bajos”, no anegables	mayor a 3 m de radio
Alto	zonas planas elevadas y regulares	mayor a 3 m de radio
Convexo	elevaciones localizadas del terreno	menor a 3 m de radio

Tabla I. Descripción de los tipos de micro-relieves descriptos en cada cuadrante censado (modificado de Barberis 1998 y Barberis *et al.* 2002).

Riqueza, diversidad, abundancia y composición florística del banco de renovales

En cada cuadrante se contaron y determinaron los renovales (i.e. individuos > 15 cm de altura que no superen 1 cm de diámetro en la base del tallo) de las especies leñosas. Los individuos menores a 15 cm de altura no fueron censados, ya que su presencia sesgaría la composición del banco, tomando mayor preponderancia aquellas especies que germinan en la época en que se realizó el muestreo.

ANÁLISIS DE DATOS

Características estructurales y ambientales de cada tipo de bosque

Para evaluar las diferencias estructurales y ambientales entre los tres tipos de bosques se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis (análisis de la varianza no paramétrico, contrastes de a pares) con el programa Infostat (2004). Para las variables *porcentaje de cobertura del canopy, altura de canopy, peso seco de hojarasca, porcentaje de cobertura total del sotobosque y porcentaje de cobertura por componente del sotobosque* se utilizaron los datos relevados promediados por transecta, mientras que para las variables *cobertura del canopy* (por categoría) y *tipo de topografía local* se utilizaron las frecuencias de cada categoría por transecta. Por otro lado, las diferencias en el porcentaje de cobertura y frecuencia entre los tipos de componentes del sotobosque dentro de cada bosque, también se evaluaron con pruebas de Kruskal-Wallis (Infostat 2004).

Para las variables estructurales y ambientales cuantitativas (i.e. *porcentaje de cobertura del canopeo*, *altura del canopeo*, *peso seco de hojarasca* y *porcentaje de cobertura total del sotobosque*) se realizaron dos Análisis de Discriminación Canónica para muestras independientes, uno con los datos de todos los cuadrantes censados en los tres tipos de bosques y otro con los valores promedios por transecta de cada uno de ellos, a los fines de observar si existía agrupación de los mismos. Para ello se utilizó el programa CAP (Anderson 2004a), se graficaron los correspondientes diagramas de ordenamiento para observar la distribución de los datos y se evaluó el grado de superposición de los mismos entre los diferentes tipos de bosques. El programa CAP realiza un análisis canónico de coordenadas principales basado en una matriz de distancias simétrica (en este caso se utilizó distancia Euclídea), usando permutaciones de las observaciones y tomando en cuenta la estructura de correlación entre las variables a través de un análisis discriminante multivariado (Anderson 2004a). Por otro lado, se obtuvieron los coeficientes de correlación de Spearman (Infostat 2004) entre las variables estructurales y ambientales cuantitativas y los valores de los ejes resultantes del Análisis de Discriminación Canónica.

Se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis (Infostat 2004) para evaluar si existían diferencias de *porcentaje de cobertura total del sotobosque*, *cobertura de Bromeliáceas* y *peso seco de hojarasca* entre los diferentes tipos de micro-relieve en cada tipo de bosque. Por último, se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman entre todas las variables estructurales y ambientales cuantitativas dentro de cada tipo de bosque.

Riqueza, diversidad y abundancia del banco de renovales

Debido a que el número de especies de una determinada comunidad depende del número de individuos presentes (Denslow 1995), para evaluar diferencias de riqueza, diversidad y dominancia entre unidades de bosque, a un mismo nivel de abundancia para los tres, se utilizó un método de aleatorización – rarefacción- del programa ECOSIM (Gotelli & Entsminger 2002). Para cada índice calculado, la diferencia entre bosques se consideró significativa cuando sus intervalos de confianza no se solaparon. A los fines de comparar estos índices entre dos tipos de bosques, se consideró como punto de comparación el final de la curva de rarefacción del bosque menos abundante del par considerado, y se evaluó la superposición de los intervalos de confianza de ambos datos. La riqueza (R) se definió como el número de especies presentes en la muestra (Infostat 2004). El índice de diversidad de Shannon (H) se basó en suponer que la heterogeneidad depende del número de especies presentes y de su abundancia relativa; es una medida del grado de incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo en la comunidad (Infostat 2004) y fue calculado como: $H = -\sum [p_i \cdot \ln(p_i)]$, donde p_i es la proporción de individuos de la i -ésima especie. Para evaluar la dominancia específica, se utilizó el índice de Hurlbert (PEI) = $\left(\frac{N}{N-1} \right) \left(1 - \sum_{i=1}^s p_i^2 \right)$ que indica la ‘probabilidad de un encuentro inter-específico’, es decir, que dos individuos obtenidos al azar de un conjunto de ellos, pertenezcan a dos especies distintas; donde N representa el número total de especies en el conjunto, y p_i representa la proporción de la muestra representada por la especie i (ECOSIM, Gotelli & Entsminger 2002). Para evaluar la heterogeneidad florística entre transectas dentro

de cada tipo de bosque, se calculó la beta diversidad (i.e. riqueza total /riqueza promedio de las unidades muestrales; Whittaker 1967).

Para obtener información acerca de la uniformidad de la distribución de los individuos en el espacio, se analizó la frecuencia de cuadrantes vacíos por transecta (i.e.: cuadrantes censados sin renovales de especies leñosas) en cada tipo de bosque (Kruskal-Wallis, Infostat 2004).

Por otro lado, para cada bosque se calculó la abundancia de renovales promedio por transecta. Asimismo se estimaron los índices de riqueza, diversidad de Shannon y equitatividad ($E = H/\ln R$) promedio por transecta con el programa PC-ORD (McCune & Mefford 1999). Las diferencias de abundancia promedio, así como de cada uno de los índices, entre bosques, se evaluaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis y contrastes de a pares (Infostat 2004), utilizando como repeticiones el valor por transecta relevada.

Se calcularon también los coeficientes de correlación de Spearman y regresión simple (Infostat 2004) entre las variables estructurales y ambientales cuantitativas y el número de individuos censados. Se realizó además un análisis Chi cuadrado utilizando el programa Pop Tools (Hood 2010) con la variable categórica *tipo de micro-relieve* para evaluar si existe efecto de dicha variable sobre la distribución de la abundancia de renovales en cada tipo de bosque.

Composición florística del banco de renovales

En primera instancia, las diferencias de composición florística entre las poblaciones de renovales de cada tipo de bosque fueron evaluadas con el programa

Permanova (Anderson 2005). Este programa analiza la respuesta simultánea de una o más variables a uno o más factores en un diseño experimental Anova, en base a una medida de distancia (Euclídea en este caso), usando un método de permutaciones. Luego se evaluó la composición florística con un Análisis de Clasificación, empleando el método de Ward como técnica de aglomeración, y la distancia Euclídea como medida de disimilitud (PC-ORD, McCune & Mefford 1999) con los datos de las transectas censadas. Por otro lado, se realizaron dos Análisis de Discriminación Canónica, con el programa CAP (Anderson 2004a), uno con los datos de todos los cuadrantes censados y otro con los valores promedios por transecta, a los fines de observar cómo se agrupan cada uno de ellos. Se graficaron los correspondientes diagramas de ordenamiento para observar la agrupación de los bosques y se evaluó el grado de superposición de sus censos. Por último, se realizó el mismo análisis con los datos del censo florístico (matriz primaria) restringido por las variables ambientales (matriz secundaria), para evaluar si existe asociación entre la distribución de ambos grupos de datos, y se graficó el diagrama correspondiente.

Para establecer qué especies resultan indicadoras y exclusivas de cada tipo de bosque se realizó un análisis de Valor Indicador de las Especies (VISP; Dufrene & Legendre (1997) con el programa PC-ORD (McCune & Mefford 1999), utilizando los valores de abundancia de todas las especies censadas en el muestreo. Este método consiste en un proceso de aleatorización de los valores de frecuencia relativa (i.e. número de veces que la especie se presenta en cada bosque/número de veces que aparece la especie en el censo completo) y abundancia relativa (i.e. número de individuos de cada especie presentes en cada bosque/número total de individuos de esa especie) de cada especie en los distintos tipos de bosques. Del

producto entre la abundancia y la frecuencia relativas de cada especie se obtiene el Valor Indicador de la misma; luego, mediante un proceso de aleatorización (Test de Monte Carlo; McCune & Mefford 1999) se obtiene un valor 'p' de probabilidad (nº de iteraciones: 1000). Para determinar las especies indicadoras, se tomó el nivel de significación $p < 0,05$. Las especies exclusivas son aquellas especies indicadoras que solo se presentaron en una unidad.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y AMBIENTALES

Se encontraron diferencias significativas entre BR y BT, y entre BR y MF en el grado de cobertura del canopy promedio por transecta, mientras que no las hubo entre BT y MF (Fig. 4 A). Asimismo, se observó que el BR es el bosque más cerrado, seguido por el BT que es un bosque de apertura intermedia, y finalmente el MF que es el bosque más abierto. De esta manera, el MF presentó con mayor frecuencia los grados 1, 2 y 3 de canopy (Fig. 4 B), y fue el único bosque que presentó grado 1; el BT presentó con mayor frecuencia los grados 2, 3 y 4 (Fig. 4 B), sin presentar en ningún caso los grados 1 y 5; y el BR presentó con mayor frecuencia los grados de canopy 3, 4 y 5 (Fig. 4 B), y fue el único que presentó la condición “completamente cerrado”, correspondiente al grado 5.

Se observaron diferencias en la altura del canopy alcanzada por los bosques, los cuales podrían también ser ordenados en base a su altura, desde bosques más altos, correspondientes a la unidad BR, pasando por bosques intermedios, en la unidad BT, hacia bosques más bajos correspondientes a la unidad MF. La altura de canopy promedio del BR y del BT superó significativamente a la del MF (Fig. 4 C). Por otro lado, el peso seco promedio de hojarasca en el BR resultó significativamente superior al de BT y MF y no se observaron diferencias entre BT y MF (Fig. 4 D).

Los bosques se diferenciaron en cuanto al porcentaje y tipo de cobertura del sotobosque de las parcelas censadas. El porcentaje de cobertura promedio fue

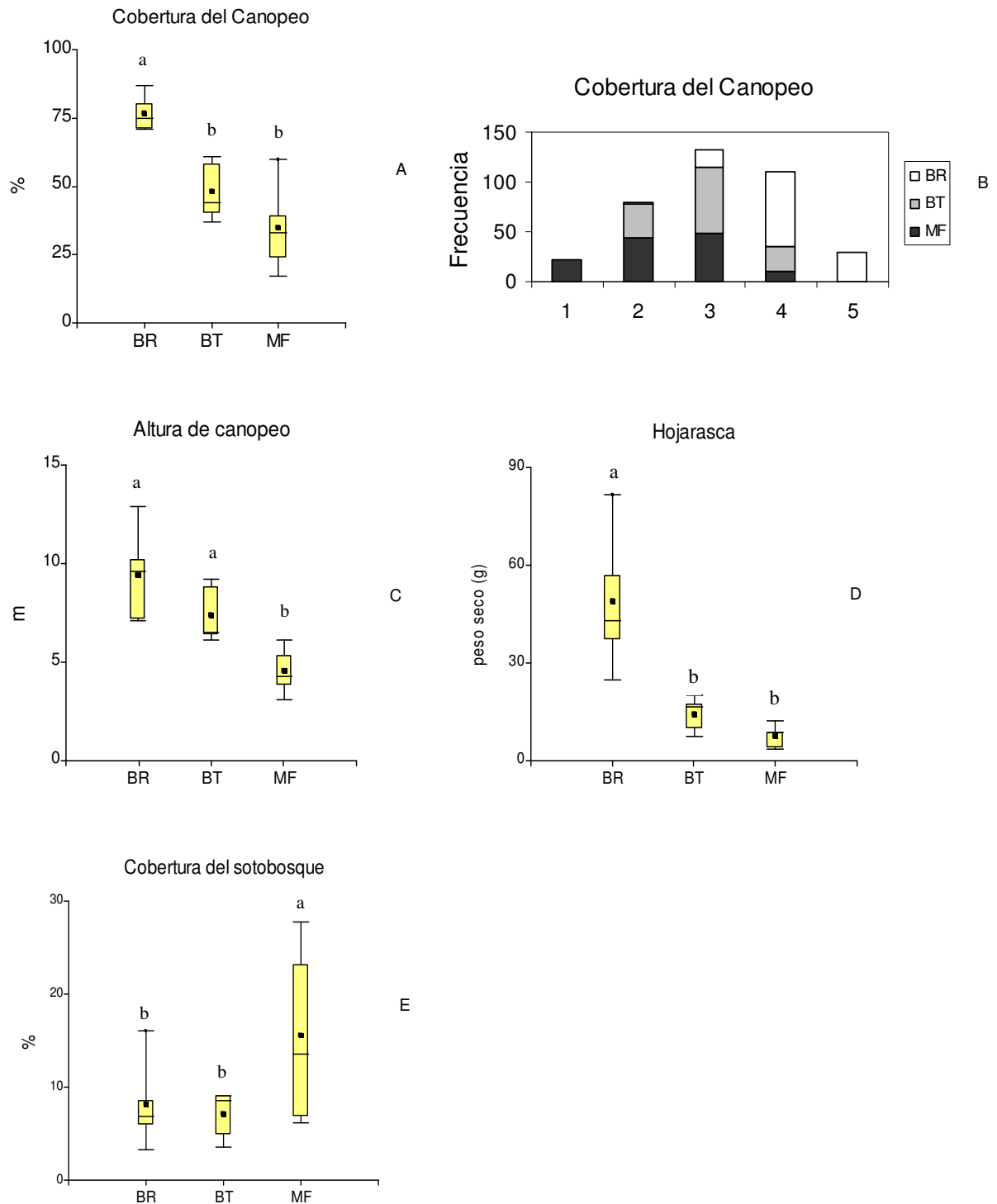


Figura 4. Grado de cobertura promedio del canopeo por transecta (A), frecuencia de ocurrencia de los grados de canopeo (1-5) en los cuadrantes censados (B), altura de canopeo promedio por transecta (C), peso seco de la hojarasca promedio por transecta (D) y porcentaje promedio por transecta de la cobertura del sotobosque (E), en cada tipo de bosque: BR (Bosque Ribereño), BT (Bosque Transicional) y MF (Monte Fuerte). El límite del segmento superior de cada caja indica el cuartil 0,95; los límites superior e inferior de la caja indican el cuartil 0,75 y 0,25 respectivamente, y el límite del segmento inferior indica el cuartil 0,05. El punto dentro de la caja es el valor promedio, y la línea transversal la mediana (InfoStat 2004). Letras distintas indican diferencias significativas entre tipos de bosques ($p < 0,05$).

significativamente mayor en MF que en BR y BT (Fig. 4 E). En BR no se observaron diferencias significativas entre el porcentaje promedio de los tipos de coberturas presentes (Fig. 5 A) y sólo se observaron diferencias entre la frecuencia de especies herbáceas y ramas caídas (Fig. 5 B). Cabe destacar que si bien las Bromeliáceas y las ramas se presentaron de manera frecuente en el BR (Fig. 5 B), éstas representaron un bajo porcentaje de cobertura (Fig. 5 A). En BT el mayor porcentaje de cobertura se debió a la presencia de Bromeliáceas (Fig. 5 A), que también ocurrieron con una alta frecuencia, aunque sólo se diferenciaron significativamente de las especies herbáceas en el porcentaje de cobertura, y de árboles en la frecuencia (Fig. 5 B). En MF las Bromeliáceas también tuvieron un alto porcentaje de cobertura y frecuencia, pero se diferenciaron del resto solo en frecuencia, superando a la de musgos, árboles y ramas (Fig. 5). Si bien la presencia de musgos en MF representa un alto valor de cobertura, no se diferenció estadísticamente del resto, y su ocurrencia se dio en muy baja frecuencia (Fig. 5).

Por otra parte, al analizar el porcentaje de cobertura y frecuencia de las especies de Bromeliáceas encontradas en cada tipo de bosque, se observó que en BR sólo se presentó la especie *Pseudananas sagenarius* con bajo porcentaje de cobertura, pero alta frecuencia (Fig. 6). En BT no se hallaron diferencias entre las dos especies de Bromeliáceas encontradas (*Bromelia serra* y *Aechmea distichantha*), tanto en porcentaje de cobertura como en su frecuencia (Fig. 6). En MF se presentaron tres especies de Bromeliáceas, de las cuales *Aechmea distichantha* superó significativamente en el porcentaje de cobertura a *Bromelia hieronymi* (Fig. 6 A), mientras que en su frecuencia esta última fue inferior tanto a *Aechmea distichantha* como a *Bromelia serra* (Fig. 6 B).

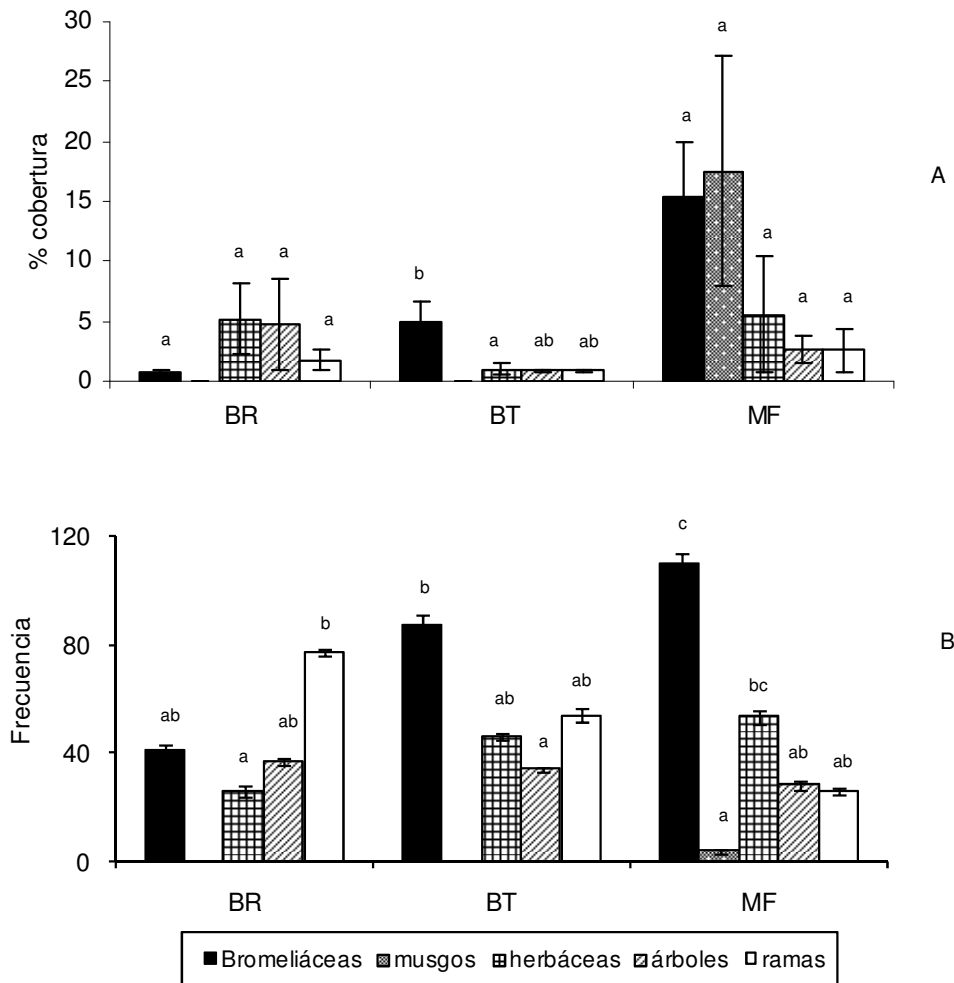


Figura 5. Porcentaje de cobertura promedio (A) y frecuencia de cada clase de cobertura del sotobosque (B) en cada tipo de bosque: BR (Bosque Ribereño), BT (Bosque Transicional) y MF (Monte Fuerte); y el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre tipos de coberturas dentro de cada tipo de bosque ($p < 0.05$).

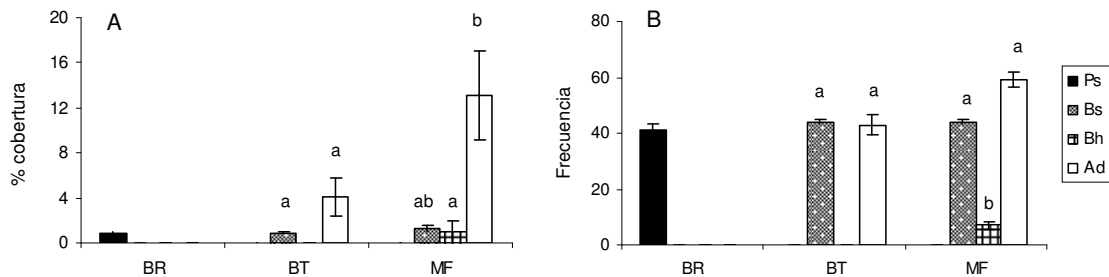


Figura 6. A: Porcentaje de cobertura de cada especie de Bromeliácea (*Pseudananas sagenarius* –Ps, *Bromelia serra* –Bs, *Bromelia hieronymi* –Bh, *Aechmea distichantha* –Ad) en cada tipo de bosque: BR (Bosque Ribereño), BT (Bosque Transicional) y MF (Monte Fuerte); y el error estándar de la media. B: Frecuencia de cada especie de Bromeliácea en cada tipo de bosque, y el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas entre especies de Bromeliáceas dentro de cada tipo de bosque ($p < 0.05$).

En relación a la topografía local, dentro del BR resultaron más frecuentes las áreas de ‘planos’ y ‘altos’, pero no se hallaron diferencias significativas entre ninguna de las categorías (Fig. 7 A). Algo similar ocurrió en BT, donde no se encontraron diferencias significativas entre clases de micro-relieves, pero dominaron las áreas planas, y se presentaron con menor frecuencia las áreas de ‘bajos’ (Fig. 7 B). En MF la frecuencia de ‘convexos’ superó significativamente a ‘cóncavos’, ‘bajos’ y ‘altos’, pero no se diferenció significativamente de los ‘planos’, y la frecuencia de ‘planos’ superó significativamente a la de ‘bajos’ y ‘altos’, no diferenciándose tampoco de la frecuencia de ‘cóncavos’ (Fig. 7 C).

En el Análisis de Discriminación Canónica (CAP) realizado con los datos de las variables estructurales y ambientales (i.e.: ‘Análisis Discriminante Ambiental’) de todos los cuadrantes censados no se observó agrupación diferencial de los mismos por tipo de bosque (Fig. 8 A). Cuando el mismo análisis fue realizado con los datos por transecta relevada, el BR se separó de los otros dos bosques a lo largo del primer eje ($p=0,002$; Fig. 8 B), mientras que las transectas del BT y del MF no se diferenciaron claramente entre sí. El 80% de las transectas censadas en el BR y el 40% de las censadas en MF fueron correctamente asignadas, mientras que el 20% y el 60% restante, respectivamente, se asemejaron al BT (Tabla II). Por otra parte, en el BT sólo el 20% de las transectas censadas fueron correctamente asignadas, mientras que el 80% restante se asemejó al MF (Tabla II). A partir del análisis de correlación de las variables ambientales con los ejes del Análisis Discriminante Ambiental se observó una asociación positiva del primer eje de coordenadas con la cobertura y altura de canopy, y cantidad de hojarasca ($p<0,01$; Tabla III), lo que indica que estas variables toman los mayores valores en el BR, dado que este eje

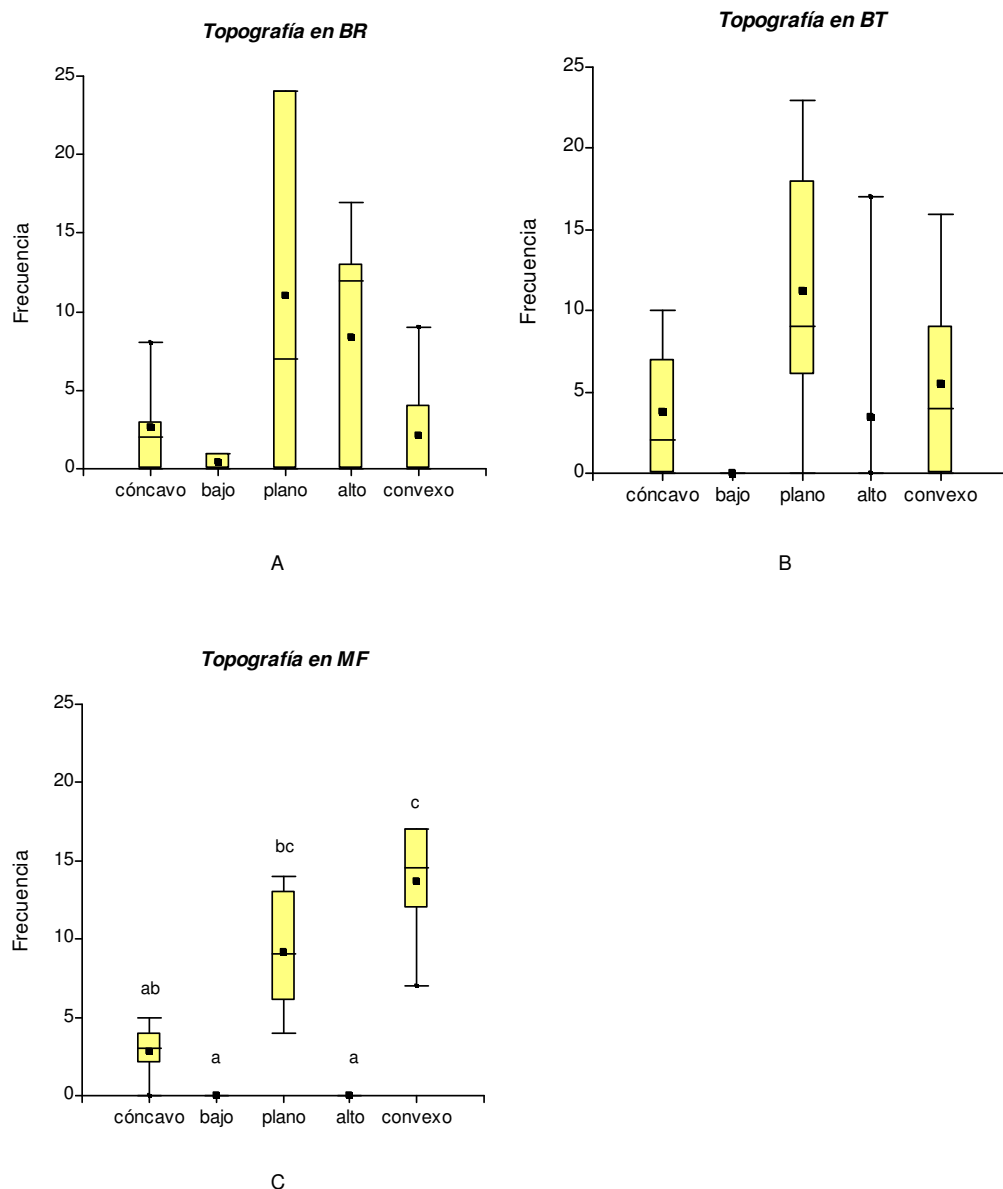


Figura 7. Frecuencia de ocurrencia por transecta de las clases de micro-relieves en los tres tipos de bosques. A: BR (Bosque Ribereño); B: BT (Bosque Transicional); C: MF (Monte Fuerte). El límite del segmento superior de cada caja indica el cuantil 0,95; los límites superior e inferior de la caja indican el cuantil 0,75 y 0,25 respectivamente, y el límite del segmento inferior indica el cuantil 0,05. El punto dentro de la caja es el valor promedio, y la línea transversal la mediana (InfoStat 2004). Letras distintas indican diferencias significativas entre clases de micro-relieve dentro de cada tipo de bosque ($p < 0,05$).

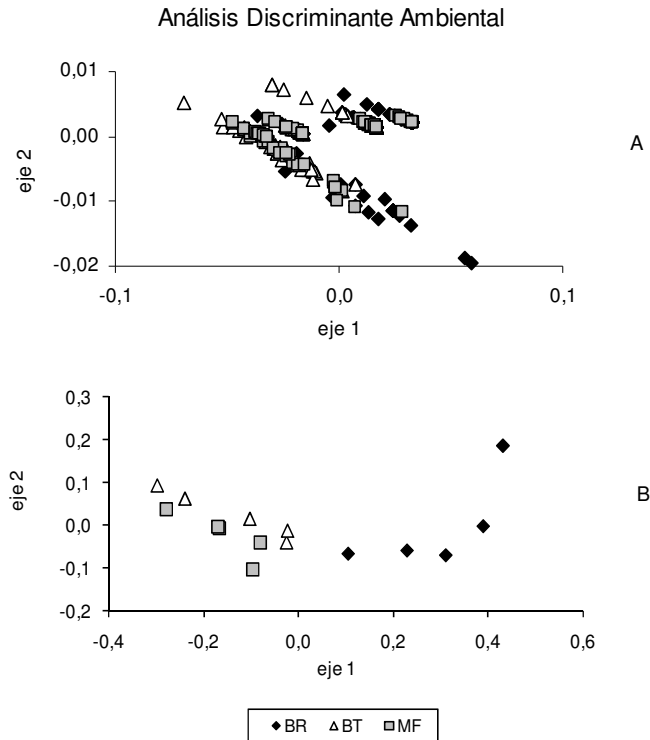


Figura 8. Análisis de Discriminación Canónica de los cuadrantes (A) y las transectas (B) censadas en cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF), en base a sus características estructurales y ambientales.

Bosques	Censos asignados al BR (%)	Censos asignados al BT (%)	Censos asignados al MF
BR	80	20	0
BT	0	20	80
MF	0	60	40

Tabla II. Asignación de las transectas, en base a las variables estructurales y ambientales, a cada uno de los bosques: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF), a través del programa CAP.

Variables	eje 1		eje 2	
	r_s	p	r_s	p
Cobertura del canopy	0,78	0,0035	0,01	0,98
Altura del canopy	0,50	0,0600	0,31	0,24
Peso seco de hojarasca	0,92	0,0006	-0,11	0,69
Cobertura total del sotobosque	-0,25	0,3400	0,02	0,95

Tabla III. Coeficientes de correlación de Spearman y valor “p” de significación de cada variable ambiental cuantitativa con los ejes del Análisis de Discriminación Canónica. Los números resaltados en ‘**negrita**’ indican asociación significativa.

separa al BR del BT y MF. Con el segundo eje no se encontraron correlaciones significativas.

Asociación entre variables estructurales y ambientales para cada tipo de bosque

En el BR se encontró que la cantidad de hojarasca y el porcentaje de cobertura de especies Bromeliáceas se asociaron positivamente entre sí, y ambas con el porcentaje de cobertura del canopy y la altura del mismo (Tabla IV). Se observó además una asociación positiva de la cobertura total del sotobosque con el porcentaje de cobertura de Bromeliáceas (Tabla IV). Por otro lado, se halló una mayor cantidad de hojarasca en el tipo 'convexo' que en el resto de las categorías topográficas, que no se diferenciaron entre sí (Fig. 9 A). En cambio, no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de cobertura del sotobosque y el porcentaje de cobertura por Bromeliáceas entre los diferentes tipos de topografía (Fig. 9 B y C).

En el BT, la altura del canopy y la cantidad de hojarasca se asociaron de manera positiva con el porcentaje de cobertura del canopy (Tabla V). Por otro lado, el porcentaje de cobertura total del sotobosque se asoció de manera negativa con la cantidad de hojarasca y de manera positiva con el porcentaje de cobertura de Bromeliáceas, y estas dos últimas variables se asociaron negativamente entre sí (Tabla V). La cantidad de hojarasca presente en el tipo de topografía 'alto' fue mayor a la hallada en los tipos 'plano' y 'convexo', no diferenciándose significativamente del tipo 'cóncavo' (Fig. 9 A). Se encontró un mayor porcentaje de cobertura total del sotobosque y mayor cobertura por Bromeliáceas en el tipo de

BR	Cobertura canopeo	Altura canopeo	Peso seco hojarasca	Cobertura sotobosque	Cobertura Bromeliáceas
Cobertura canopeo	1,00	0,18	2,9E-03	0,08	0,01
Altura canopeo	0,12	1,00	4,7E-03	0,02	0,01
Peso seco hojarasca	0,27	0,25	1,00	0,25	4,6E-05
Cobertura sotobosque	0,16	0,22	0,10	1,00	2,0E-06
Cobertura Bromeliáceas	0,24	0,23	0,37	0,43	1,00

Tabla IV. Coeficientes de correlación de las variables estructurales y ambientales, ubicados en la parte inferior a la diagonal de la tabla, y su valor 'p' de significación, ubicado hacia la parte superior de la diagonal, de los sitios censados en el Bosque Ribereño (BR). Los números resaltados en '**negrita**' indican asociación significativa.

BT	Cobertura canopeo	Altura canopeo	Peso seco hojarasca	Cobertura sotobosque	Cobertura Bromeliáceas
Cobertura canopeo	1,00	9,0E-05	7,1E-05	0,60	0,06
Altura canopeo	0,35	1,00	0,86	0,16	0,01
Peso seco hojarasca	0,36	0,02	1,00	8,5E-04	0,01
Cobertura sotobosque	0,05	0,13	-0,30	1,00	6,8E-11
Cobertura Bromeliáceas	0,17	0,22	-0,22	0,59	1,00

Tabla V. Coeficientes de correlación de las variables estructurales y ambientales, ubicados en la parte inferior a la diagonal de la tabla, y su valor 'p' de significación, ubicado hacia la parte superior de la diagonal, de los sitios censados en el Bosque Transicional (BT). Los números resaltados en '**negrita**' indican asociación significativa.

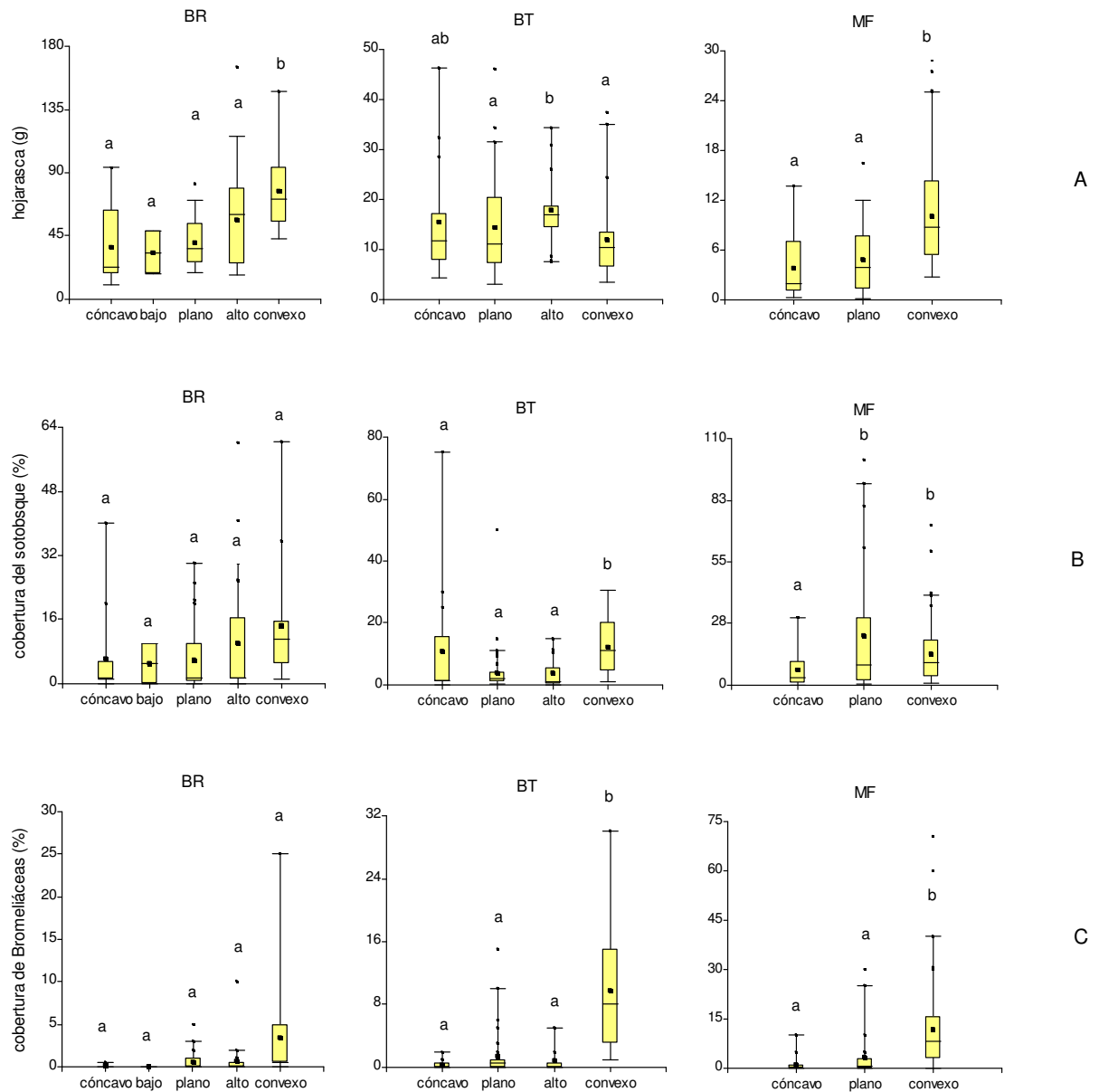


Figura 9. Valor promedio por transecta de las variables ambientales: 'hojarasca' (A), 'porcentaje de cobertura total del sotobosque' (B) y 'porcentaje de cobertura por Bromeliáceas' (C), en cada clase de topografía de los tres tipos de bosques (Bosque Ribereño -BR, Bosque Transicional -BT y Monte Fuerte -MF). El límite del segmento superior de cada caja indica el cuantil 0,95; los límites superior e inferior de la caja indican el cuantil 0,75 y 0,25 respectivamente, y el límite del segmento inferior indica el cuantil 0,05. El punto dentro de la caja es el valor promedio, y la línea transversal la mediana (InfoStat 2004). Letras distintas indican diferencias significativas entre clases de topografía para cada tipo de bosque ($p < 0,05$). Tener en cuenta que los valores extremos del eje 'y' son diferentes en cada caso.

topografía 'convexo', pero no hubo diferencias en estas variables para el resto de las topografías presentes en el BT (Fig. 9 B y C).

En el MF, se encontró correlación positiva entre el porcentaje de cobertura del canopeo y la altura del mismo, la cantidad de hojarasca y el porcentaje de cobertura de especies Bromeliáceas (Tabla VI). El porcentaje de cobertura total del sotobosque se asoció positivamente con la cobertura de Bromeliáceas, y negativamente con la cantidad de hojarasca (Tabla VI). Por otro lado, se encontró que las áreas 'convexas' poseen mayor cantidad de hojarasca que las áreas 'cóncavas' y 'planas' (Fig. 9 A). Las áreas 'planas' y 'convexas' albergan mayor cobertura total del sotobosque que las 'cóncavas' (Fig. 9 B), y la cobertura de Bromeliáceas es mayor en las áreas 'convexas' que en las otras (Fig. 9 C).

DESCRIPCIÓN DEL BANCO DE RENOVALES DE CADA TIPO DE BOSQUE

Riqueza, diversidad y abundancia de renovales

En el muestreo realizado en los tres bosques de la REB se relevaron un total de 782 renovales pertenecientes a 54 especies vegetales leñosas, incluidas en 27 familias. De estas especies, seis no pudieron ser identificadas. Del resto, se identificaron 18 especies arbóreas, 28 arbustivas, una palmera y una liana (Tabla VII). En cuanto a las proporciones correspondientes a los distintos hábitos de crecimiento para cada tipo de bosque, en BR hubo un mayor porcentaje de especies arbustivas que arbóreas (Fig. 10 A), mientras que se obtuvo el mismo porcentaje de individuos entre ambos hábitos de crecimiento (Fig. 10 B). Por otro lado, tanto en BT

MF	Cobertura canopeo	Altura canopeo	Peso seco hojarasca	Cobertura sotobosque	Cobertua Bromeliáceas
Cobertura canopeo	1,00	1,9E-10	1,4E-11	0,66	3,2E-06
Altura canopeo	0,57	1,00	1,3E-06	0,28	0,15
Peso seco hojarasca	0,61	0,43	1,00	0,02	1,2E-03
Cobertura sotobosque	-0,04	-0,10	-0,22	1,00	2,0E-06
Cobertura Bromeliáceas	0,42	0,13	0,29	0,43	1,00

Tabla VI. Coeficientes de correlación de las variables estructurales y ambientales, ubicados en la parte inferior a la diagonal de la tabla, y su valor 'p' de significación, ubicado hacia la parte superior de la diagonal, de los sitios censados en el Monte Fuerte (MF). Los números resaltados en '**negrita**' indican asociación significativa.

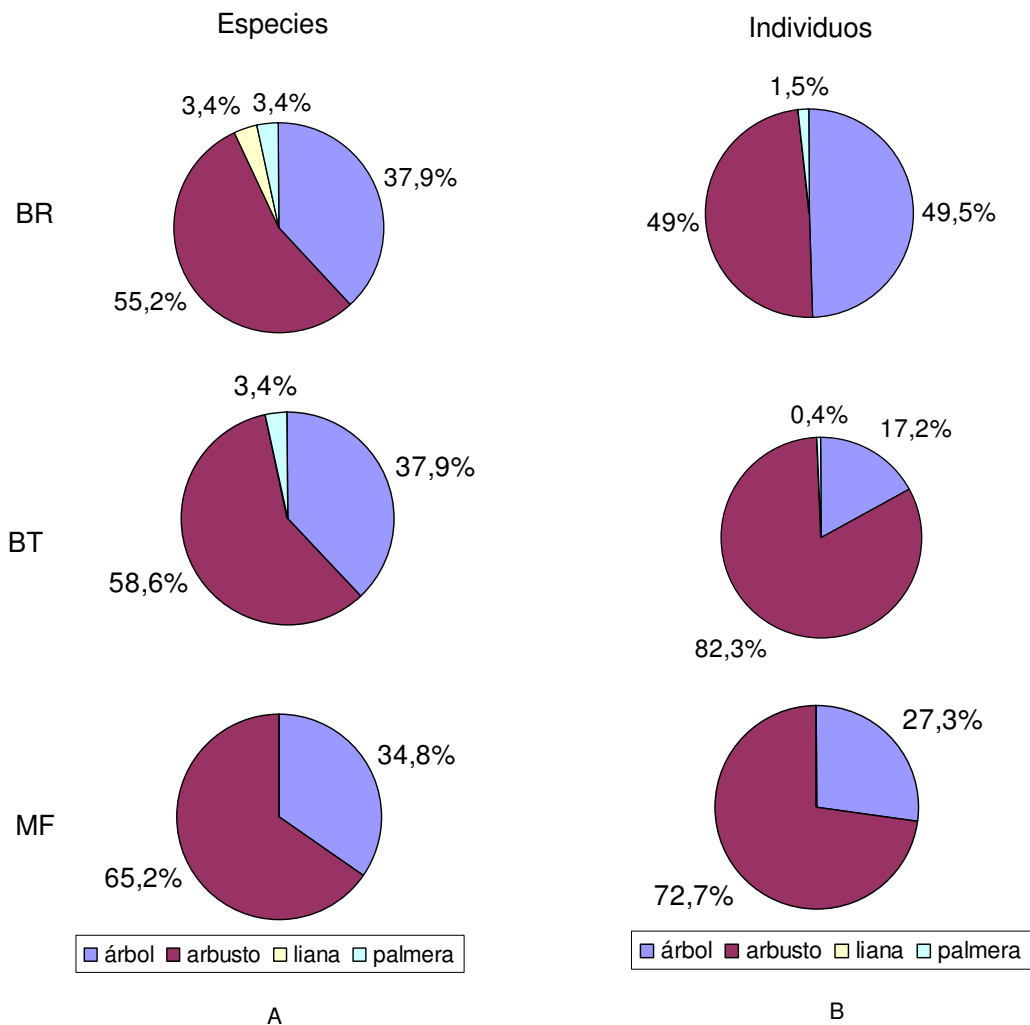


Figura 10. Porcentaje de especies (A) y de individuos (B) por hábito de crecimiento, en los tres tipos de bosques: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF).

como en MF, el porcentaje de especies y el de individuos totales fue mayor para arbustos que para árboles (Fig. 10).

Del total de renovales, 398 individuos que pertenecen a 34 especies (cinco no identificadas), correspondientes a 20 familias, se presentaron en el BR; 232 individuos de 29 especies y 18 familias se relevaron en el BT; y 152 individuos de 25 especies (dos no identificadas) y 14 familias en el MF (Tabla VII). Las familias más abundantes en cada tipo de bosque fueron Fabaceae (90 individuos), Meliaceae (87) y Myrtaceae (84) en BR, Myrtaceae (97) y Fabaceae (57) en BT y Fabaceae (38), Anacardiaceae (20), Myrtaceae (18), Apocynaceae (17), Celastraceae (15) y Sapindaceae (14) en MF (Tabla VII). Por otra parte, las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae (4 especies), Myrtaceae (3) y Sapindaceae (3) en BR; Fabaceae (5) y Anacardiaceae (5) en BT; y Anacardiaceae (4) y Fabaceae (3) en MF.

Para el BR, los renovales más abundantes correspondieron a las especies *Holocalyx balansae*, *Trichilia catigua*, *Myrcianthes pungens*, *Trichilia elegans*, *Eugenia moraviana* y *Brunfelsia australis*. En el BT, las especies más abundantes fueron *Eugenia moraviana*, *Acacia praecox* y *Eugenia uniflora*; y en MF fueron *Acacia praecox*, *Eugenia uniflora* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Dos especies fueron compartidas, entre las más abundantes, por dos bosques a la vez: *Eugenia moraviana* se presentó en BR y BT, y *Eugenia uniflora* en BT y MF. En BR nueve especies presentaron un solo individuo, en BT 12 y en MF seis especies (Tabla VII). Se reordenó la tabla de abundancias por especies (Tabla VII), como una tabla fitosociológica clásica (ver Anexo II A). Se conformaron seis grupos florísticos (*sensu* Braun-Blanquet modificado por Mueller-Dombois & Ellenberg 1974) de renovales de

Familia	Especie	Hábito	Abundancia			Abundancia Total
			BR	BT	MF	
Myrtaceae	<i>Eugenia moraviana</i> O. Berg.	arbusto	26	73		99
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	árbol	87	3		90
Fabaceae	<i>Acacia praecox</i> Griseb.	arbusto		50	32	82
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	arbusto	58	1		59
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	árbol	50			50
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	arbusto	8	24	18	50
Ulmaceae	<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J. Poiss.) Taub.	árbol	18	12	3	33
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	arbusto	29	2		31
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	arbusto	25			25
Celastraceae	<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart.ex Reissek	arbusto	2	10	10	22
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltld.	árbol		3	17	20
Moraceae	<i>Sorocea sprucei</i> (Baill.) J. F. Macbr.	árbol	11	8		19
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Radlk.	arbusto	6	6	6	18
Sapindaceae	<i>Diplokeleba floribunda</i> N.E.Br.	árbol	2	4	8	14
Boraginaceae	<i>Patagonula americana</i> L.	árbol	10	3		13
Capparaceae	<i>Capparis flexuosa</i> L.	arbusto	11	1		12
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L.	arbusto	10			10
Anacardiaceae	<i>Schinus longifolius</i> (Lindl.) Speg.	arbusto		1	9	10
Polygonaceae	<i>Coccoloba cordata</i> Cham.	arbusto	1	6	3	10
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum microphyllum</i> A. St.-Hil.	arbusto		9		9
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	arbusto	2	1	6	9
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	palmera	6	1		7
Annonaceae	<i>Rollinia emarginata</i> Schltld.	arbusto	7			7
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	árbol	6			6
Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i> Griseb.	arbusto			5	5
Anacardiaceae	<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	árbol			5	5
Anacardiaceae	<i>Schinus bumelioides</i> I.M. Johnst.	arbusto			5	5
Fabaceae	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	árbol		2	3	5
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllum</i> (Vell.) Mattos	árbol	3	2		5
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	arbusto			5	5
Simaroubaceae	<i>Castela coccinea</i> Griseb.	arbusto			4	4
Rutaceae	<i>Fagara pterota</i> L.	arbusto		3	1	4
Capparaceae	<i>Capparis retusa</i> Griseb.	arbusto	1	1	2	4
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i> (Griseb.) Hieron.	árbol		1	3	4
-	No identificada 5	-	4			4
Solanaceae	<i>Lycium morongii</i> Britton	arbusto			2	2
Anacardiaceae	<i>Myracrodruon balansae</i> (Engl.) D.A. Santin	árbol		1	1	2
Celtidaceae	<i>Celtis</i> sp.	arbusto	2			2
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	árbol	2			2
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	árbol	2			2
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltld.	arbusto	1	1		2
-	No identificada 4	-	2			2
-	No identificada 6	-	1		1	2
Cactaceae	<i>Brasiliopuntia schulzii</i> (A. Cast. & Lelong) Backeb.	árbol	1			1
Capparaceae	<i>Capparis tweediana</i> Eichler	arbusto			1	1
Fabaceae	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.	árbol		1		1

Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i> L.	liana	1			1
Rubiaceae	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	arbusto		1		1
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	árbol			1	1
Anacardiaceae	<i>Schinus fasciculata</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	arbusto		1		1
Fabaceae	<i>Senna pendula</i> (Willd.) H.S. Irwin & Barneby.	arbusto	1			1
-	No identificada 1	-	1			1
-	No identificada 2	-			1	1
-	No identificada 3	-	1			1
Total			398	232	152	782

Tabla VII. Lista de familias y especies censadas, con hábito de crecimiento predominante y abundancia en cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF); ordenadas por la abundancia total.

las especies leñosas de los bosques estudiados aquí. El Grupo 1 puede ser caracterizado por poseer especies de tipo 'generalistas', cuyos renovales están presentes en los tres tipos de bosques, y no se observan en este grupo especies restringidas a ninguno de ellos en particular. Los Grupos 2 y 3 consisten de especies cuyos renovales se observaron en dos tipos de bosques a la vez. El Grupo 2 presenta renovales de especies que pertenecen al BR y al BT, mientras que el Grupo 3 consiste de especies compartidas entre el BT y al MF. Los Grupos 4, 5 y 6 corresponden a renovales de especies exclusivas para cada bosque (BR, BT y MF respectivamente). Para estos últimos tres grupos, se observó una mucho mayor cantidad de especies exclusivas en el BR (20), luego se ubicó el MF con un valor intermedio (11), y por el último, el BT fue el que presentó menor cantidad de especies exclusivas (sólo cuatro).

A partir del análisis de rarefacción se observó que, a un mismo nivel de abundancia acumulada, los bosques no se diferenciaron significativamente en cuanto a su riqueza (Fig. 11 A). Sin embargo, el BT se diferenció del resto de los bosques en los índices de Diversidad de Shannon y de Hurlbert (Fig. 11 B y C), obteniendo valores inferiores a BR y MF para ambos índices, mientras que no hubo diferencias significativas entre BR y MF. Por otra parte, el mayor valor de beta diversidad correspondió al BT (2,50), seguido por el MF (2,31), mientras que el BR presentó el menor valor (2,05). Los bosques difirieron significativamente en la cantidad de cuadrantes censados vacíos (Fig. 12); el BR presentó una menor frecuencia de cuadrantes vacíos que el MF, mientras que el BT presentó una frecuencia intermedia entre MF y BR (Fig. 12).

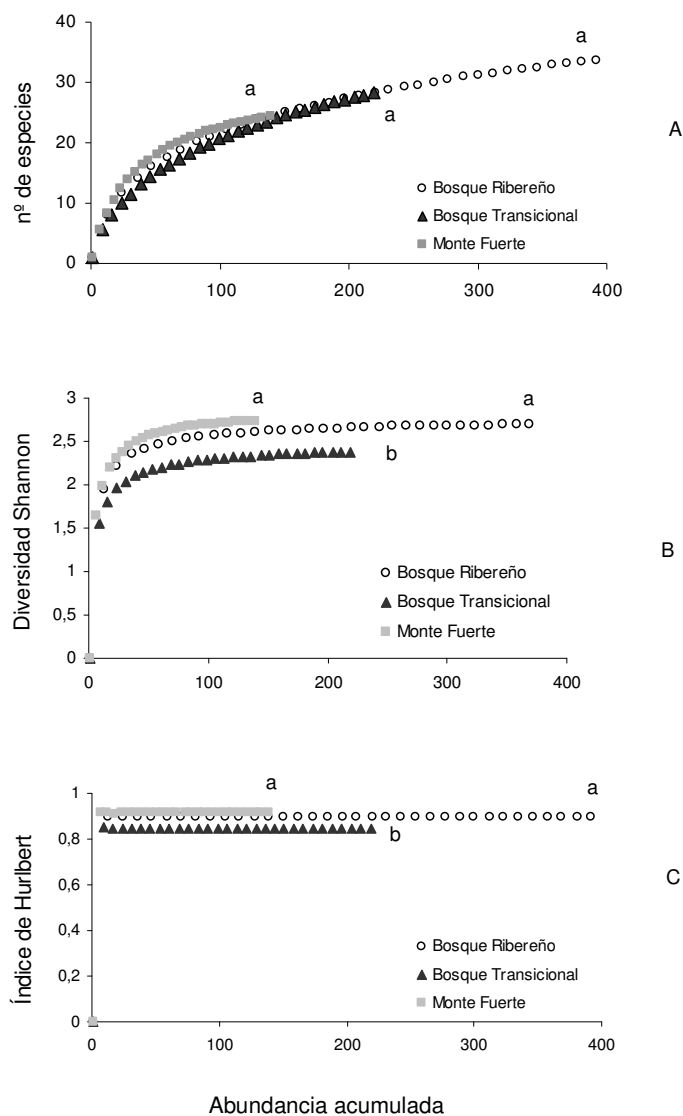


Figura 11. Curvas de rarefacción para los tres tipos de bosques. A: Riqueza en función de la abundancia, en cada tipo de bosque. B: Diversidad de Shannon en función de la abundancia, en cada tipo de bosque. C: Índice de Hurlbert en función de la abundancia, en cada tipo de bosque. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tipos de bosques ($p < 0,05$).

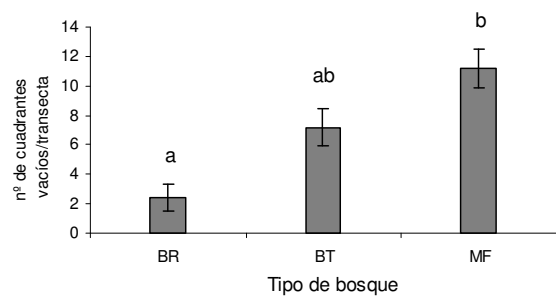


Figura 12. Frecuencia promedio de cuadrantes vacíos por transecta (25 m^2) en cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF), y su desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Los bosques difirieron en la abundancia y riqueza de renovales por transecta (Fig. 13; $p < 0,05$). La abundancia promedio por transecta del BR resultó superior a MF, pero las diferencias no fueron significativas entre BR y BT, ni entre MF y BT (Fig. 13 A). En cuanto a la riqueza florística, se observó que BR es significativamente superior a MF y BT (Fig. 13 B). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los bosques en su diversidad de Shannon ni en su equitatividad (Fig. 13 C y D).

Correlación entre la abundancia de renovales y algunas variables ambientales, en cada tipo de bosque

En el BR no se encontró asociación significativa entre el número de renovales y el porcentaje de cobertura del canopeo (Fig. 14 A). En cambio, en este bosque la asociación fue negativa para el número de renovales con la altura del canopeo y cantidad de hojarasca (Fig. 14 B y C). Para el porcentaje de cobertura total del sotobosque, no se halló una correlación significativa entre éste y el número de renovales (Fig. 14 D), pero sí se encontró correlación positiva entre la abundancia y el porcentaje de cobertura por Bromeliáceas, aunque el valor 'r' obtenido fue muy bajo (Fig. 14 E). Además, se encontró que en el BR no hay efecto de la topografía sobre el número de renovales censados ($\chi^2_{4 \text{ g.l.}} = 1,14$; $p = 0,88$; Fig. 15 A).

En el BT se encontró que existe asociación positiva entre el número de renovales y el porcentaje de cobertura del canopeo (Fig. 14 A), mientras que la correlación no fue significativa con la altura del canopeo y la cantidad de hojarasca (Fig. 14 B y C). Por otro lado, se encontró asociación negativa significativa entre el

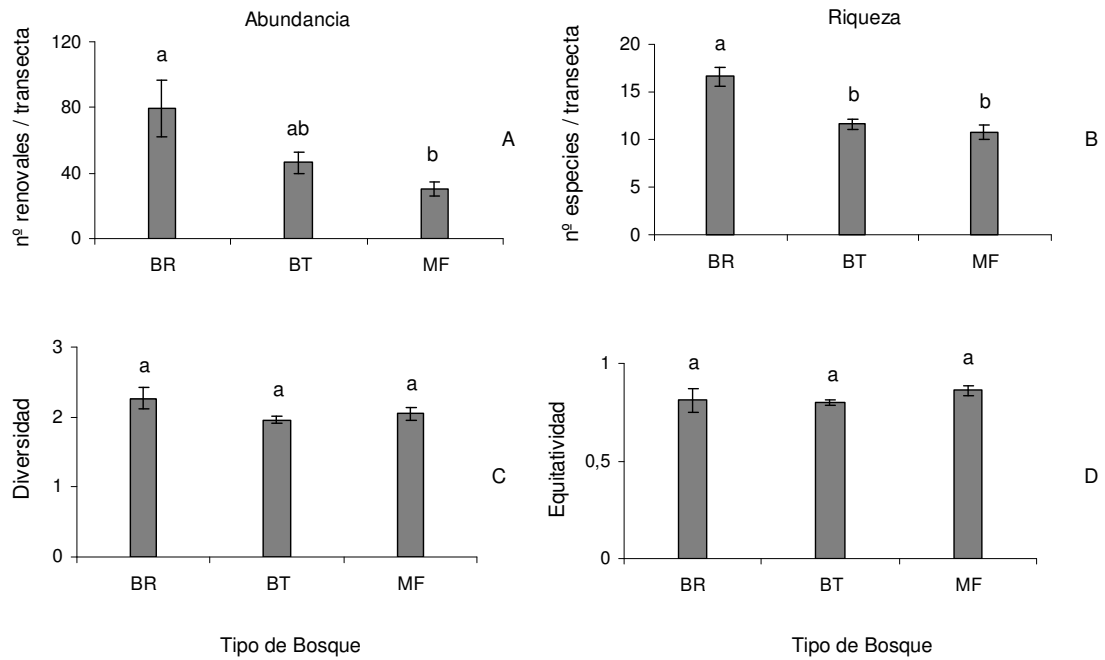


Figura 13. Promedio de la abundancia (A), riqueza (B), Diversidad de Shannon (C) y equitatividad (D) por transecta (25 m²) en cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF); y el error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05).

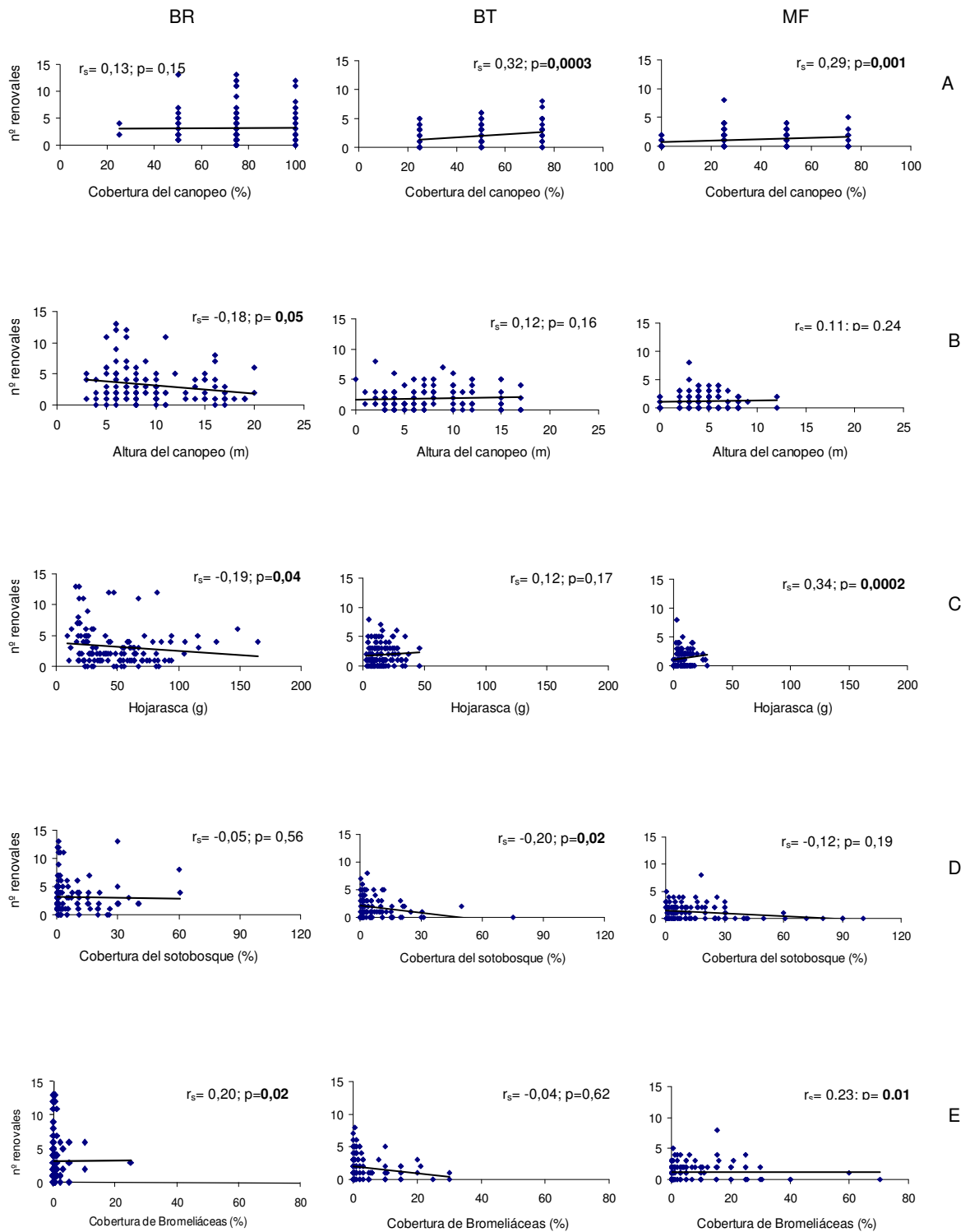


Figura 14. Asociación entre el número de renovales y las variables estructurales y ambientales cuantitativas para cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF).

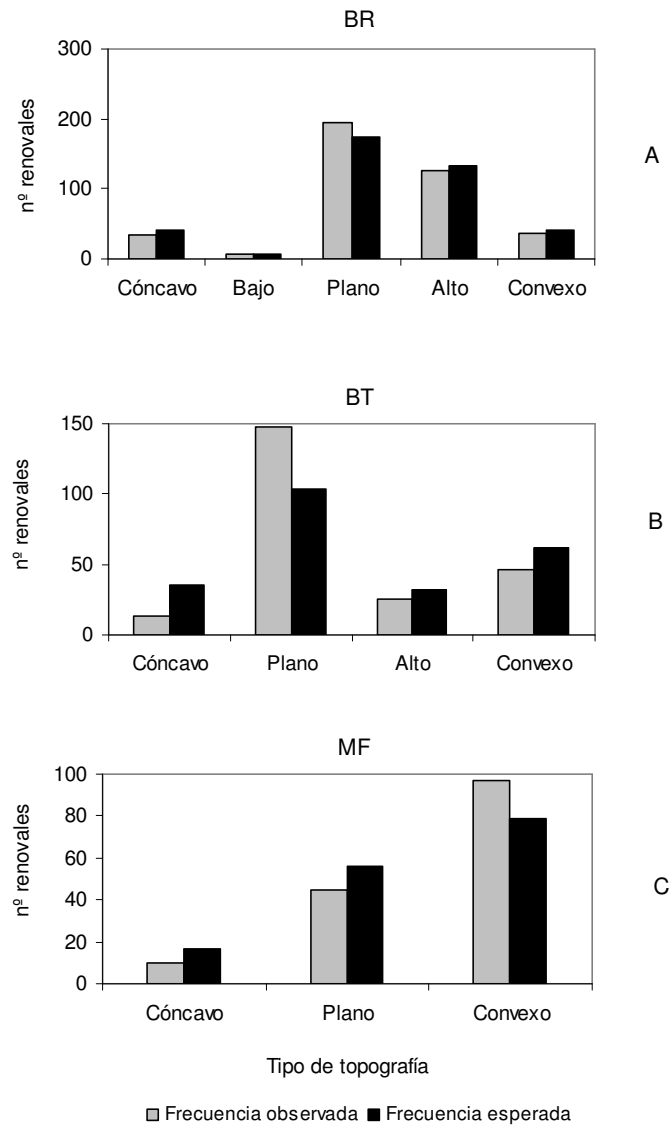


Figura 15. Número de renovales observados y esperados en función del 'tipo de topografía' para cada tipo de bosque. (A) Bosque Ribereño –BR, (B) Bosque Transicional –BT y (C) Monte Fuerte –MF.

número de renovales y la cobertura total del sotobosque (Fig. 14 D) mientras que no fue significativa para el porcentaje de cobertura de Bromeliáceas (Fig. 14 E). Para este bosque se encontró que existe un efecto de la topografía sobre la abundancia de renovales ($\chi^2_{3\text{ g.l.}} = 15,6$; $p = 0,001$), donde el tipo 'plano' presentó un número de renovales observado mayor al esperado, mientras que en el resto de los tipos de topografía ocurrió lo contrario (Fig. 15 B).

A partir del análisis de correlación realizado en el MF se encontró que el número de renovales en este bosque se asoció positivamente con el porcentaje de cobertura del canopy (Fig. 14 A), con la cantidad de hojarasca (Fig. 14 C) y con el porcentaje de cobertura por Bromeliáceas (Fig. 14 E), mientras que la asociación no fue significativa para la altura del canopy (Fig. 14 B) y para el porcentaje de cobertura del sotobosque (Fig. 14 D). Por otro lado, al igual que en BT, se encontró un efecto significativo de la topografía ($\chi^2_{2\text{ g.l.}} = 6,7$; $p = 0,03$) sobre la distribución de los renovales. En este caso, el tipo 'convexo' presentó un número de renovales observado mayor al esperado, y en el resto de los tipos de topografía ocurrió lo contrario (Fig. 15 C).

Composición florística del banco de renovales de los bosques estudiados

Los tres tipos de bosques se diferenciaron entre sí según su composición florística (Permanova, $p = 0,0002$). El Análisis de Clasificación muestra la agrupación de las transectas pertenecientes a cada tipo de bosque (Fig. 16), excepto la transecta 5 del BR, que se separó de los tres bosques. Los bosques BT y MF se agruparon a menor distancia entre sí que con el BR. Sobre la base del Análisis de

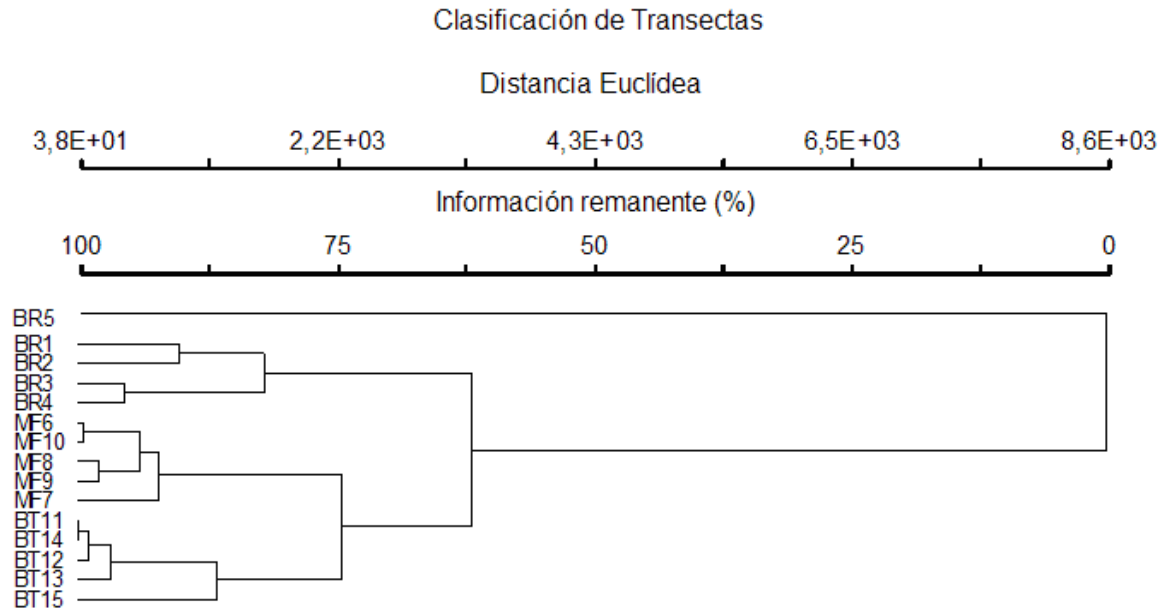


Figura 16. Análisis de Clasificación de las transectas del Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF), de acuerdo a la abundancia de renovales.

Discriminación Canónica (CAP) se obtuvo el gráfico de la distribución de los cuadrantes (Fig. 17 A) y de las transectas (Fig. 17 B). Para ambos casos, el BR se separó de los otros tipos de bosques en función del primer eje, mientras que el segundo eje separó al BT del MF. A través de la asignación de las observaciones florísticas a los grupos (bosques), obtenida en el análisis de discriminación (CAP), se obtuvo que la mayor proporción de los censos realizados en el BR y en el BT, y más de la mitad de los realizados en el MF, fueron correctamente asignados a dichos bosques (Tabla VIII), aunque en este último hubo un porcentaje elevado de censos que se asignaron como pertenecientes al BT. A nivel de transectas, todas fueron correctamente asignadas a cada bosque, con un 100% de correspondencia en cada caso.

Especies indicadoras

De las 54 especies de renovales censadas, 11 resultaron indicadoras (VISP, Tabla IX), de las cuales ocho especies correspondieron al BR, dos especies al BT y una especie al MF. Para el BR, dos de las especies indicadoras (*Myrcianthes pungens* y *Piper amalago*) son exclusivas del mismo (Tabla IX), mientras que para MF y BT ninguna de las especies indicadoras resultaron exclusivas. Si se elevase el nivel de significación a $p < 0,1$, una especie más (*Brunfelsia australis*) resultaría indicadora y exclusiva para el BR ($p = 0,072$).

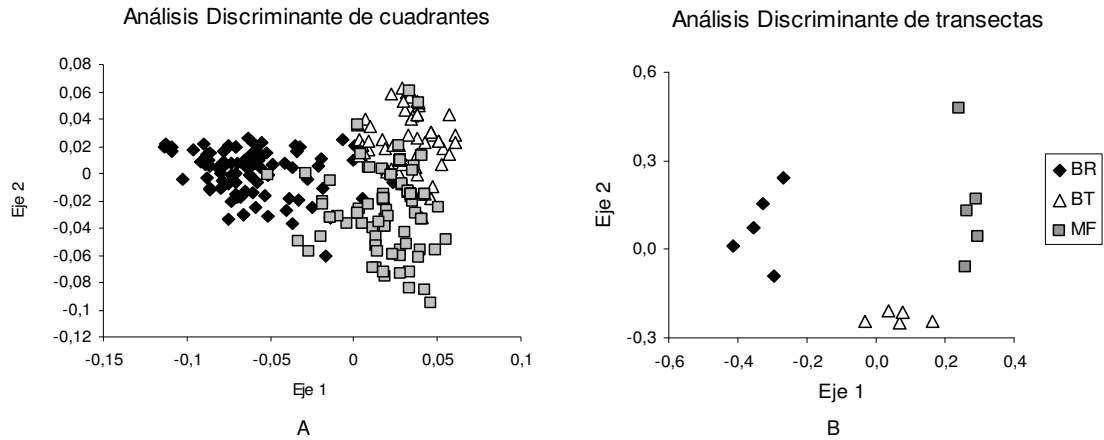


Figura 17. Gráficos del Análisis de Discriminación Canónica (CAP) de los censos florísticos en los tres tipos de bosques: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF). A: Discriminación de cuadrantes censados (1 m²). B: Discriminación de transectas (25 m²).

Bosques	Censos asignados al BR (%)	Censos asignados al BT (%)	Censos asignados al MF (%)
BR	80	12,8	7,2
BT	0	85,6	14,4
MF	5,6	41,6	52,8

Tabla VIII. Asignación de los censos florísticos a cada uno de los bosques: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF), a través del programa CAP.

Especie	Abundancia relativa (%)			Frecuencia relativa (%)			VISP	Bosque	p
	BR	BT	MF	BR	BT	MF			
<i>Myrcianthes pungens</i>	100			100			100,0	BR	0,004
<i>Piper amalago</i>	100			100			100,0	BR	0,004
<i>Trichilia catigua</i>	98	2		100	20		98,3	BR	0,004
<i>Holocalyx balansae</i>	97	3		100	20		96,7	BR	0,004
<i>Trichilia elegans</i>	94	6		100	40		93,5	BR	0,006
<i>Capparis flexuosa</i>	92	8		80	20		73,3	BR	0,023
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	86	14		80	20		68,6	BR	0,050
<i>Patagonula americana</i>	77	23		80	40		61,5	BR	0,034
<i>Eugenia moraviana</i>	26	74		100	100		73,7	BT	0,006
<i>Acacia praecox</i>		61	39		100	80	61,0	BT	0,040
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>		15	85		20	80	68,0	MF	0,049

Tabla IX. Lista de especies con valor indicador significativo ($p < 0,05$), su abundancia y frecuencia relativa para cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF); y el Valor Indicador resultante (VISP).

Asociación de la composición florística con las variables ambientales

El Análisis de Discriminación Canónica de los censos florísticos considerando los datos de las variables estructurales y ambientales no evidenció una separación de los bosques estudiados (nivel de significación= 0,06). En la figura 18 puede observarse la ordenación de los cuadrantes (Fig. 18 A) y de las transectas (Fig.18 B) de los tres tipos de bosques.

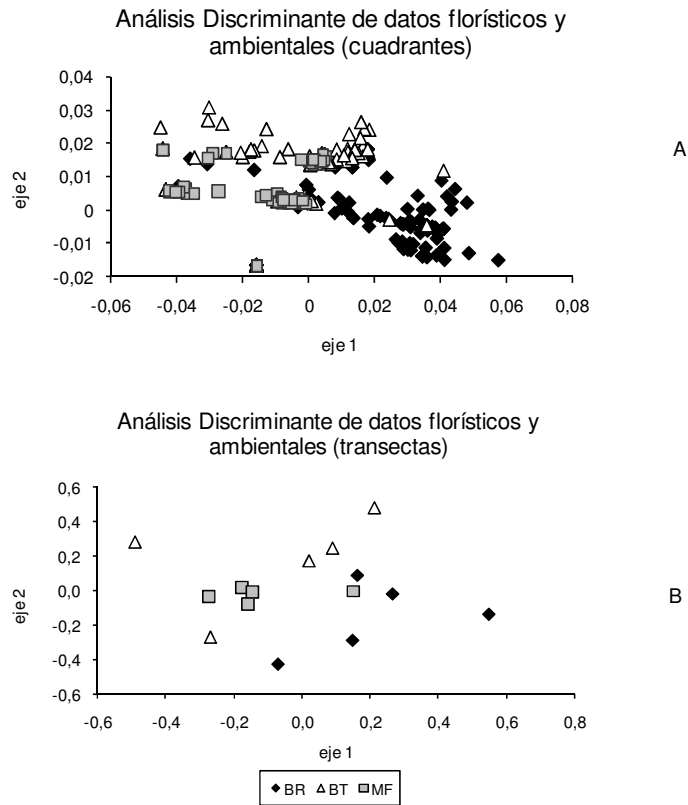


Figura 18. Análisis de Discriminación Canónica de los datos florísticos asociados a las variables estructurales y ambientales cuantitativas, de los cuadrantes (A) y las transectas (B) de cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF).

DISCUSIÓN

Características estructurales y ambientales de los bosques estudiados

El sector oriental del Gran Chaco argentino es probablemente el que ofrece mayores dificultades para su comprensión, tanto desde el punto de vista de su vegetación y fitogeografía como de su ecología, debido a la notable heterogeneidad ambiental. Sometido en general a un clima subtropical húmedo, sufre ciclos de anegamiento-sequía que constituyen la clave racional para la comprensión de la dinámica de su vegetación (Biani *et al.* 2005). Los bosques descriptos por Morello & Adámoli (1967) y Lewis (1991) para el Chaco Oriental, siguen un gradiente de humedad y salinidad correlacionado con la posición topográfica, aumentando la riqueza de especies en el estrato arbóreo hacia los sitios de mayor elevación. En cuanto a los bosques presentes en la Reserva El Bagual, al sudeste de Formosa, Maturo (2009) establece la existencia de diferencias florísticas y fisonómicas entre los mismos y plantea la posibilidad de que exista un gradiente ambiental que determine las mismas.

Al estudiar el banco de renovales, y las características ambientales y estructurales de estos bosques, se encontró que la mayoría de estas variables permitirían ordenarlos en un gradiente que se corresponde con su ubicación en el área de estudio. Es así que cuando se comparó la cobertura del canopy de los tres tipos de bosques se observó que existe una gradación de la misma entre estos bosques, que se correspondería con la distribución en el espacio físico. De manera coincidente con lo expuesto por Lewis (1991) para bosques pertenecientes a la

Cuña Boscosa Santaefecina (sector sudeste del Chaco Húmedo argentino), el Bosque Ribereño, que se ubica en las zonas topográficamente más altas y cercanas a los cursos de agua, presentó el grado de mayor cobertura de canopy, mientras que el Monte Fuerte, que se ubica en el extremo opuesto del gradiente topográfico, presentó el grado de menor cobertura del canopy (Fig. 4 A). El Bosque Transicional, que se encuentra cercano al Bosque Ribereño, en áreas topográficamente más bajas y alejadas de los cursos de agua, posee una cobertura del canopy intermedia entre éste y el Monte Fuerte, al igual que su ubicación en el gradiente topográfico. De esta manera, se observó que el Bosque Ribereño presentó la mayoría de sus áreas con un 75% de cobertura del canopy, y el resto de las áreas con el 50% y el 100% de cobertura (Fig. 4 B). El Bosque Transicional presentó la mayoría del canopy con un 50% de cobertura, y el resto se distribuyó entre el 25% y el 75%. Finalmente, en el Monte Fuerte se observó una mayor variedad de porcentajes de cobertura, que van desde el 0% al 75%, presentando la mayoría de las áreas un canopy del 25% y 50% de cobertura (Fig. 4 B). Estos resultados coinciden con lo hallado por Lewis (1991), Lewis *et al.* (1994), Lewis *et al.* (1997) y por Wenzel & Hampel (1998) para los bosques denominados ‘quebrachales’ y ‘bosques fuertes’ en el sureste de la provincia fitogeográfica del Chaco, donde también se ordenan en un gradiente topográfico y se diferencian por su fisonomía.

De manera coincidente con el grado de cobertura del canopy, los bosques presentes en la Reserva El Bagual pueden ser ordenados en un gradiente según la altura alcanzada por el dosel. En este caso, el Bosque Ribereño y el Bosque Transicional fueron más altos que el Monte Fuerte (Fig. 4 C) y a su vez, aunque sin presentar diferencias significativas, el Bosque Ribereño resultó ser superior en altura

promedio al Bosque Transicional. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Maturo (2009) para estos mismos bosques.

La cantidad de hojarasca también resultó diferente entre los tres tipos de bosques y se presenta como una variable que acompaña a las anteriores en el ordenamiento de estos bosques a lo largo de un gradiente. La mayor cantidad de hojarasca encontrada en el Bosque Ribereño podría deberse a la presencia de una mayor abundancia de individuos leñosos adultos, a la calidad y tamaño de sus hojas, o a las diferencias en las condiciones ambientales a nivel del suelo, como factores intervinientes en los procesos de descomposición. A su vez, estos resultados corroboran lo hallado para la variable ‘cobertura del canopeo’, ya que dicho canopeo es el que aporta el material encontrado. Por otro lado, el Bosque Transicional y el Monte Fuerte presentaron similar cantidad de hojarasca, superando en pequeña medida el primero al segundo (Fig. 4 D).

La cobertura del sotobosque es otro factor que permitió diferenciar los tres bosques bajo estudio. En este caso, el mayor porcentaje de cobertura del sotobosque en el Monte Fuerte podría estar relacionado al bajo grado de cobertura de canopeo de este bosque (Fig. 4 E). Los otros bosques presentaron un sotobosque menos denso, y no se diferenciaron significativamente entre sí en su porcentaje de cobertura (Fig. 4 E). En el Bosque Ribereño no se encontraron diferencias significativas entre los componentes del sotobosque (Fig. 5 A), pero la frecuencia de especies Bromeliáceas fue, junto con la de ‘ramas’, mayor al resto de las categorías, aunque ninguna de ellas representó un alto grado de cobertura (Fig. 5 B). Esto podría deberse a que en el Bosque Ribereño solo está presente la especie bromeliácea *Pseudananas sagenarius* (‘Ps’, Fig. 6), cuya arquitectura no

representa un alto grado de cobertura en el sotobosque (obs. pers.) y, por otro lado, las ramas que se encontraron desprendidas de los árboles fueron de pequeño porte. La presencia de la especie *Pseudananas sagenarius* en el Bosque Ribereño estaría relacionada con la adaptación de ésta a lugares umbrófilos, dado que el grado de cobertura del canopeo es alto, lo que podría determinar, a su vez, la morfología de hojas relativamente angostas y delgadas de dicha especie (obs. pers.).

En el Bosque Transicional la principal cobertura del sotobosque, tanto en porcentaje (Fig. 5 A) como en frecuencia (Fig. 5 B), fue dada por las dos especies de Bromeliáceas presentes, *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* (Fig. 6 A y B). Similar situación se observó en el Monte Fuerte, donde las Bromeliáceas presentaron un alto porcentaje de cobertura (Fig. 5 A) y gran frecuencia (Fig. 5 B). En el caso de los musgos, si bien en los casos donde se encontraron ocupaban un gran porcentaje de la superficie (Fig. 5 A), éstos se dieron en una muy baja frecuencia (Fig. 5 B). Entre las especies de Bromeliáceas presentes en el Monte Fuerte se encuentran las mismas que en el Bosque Transicional, más *Bromelia hieronymi*, las que conjuntamente representaron el mayor grado de cobertura y frecuencia en el sotobosque (Fig. 6 B). Se estima que la posibilidad de una mayor entrada de luz al Monte Fuerte, por ser éste un bosque de canopeo abierto, permitiría el desarrollo de las citadas especies Bromeliáceas que, debido a su arquitectura, representan una densa cobertura en el sotobosque (obs. pers., Lewis y Pire 1981, Barberis 1998, Marino y Pensiero 2003, Barberis *et al.* 2005, Maturo 2009). Cabe destacar que al considerar el porcentaje de cobertura y frecuencia de especies Bromeliáceas en los tres tipos de bosques (Fig. 6), se observa un gradiente que va desde valores pequeños de estas variables en el Bosque Ribereño, hacia

valores mayores de las mismas en el Monte Fuerte, quedando el Bosque Transicional con valores intermedios a estos bosques. De esta manera, la cobertura del sotobosque por especies Bromeliáceas se presenta como otra variable acorde a la distribución de los bosques en el gradiente topográfico.

Por otro lado, Lewis (1991) y Barberis *et al.* (1998) establecieron, para el ‘quebrachal’, que la superficie del suelo está dividida en microzonas acordes con el microrelieve, la humedad y la presencia de Bromeliáceas (*Bromelia serra* y *Aechmea distichantha*), y que la distribución de las especies y los individuos varía en las diferentes microzonas. En el presente trabajo, tanto el Bosque Ribereño como el Bosque Transicional no mostraron diferencias significativas entre las clases de microrelieves presentes dentro de cada uno (Fig. 7 A y B), lo que indicaría que no existe un tipo de topografía interna dominante en los mismos. Por otra parte, en el Monte Fuerte se observó la presencia en mayor grado de microrelieves plano y convexos, y cóncavos en menor grado (Fig. 7 C), lo que señala una topografía local accidentada e irregular. Esto es coincidente con lo encontrado por Lewis (1991) y Barberis (1998) para comunidades del sur del Chaco Oriental (Cuña Boscosa santafecina) que se encuentran distanciadas por 500 km aproximadamente. Una de las causas del microrelieve y la topografía accidentada de los bosques de linaje chaqueño, como el Monte Fuerte, es asignada a las interacciones vegetación-suelo y animales-suelo, como las halladas por Lewis *et al.* (1991) y Pire *et al.* (1991) en los Bajos Submeridionales del norte de Santa Fe. Tal podría ser el caso de la presencia de hormigas de la especie *Atta vollenweiderii*, que construyen grandes nidos de varios metros de diámetro y hasta medio metro de alto aproximadamente y que poseen características ambientales diferentes al suelo donde están contruidos

(Anexo I E), por lo que con frecuencia proveen un micrositio para el establecimiento de plantas que no podrían crecer en el suelo circundante (Jonkman 1978, Farji-Brener & Illes 2000, Barberis *et al.* 2005, Sosa & Brazeiro 2010). Se suma a esto un cambio de características en este tipo de hormigueros cuando son abandonados por la colonia o ésta perece, lo cual provoca su posterior caída o hundimiento y genera así una microtopografía del suelo muy irregular (Lewis 1991). Estos factores y sus interacciones resultan en una muy alta heterogeneidad ambiental que provee diferentes sitios seguros o nichos de regeneración para diferentes especies, lo cual a su vez provoca una alta heterogeneidad florística interna (Lewis 1991).

Los resultados obtenidos en el presente estudio, respecto a las características estructurales y ambientales de los tres tipos de bosques, y las diferencias entre ellos, confirman las predicciones planteadas. El Bosque Ribereño resultó ser el bosque de mayor magnitud en cuanto a su cobertura y altura del canopy, y producción de hojarasca, y ocurrió lo contrario con el Monte Fuerte. El Bosque Transicional, tal como se preveía, presentó características ambientales intermedias, asemejándose en algunas de ellas a uno u otro de los dos bosques restantes. Es así que, respecto a la altura del canopy y cobertura del sotobosque, el Bosque Transicional se asimiló más al Bosque Ribereño, y en cuanto a la cantidad de hojarasca y la cobertura por especies Bromeliáceas no se diferenció significativamente del Monte Fuerte. La cobertura del canopy lo colocó en una posición intermedia, sin diferenciarse de ninguno de los dos bosques.

Por otro lado, al considerar aspectos biogeográficos y coincidiendo con lo planteado por Lewis (1991), Biani *et al.* (2005) y Maturo (2009), se observó que de los bosques bajo estudio, aquellos pertenecientes al linaje amazónico, como el

Bosque Ribereño y el Bosque Transicional, presentan una fisonomía más alta y cerrada, mientras que aquellos que pertenecen al linaje chaqueño, como el Monte Fuerte, son bosques relativamente bajos, con una estructura más abierta y heterogénea.

Asociación entre distintas variables estructurales y ambientales

Al realizar el Análisis Discriminante con las variables estructurales y ambientales, y teniendo en cuenta las diferencias obtenidas en la comparación de las mismas en los tres tipos de bosques, se infiere que la separación del Bosque Ribereño en el agrupamiento de las transectas (Fig. 8 B) estaría determinada principalmente por las variables *cobertura del canopeo*, *altura del canopeo* y *peso seco de hojarasca* (Tabla III).

Al estudiar las asociaciones entre variables estructurales y ambientales dentro de cada bosque por separado, se encontró que en el Bosque Ribereño la cobertura y altura del canopeo se asociaron positivamente con la cantidad de hojarasca y con la cobertura por la especie bromeliácea presente, *Pseudananas sagenarius*, (Tabla IV), lo que por un lado, sugiere que dicha especie se desarrollaría mejor en áreas de menor luminosidad de este bosque y, por otro lado, que es esperable encontrar que en las áreas de mayor cobertura de canopeo, la cantidad de hojarasca producida sea mayor. De manera complementaria, la cantidad de hojarasca en este bosque y la cobertura de Bromeliáceas resultaron positivamente asociadas. A su vez, la asociación positiva encontrada entre el porcentaje de cobertura total del sotobosque y la cobertura de Bromeliáceas indica que, en las áreas donde se encuentran

presentes, éstas son las que representan el mayor porcentaje de cobertura del sotobosque. Se observó, además, que ningún tipo de microrelieve en este bosque estaría relacionado de manera diferencial con la cobertura del sotobosque o la cobertura de la especie *Pseudananas sagenarius* (Fig. 9). Estas observaciones coinciden con lo encontrado por Grol (2005) en bosques secos tropicales del este de Bolivia, en cuanto a la cobertura del sotobosque por esta Bromeliácea terrestre, aunque en dicho estudio se observó mayor abundancia en las áreas más elevadas del bosque, que poseen menor porcentaje de humedad del suelo. Este hecho no fue evidenciado en la presente tesis.

En el Bosque Transicional, la cobertura del canopeo se presentó como una variable relacionada positivamente con la altura del mismo y con la producción de hojarasca (Tabla V), por lo que, en este bosque, las especies que representan una mayor altura del canopeo serían además las que determinan un mayor grado de cobertura. Se halló además que la cobertura total del sotobosque se relacionó de manera negativa con la cantidad de hojarasca y positiva con la cobertura de Bromeliáceas, lo que indica, por un lado, que las Bromeliáceas presentes en este bosque constituyen un factor importante en la cobertura del sotobosque, y por otro lado, que dichas especies se desarrollan en áreas de mayor luminosidad, donde la cobertura del canopeo es más abierta y por lo que es probable que la cantidad de hojarasca sea menor.

Lo mismo que para el Bosque Transicional, se observó en el Monte Fuerte en cuanto a la asociación positiva entre la altura y cobertura del canopeo y la cantidad de hojarasca. También se halló para este bosque una asociación positiva de la cobertura total del sotobosque con la cobertura de Bromeliáceas, lo que indica la

importancia de estas especies en el sotobosque; y una asociación negativa con la cantidad de hojarasca. En relación a esto último, se estima que la presencia de áreas de canopy totalmente abierto con gran cobertura de la superficie por parte de especies herbáceas rastreras, aunque en baja frecuencia, puede haber influido en la falta de asociación positiva de la cobertura total del sotobosque con la cobertura de canopy y la cantidad de hojarasca, la cual sería esperable teniendo en cuenta el resto de las asociaciones positivas. Por otro lado, existió asociación positiva de la cobertura del canopy y de la cantidad de hojarasca con la cobertura de Bromeliáceas presentes en este bosque (Tabla VI). Esto indica que dichas especies se desarrollan mejor en las áreas con canopy más cerrado del Monte Fuerte, pero éste, en su gran mayoría, no supera el 50% de cobertura del canopy (Fig. 4 B).

Teniendo en cuenta lo anterior y que, por otro lado, las especies de Bromeliáceas presentes en el Monte Fuerte no se encuentran en el Bosque Ribereño, es de interés destacar que es probable que exista un rango de luminosidad óptimo diferente para el desarrollo de cada una de las especies de Bromeliáceas relevadas en estos bosques. De esta manera, la especie *Pseudananas sagenarius* sería la única capaz de desarrollarse en áreas de altas coberturas de canopy (de 75 % al 100%), mientras que las especies *Bromelia serra*, *Bromelia hieronymi* y *Aechmea distichantha* lo harían en zonas de canopy más abierto (Cavallero *et al.* 2009), tal como se presenta en el Bosque Transicional y el Monte Fuerte, pero a la vez estarían más relacionadas con las áreas de cobertura intermedia en estos últimos (entre el 50% y el 25% de cobertura) antes que con las áreas de canopy totalmente abierto.

Theunis *et al.* (2005) encontraron una asociación positiva entre la cantidad de hojarasca y la densidad de especies bromeliáceas presentes en las áreas más elevadas de cierto tipo de bosque del Parque Nacional Pilcomayo (Formosa, Provincia de Argentina). En el presente estudio se observan asociaciones semejantes en dos de los tres tipos de bosques estudiados: Bosque Ribereño y Monte Fuerte. De todas maneras, los citados autores estiman que esos resultados podrían deberse a que las áreas convexas, donde las Bromeliáceas se alojan en mayor densidad, no se ven sometidas a los efectos de las inundaciones periódicas que sufre ese ambiente, permitiendo que la hojarasca quede acumulada allí; mientras que en las áreas más bajas de esos bosques, ésta sería arrastrada por la corriente de agua. En el presente trabajo de tesis, la asociación entre la cantidad de hojarasca y la cobertura de Bromeliáceas se relacionó en mayor medida a la asociación existente entre ambas variables con la cobertura del canopy. De esa forma, para los bosques donde las especies de Bromeliáceas se desarrollaron mejor en las áreas de mayor cobertura del canopy (Bosque Ribereño y Monte Fuerte), la asociación con la cantidad de hojarasca fue positiva.

Slot & Poorter (2007) propusieron que al observar un gradiente a gran escala, donde se presentan diferencias en la cantidad de precipitación a lo largo del mismo, los bosques situados en el extremo seco del gradiente sufren fuertes sequías anuales, y los bosques tropicales húmedos situados al medio del “*continuum*” se ven también sometidos a períodos secos estacionales, aunque menos frecuentes y severos. De esta forma, y tal como lo expuso Lewis (1991), la distribución de los bosques del Chaco Húmedo sigue un gradiente de humedad del suelo y salinidad correlacionado con la altura topográfica. No obstante, en el caso bajo estudio, las

condiciones climáticas son las mismas para los tres bosques, ya que éstos se encuentran a escasa distancia entre sí o son linderos, y por lo tanto los ciclos climáticos secos o húmedos no varían entre ellos. Sin embargo, como se ha visto, se presenta una marcada diferencia estructural y fisonómica entre dichas comunidades, lo que da lugar a pensar que la dinámica superficial del agua y la disponibilidad de la misma para las plantas podrían ser factores que influyan en el establecimiento y desarrollo de las especies leñosas, y por lo tanto ser posibles causas de dichas diferencias, que se sumarían al hecho intrínseco de la presencia de distinto tipo de suelo para cada bosque. Con respecto a esto último no puede descartarse, además, la influencia de la salinidad, ya que se conoce el efecto negativo de su elevada concentración sobre la germinación de semillas de algunas de las especies aquí estudiadas (Carnevale *et al.* 2004, Leihong *et al.* 2008).

Riqueza, diversidad y abundancia

En el banco de renovales de los tres tipos de bosques estudiados se encontró que el número de especies arbustivas es mayor al número de especies arbóreas. En cuanto a la abundancia de renovales de ambos hábitos de crecimiento ocurrió lo mismo en el Bosque Transicional y en el Monte Fuerte, mientras que en el Bosque Ribereño el número de renovales de éstos fue similar. Este patrón indica que en dicho bosque, a pesar de que el número de especies de renovales arbóreos fue menor al de arbustos, estos últimos no serían dominantes del banco de renovales, ya que en términos de abundancia no se hallaron diferencias significativas. Esto estaría dado por una mayor producción de renovales de las especies arbóreas

presentes, que arbustivas. Por otro lado, en los otros dos bosques, las especies arbustivas jugarían un papel representativo tanto en la diversidad como en la estructura del banco de renovales. Esta característica se hace evidente a la hora de transitar dentro de cada tipo de bosque, ya que donde la abundancia de especies arbustivas es mayor, existe un gran impedimento para atravesar dichas áreas, mientras que en el caso del Bosque Ribereño, donde la abundancia de dichas especies es menor, el sotobosque no ofrece gran resistencia al tránsito (Maturo 2009 y obs. pers.).

El ordenamiento de la tabla de abundancias por especies como una tabla fitosociológica clásica (Anexo II A), permitió conformar seis grupos florísticos bien definidos de renovales de las especies leñosas de los bosques aquí estudiados. El Grupo 1 de especies de tipo 'generalista', corresponde a renovales que están presentes en los tres tipos de bosques simultáneamente, y efectivamente algunas de estas especies son generalistas presentes en la vegetación chaqueña en sentido amplio y particularmente del Chaco Húmedo, tales como *Allophylus edulis*, *Eugenia uniflora* y *Achatocarpus praecox* (Prado 1993a & b).

Por su parte, los Grupos 2 y 3 consisten de especies cuyos renovales se observaron en dos tipos de bosques a la vez; en ambos casos se trata de unidades de bosques física y topográficamente linderos, lo cual explica la presencia de estas especies en ambos, a pesar de que en algunos casos se trata de especies prácticamente exclusivas (al estado adulto) en uno de ellos. Ejemplos de esto último son los casos de *Handroanthus heptaphyllus* y *Guettarda uruguensis* (ver el presente trabajo vs. Maturo 2009). El Grupo 2 presenta renovales de especies que pertenecen al BR y al BT, mientras que el Grupo 3 consiste de especies compartidas

entre el BT y al MF. Es de destacar que no se logró establecer un grupo específico de especies compartidas entre el BR y el MF, lo cual por un lado se justifica lógicamente por la ausencia de contacto físico de ambos bosques (dentro de los límites de este estudio), y por el otro por encontrarse en los extremos más distantes del gradiente y en consecuencia con características ambientales relativamente opuestas. Los Grupos 4, 5 y 6 muestran los renovales de especies exclusivas para cada bosque (BR, BT y MF respectivamente), que permiten caracterizar a cada una de estas unidades con claridad, aún a pesar de la notable diferencia en número de especies entre ellos (BR: 20; MF: 11; BT: 4).

La cantidad de cuadrantes vacíos (i.e.: cuadrantes en los que no se hallaron renovales de especies leñosas) encontrados en cada tipo de bosque podría arrojar indicios de la heterogeneidad en la distribución de la abundancia de renovales en cada uno de ellos o de la dispersión de los individuos en el espacio. Dado que el Bosque Ribereño presentó menor frecuencia de cuadrantes vacíos (Fig. 12), podría postularse que es un bosque más homogéneo, mientras que en el Monte Fuerte se presentó la mayor cantidad de cuadrantes vacíos, indicando una distribución más heterogénea o dispersa de los individuos. Estos resultados coinciden con lo hallado por Lewis (1991), Wenzel & Hampel (1998) y Barberis *et al.* (2002) para otros bosques del Chaco Húmedo. Por otra parte, el Bosque Transicional se presentó como de heterogeneidad intermedia, ya que la frecuencia de cuadrantes vacíos no se diferenció de los otros dos tipos de bosques. La mayor heterogeneidad del Monte Fuerte podría ser consecuencia de su alta heterogeneidad ambiental (microrelieves), así como por la presencia de gran cantidad de hormigueros, según lo postulado por Lewis (1991), Barberis *et al.* (1998), Barberis & Lewis (2005), Biani *et al.* (2005). Por

otro lado, la distribución de especies de renovales en cada tipo de bosque no resultó azarosa ni uniforme en este trabajo, al igual que en los estudios previos realizados por Wenzel & Hampel (1998) y Barberis *et al.* (2002) en bosques del sur del Chaco Húmedo y por Engelbrecht *et al.* (2007) para bosques tropicales, lo que señalaría la presencia de algún otro factor interviniendo en la distribución de las especies en el ambiente. En este sentido, se evidencia la necesidad de estudios experimentales que evalúen la relación de las especies de cada tipo de bosque con los factores ambientales potencialmente limitantes de su distribución.

Para medir la heterogeneidad florística del banco de renovales de los bosques, resulta de utilidad la consideración de la beta diversidad. Al resultar ésta mayor en el Bosque Transicional, y menor en el Bosque Ribereño, podría pensarse que el primero es más heterogéneo que el segundo, siendo en este caso el Monte Fuerte de heterogeneidad intermedia entre ambos. La mayor heterogeneidad florística interna encontrada para el Bosque Transicional podría ser consecuencia de la gran variedad de condiciones ambientales presentes en dicho bosque, como áreas de canopy muy abierto o muy cerrado (Fig. 4 B), y frecuencia similar de tipos contrastantes de microrelieves (Fig. 7 B). El mayor valor de beta diversidad para el Bosque Transicional se complementa, a su vez, con el hecho de que este bosque se presentó como el menos equitativo de los tres, ya que ambos factores brindan información acerca de la variabilidad florística interna del bosque.

La abundancia de renovales y la riqueza específica también permitieron ubicar a los tres bosques en el gradiente que se corresponde con los datos ambientales y su ubicación topográfica, tal como se postuló en las predicciones de este trabajo. De esta manera, el Bosque Ribereño se presentó como el de mayor

abundancia y riqueza (Fig. 13 A y B), mientras que el Bosque Transicional está en una posición intermedia entre el Bosque Ribereño y el Monte Fuerte en cuanto a su abundancia, pero no se diferencia significativamente de este último en su riqueza (Fig. 13 B). Puede observarse que en relación al número de especies, el Bosque Transicional y el Monte Fuerte no difieren significativamente entre sí (Fig. 13 B), lo cual no concuerda con lo predicho; no obstante, sí lo hacen en cuanto al número de renovales presentes (Fig. 13 A), por lo que el Bosque Transicional puede considerarse como un bosque más denso que el Monte Fuerte. De este modo se confirma la ubicación intermedia adjudicada al Bosque Transicional en el presente trabajo, respecto del Bosque Ribereño y el Monte Fuerte. En cuanto a los índices de diversidad de Shannon y equitatividad no se hallaron diferencias significativas entre los bosques (Fig. 13 C y D), indicando que la relación entre el número de especies presentes y la abundancia de renovales de las mismas sería similar para los tres bosques.

No obstante, debe tenerse en cuenta que se está comparando la diversidad de comunidades con diferente composición florística, por lo que dicha comparación podría arrojar un resultado poco útil a los fines de caracterizar las diferencias entre los bosques. Es opinión de la autora que los índices de diversidad resultan de mayor utilidad cuando se comparan muestras de similar composición florística, dado que se evaluará la abundancia, riqueza y equitatividad del mismo tipo de ensambles, y la información obtenida será verdaderamente comparable. No así cuando se comparan muestras de distinta naturaleza (v.g. bosques de distinto linaje), donde lo que determina las diferencias es principalmente la composición florística. Podrían resultar

valores de diversidad iguales, pero si las especies son distintas, los bosques serán diferentes.

En el análisis de rarefacción (Fig. 11 A), en cambio, la riqueza entre bosques es comparada a un mismo nivel de abundancia. A pesar de que el Bosque Ribereño es naturalmente más abundante y rico en especies (Fig. 13 A y B), mediante dicho análisis no puede afirmarse que sea diferente de los demás bosques al nivel de abundancia considerado, que correspondió a la abundancia del Monte Fuerte (menor número de individuos). Para poder detectar diferencias entre los bosques según este método, debería elevarse el número de muestras censadas en los tres tipos de bosques, dado que con el muestreo realizado no se ha llegado a una meseta en las curvas de riqueza-abundancia de ninguno de ellos.

Asociación entre el número de renovales y las variables estructurales y ambientales

Al evaluar la asociación del número de renovales con las variables estructurales y ambientales dentro de cada bosque, puede observarse cómo estaría influyendo cada parámetro en la distribución de la abundancia interna de cada uno de ellos. Por ejemplo, dentro del Bosque Ribereño no se obtuvo correlación significativa entre el número de renovales y el porcentaje de cobertura del canopy (Fig. 14 A). Esto podría deberse a que la unidad de bosque censado no presentó áreas de claros de tamaño significativo como para generar situaciones contrastantes de ingreso lumínico y provocar diferencias en el reclutamiento, como las encontradas por Placci (1995) para un bosque geográficamente cercano. Lo mismo ocurrió con la topografía interna del Bosque Ribereño (Fig. 15 A), donde no se

encontró efecto significativo de la misma sobre la abundancia; si bien se observa que la mayoría de los renovales censados se ubican en zonas planas o altas de este bosque (Fig. 15 A), esto podría deberse a que dichas áreas fueron las más frecuentes, como ya se indicó anteriormente (Fig. 7 A). Por otro lado, la altura del canopy en este bosque es un factor que se asoció negativamente a la abundancia de renovales (Fig. 14 B), lo que podría ser explicado por la disminución de la llegada de luz al sotobosque a medida que el canopy está a mayor altura. Otro factor que actuaría como un impedimento dentro del bosque para el reclutamiento de renovales es la cantidad de hojarasca (Fig. 14 C). Esto podría deberse a que grandes cantidades de hojarasca representarían un obstáculo físico para la germinación de las semillas, sobre todo para las semillas más pequeñas (George & Bazzaz 1999, Dalling 2004, Royo & Carson 2006). A su vez, la hojarasca representaría un impedimento más para la llegada de luz a la superficie del suelo, en un tipo de bosque donde la disponibilidad lumínica en el sotobosque ya se ve limitada por la gran altura y cobertura del canopy (Royo & Carson 2006).

Mientras que en el presente estudio *Pseudananas sagenarius* sólo fue encontrada en el Bosque Ribereño, otros trabajos documentan la presencia de la misma en diferentes unidades de bosques. Morello & Adámoli (1967) mencionan que esta especie está presente en los bosques por ellos denominados ‘Selva de Ribera’ y ‘Bosque Alto’ que, por los datos aportados, se estima que se corresponderían con lo que aquí llamamos ‘Bosque Ribereño’ y ‘Bosque Transicional’, respectivamente. Asimismo, Wenzel & Hampel (1998) encontraron *Pseudananas sagenarius* en un bosque del Chaco Húmedo que, tal como se describe, estaría más cercano también a lo que aquí se denominó Bosque Transicional. Por otro lado, Theunis *et al.* (2005)

encontraron a esta especie en un bosque que llamaron 'Monte Fuerte', presente en el Parque Nacional Pilcomayo, hacia el norte de la provincia de Formosa (Argentina). Se piensa que la unidad descrita en dicho trabajo también podría asemejarse a lo que aquí se denominó como Bosque Transicional. Como se observa, la falta de homogeneidad en la denominación de los diferentes tipos de bosques presentes en el Chaco Húmedo dificulta la comparación de la composición florística de los mismos. También debe contemplarse la posibilidad de que haya podido haber un error de identificación de la especie involucrada.

Por otro lado, en el Bosque Transicional la cobertura del canopy es un factor que favorecería el reclutamiento de renovales (Fig. 14 A), mientras que la cobertura del sotobosque tendría el efecto contrario (Fig. 14 D). Esto puede deberse a que dicho bosque es más abierto, y en consecuencia, en aquellas áreas donde la entrada de luz es mayor, el sotobosque es más desarrollado; o bien, unas pocas especies del mismo con gran tasa de crecimiento o reproducción vegetativa pueden convertirse en dominantes y constituir un factor limitante para el reclutamiento (Royo & Carson 2006). En aquellas partes de este bosque donde el canopy es menos abierto, probablemente el sotobosque sea menos denso y el desarrollo de especies arbóreas pueda ser mayor.

Coincidentemente con lo que ocurre en el Bosque Transicional, la cobertura del canopy se presentó como un factor favorable para el reclutamiento de renovales en el Monte Fuerte (Fig. 14 A). Esto indica que en los sitios más abiertos de este bosque se presenta menor cantidad de renovales. Además, la presencia de hojarasca y la cobertura de especies Bromeliáceas tendrían un efecto favorable similar (Fig. 14 C y E). Se entiende que al ser el Monte Fuerte un bosque con menor

altura y cobertura del canopeo, las áreas cubiertas por el mismo, al igual que la protección brindada por las Bromeliáceas presentes, y la escasa hojarasca que allí se encuentra, permitirían conservar la humedad en la superficie del suelo, generando ambientes más propicios para el reclutamiento de renovales. Esto concuerda con lo planteado por Vieira & Scariot (2006) para bosques secos tropicales, donde encontraron que la germinación y el establecimiento temprano son favorecidos en las áreas sombreadas de los mismos. Por otro lado, y coincidiendo con lo encontrado por Barberis *et al.* (2002) en 'quebrachales' del sur del Chaco Húmedo, en las áreas más elevadas (convexas) de este tipo de bosque es donde se encontró el mayor número de renovales de especies leñosas (Fig. 15 C). Se estima que ello estaría relacionado con el resguardo que esas áreas representan a las inundaciones periódicas a las que está sometido este ambiente.

A partir de los resultados de esta tesis, se estima que la distribución de especies de renovales en los distintos bosques del Chaco Húmedo formoseño responde a diferencias entre éstos en su cobertura del canopeo, cobertura del sotobosque y en su posición topográfica y micro-relieves locales, factores que podrían determinar una disponibilidad hídrica diferente en relación a la posibilidad de llegada y a la permanencia del agua en el suelo. Sin embargo, se han propuesto para ciertos tipos de bosques (e.g. tropicales) otros factores que pueden co-variar con la disponibilidad de agua como para generar dichos patrones observados, tales como disponibilidad de nutrientes, la herbivoría y la presión de patógenos (Engelbrecht *et al.* 2007), los que no han sido contemplados en el presente estudio.

Composición Florística

Entre las familias más abundantes en el banco de renovales se encuentran *Fabaceae* y *Myrtaceae* para los tres bosques, y se agregan *Meliaceae* para el Bosque Ribereño y *Anacardiaceae* para el Monte Fuerte. Se encuentran también estas familias entre las de mayor riqueza específica para el banco de renovales de estos bosques. Todas las familias presentes en el banco de renovales de los tres tipos de bosques estuvieron también entre las presentes en el estrato adulto (Maturó 2009).

Si bien existen diferencias entre los bosques en cuanto a la abundancia y riqueza del banco de renovales, la diferencia fundamental radicó en la composición florística del mismo, tal como se predijo. Si bien tanto el análisis de clasificación como el discriminante de transectas con datos florísticos muestran claramente la separación de los tres bosques, se observó que la composición florística del banco de renovales del Monte Fuerte se asemejó en gran proporción a la del Bosque Transicional, ya que un gran porcentaje de la asignación de los censos en el primero fue compartida con este último (análisis canónico, CAP; Tabla VIII). Esto podría deberse a que en el Bosque Transicional el porcentaje de cobertura del canopy permite el desarrollo de especies que también se desarrollan en el Monte Fuerte, mientras que no pueden prosperar las especies umbrófilas que se presentan en el sotobosque del Bosque Ribereño. Se ha establecido que en bosques tropicales y subtropicales la disponibilidad de luz es un recurso limitante para la mayoría de las especies de árboles al estadio de plántula (Augspurger 1984, Battaglia *et al.* 2000, Coomes & Grubb 2000, McLaren & McDonald 2003, Norden *et al.* 2007). Asimismo,

también el tipo de radiación influiría positiva o negativamente en el reclutamiento. La radiación directa transmitida influye significativamente en la mortalidad de plántulas y en la diversidad de reclutamiento y la radiación difusa influye significativamente en el número de plantas reclutadas (Norden *et al.* 2007). Por lo tanto se estima que tanto la posibilidad de entrada de luz, como la intercepción de la misma antes de llegar al sotobosque de los diferentes tipos de bosques estudiados, juegan un papel importante en la composición florística del banco de renovales, así como en la abundancia de individuos reclutados.

Especies Indicadoras

El Bosque Ribereño se presentó como el de mayor número (8) de especies exclusivas e indicadoras (Tabla IX), lo que refuerza su notable diferenciación de los demás bosques. La presencia de un menor número de especies indicadoras en el Bosque Transicional, de las cuales ninguna es exclusiva del mismo, podría señalar que éste posee una escasa singularidad, y que dichas especies resultaron indicadoras debido a su elevada abundancia. Por lo tanto, se considera al Bosque Transicional un bosque 'mixto' o transicional en su composición florística coincidiendo con lo planteado por Prado (1993a y b) y Maturo (2009). El Monte Fuerte posee una única especie indicadora que también se presentó en el Bosque Transicional pero con muy baja frecuencia (Tabla IX). En cambio, en el estrato adulto de estos bosques, 11 especies resultaron indicadoras en el Bosque Ribereño, dos en el Bosque Transicional y nueve en el Monte Fuerte (Maturo 2009), de las cuales seis son compartidas con el banco de renovales en el Bosque Ribereño, una

en el Bosque Transicional y una con el banco de renovales del Monte Fuerte (Anexo II B). Resulta de interés destacar, además, la presencia de dos especies tanto en el banco de renovales como en el estrato adulto, que se comportan como indicadoras de dos bosques diferentes para cada estrato. De esta manera, la especie *Patagonula americana* resultó indicadora para el banco de renovales del Bosque Ribereño, mientras que en el estrato adulto lo fue para el Bosque Transicional. Asimismo, la especie *Acacia praecox* fue indicadora para el banco de renovales del Bosque Transicional, mientras que en el estrato adulto lo fue para el Monte Fuerte. Puede observarse que, en ambos casos, la presencia de una especie indicadora del banco de renovales de un tipo de bosque y que se presenta como indicadora en el estrato adulto del bosque que le sigue en el gradiente natural (como ya se ha planteado anteriormente), indica en este caso una transición desde un bosque más cerrado (donde se encuentran como renovales), hacia un bosque más abierto en el cual se encuentran formando parte del estrato adulto. Esto podría indicar que estas especies poseen requerimientos diferentes para la germinación y establecimiento temprano, que para el crecimiento adulto (Schupp 1995).

Tal como plantean Pires de Mello Ribeiro & Felfili (2009) para especies leñosas de los bosques en galería del Distrito Federal (Brasil), las plántulas de algunas especies arbóreas no mostrarían diferencias en su respuesta a cambios en las condiciones ambientales de su hábitat, mientras que sí se observa respuesta diferencial a algunos factores ambientales (e.g. intensidad lumínica) al estado de adultez. De esta manera, dichas especies podrían encontrarse al estado de plántula en bosques más cerrados de los que luego se encontrarán al estado adulto, por lo que la intensidad lumínica estaría jugando un papel limitante para el crecimiento de

la planta luego de los estados tempranos de desarrollo. Se puede postular que esto es lo que estaría ocurriendo con las especies *Patagonula americana* y *Acacia praecox*. Algo similar es probable que ocurra con la palmera *Syagrus romanzoffiana*, ya que la misma aparece como indicadora del banco de renovales del Bosque Ribereño, pero no ocurre lo mismo para el estrato adulto. Se estima que dicha especie podría comportarse como umbrófila al estado de juvenil, representando gran porcentaje de la abundancia del banco de renovales, mientras que al estado adulto su abundancia estaría limitada por la presencia de claros o mayor entrada de luz desde el dosel.

Tanto la riqueza de familias como la de especies de adultos (Maturó 2009) superaron a la de renovales en los tres tipos de bosques (Anexo II C). Las diferencias entre riqueza de especies y familias de renovales y adultos podría deberse a la fenología de las especies, la producción de frutos y las condiciones ambientales particulares de cada año que estimulen o dificulten la producción y germinación de semillas (Norden *et al.* 2007). Podría haber, a su vez, algún factor ambiental que determinaría, a la madurez, comunidades fisonómica y estructuralmente diferentes. En este sentido, Engelbrecht *et al.* (2007) encontraron que la sensibilidad a la sequía explica mejor la distribución de los adultos que la de los juveniles en bosques tropicales, y observaron que la falta de humedad en el suelo no influye significativamente en el establecimiento de plántulas. Esto indicaría la probable existencia de un factor actuando como filtro ambiental, no para el reclutamiento, sino para el establecimiento después del estadio de plántulas.

Asociación de la composición florística con las variables estructurales y ambientales

Debido a que las variables estructurales y ambientales cuantitativas consideradas para el Análisis Discriminante de los censos florísticos no permitieron separar a éstos en los respectivos bosques (Fig. 18), se piensa que éstas no serían las variables que estén influyendo principalmente en la distribución de las especies en cada tipo de bosque. Se puede estimar que existe tal vez alguna otra variable no considerada en este estudio que esté determinando dicha distribución (e.g. humedad en el suelo). No obstante, Royo & Carson (2006) establecieron que el tipo y densidad del sotobosque juegan un papel importante en la diversidad y composición florística de los bosques adultos, ya que representa una fuerza selectiva en la regeneración del mismo, tanto en el reclutamiento de renovales, como en su posterior desarrollo. Es posible que, en el caso presente, el tipo de sotobosque, su densidad y su composición florística, así como la distribución del mismo en cada uno de los bosques, no solo esté influyendo en la abundancia de renovales, sino que probablemente intervenga en la composición florística del banco de renovales y, por lo tanto, del estrato adulto. Estudios de mayor detalle en cuanto a estas variables son necesarios para responder a esta hipótesis.

Por otro lado, se ha postulado que las diferencias florísticas entre bosques podrían estar relacionadas a la dispersión de propágulos y/o al establecimiento diferencial de renovales en cada uno (Dalling *et al.* 1998, Engelbrecht *et al.* 2007). No obstante, dada la proximidad física de los bosques aquí estudiados, se estima que algún otro factor ambiental estaría actuando como filtro para el establecimiento

de los renovales en cada tipo de bosque, y no así la posibilidad de dispersión de propágulos.

La heterogeneidad espacial y la distribución de las especies leñosas en 'quebrachales' de la Cuña Boscosa santafecina fueron analizadas por Barberis (1998) y Barberis *et al.* (2002), tomando como base una subdivisión espacial del sustrato en 'microzonas' en función de su microrelieve y grado de acumulación de humedad. En dicho estudio, los individuos presentaron una distribución agrupada en suelos altos y bien drenados, hecho que les permitió concluir que la heterogeneidad del suelo en esos bosques es el factor más importante que determina la distribución espacial de las especies. Por otro lado, dado que existe una relación inversamente proporcional entre entrada de luz y disponibilidad hídrica (Engelbrecht *et al.* 2007) y siendo el Monte Fuerte el bosque más abierto de los estudiados en el presente trabajo, sumado a su posición topográfica más baja y la poca capacidad de infiltración del suelo, lo que produce situaciones de inundación y sequía pulsátiles (Neiff 1986b y obs. pers.), se puede estimar, acordando con lo planteado por Placci (1995) para comunidades geográficamente cercanas, que este tipo de bosque posee una baja disponibilidad de agua útil en el suelo para las plantas. No obstante, existe la posibilidad de la presencia de galerías y cavidades subterráneas provocadas por la existencia de gran cantidad de poblaciones de hormigas, como ya se planteó anteriormente, que, sumado a la impermeabilidad del suelo, eviten que las plantas se encuentren en condiciones de anoxia a nivel de rizosfera, aunque la superficie se encuentre anegada (E.F. Pire, com. pers.).

Sería, por lo tanto, de gran interés realizar estudios experimentales para conocer el grado de tolerancia de las especies que se desarrollan en el Monte

Fuerte, tanto a condiciones de sequía como de anegamiento, y si tal tolerancia es mayor a la de las especies presentes en los otros dos bosques. Profundizar el conocimiento sobre la sensibilidad de las especies a la disponibilidad hídrica, como factor que influencia el patrón de distribución de éstas, ayudará, por otra parte, a precisar las predicciones de los cambios de vegetación bajo escenarios de cambio global, dado que si la disponibilidad de agua en el suelo condiciona la distribución de especies (Engelbrecht *et al.* 2007), entonces un cambio en el régimen de precipitación causado por el cambio climático alterará los patrones de distribución de especies y la estructura y composición de los bosques tal como se los conoce hasta hoy (Engelbrecht *et al.* 2007).

En el capítulo siguiente de la presente tesis, serán expuestos los resultados de la experiencia llevada a cabo con plántulas de especies pertenecientes a los tres tipos de bosques estudiados, donde se evaluó el crecimiento y la tolerancia de las mismas a condiciones controladas de 'sequía' e 'inundación', como un acercamiento al conocimiento de las condiciones que podrían influir en la regeneración de los bosques presentes en el área de estudio.

CONCLUSIONES

- A pesar de la proximidad de los bosques estudiados, la diferencia fundamental entre el banco de renovales de los mismos radica en su composición florística.
- A nivel de bosque, el banco de renovales del Bosque Ribereño es el más rico en número de individuos, especies y familias. Le sigue el Bosque Transicional, y luego el Monte Fuerte.
- A nivel de transecta, el Bosque Ribereño resultó superior al resto de los bosques en abundancia y riqueza del banco de renovales, mientras que no hubo diferencias en diversidad y equitatividad entre ellos.
- El Bosque Transicional es el bosque con el banco de renovales de mayor heterogeneidad interna, mientras que el del Bosque Ribereño es el de mayor homogeneidad.
- El banco de renovales del Bosque Transicional es florísticamente mixto, pero de mayor similitud con el del Monte Fuerte, ya que comparte con éste mayor porcentaje de censos.
- Para el Bosque Ribereño, dos de las especies indicadoras del banco de renovales son exclusivas del mismo. Para el Monte Fuerte y el Bosque Transicional ninguna de las especies indicadoras resultaron exclusivas. El Bosque Transicional presentó menor cantidad de especies exclusivas y ninguna de ellas fueron indicadoras. El Monte Fuerte fue el bosque que presentó el menor número de especies indicadoras en su banco de renovales.

- El Bosque Ribereño resultó el bosque más alto y más cerrado, siguiéndole el Bosque Transicional y Monte Fuerte respectivamente.
- En el censo realizado, la riqueza de familias y especies de renovales resultó inferior a la del estrato adulto, y se encontraron diferencias significativas en su composición florística. Los bosques se diferenciaron significativamente en su riqueza y abundancia de renovales, pero no así en la de adultos.



CAPÍTULO 3

RESPUESTA A CONDICIONES CONTROLADAS DE 'SEQUÍA' E
'INUNDACIÓN' DE PLÁNTULAS DE OCHO ESPECIES LEÑOSAS
DEL CHACO ORIENTAL, ARGENTINA

CAPÍTULO 3

RESPUESTA A CONDICIONES CONTROLADAS DE 'SEQUÍA' E 'INUNDACIÓN' DE PLÁNTULAS DE OCHO ESPECIES LEÑOSAS DEL CHACO ORIENTAL, ARGENTINA

INTRODUCCIÓN

Los ambientes naturales presentan heterogeneidad a diferentes escalas, tanto espaciales como temporales, y los organismos que viven en ellos deben desarrollar estrategias para sobrellevar tales condiciones (Slot & Poorter 2007). La plasticidad fenotípica, o sea, la capacidad de un genotipo dado de expresar diferentes fenotipos bajo diversas condiciones ambientales (West-Eberhard 1989, Sultan 1995), es una manera de enfrentar la heterogeneidad ambiental, lo que es particularmente importante para los organismos sésiles (Valladares *et al.* 2007). La amplitud ecológica de las especies puede ser parcialmente explicada por su capacidad de expresar plasticidad como respuesta al ambiente, y se ha demostrado que la plasticidad de las plantas ante condiciones ambientales adversas puede ser analizada por medio de diferentes parámetros de crecimiento (Grubb 1998, López & Kursar 1999, Poorter & Garnier 1999, Sack 2004, Barchuk & Valiente-Banuet 2006, Baraloto *et al.* 2007, Valladares *et al.* 2007), adaptaciones morfológicas (López & Kursar 1999, Parolin 2001, Parolin *et al.* 2004, Barchuk & Valiente-Banuet 2006, Valladares *et al.* 2007) y cambios en el funcionamiento fisiológico (Grubb 1998, Poorter & Nagel 2000, Parolin 2001, Parolin *et al.* 2004).

Se ha establecido, no obstante, que la expresión de plasticidad fenotípica implica un costo efectivo en el crecimiento de la planta. Los costos de la plasticidad más ampliamente considerados son: costos de mantenimiento de los mecanismos de plasticidad, costos de producción de las características fenotípicas, costos de adquisición de la información y los costos genéticos (Valladares *et al.* 2007). Las respuestas fenotípicas al ambiente son un resultado neto entre respuestas activas y pasivas; así, la respuesta plástica potencial a una condición dada puede ser grande, pero la plasticidad observada puede verse disminuida por una limitación de recursos o estrés ambiental (Valladares *et al.* 2007).

Según la teoría del “equilibrio funcional” (Brower 1962, 1963), ante el déficit de un recurso, las plantas cambian su asignación de biomasa hacia el órgano implicado en el aprovechamiento de dicho recurso. La asignación de biomasa es caracterizada por fracciones que expresan la biomasa de cada órgano relativa a la biomasa total de la planta (Poorter & Nagel 2000): LMF (Leaf Mass Fraction - Fracción de Biomasa en Hojas), SMF (Stem Mass Fraction -Fracción de Biomasa en Tallo) y RMF (Root Mass Fraction -Fracción de Biomasa en Raíz). En este sentido, se ha establecido que las plantas de hábitats secos, por ejemplo, asignan más biomasa a raíces, para capturar agua, mientras que aquellas de hábitats húmedos y sombreados, invierten más en hojas, para captar luz (Poorter & Markesteijn 2008). Estos cambios podrían ser vistos como adaptativos, para capacitar a la planta para capturar más de aquellos recursos que más fuertemente limitan su crecimiento (Poorter & Nagel 2000).

La plasticidad también puede ser evaluada en términos de crecimiento. Existe evidencia de que la *tasa de crecimiento relativo* (RGR- Relative Growth Rate) está

vinculada a las características del hábitat del cual las especies derivan (Veenendal *et al.* 1996, Poorter & Garnier 1999). El concepto de RGR fue introducido por Blackman (1919), quien estableció que el incremento en biomasa de la planta tras un período dado de tiempo es proporcional a la biomasa presente al comienzo de este período; por lo tanto, indica el incremento de masa seca por unidad de masa seca inicial en la planta, por unidad de tiempo (Poorter & Garnier 1999). Asociado de manera lineal y positiva con el RGR se encuentra el *área foliar específica* (SLA- Specific Leaf Area), un parámetro fácil de usar en análisis de crecimiento, que refleja aspectos de la morfología foliar, tales como la densidad y el grosor (Poorter & Nagel 2000, Cornelissen *et al.* 2003). El SLA se calcula como el cociente entre el área foliar y la biomasa foliar, y puede ser expresada también como su inversa, $1/\text{SLA}$ (expresado en g m^{-2}), que es el producto del grosor de la hoja y su densidad. Se ha propuesto que el SLA, y el conjunto de caracteres asociados con él, varían a lo largo de gradientes ambientales (Poorter & Garnier 1999), donde las especies de ambientes ricos en nutrientes tienen en general mayor SLA que las que se encuentran bajo condiciones de estrés (Cornelissen *et al.* 2003). Por otro lado, el SLA es un componente, junto con la *fracción de biomasa en hoja* (LMF), de lo que se denomina *relación de área foliar* (LAR- Leaf Area Ratio). El LAR puede ser definido como el área foliar por unidad de biomasa de la planta, y surge de multiplicar ambos índices.

Existen numerosas evidencias de que la disponibilidad hídrica juega un rol fundamental en las características morfológicas de las plantas (Condit 1998, Kursar 1998, Webb & Peart 2000, Slot & Poorter 2007, Comita *et al.* 2007, Engelbrecht *et al.* 2007, Baltzer *et al.* 2008, Poorter & Markesteijn 2008, Markesteijn & Poorter

2009), de manera que la respuesta de las mismas ante cambios en las condiciones hídricas puede ser evaluada a partir de modificaciones en los parámetros de crecimiento. Por ejemplo, se ha demostrado experimentalmente que la baja disponibilidad de agua puede generar una reducción en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de especies tropicales leñosas (Engelbrecht & Kursar 2003, Bunker & Carson 2005), y que éstas varían considerablemente en su sensibilidad a la sequía (Engelbrecht *et al.* 2007).

Por otra parte, existen evidencias de que, ante condiciones de sequía, pueden desencadenarse diferentes mecanismos de resistencia o tolerancia, entre los que está el retraso a la desecación (Baltzer *et al.* 2008). Las plantas pueden retrasar la desecación incrementando el acceso al agua y reduciendo su pérdida, lo cual puede ser logrado por adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la sequía o una combinación de ambas (Slot & Porter 2007). Ejemplos de adaptaciones morfológicas son: sistema radicular profundo, capacidad de acumular agua en órganos, hojas pequeñas y compuestas para reducir la pérdida de agua por transpiración, pérdida de hojas cuando la planta ya no puede mantener un balance de carbono positivo (Grubb 1998, Slot & Poorter 2007, Markesteijn & Poorter 2009, Parolin 2010). Esto, por lo tanto, llevaría a que las plantas evidencien un menor SLA, mayor asignación de biomasa a raíz, o defoliación durante los períodos de sequía.

Por otro lado, se ha propuesto que las especies emplean tres mecanismos generales para enfrentar la sequía (Poorter & Markesteijn 2008, Parolin 2010): (1) evitación- por dormición en estación seca, (2) retraso- incrementando la captación y reduciendo la pérdida de agua, y (3) tolerancia fisiológica- por ser fisiológicamente capaz de mantener el funcionamiento de la planta con bajo contenido celular de

agua. Estos mecanismos están muy vinculados a las características funcionales de las especies. La caducidad, por ejemplo, es un carácter que permite evitar la sequía (Reich & Borchert 1984, Borchert 1994) pero ha sido más comúnmente registrado en los adultos que en el estado de plántula (Hall & Swaine 1981), probablemente porque las plántulas no poseen suficiente reserva de carbohidratos para reemplazar sus hojas anualmente. Una alta inversión de biomasa en raíces y una alta longitud específica de raíz mejoran la captación de agua, mientras que una baja área foliar transpirante y un fuerte control estomático de pérdida de agua, contribuyen al retraso del efecto de la sequía. El estado de plántula es generalmente considerado como el más importante cuello de botella para la regeneración exitosa en áreas secas, ya que las plántulas, con su limitado sistema radical, son las más vulnerables a la sequía (Poorter & Markesteijn 2008).

Se ha estudiado también hasta qué punto el anegamiento puede ser responsable de cambios morfológicos, fenológicos y fisiológicos en plántulas de especies leñosas (Parolin 2001). Se ha establecido que la inundación comúnmente resulta en restricción del crecimiento de la planta, como un resultado de la reducción en la tasa de asimilación y asignación alterada de carbono hacia los tejidos sobre y bajo la superficie (López & Kursar 1999). Por ejemplo, se ha demostrado que la inundación continuada puede inducir la producción de adaptaciones típicas ante este estrés hídrico, como pérdida de hojas, formación de raíces adventicias y cambios en aspectos fisiológicos de la planta (Waldhoff *et al.* 1998, Parolin 2001). Asimismo, las especies que son más tolerantes a la inundación muestran a menudo una menor inhibición del crecimiento aéreo y substancial inhibición del crecimiento radicular, resultando en una mayor asignación de carbono hacia los tejidos aéreos de la planta

(López & Kursar 1999). Se ha sugerido que el stress fisiológico causado por condiciones de stress hídrico por inundación, puede ayudar a explicar patrones biogeográficos en la diversidad de especies de árboles en hábitats inundados periódicamente y que, tanto la inundación como los efectos post-inundación, determinan la composición de especies de los bosques tropicales estacionalmente inundables (López & Kursar 1999, Parolin 2010). Así, la respuesta de las plantas a la post-inundación, tal como toxicidad por oxígeno, viento y suelo seco, en ambientes de climas fuertemente estacionales y con suelos pobres en estructura, puede jugar un importante rol en la determinación de qué especies son más competitivas en hábitats estacionalmente inundables. Luego de la anoxia, la reintroducción de oxígeno puede causar daño en los tejidos, tales como disminución en el crecimiento y sobrevivencia de raíz (López & Kursar 1999). De esta manera, en aquellos ecosistemas en que la sequía puede seguir a la inundación, las especies más capaces de enfrentar esta transición puede que tengan mayores posibilidades de persistir en dicho ambiente.

Se han realizado muchos experimentos en los cuales las plántulas son expuestas a tratamientos de bajos o altos niveles de disponibilidad de agua (Veenendal *et al.* 1996, Burslem *et al.* 1996, Parolin 2001, Sack 2004, Schumacher *et al.* 2008, Parolin 2010), de modo de intentar comprender cómo las especies se distribuyen en micrositios que difieren marcadamente en la disponibilidad hídrica. Las especies leñosas son usualmente clasificadas como pertenecientes a bosques secos o a húmedos, pero en realidad ellas varían gradualmente y continuamente en su distribución a lo largo de un gradiente ambiental, y su capacidad de tolerar déficits hídricos también varía con ello (Wright 1992, Bongers *et al.* 1999, Engelbrecht *et al.*

2007, Baltzer *et al.* 2008, Balvanera *et al.* 2011). López & Kursar (1999) expusieron que examinar la interacción entre inundación y sequía puede ayudar a explicar algunos patrones biogeográficos de diversidad de árboles. Se ha propuesto además, que para avanzar en la comprensión de la distribución de la especies en relación al ambiente, más allá de la descripción de patrones, y determinar mecanismos importantes, se necesitan evaluaciones experimentales de las respuestas de las especies a factores potencialmente limitantes, y una vinculación de la respuesta especie-específica con la distribución de especies a diferentes escalas (Engelbrecht *et al.* 2007). Desde otro punto de vista, es necesario profundizar en el estudio de los mecanismos de tolerancia a la sequía y a la inundación, si deseamos entender y predecir la respuesta de las especies al cambio climático global (Slot & Poorter 2007, Baltzer *et al.* 2008, Poorter & Markesteijn 2008).

Como se ha expuesto en el capítulo anterior, los bosques presentes en la Reserva El Bagual (REB) tienen una composición florística diferenciada (Maturo 2009) y se encuentran sometidos a distintas condiciones ambientales. Debido a las diferencias florísticas encontradas, y a la cercanía geográfica de los bosques en estudio, que implica que éstos se vean afectados por las mismas condiciones climáticas, surge la necesidad de conocer qué factor o factores podrían estar influyendo en la distribución de las especies leñosas, que determinan la formación de tres comunidades boscosas distintas dentro de un área relativamente pequeña. Se estima que las limitantes estarían principalmente relacionadas a la disponibilidad hídrica en el suelo, factor que a su vez dependería de la textura, estructura y altura topográfica del mismo.

Como ya se ha mencionado, el Monte Fuerte (MF) es un bosque que se encuentra sometido, en diferentes épocas del año, a pulsos de sequía e inundación a causa de la pobre estructura y permeabilidad del suelo (Neiff 1986a, Adámoli *et al.* 1990, Páez & Marco 2000; ver Cap. 1). Así, se generan condiciones temporales de anegamiento superficial en las épocas de altas precipitaciones, y condiciones contrastantes de falta de agua en las épocas de sequía. Por el contrario, el Bosque Ribereño (BR) es un bosque desarrollado sobre albardones riparios, con un sustrato de buena estructura, alto contenido de materia orgánica y, por lo tanto, buena dinámica hídrica. El Bosque Transicional (BT), por último, es un bosque de condiciones intermedias entre ellos (Maturó 2009).

Resulta de interés, por lo tanto, conocer cómo la disponibilidad hídrica podría influir en el crecimiento y supervivencia de algunas plántulas de especies leñosas provenientes de dichos bosques y si tales diferencias pueden ser asociadas a la distribución de dichas especies en el gradiente topográfico donde se encuentran presentes. De este modo, se plantearon las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo responden las plántulas de especies leñosas de los distintos bosques a condiciones controladas de ‘sequía’ e ‘inundación’, en términos de supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa?; (2) ¿Existe relación entre la posición de las especies en el gradiente topográfico y la tolerancia de sus plántulas a los tratamientos de ‘sequía’ e ‘inundación’?; (3) ¿Existe relación para las plántulas de las especies en estudio, entre la tolerancia a la ‘sequía’ y la tolerancia a la ‘inundación’?

Objetivo

Evaluar la supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa en plántulas de ocho especies leñosas, pertenecientes a tres tipos de bosques del Chaco Húmedo formoseño, bajo condiciones controladas de 'sequía' e 'inundación'.

Hipótesis

- La tolerancia de las plántulas de especies leñosas a la sequía e inundación difiere entre las especies pertenecientes a cada tipo de bosque del Chaco Húmedo, de la provincia de Formosa.

Predicciones

- La tolerancia a la sequía y a la inundación de las plántulas de las especies leñosas es inversamente proporcional a la altura topográfica del bosque donde se encuentran presentes (Fig. 19).
- Las especies pertenecientes al MF serán más tolerantes al estrés hídrico que las especies de los otros bosques, debido a que el MF se encuentra naturalmente sometido a condiciones de 'sequía' y de 'inundación' estacionales.

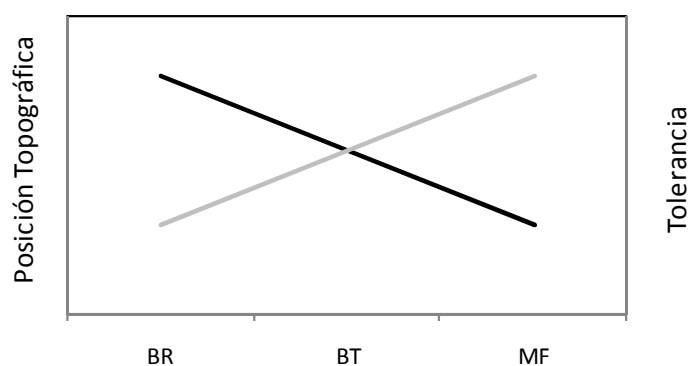


Figura 19. Relación entre la posición topográfica (línea negra) y la tolerancia esperada a los tratamientos de 'sequía' e 'inundación' (línea gris) para las plántulas de las especies leñosas en los distintos bosques del sudeste de Formosa (Bosque Ribereño -BR, Bosque Transicional -BT, Monte Fuerte -MF).

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies estudiadas

Se seleccionaron ocho especies leñosas (Tabla X): *Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* y *Schinopsis balansae* (en adelante, las especies se denominarán con el género), pertenecientes a las tres comunidades boscosas consideradas en el estudio de regeneración (Bosque Ribereño, Bosque Transicional, y Monte Fuerte, ver Cap. 1). La selección de especies se realizó según la disponibilidad de frutos y semillas y la posibilidad de obtención de plántulas a partir de sus semillas. Las especies fueron caracterizadas por su fenología y morfología del fruto (Tabla X), sobre la base de información tomada de Peña-Chocarro *et al.* (2006) para la región del Chaco Húmedo en Argentina y Paraguay. Los frutos fueron recolectados durante la época de fructificación de las especies en los años 2007 y 2008. Luego, las semillas fueron extraídas de los frutos, caracterizadas morfológicamente (ancho y largo de 10 semillas, Tabla X), pesadas (balanza de precisión SCALTEC SBA 52, 2200 g, d= 0,01 g) cada 100 unidades (10 repeticiones, Tabla X) y refrigeradas en heladera (4º C) hasta el momento de su utilización.

Especie	Familia	Fenología	Fruto	Semilla		
<i>Peltophorum dubium</i>	Fabaceae	Semiperennifolia. Florece de noviembre a mayo; frutos maduros de abril a diciembre.	Vaina chata, de 3-8 × 1-1,5 cm, castaña, indehisciente; con 1-3 semillas castaño claras, oblongas.	Peso 100 semillas (g)	promedio 3,95	desvío 0,1393
				Largo (cm)	0,85	0,0707
				Ancho (cm)	0,42	0,0421
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Fabaceae	Caducifolia. Florece de septiembre a noviembre y tiene frutos maduros de abril a octubre.	Vaina negra, aplanada, y curvada con forma de oreja o riñón, de 5-9 cm de diámetro, indehisciente, varias semillas ovaladas, castañas, duras.	Peso 100 semillas (g)	promedio 21,75	desvío 0,5739
				Largo (cm)	1,19	0,0994
				Ancho (cm)	0,61	0,0737
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Fabaceae	Caducifolia. Florece de agosto a noviembre y fructifica de enero a septiembre.	Vaina grande, de 5-12 × 2-4 cm, curva, aplanada, negra, lustrosa, indehisciente, de 4 a 10 semillas.	Peso 100 semillas (g)	promedio 23,10	desvío 1,0143
				largo	0,97	0,0483
				ancho	0,58	0,0632
<i>Microlobius foetidus</i>	Fabaceae	Perennifolia. Con frutos todo el año.	Legumbre oscura, opaca, un poco encorvada, de 3-5 cm, semillas blancas, de 2-4 por fruto.	Peso 100 semillas (g)	promedio 4,70	desvío 0,0803
				Largo (cm)	0,61	0,0737
				Ancho (cm)	0,55	0,0707
<i>Diplokeleba floribunda</i>	Sapindaceae	Semi-caducifolia. Florece de noviembre a diciembre, fructifica de febrero a junio.	Cápsula, seco, alargado, de 2-4 × 2 cm, acuminado, color castaño, abriéndose en tres partes con numerosas semillas aladas.	Peso 100 semillas (g)	promedio 3,20	desvío 0,2777
				Largo (cm)	2,57	0,1337
				Ancho (cm)	0,79	0,0761
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	Fabaceae	Caducifolia. Florece de septiembre a noviembre y los frutos permanecen en el árbol casi hasta la nueva floración.	Vaina oblonga negro lustrosa, de 2-5 × 2 × 1 cm, indehisciente, 1-5 semillas ovoides castañas de hasta 1 cm.	Peso 100 semillas (g)	promedio 7,27	desvío 0,1362
				Largo (cm)	0,63	0,0483
				Ancho (cm)	0,48	0,0632
<i>Prosopis nigra</i>	Fabaceae	Caducifolia. Florece de septiembre a octubre y fructifica de noviembre a marzo.	Vaina de 10-18 × 1 cm, carnosa, muy dulce, amarilla con manchas moradas, generalmente recta, poco gruesa y aplanada; 10-20 semillas elipsoides, castañas.	Peso 100 semillas (g)	promedio 2,76	desvío 0,0605
				Largo (cm)	0,56	0,0474
				Ancho (cm)	0,37	0,0483
<i>Schinopsis balansae</i>	Anacardiaceae	Semi-caducifolia. Florece de noviembre a marzo y fructifica de febrero a abril.	Sámara de 0,5-1 × 2,5-3 cm, brillante, rojiza, volviéndose castaña a la madurez.	Peso 100 semillas (g)	promedio 5,70	desvío 0,1402
				Largo (cm)	0,99	0,0994
				Ancho (cm)	0,73	0,1059

Tabla X. Familia, fenología (en el Chaco Húmedo), tipo de fruto (Peña-Chocarro *et al.* 2006) y características de las semillas de las especies leñosas utilizadas en el experimento. Las semillas fueron caracterizadas morfológicamente (ancho y largo de 10 semillas) y pesadas cada 100 unidades (10 repeticiones).

Obtención de plántulas

Para la germinación de las semillas de ciertas especies es necesario aplicar un proceso de escarificación para deteriorar su cubierta seminal, previo a la absorción de agua, a fin de que pueda emerger la radícula. Por ello se realizaron algunas pruebas piloto de germinación y se realizó una búsqueda bibliográfica, con el objeto de establecer cuáles especies requerían este proceso. La escarificación consistió en sumergir en ácido sulfúrico comercial (98%) las semillas de *Enterolobium* (Malavasi & Malavasi 2004), *Gleditsia* y *Caesalpinia* (Alzugaray & Canevale 2009) durante 30 minutos, y las de *Peltophorum* (Perez *et al.* 1999) y *Microlobius* durante 20 minutos. Las semillas de las otras especies no necesitaron ser escarificadas (Alzugaray & Carnevale 2009, y germinaciones de prueba). Luego, todas las semillas fueron lavadas con agua corriente y desinfectadas con una solución de hipoclorito de sodio comercial al 2% durante 3 minutos (Oliveira *et al.* 2003).

En abril de 2008, las semillas se sembraron en ‘plugs’ (i.e. planchas multimacetas de pequeño volumen) con una mezcla de tierra, perlita y turba (sustrato comercial profesional de siembra y repique Bertinat®), en condiciones de invernáculo (Anexo I F). Cuando las plántulas tuvieron entre dos y cinco hojas verdaderas desarrolladas (aproximadamente al mes desde su siembra) se trasplantaron a macetas plásticas de tres litros de capacidad con una mezcla de tierra preparada (50% tierra negra, 25% liga de caballo, 15% cascarilla de arroz, 10% perlita). En los siguientes tres meses las plántulas fueron controladas diariamente y regadas cuando fuera necesario. Las plantas se desarrollaron dentro

de un invernáculo vidriado (Anexo I G), que permite el paso de la luz solar, y calefaccionado a temperatura superior a 10 °C (Fig. 20), ubicado dentro del predio de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR, en el Parque 'J. F. Villarino', localidad de Zavalla (provincia de Santa Fe).

Mediciones previas al experimento

A los cuatro meses desde el trasplante (septiembre de 2008), se registró la altura de las plántulas y el número de hojas, y se midió el ancho y largo de cada una de ellas, o de cada uno de sus folíolos o foliolulos en caso de ser hojas compuestas. Dado que esta tarea demandó un mes de trabajo aproximadamente, la altura de las plantas fue medida nuevamente antes de comenzar el experimento. Una muestra de ocho plántulas por especie (un total de 64 plántulas) fue cosechada al inicio del experimento. Se registró el área foliar de cada una (LI-3100 Area Meter, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) y el peso seco de sus hojas, tallos y raíces. Con estos datos, se realizó una regresión lineal para cada especie y se construyeron ecuaciones para estimar el área foliar y biomasa iniciales de las plántulas sometidas a experimentación (Anderson & Pezeshki 1999). Las variables regresoras utilizadas fueron: ancho de lámina foliar, largo de lámina foliar y número de láminas foliares, para la estimación del 'área foliar inicial' (Tabla XI), y altura, diámetro a la base del tallo y área foliar promedio, para la estimación de la 'biomasa inicial'. Para esta última, no fue posible obtener una regresión significativa, por lo que su valor inicial no pudo estimarse para el grupo en tratamiento.



Figura 20. Invernáculo donde se llevó a cabo el experimento. Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR, Parque 'J. F. Villarino'.

Especie	Funciones para estimar el área foliar inicial	r ²	p
<i>Peltophorum dubium</i>	$\log_{10} \text{ área foliar} = 0,46 + 0,37 \log_{10} (\text{ancho total} \times \text{largo total})$	0,67	<0,0001
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	$\text{área foliar} = 2,6 + 0,7 (\text{ancho promedio} \times \text{largo promedio} \times \text{n}^{\circ} \text{ folíolos})$	0,94	<0,0001
<i>Gleditsia amorphoides</i>	$\text{área foliar} = -1,88 + 0,61 \text{ ancho total} + 0,22 \text{ largo total}$	0,94	<0,0001
<i>Microlobius foetidus</i>	$\log_{10} \text{ área foliar} = 0,65 + 0,03 \text{ ancho total} + 0,04 \text{ largo total}$	0,95	<0,0001
<i>Diplokeleba floribunda</i>	$\log_{10} \text{ área foliar} = -0,12 + 0,99 \log_{10} (\text{ancho} \times \text{largo} \times \text{n}^{\circ} \text{ folíolos})$	0,95	<0,0001
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	$\text{área foliar} = 1,27 + 0,76 (\text{ancho promedio} \times \text{largo promedio} \times \text{n}^{\circ} \text{ folíolos})$	0,93	<0,0001
<i>Prosopis nigra</i>	$\log_{10} \text{ área foliar} = 0,56 + 0,66 \log_{10} (\text{ancho promedio} \times \text{largo promedio} \times \text{n}^{\circ} \text{ folíolos})$	0,82	<0,0001
<i>Schinopsis balansae</i>	$\log_{10} \text{ área foliar} = -0,18 + 0,26 \text{ ancho} + 0,11 \text{ largo}$	0,95	<0,0001

Tabla XI. Fórmulas para estimar el área foliar inicial de cada especie, con los correspondientes coeficientes de regresión (r²) y significación estadística (p).

Se realizó la prueba de normalidad 'Shapiro-Wilks modificado' (Infostat 2004) con los datos de las variables medidas y estimadas para cada especie al inicio del experimento, y dado que la mayoría se distribuyeron normalmente ($p > 0,05$), se aplicó ANOVA (Infostat 2004) para evaluar si existían diferencias significativas de altura y área foliar inicial entre las plántulas asignadas a los tres tratamientos de disponibilidad hídrica: 'sequía', 'control' (capacidad de campo) e 'inundación'.

Asignación de las plántulas a los tratamientos

Un total de 183 individuos fueron aleatoriamente asignados a cada uno de los siguientes tratamientos: a) 'sequía', b) capacidad de campo (utilizada como 'control') y c) 'inundación'. La cantidad de individuos por especie utilizadas en este experimento fue similar a la utilizada en otros estudios (v.g. Poorter & Garnier 1999). De esta manera, se asignaron ocho individuos de cada especie a cada tratamiento, excepto para una especie (*Schinopsis*) donde se utilizaron cinco ejemplares por tratamiento. El experimento se llevó cabo en invernáculo, al que se le colocó una media sombra (cobertura 80%, Fig. 20) en el techo vidriado durante los meses de experimentación (noviembre, diciembre, enero y febrero).

En el mes de enero, se midió durante cuatro horas (10 hs -14 hs), con frecuencia cada media hora, el porcentaje de 'radiación fotosintéticamente activa' del invernáculo, para lo cual se utilizó un sensor puntual (LI-190SA Quantum Sensor) ubicado fuera del invernáculo y dos sensores de barra colocados dentro del mismo (LI-191SA Line Quantum Sensor), ambos conectados a un LI-1000 Data Logger. En

el interior del invernáculo se registró una radiación promedio de 10,7%, con un desvío de 0,7.

Tratamientos

En el tratamiento 'sequía' las plántulas fueron mantenidas por debajo del 50% de la capacidad de campo. Para ello, una maceta de cada especie fue pesada cada dos días y, adaptando el método empleado por Sack (2004), se calculó la cantidad de agua que cada especie necesitaba para alcanzar el 50% de la capacidad de campo. A tales fines, antes del comienzo del experimento, tres macetas con tierra fueron llevadas a condición de capacidad de campo, se registró el peso de las mismas (balanza electrónica Kretz 15 kg × 5 g), y luego fueron secadas en estufa a 80° C durante 72 hs, para poder registrar su peso seco. Por diferencia de pesos, se obtuvo un valor promedio de la cantidad de agua albergada en dichas macetas a capacidad de campo y, luego por estimación, al 50% de dicha condición. Al comienzo del experimento, todas las macetas de los tratamientos 'sequía' y 'control' fueron pesadas en condiciones de capacidad de campo. Con dichos pesos se confeccionaron fórmulas que, a partir del peso de la maceta en tratamiento y de la cantidad promedio de agua que una maceta similar alberga en condiciones de capacidad de campo, permitieron obtener la cantidad de agua necesaria para llevar a cada maceta a la condición del tratamiento 'sequía' (Anexo III), lo que representó el 85% del peso de una maceta a capacidad de campo (Fig. 21). Este procedimiento se realizó cada dos días, donde una maceta por especie, en los tratamientos 'sequía' y 'control', fue pesada y se calculó el agua faltante. Teniendo en cuenta el

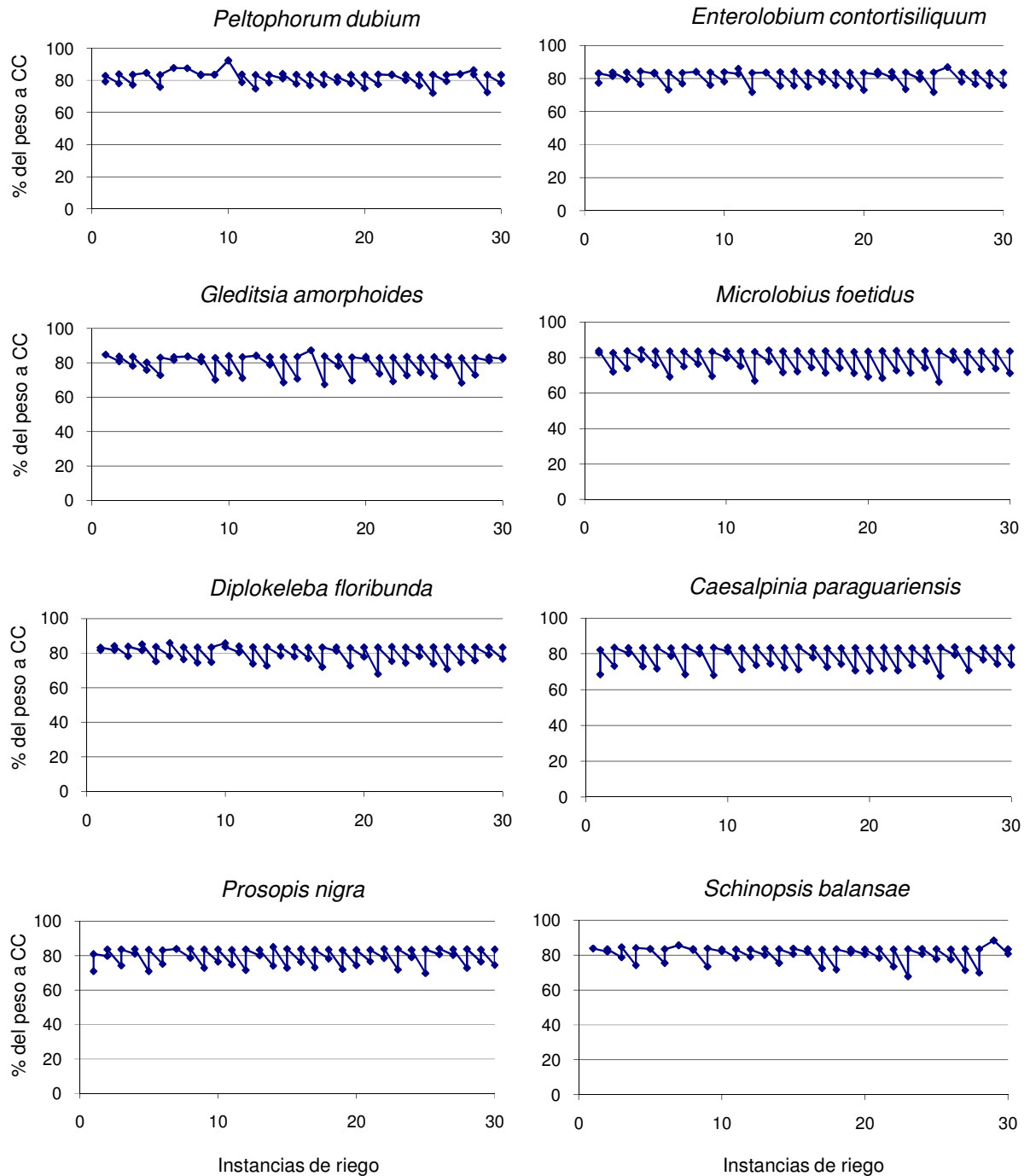


Figura 21. Porcentaje de agua en las macetas del tratamiento 'sequía', antes y después de cada instancia de riego, en todas las especies. La condición de 'sequía' se establece cuando las macetas no superan el 85% del peso de una maceta a capacidad de campo (CC).

peso inicial de todas las macetas a capacidad de campo, se realizaron los cálculos correspondientes y se le administró proporcionalmente el agua necesaria al resto de las plántulas de la misma especie en tratamiento, registrando su peso nuevamente luego del riego.

En el tratamiento 'control', las plantas se colocaron en macetas perforadas de modo tal que el agua de riego ocupara los poros vacíos y el sobrante escurriera fuera de la maceta. Para mantener la condición de capacidad de campo, las plantas fueron regadas y pesadas cada dos días (Fig. 22), con la cantidad de agua suficiente hasta que el sobrante escurriera por el fondo de la maceta. En el tratamiento 'inundación' las macetas fueron mantenidas en condiciones de anoxia permanente, para lo cual las plantas se colocaron en macetas selladas y se regaron diariamente para mantener una película de agua sobre la superficie de la tierra.

Registro de altura y supervivencia durante el tratamiento

Durante el experimento se midió mensualmente, con cinta métrica milimetrada, la altura del eje principal y de las ramificaciones laterales de las plántulas en tratamiento. Estos valores fueron sumados para obtener un valor de altura total. Al mismo tiempo, se registró quincenalmente la supervivencia de las plántulas. En este sentido, una plántula fue considerada 'muerta' cuando no se observó actividad en sus yemas, o cuando los tejidos aéreos presentes perdieron la coloración verde.

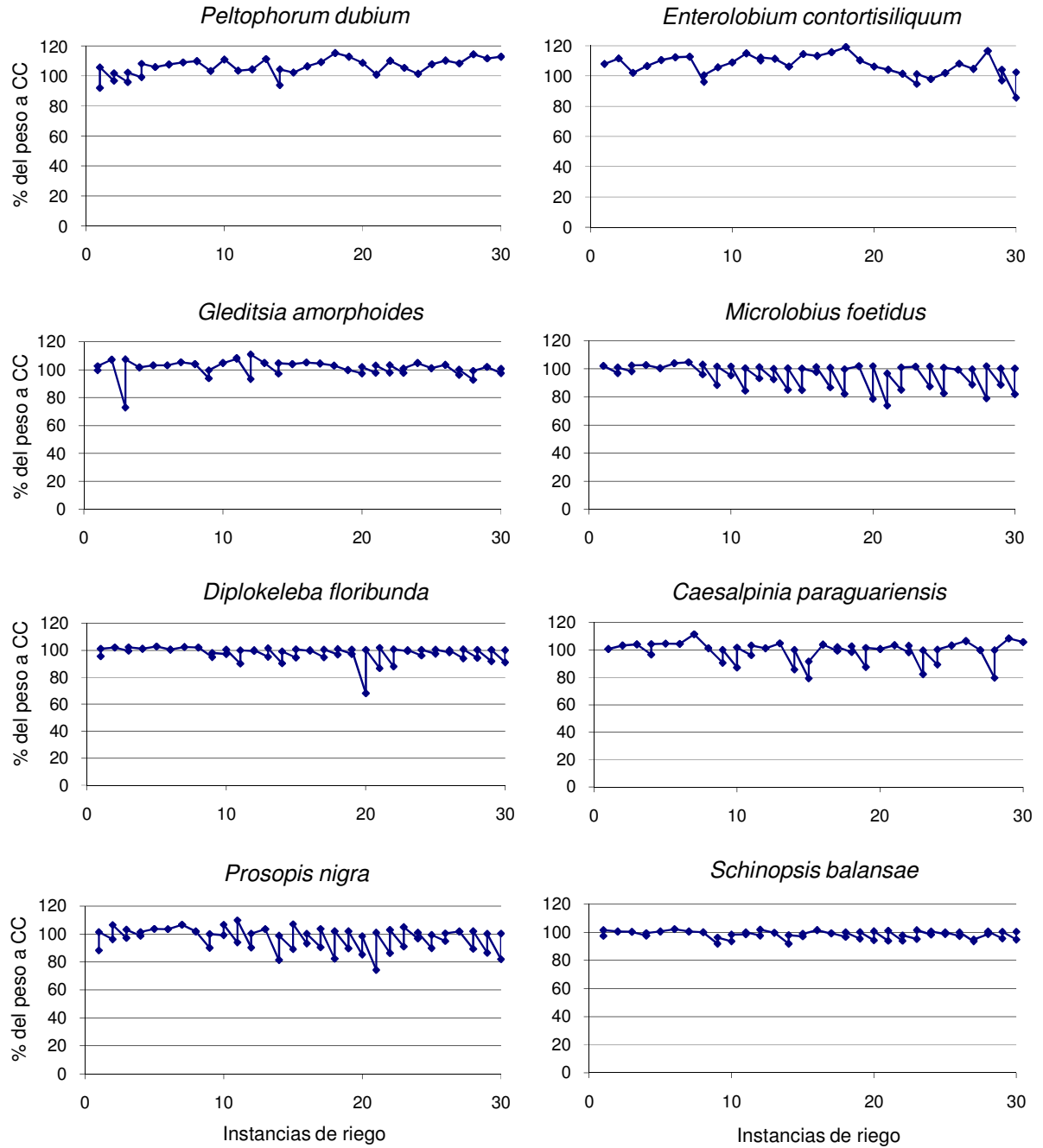


Figura 22. Porcentaje de agua en las macetas del tratamiento 'control', antes y después de cada instancia de riego, en todas las especies. El 100% representa la condición de capacidad de campo (CC).

Cosecha de plántulas, estimación del crecimiento y asignación de biomasa

El tiempo de experimentación fue de 110 días, similar al empleado por Parolin (2001). Luego de ese término, las plántulas fueron cosechadas y separadas en hojas, tallo y raíz, se midió el área foliar de cada plántula y la longitud del eje principal y ramificaciones. El material vegetal cosechado se secó en estufa a 60° C durante 48-72 hs (Metcalf *et al.* 2002) y luego se registró el peso seco de cada parte de la plántula.

A partir del material cosechado se derivaron las siguientes variables (definidas según Poorter & Nagel 2000): a) morfológicas: *área foliar final* [cm^2], *biomasa final total* [g], *biomasa final en hojas* [g], *biomasa final en tallo* [g], *biomasa final en raíz* [g]; b) *asignación de biomasa*: en hojas (Leaf Mass Fraction -LMF= g lámina/g total), tallo (Stem Mass Fraction -SMF= g tallo/g total) y raíces (Root Mass Fraction -RMF= g raíz/g total); c) *área foliar específica* (Specific Leaf Area -SLA= cm^2 lámina/g lámina); d) *relación de área foliar* (Leaf Area Ratio -LAR = cm^2 lámina/g planta); e) *tasas de crecimiento relativo* (Relative Growth Rate -RGR): en *altura* {RGRa = $(\ln \text{ de la altura final} - \ln \text{ de la altura inicial}) / \text{ tiempo}$, [RGRa = $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$]}; en *área foliar* {RGRaf = $(\ln \text{ de área foliar final} - \ln \text{ de área foliar inicial estimada}) / \text{ tiempo}$, [RGRaf = $\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$]}.

Cálculo del valor de tolerancia

Se calculó la tolerancia a la 'sequía' y a la 'inundación' de cada especie para todas las variables, excepto para RGRaf en el que se registraron valores negativos.

La tolerancia a un tratamiento fue calculada como el cociente entre el promedio de los valores del tratamiento y el promedio de los valores en el 'control' (Metcalf *et al.* 2002, Sack 2004). Se establece que una especie es tolerante a un determinado tratamiento cuando el valor T de tolerancia es mayor a uno.

Cálculo del 'índice topográfico' para cada especie

Con el objeto de establecer un orden para presentar las especies, de manera tal que coincidiera con el gradiente topográfico de su distribución en el campo, éstas fueron ordenadas de acuerdo a un Índice Topográfico (IT) calculado para cada una de ellas. El cálculo se realizó a partir de la fórmula: $IT [\%] = (D / D_{BR} + D_{BT} + D_{MF}) \times 100$ (modificada del 'Índice de Sequía' en Poorter & Markesteijn 2008), donde D = densidad de árboles/ha del bosque en que cada especie tiene su mayor valor de abundancia, D_{BR} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Ribereño (BR), D_{BT} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Transicional (BT), y D_{MF} = densidad de árboles/ha de la especie en el Monte Fuerte (MF) (Tabla XII). Como resultado se obtiene un valor porcentual, donde el valor 100 indica una total exclusividad de la especie en el bosque considerado, y el valor 0 ausencia de la misma en éste. A los fines de obtener un gradiente de valores de IT de mayor a menor, desde el Bosque Ribereño hacia el Monte Fuerte, con un único valor de IT para cada especie ('IT final', Tabla XII), se relativizaron los porcentajes, para que el valor 100 correspondiera al IT de las especies exclusivas del Bosque Ribereño y el 0 a las del Monte Fuerte. Para ello, al calcular el IT final de las especies que aparecen en el Bosque Transicional, pero no en el Bosque Ribereño, se multiplicó el resultado

ESPECIES	INDIVIDUOS/HA			VALOR DE IT (%)			
	BR	BT	MF	BR	BT	MF	FINAL
<i>Peltophorum dubium</i>	23	0	0	100	0	0	100
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	33	0	0	100	0	0	100
<i>Gleditsia amorphoides</i>	100	40	0	71,4	28,6	0	71,4
<i>Microlobius foetidus</i>	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	45
<i>Diplokeleba floribunda</i>	0	460	160	0	74,2	25,8	37,1
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	0	100	40	0	71,4	28,6	35,7
<i>Prosopis nigra</i>	0	60	180	0	25	75	12,5
<i>Schinopsis balansae</i>	0	0	280	0	0	100	0

Tabla XII. Valores del Índice Topográfico (IT) en % para cada especie, calculado como $IT = (D / D_{BR} + D_{BT} + D_{MF}) \times 100$ (modificada de Poorter & Markesteijn 2008), donde D = densidad de árboles/ha en el bosque en que cada especie es más abundante, D_{BR} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Ribereño (BR), D_{BT} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Transicional (BT), y D_{MF} = densidad de árboles/ha de la especie en el Monte Fuerte (MF). El valor 'final' corresponde al IT de cada especie con respecto al BR (posición topográfica más alta), para lo cual, para todas aquellas especies que estuvieran presentes en el BT y no en el BR, el valor de IT fue multiplicado por 0,5. Para la especie *Microlobius foetidus* no se encontraron datos de densidad en el área de estudio, por lo que su valor de IT fue estimado a partir de observaciones a campo.

por 0,5, para que los valores no se superpusieran con el Bosque Ribereño y siguieran la escala descendente, ya que el Bosque Transicional se encuentra en una posición intermedia entre el Bosque Ribereño y el Monte Fuerte. Por otro lado, el IT final de las especies dominantes del Monte Fuerte, pero compartidas con el Bosque Transicional, también fue calculado con la fórmula de dicho bosque, ya que el resultado en ese caso son valores inferiores e indican pertenencia al Monte Fuerte. De esta forma, los valores de IT entre 100 y 66 indican pertenencia de la especie al Bosque Ribereño, entre 66 y 33 al Bosque Transicional, y entre 33 y 0 al Monte Fuerte (Tabla XII). Los datos de densidad/ha de los árboles adultos fueron obtenidos por comunicación personal de H.M. Maturo, a excepción de las especies: *Peltophorum*, para la cual el dato fue extraído de Placci (1995), dado que dicha especie no se encuentra presente en la REB; y *Microlobius*, para la cual no existen datos de densidad para los bosques presentes en el área de estudio, por lo que el valor de IT fue estimado en base a observaciones personales en la REB.

Análisis de datos

Se consideró un modelo experimental factorial, que constó de tres factores fijos: tratamiento, bosque y especie, donde el factor especie se encuentra anidado al factor bosque, y cada factor cuenta con tres niveles (excepto en el factor 'especie', el cual solo cuenta con dos niveles en el MF), por lo que este diseño resultó desbalanceado. Además, para una de las especies (*Schinopsis*) se obtuvo un menor número de ejemplares (5) que para el resto.

Para evaluar si existía interacción entre los factores (tratamiento, bosque y especie) se realizó un análisis de aleatorización, utilizando el programa DISTLM (Anderson 2004b). Este programa permite realizar análisis no-paramétricos para un diseño anidado y desbalanceado.

Con las variables de respuesta a los tratamientos, por especie, se realizó la prueba de normalidad 'Shapiro-Wilks modificado' (Infostat 2004), para conocer si se cumplía el supuesto de normalidad. Dado que las variables *altura inicial* y *área foliar inicial* poseen distribución normal en todas las especies ($p > 0,05$), a excepción de *Gleditsia*, donde la última variable no se ajustó a tal distribución, se usó ANOVA para la comparación previa al inicio del tratamiento. Por otra parte, la mayoría de las variables respuesta obtenidas luego de la cosecha no se distribuyeron normalmente ($p < 0,05$), por lo que se usó la prueba de Wilcoxon (Infostat 2004) para realizar las comparaciones entre cada tratamiento y el control.

Para *Peltophorum*, *Schinopsis* y *Diplokeleba* no se pudo evaluar la respuesta al tratamiento 'inundación' en contraste con el 'control', ya que en las dos primeras no hubo sobrevivientes a 'inundación', y de la última sólo sobrevivió un individuo. No obstante, para el análisis de tolerancia al tratamiento, sí fueron consideradas dichas especies.

Con los valores de IT obtenidos y los valores de tolerancia promedio a los tratamientos, por especie y para cada variable, se realizó un análisis de correlación de Spearman (Infostat 2004), para conocer si existe asociación entre el nivel de tolerancia de cada especie a la 'sequía' e 'inundación' y su ubicación en el gradiente topográfico.

RESULTADOS

Altura y área foliar inicial de las plántulas en experimentación

Los individuos asignados a cada tratamiento no se diferenciaron significativamente en cuanto a su *altura inicial* y *área foliar inicial* promedio en todas las especies, excepto en *Microlobius*, donde el *área foliar inicial* de los individuos del tratamiento ‘sequía’ fue significativamente superior a la de los individuos del tratamiento ‘inundación’ (Tabla XIII, Fig. 23).

Supervivencia en cada tratamiento

Para todas las especies, todas las plántulas del tratamiento ‘sequía’ sobrevivieron durante el período de experimentación (Fig. 24 A). En el tratamiento ‘control’ (Fig. 24 B) sólo se produjeron dos muertes, en una misma especie (*Peltophorum*) y durante el tercer mes de experimentación, que representaron el 5% de la mortalidad total. En el tratamiento ‘inundación’, en cambio, se produjo la mayor parte de la mortalidad (95%), a lo largo de todo el período de experimentación. Los primeros decesos se produjeron cumplido el primer mes de tratamiento (Fig. 24 C), y correspondieron a *Diplokeleba* y *Schinopsis*. Hacia el segundo mes, otro renoval de esta última especie fue dado de baja, y el resto de la mortalidad se produjo hacia el último mes de experimentación. Las especies más afectadas por el tratamiento ‘inundación’ fueron cinco; *Diplokeleba*, *Caesalpinia* y *Gleditsia* fueron muy afectadas en su supervivencia, mientras que en el caso de *Peltophorum* y *Schinopsis* no hubo

Especies	Test de diferenciación	
	Altura inicial	Área foliar inicial
<i>Peltophorum dubium</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 1,45; p = 0,25$	$F_{23 \text{ g.l.}} = 1,00; p = 0,38$
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 0,85; p = 0,44$	$F_{23 \text{ g.l.}} = 0,77; p = 0,47$
<i>Gleditsia amorphoides</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 0,15; p = 0,86$	$H_{23 \text{ g.l.}} = 0,90; p = 0,63$
<i>Microlobius foetidus</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 1,59; p = 0,23$	$F_{23 \text{ g.l.}} = 5,93; p = \mathbf{0,009}$
<i>Diplokeleba floribunda</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 0,90; p = 0,42$	$F_{23 \text{ g.l.}} = 1,32; p = 0,29$
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 1,16; p = 0,33$	$F_{23 \text{ g.l.}} = 1,67; p = 0,21$
<i>Prosopis nigra</i>	$F_{23 \text{ g.l.}} = 0,08; p = 0,93$	$F_{23 \text{ g.l.}} = 0,68; p = 0,52$
<i>Schinopsis balansae</i>	$F_{14 \text{ g.l.}} = 0,49; p = 0,62$	$F_{14 \text{ g.l.}} = 1,11; p = 0,36$

Tabla XIII. Resultados del test de diferenciación entre tratamientos, de las variables 'altura inicial' y 'área foliar inicial' en todas las especies, donde se presenta el valor del estadístico del test (F: ANOVA; H: Kruskal-Wallis), el valor de significación estadística (p) y los grados de libertad (g.l.). Las especies se presentan ordenadas según su Índice Topográfico (IT). Los valores en **negrita** indican significación estadística ($p < 0,05$).

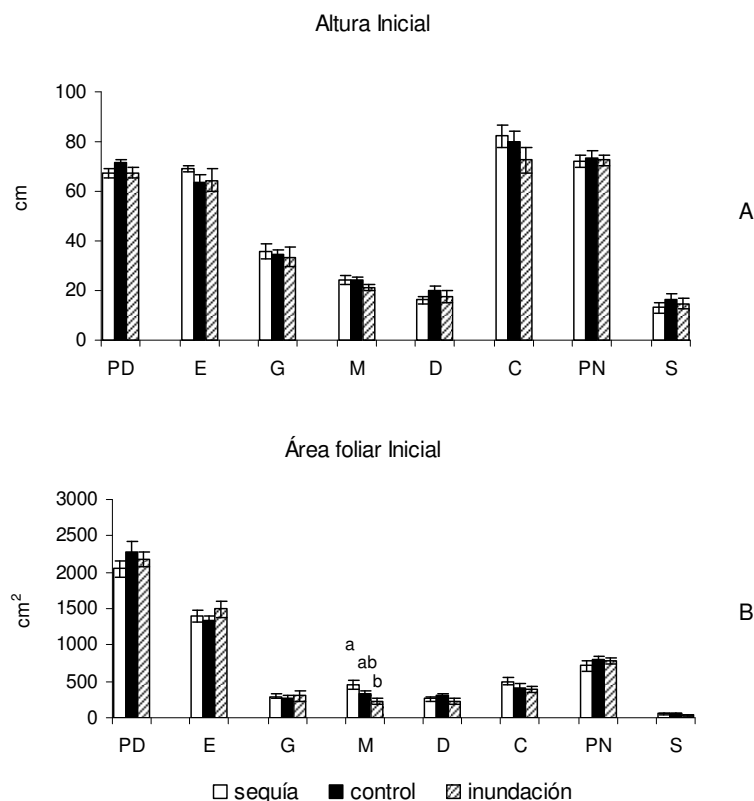


Figura 23. Altura inicial promedio (A) y área foliar inicial promedio (B) en los tres tratamientos, de las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según su Índice Topográfico (IT). Los segmentos sobre cada barra indican el error estándar de la media (SEM), y las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

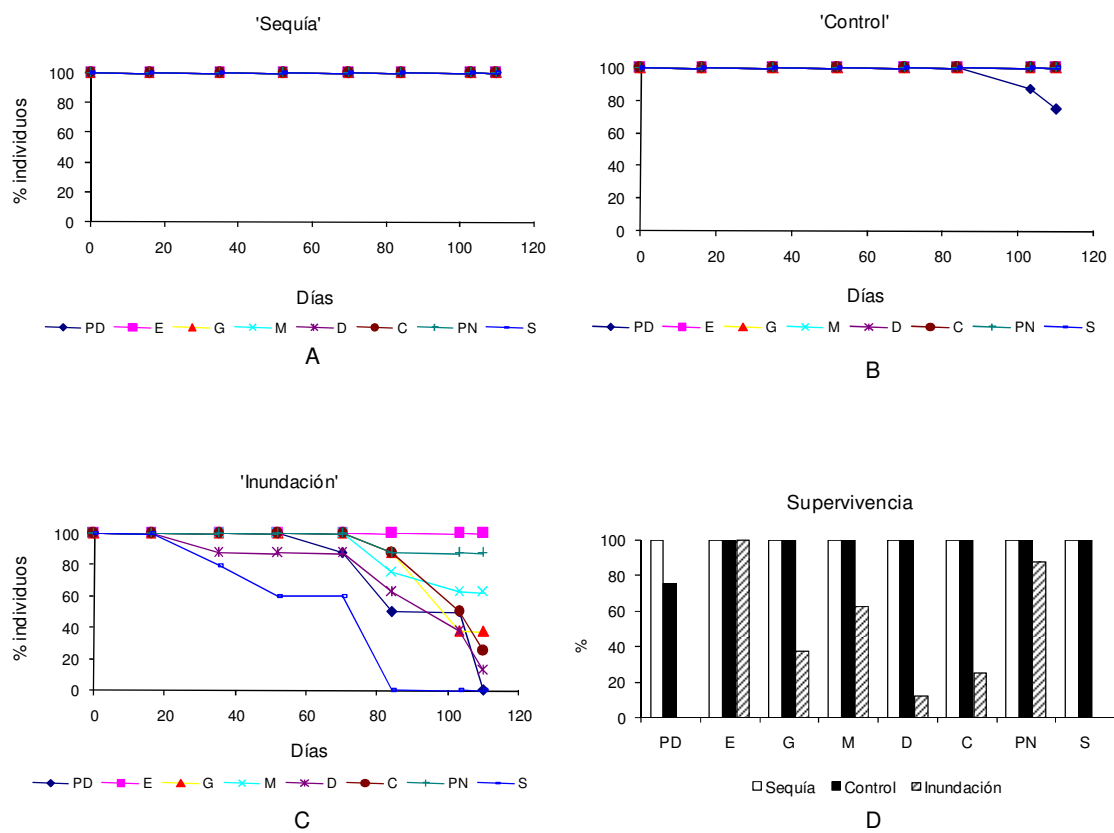


Figura 24. Supervivencia de plántulas en los tratamientos 'sequía' (A), 'control' (B) e 'inundación' (C), a lo largo del tiempo de experimentación, y supervivencia final (D), para las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según su Índice Topográfico (IT).

sobrevivientes (Fig. 24 D). Las especies menos afectadas por este tratamiento, en términos de mortalidad, fueron *Microlobius*, *Prosopis* y, particularmente, *Enterolobium*, que no evidenció mortalidad (Fig. 24 D).

Progreso de la altura de cada especie durante el experimento

Las plántulas de *Peltophorum* (Fig. 25 A) crecieron de manera sostenida en el tratamiento ‘sequía’, durante todo el tiempo de experimentación. Por otro lado, en el tratamiento ‘control’ se observó un fenómeno similar hasta los 60 días de experimentación, mientras que durante el tercer mes no se produjo aumento en la altura media y la misma disminuyó levemente. Por último, en el tratamiento ‘inundación’ se observó el mayor aumento de la altura media durante los primeros 30 días de experimentación, mientras que a los 60 días la altura media no se modificó en gran medida, y a los 90 días fue algo inferior.

En el caso de *Enterolobium* (Fig. 25 B) se mantuvo una tendencia creciente en su altura media en los tres tratamientos durante el período de experimentación.

El crecimiento en altura de *Gleditsia* (Fig. 25 C) en el tratamiento ‘sequía’ se produjo de manera continua e ininterrumpida durante los 90 días de experimentación. Por otro lado, en el tratamiento ‘control’ el crecimiento fue marcadamente menor, pero sin embargo la tendencia fue creciente en el tiempo. En cambio, en ‘inundación’ no se observó aumento de la altura media durante todo el período de experimentación.

Para el caso de *Microlobius* (Fig. 25 D), ésta tuvo un crecimiento en altura similar en los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’, donde se observó una tendencia

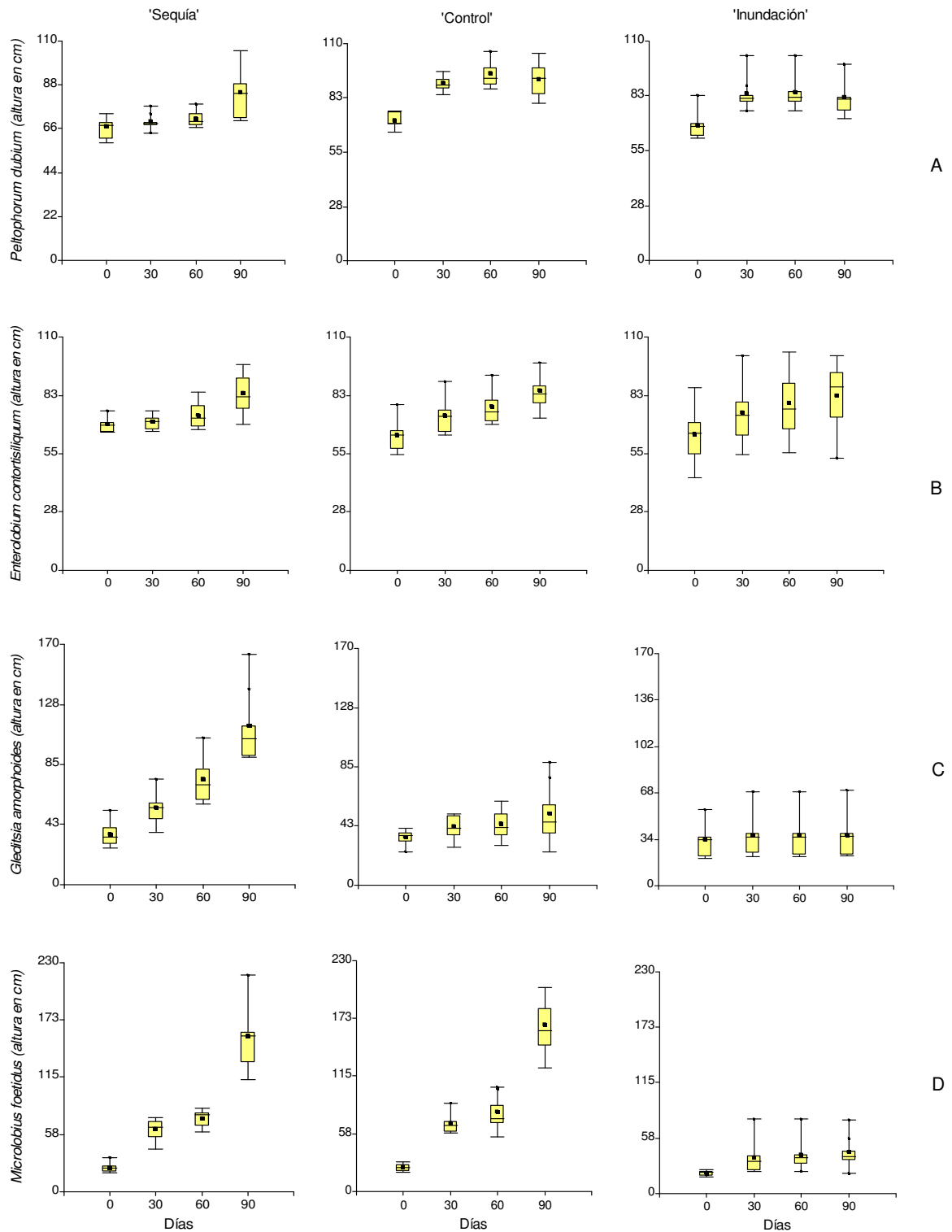


Figura 25. Variación de la altura en el tiempo, en los tres tratamientos de disponibilidad hídrica, para todas las especies bajo estudio. El límite del segmento superior correspondiente a cada caja indica el cuantil 0,95; los límites superior e inferior de la caja indican el cuantil 0,75 y 0,25 respectivamente, y el límite del segmento inferior indica el cuantil 0,05. El punto dentro de la caja es el valor promedio, y la línea transversal la mediana (InfoStat 2004). (Continúa en la página siguiente).

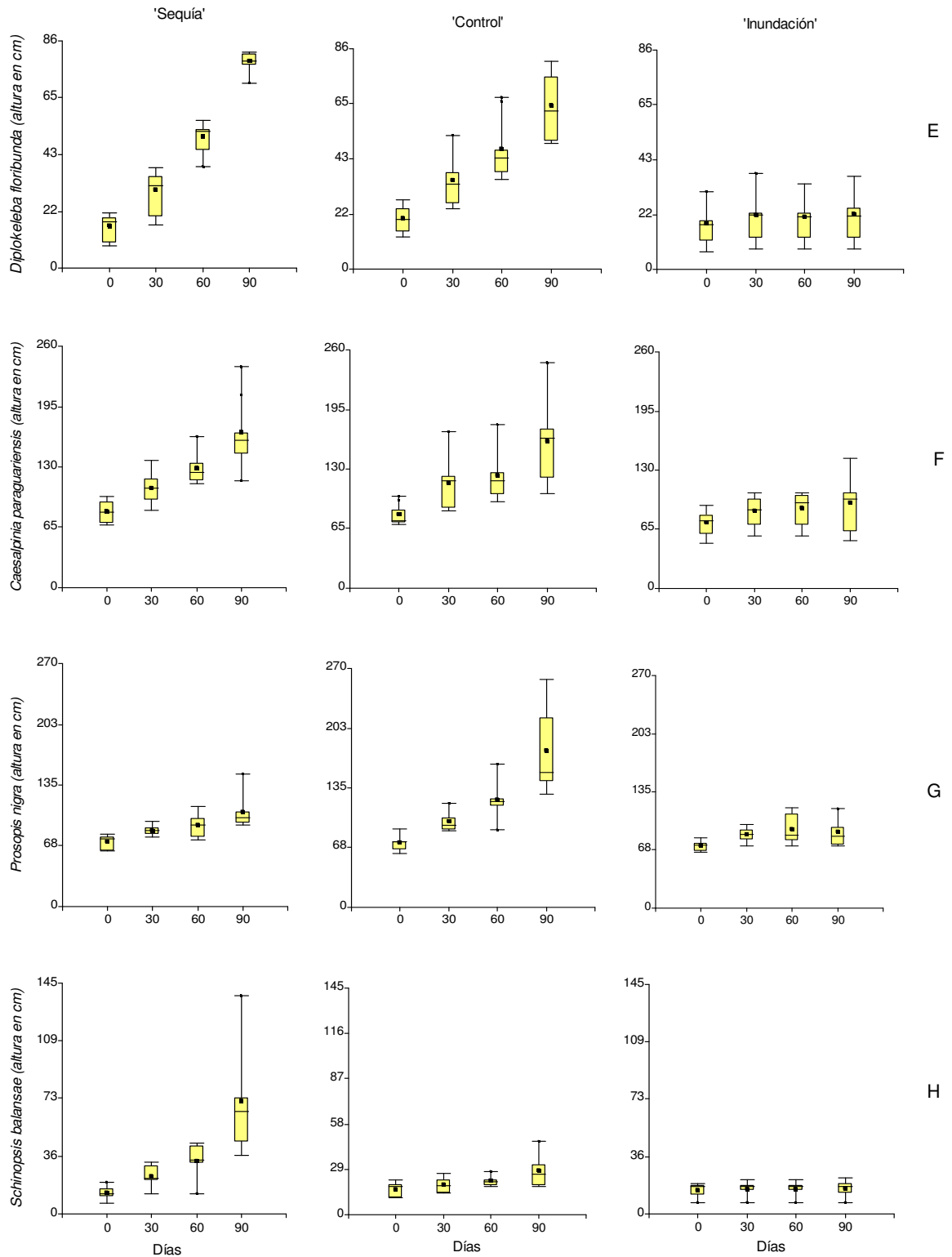


Figura 25 (cont.). Variación de la altura en el tiempo, en los tres tratamientos de disponibilidad hídrica, para todas las especies bajo estudio. El límite del segmento superior correspondiente a cada caja indica el cuantil 0,95; los límites superior e inferior de la caja indican el cuantil 0,75 y 0,25 respectivamente, y el límite del segmento inferior indica el cuantil 0,05. El punto dentro de la caja es el valor promedio, y la línea transversal la mediana (InfoStat 2004).

creciente de la altura media alcanzada, y un aumento abrupto y significativo hacia el final del período de experimentación. Por otro lado, en ‘inundación’ solo se observó un aumento de la altura media en los primeros 30 días de experimentación, mientras que en los restantes 60 días la altura se mantuvo prácticamente a un mismo nivel.

El crecimiento en altura de *Diplokeleba* (Fig. 25 E) fue similar en los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’, donde se observó una tendencia creciente durante todo el período, siendo significativo el crecimiento entre el día 60 y el día 90 en el tratamiento ‘sequía’. Por otro lado, en ‘inundación’ la altura media se mantuvo a un mismo nivel durante todo el período de experimentación.

En *Caesalpinia* (Fig. 25 F) también se observó una tendencia similar del crecimiento en altura en los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’. En ambos casos, la altura media se mantuvo en aumento durante todo el período de experimentación. En el tratamiento ‘inundación’ se observó un leve aumento en altura a los 30 días de comenzado el experimento, pero luego no se registró modificación significativa de la misma hasta el final del tratamiento.

El mayor crecimiento en altura de *Prosopis* (Fig. 25 G) durante el período de experimentación se produjo en el tratamiento ‘control’, en el que se observó además una tendencia creciente y sostenida en el tiempo. En el tratamiento ‘sequía’ se observó también un crecimiento en el tiempo, pero a un menor nivel de aumento de la altura media. Por otro lado, en ‘inundación’ sólo se observó aumento de la altura media en el primer mes de experimentación, mientras que en el tiempo restante no se produjeron aumentos.

En cuanto a *Schinopsis* (Fig. 25 H), éste tuvo un notable aumento de altura en el tiempo bajo el tratamiento ‘sequía’, en comparación con el resto de los

tratamientos. Por otro lado, tanto en el tratamiento ‘control’ como en ‘inundación’ no se registraron aumentos de altura importantes a lo largo de todo el tratamiento.

RESPUESTA DE LAS ESPECIES A LOS TRATAMIENTOS PARA LAS VARIABLES DERIVADAS DE LA COSECHA FINAL

Interacción entre factores

Los análisis de interacción entre los factores tratamiento-bosque y tratamiento-especie resultaron significativos para todas las variables (Tabla XIV), excepto para la interacción tratamiento-bosque del SLA ($p=0,19$). Por lo tanto, se analizó el comportamiento de las mismas en cada tratamiento, por separado, y se comparó la respuesta de cada especie a los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’, en contraste con el ‘control’.

Respuesta al tratamiento ‘sequía’

Variables morfológicas

Altura final, Área foliar final, Biomasa final total

No se observaron diferencias significativas de *altura final*, *área foliar final* o *biomasa final total*, entre el tratamiento ‘sequía’ y el ‘control’ en *Caesalpinia* (Tabla XV, Fig. 26). Las plántulas de *Peltophorum* y *Enterolobium* tampoco mostraron

		Variables morfológicas						Tasas de crecimiento		Parámetros foliares		Asignación de biomasa		
Interacción	Parámetros de la prueba	Altura final	Área foliar final	Biomasa final total	Biomasa final hojas	Biomasa final tallo	Biomasa final raíz	RGR altura	RGR área foliar	SLA	LAR	LMF	SMF	RMF
Tratamiento x bosque	<i>pseudo</i> F _{4, 122} g.l.	16,9	4,67	4,76	4,48	12,3	2,4	43,93	16,22	1,55	13,20	19,02	23,83	4,38
	P	0,001	0,004	0,003	0,001	0,001	0,04	0,001	0,001	0,19	0,001	0,001	0,001	0,002
Tratamiento x especie	<i>pseudo</i> F _{10, 122} g.l.	21,5	18,1	29,49	20,7	48,5	12,8	35,7	17,8	3,71	15,06	29,5	43,2	6,15
	P	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001

Tabla XIV. Resultados de la evaluación de interacción, por medio de análisis de aleatorización (programa DISTLM, Anderson 2004b) entre los tres factores: 'tratamiento', 'bosque', 'especie'. Se presentan los valores del estadístico del test (*'pseudo F'*), el valor de significación estadística (P) y los grados de libertad (g.l.). Los valores en **negrita** indican significación estadística (p<0,05).

'SEQUÍA' vs. 'CONTROL'														
		Variables morfológicas						Tasas de crecimiento		Parámetros foliares		Asignación de biomasa		
Especie	Parámetros de la prueba	Altura final	Área foliar final	Biomasa final total	Biomasa final hojas	Biomasa final tallo	Biomasa final raíz	RGR altura	RGR área foliar	SLA	LAR	LMF	SMF	RMF
PD	W ₁₃ g.l.	57,5	53	69	60	69	69	56	52,5	29	39	48	61,5	21,5
	P	0,11	0,34	0,0007	0,059	0,0007	0,0007	0,18	0,36	0,04	0,49	0,73	0,03	0,001
E	W ₂₃ g.l.	72,5	79	90	74	90	81	80	80	80	67	58	85,5	58,5
	P	0,66	0,28	0,02	0,57	0,02	0,19	0,23	0,23	0,23	0,96	0,31	0,07	0,34
G	W ₁₈ g.l.	36	36	36	36	38	37,5	39	37	47	46	43,5	93,5	74
	P	0,0002	0,0002	0,0002	0,0002	0,0006	0,0005	0,001	0,0003	0,03	0,02	0,007	0,005	0,54
M	W ₂₀ g.l.	73,5	89	72	80	73	67,5	74	91	89	79	68,5	79	64,5
	P	0,59	0,03	0,72	0,23	0,64	0,98	0,57	0,01	0,03	0,27	0,97	0,27	0,74
D	W ₁₆ g.l.	44	54	56	55	57	54	39	40	71	71	64,5	67	73
	P	0,009	0,16	0,23	0,19	0,28	0,16	0,0009	0,002	0,79	0,79	0,75	0,93	0,62
C	W ₁₇ g.l.	68	55	59	52	61	58	69,5	62	77	65	51,5	74,5	75
	P	>0,99	0,19	0,38	0,1	0,5	0,32	0,9	0,57	0,38	0,8	0,08	0,51	0,48
PN	W ₂₂ g.l.	96	100	100	100	100	96	99	100	70	73	71,5	77,5	55
	P	0,002	0,0002	0,0002	0,0002	0,0002	0,002	0,0003	0,0002	0,87	0,64	0,74	0,34	0,18
S	W ₉ g.l.	17	15	16	15	17	16	15	15	22	19	15	38	30
	P	0,03	0,008	0,01	0,008	0,003	0,01	0,008	0,008	0,3	0,09	0,008	0,03	0,66

Tabla XV. Resultados del análisis de varianza realizado entre los tratamientos 'sequía' y 'control', para todas las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Se presentan los valores del estadístico de la prueba Wilcoxon (W), el valor de significación estadística (P) y los grados de libertad (g.l.). Los valores en **negrita** indican significación estadística (p<0,05).

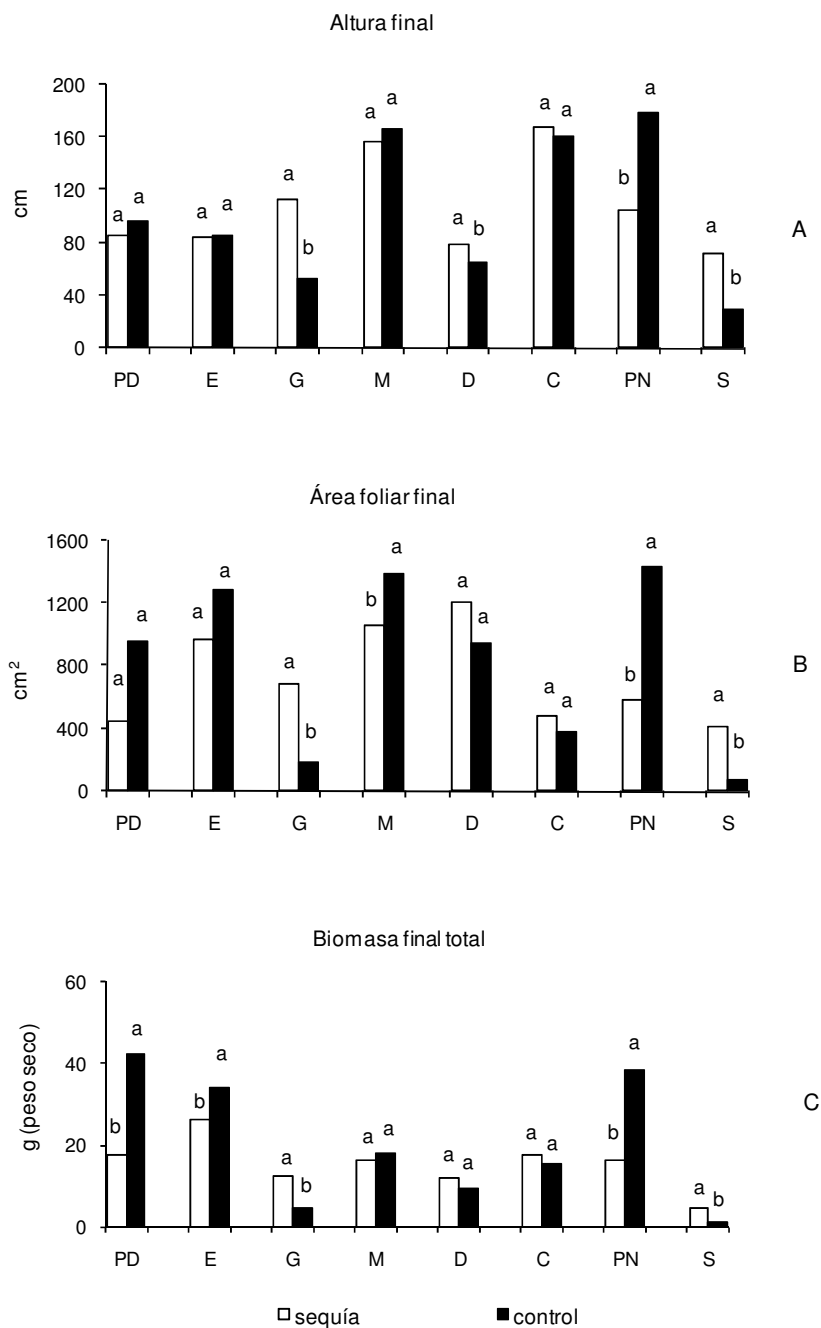
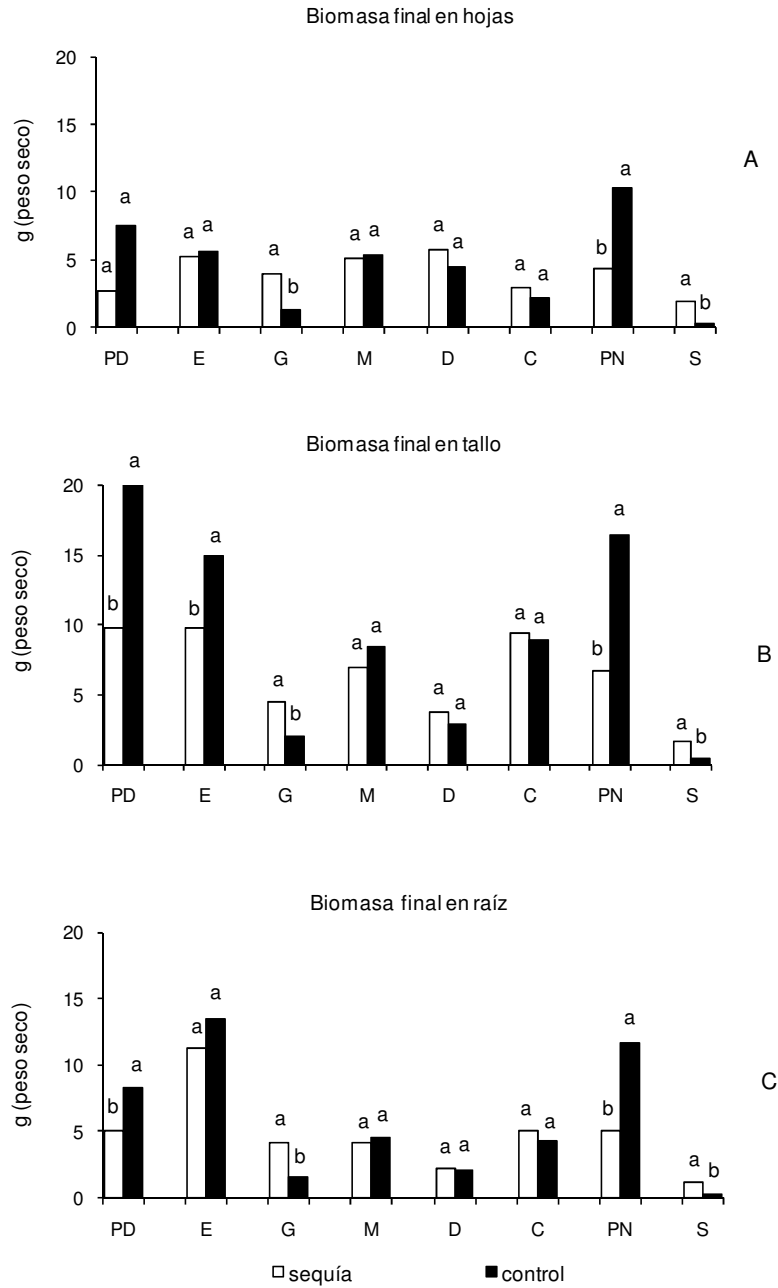


Figura 26. Altura final promedio (A), área foliar final promedio (B) y biomasa final total promedio (C), en los tratamientos 'sequía' y 'control' de las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

diferencias significativas entre 'sequía' y 'control' en la *altura final* y *área foliar final* (Tabla XV, Fig. 26 A y B), pero sí se evidenció mayor *biomasa final total* en el 'control' que en 'sequía' (Tabla XV, Fig. 26 C). Para *Microlobius* sólo se observaron diferencias significativas en *área foliar final*, donde los valores en el 'control' fueron superiores que en 'sequía' (Tabla XV, Fig. 26 B). La respuesta de *Gleditsia* y *Schinopsis* fue superior en 'sequía' que en 'control' para todas las variables, y lo contrario ocurrió para la especie *Prosopis*, donde la respuesta en 'sequía' fue inferior para las tres variables (Tabla XV, Fig. 26). Para *Diplokeleba* se observó una mejor respuesta al tratamiento 'sequía' para la *altura final* (Tabla XV, Fig. 26 A), mientras que en las otras dos variables no se observaron diferencias significativas (Tabla XV, Fig. 26 B y C).

Biomasa final en hojas, Biomasa final en tallo, Biomasa final en raíz

Para *Microlobius*, *Diplokeleba* y *Caesalpinia* no se observaron diferencias significativas de *biomasa final en hojas, tallo o raíz* entre los tratamientos 'sequía' y 'control' (Tabla XV, Fig. 27). En el caso de *Enterolobium*, sólo se observaron diferencias significativas entre dichos tratamientos en la *biomasa final de tallo*, donde los valores en 'control' fueron superiores a los de 'sequía', y lo mismo se observó en *Peltophorum* para la *biomasa final en tallo y raíz* (Tabla XV, Fig. 27 B y C), no existiendo diferencias significativas para esta especie en la *biomasa final en hojas* (Fig. 27 A) entre 'sequía' y 'control'. Por otro lado, para *Gleditsia*, *Prosopis* y *Schinopsis* se observaron diferencias significativas en los tres tipos de biomasa, entre los tratamientos 'sequía y 'control' (Tabla XV). En *Gleditsia* y *Schinopsis* los



Figurs 27. Biomasa final promedio en hojas (A), tallo (B) y raíz (C), en los tratamientos 'sequía' y 'control' de las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

valores en ‘sequía’ fueron superiores al ‘control’, para todos los casos (Fig. 27), y ocurrió lo contrario para *Prosopis* (Fig. 27).

Tasa de crecimiento relativo (RGR) en altura y área foliar

Las plántulas de *Peltophorum*, *Enterolobium* y *Caesalpinia* no mostraron diferencias significativas entre el tratamiento ‘sequía’ y el ‘control’, para ninguna de las tasas de crecimiento evaluadas (Tabla XV, Fig. 28). En *Microlobius* se observaron diferencias significativas de RGR en área foliar, donde el ‘control’ fue superior a la ‘sequía’, mientras que para RGR en altura no hubo diferencias significativas (Tabla XV, Fig. 28). Las plántulas de *Gleditsia*, *Diplokeleba* y *Schinopsis* mostraron una respuesta muy superior en ‘sequía’ que en ‘control’ para ambas tasas de crecimiento (Tabla XV, Fig. 28), mientras que para *Prosopis* ocurrió lo contrario, donde se obtuvo un crecimiento relativo mayor en el ‘control’ que en ‘sequía’, tanto en altura como en área foliar (Tabla XV, Fig. 28).

Parámetros foliares

No se observaron diferencias significativas de SLA y LAR entre los tratamientos ‘sequía’ y control’ para *Enterolobium*, *Diplokeleba*, *Caesalpinia*, *Prosopis* y *Schinopsis* (Tabla XV, Fig. 29). Para *Peltophorum* y *Microlobius* se observaron diferencias significativas en SLA, donde el valor en ‘sequía’ fue mayor al ‘control’ para *Peltophorum*, y a la inversa para *Microlobius*, mientras que en LAR no hubo diferencias significativas (Tabla XV, Fig. 29). En cuanto a *Gleditsia*, mostró

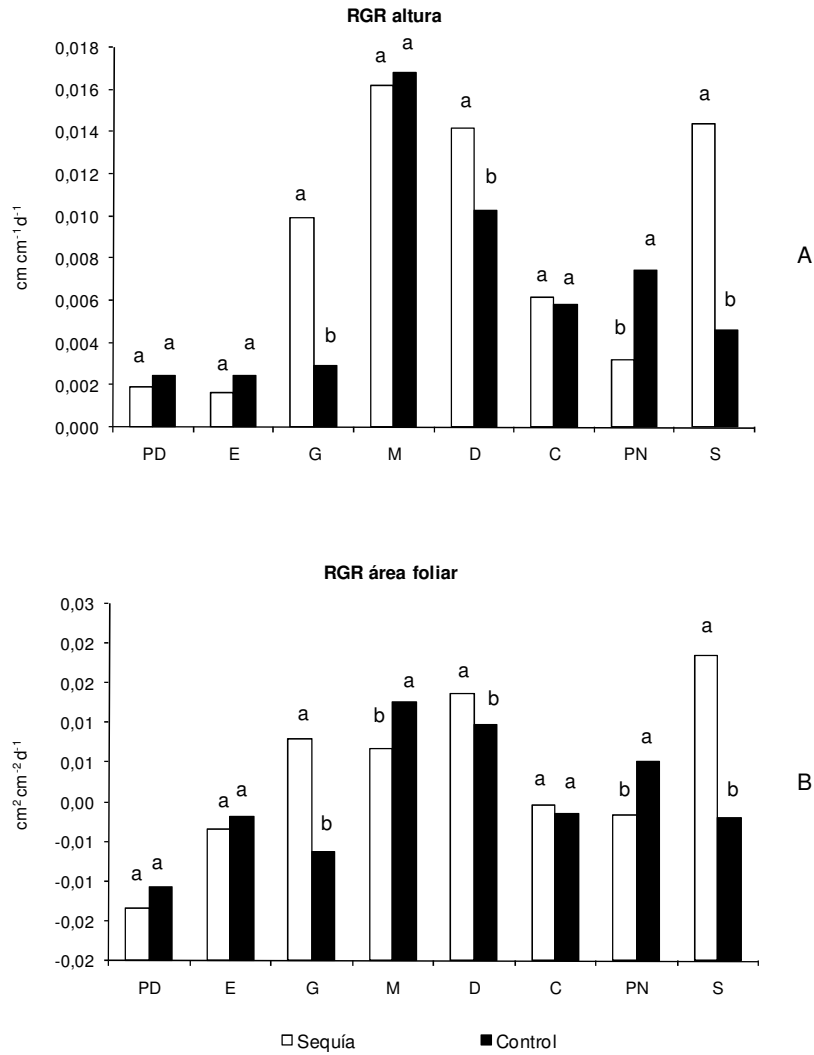


Figura 28. Tasa de crecimiento relativo (RGR) promedio en altura (A) y en área foliar (B), en los tratamientos 'sequía' y 'control' de las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

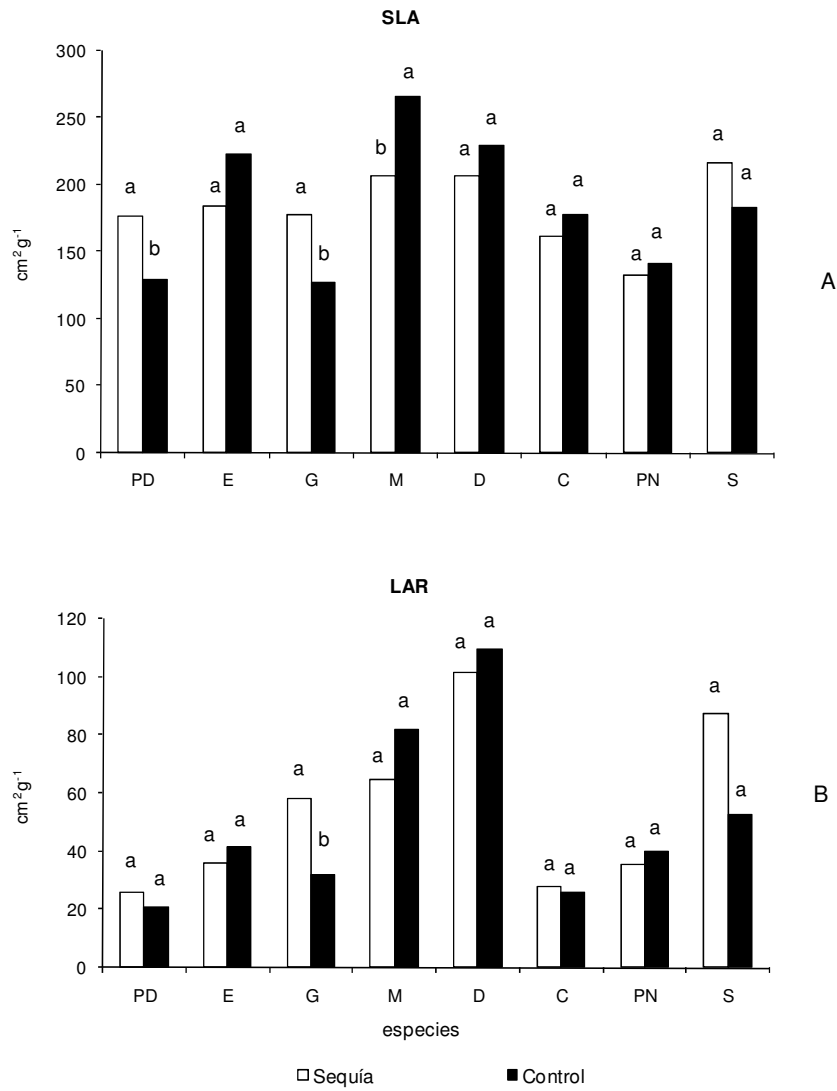


Figura 29. Área foliar específica –SLA- promedio (A) y relación de área foliar –LAR- promedio (B), en los tratamientos 'sequía' y 'control' de las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

diferencias significativas de ambas variables, donde los valores en ‘sequía’ fueron superiores al ‘control’ tanto para SLA como para LAR (Tabla XV, Fig. 29).

Asignación de biomasa a hoja, tallo y raíz

No se observaron diferencias significativas en ningún tipo de asignación de biomasa entre el tratamiento ‘sequía’ y el ‘control’ para *Enterolobium*, *Microlobius*, *Diplokeleba*, *Caesalpinia* y *Prosopis* (Tabla XV, Fig. 30). En cambio, *Gleditsia* y *Schinopsis* mostraron un mayor *LMF* en el tratamiento ‘sequía’, y un *SMF* superior en el tratamiento ‘control’ (Tabla XV, Fig. 30 A y B); por otro lado, para *RMF* no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla XV, Fig. 30 C). Para *Peltophorum*, no se observaron diferencias significativas en *LMF* (Tabla XV, Fig. 30 A), pero sí las hubo en *SMF*, donde la respuesta en ‘control’ fue superior a la ‘sequía’, y en *RMF* donde ocurrió lo contrario (Tabla XV, Fig. 30 B y C).

Respuesta al tratamiento ‘inundación’

Variables morfológicas

Altura final, Área foliar final, Biomasa final total

No se observaron diferencias significativas en ninguna de las tres variables, *altura final*, *área foliar final* y *biomasa final total*, entre el tratamiento ‘inundación’ y el ‘control’ para *Gleditsia* (Tabla XVI, Fig. 31). En *Microlobius* y *Prosopis* la respuesta

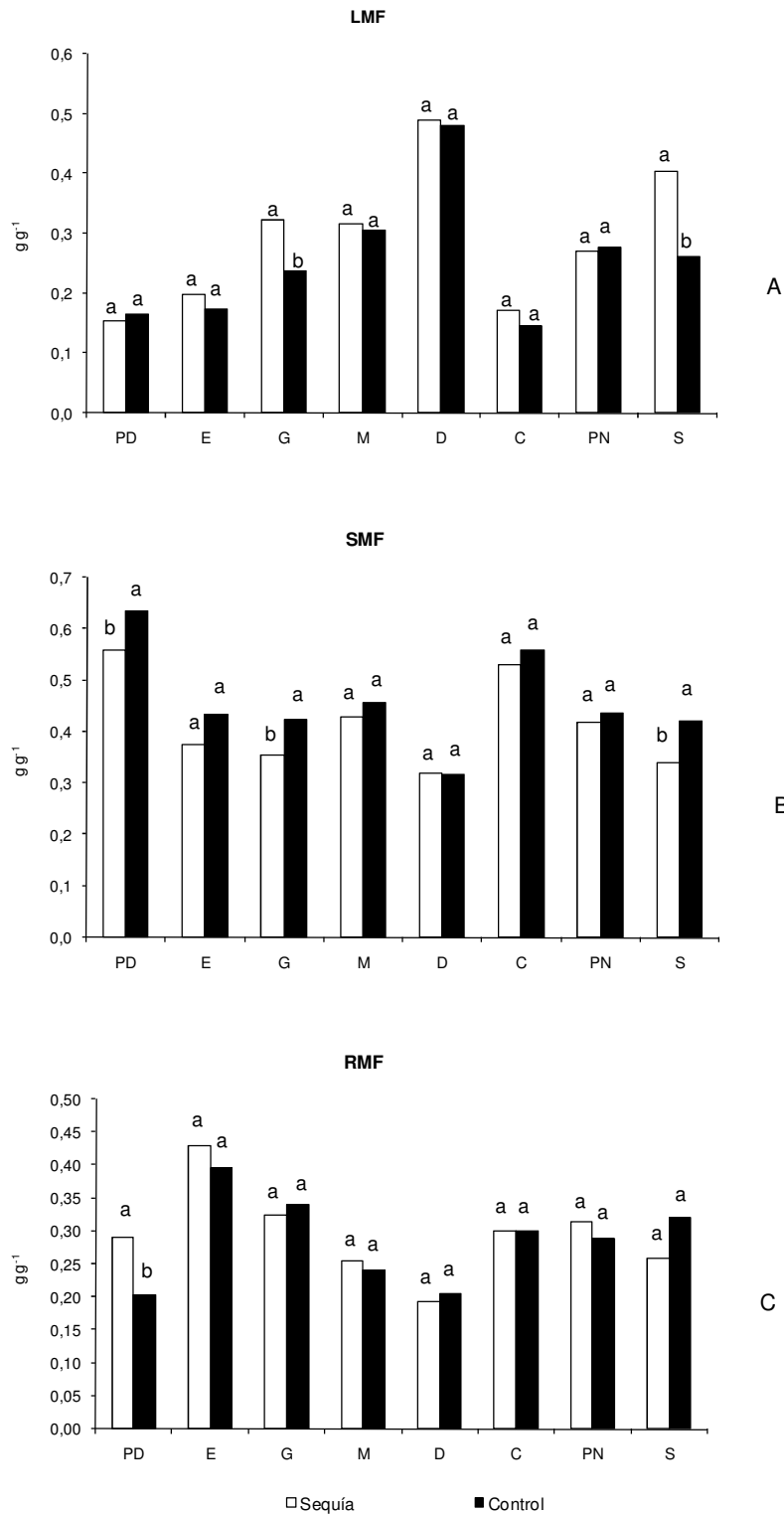


Figura 30. Asignación de biomasa promedio a hoja –LMF- (A), tallo –SMF- (B) y raíz –RMF- (C), en los tratamientos 'sequía' y 'control' de las especies 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

‘INUNDACIÓN’ vs. ‘CONTROL’														
Especie	Parámetros de la prueba	Variables morfológicas						Tasas de crecimiento		Parámetros foliares		Asignación de biomasa		
		Altura final	Área foliar final	Biomasa final total	Biomasa final hojas	Biomasa final tallo	Biomasa final raíz	RGR altura	RGR área foliar	SLA	LAR	LMF	SMF	RMF
E	W _{23 g.l.} P	68,5 0,97	92 0,01	85 0,08	94 0,005	79 0,28	70 0,88	77,5 0,34	93 0,007	85 0,083	89 0,03	89 0,03	62 0,55	48,5 0,04
G	W _{18 g.l.} P	13 0,33	15 0,63	15 0,63	14 0,5	16 0,77	8 0,048	12 0,28	15 0,63	23 0,37	16 0,77	14,5 0,52	29 0,02	9 0,08
M	W _{20 g.l.} P	15 0,002	15 0,002	15 0,002	15 0,002	15 0,002	15 0,002	15 0,002	15 0,002	26 0,22	15 0,002	15 0,002	55 0,002	23 0,09
C	W _{17 g.l.} P	7 0,4	3 0,04	7 0,4	3 0,04	7 0,4	5 0,17	8 0,53	3 0,04	11 >0,99	3 0,04	3 0,04	17 0,13	9 0,66
PN	W _{22 g.l.} P	28 0,0003	28 0,0003	32 0,003	32 0,003	28 0,0003	28 0,0003	28 0,0003	28 0,0002	36 0,02	29 0,0006	31 0,002	84 0,0003	35,5 0,015

Tabla XVI. Resultados del análisis de varianza realizado entre los tratamientos ‘inundación’ y ‘control’, para todas las especies: ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*), ‘PN’ (*Prosopis nigra*). Para ‘PD’ (*Peltophorum dubium*), ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*) y ‘S’ (*Schinopsis balansae*) no se presentan resultados porque no hubo sobrevivientes en el tratamiento ‘inundación’. Se presentan los valores del estadístico de la prueba Wilcoxon (W), el valor de significación estadística (P) y los grados de libertad (g.l.). Los valores en **negrita** indican significación estadística ($p < 0,05$).

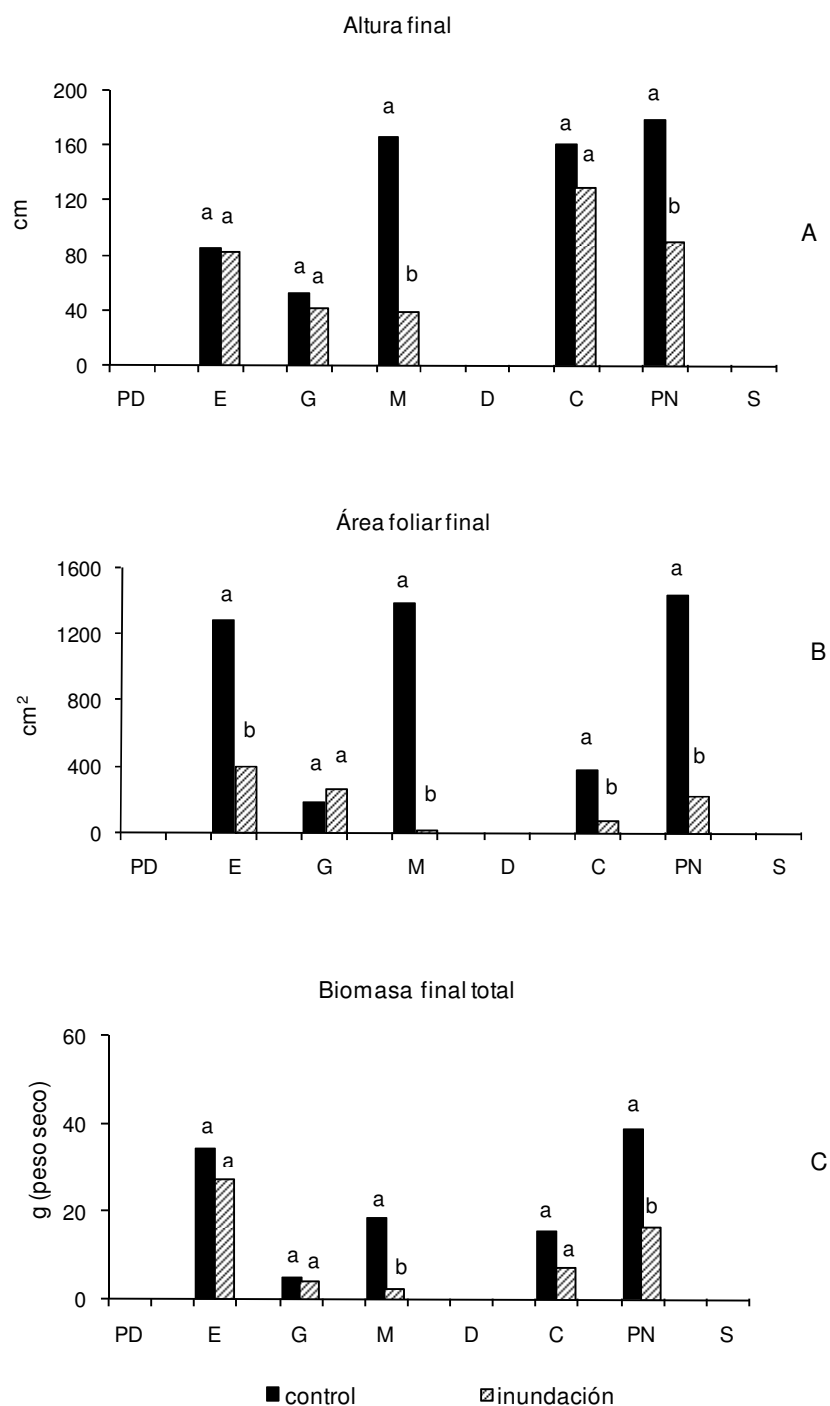


Figura 31. Altura final promedio (A), área foliar final promedio (B) y biomasa final total promedio (C), en los tratamientos 'control' e 'inundación' de las especies 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*) y 'PN' (*Prosopis nigra*). No se presentan gráficos para 'PD' (*Peltophorum dubium*) y 'S' (*Schinopsis balansae*) porque no hubo sobrevivientes, y para 'D' (*Diplokeleba floribunda*) porque solo hubo uno, en el tratamiento 'inundación'. Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

en el ‘control’ fue muy superior a la del tratamiento ‘inundación’ para las tres variables (Tabla XVI, Fig. 31). En *Enterolobium* y *Caesalpinia* solo se observaron diferencias significativas en *área foliar final*, donde el ‘control’ superó a ‘inundación’ (Tabla XVI, Fig. 30 B), mientras que para las otras dos variables no se observaron diferencias significativas (Tabla XVI, Fig. 31 A y C).

Biomasa final en hojas, Biomasa final en tallo, Biomasa final en raíz

Para *Enterolobium* y *Caesalpinia* sólo se observaron diferencias significativas entre los tratamientos ‘control’ e ‘inundación’ en la *biomasa final en hojas* (Tabla XVI, Fig. 32 A), donde los valores en el primero fueron superiores a los del segundo. La misma respuesta se observó para *Gleditsia* en la *biomasa final de raíz* (Fig. 32 C), mientras que para la *biomasa final en hojas y tallo* de esta especie no se observaron diferencias significativas entre ‘control’ e ‘inundación’ (Tabla XVI). Por otro lado, para *Microlobius* y *Prosopis* la *biomasa final en hojas, tallo y raíz* en el tratamiento ‘control’ fue significativamente mayor al tratamiento ‘inundación’ (Tabla XVI, Fig. 32).

Tasa de crecimiento relativo (RGR) en altura y área foliar

No se observaron diferencias significativas de RGR en *altura* ni en *área foliar* para *Gleditsia* entre el tratamiento ‘inundación’ y el ‘control’ (Tabla XVI, Fig. 33), mientras que para *Microlobius* y *Prosopis* la respuesta del ‘control’ en el caso de ambas variables fue significativamente superior a la del tratamiento ‘inundación’ (Tabla XVI,

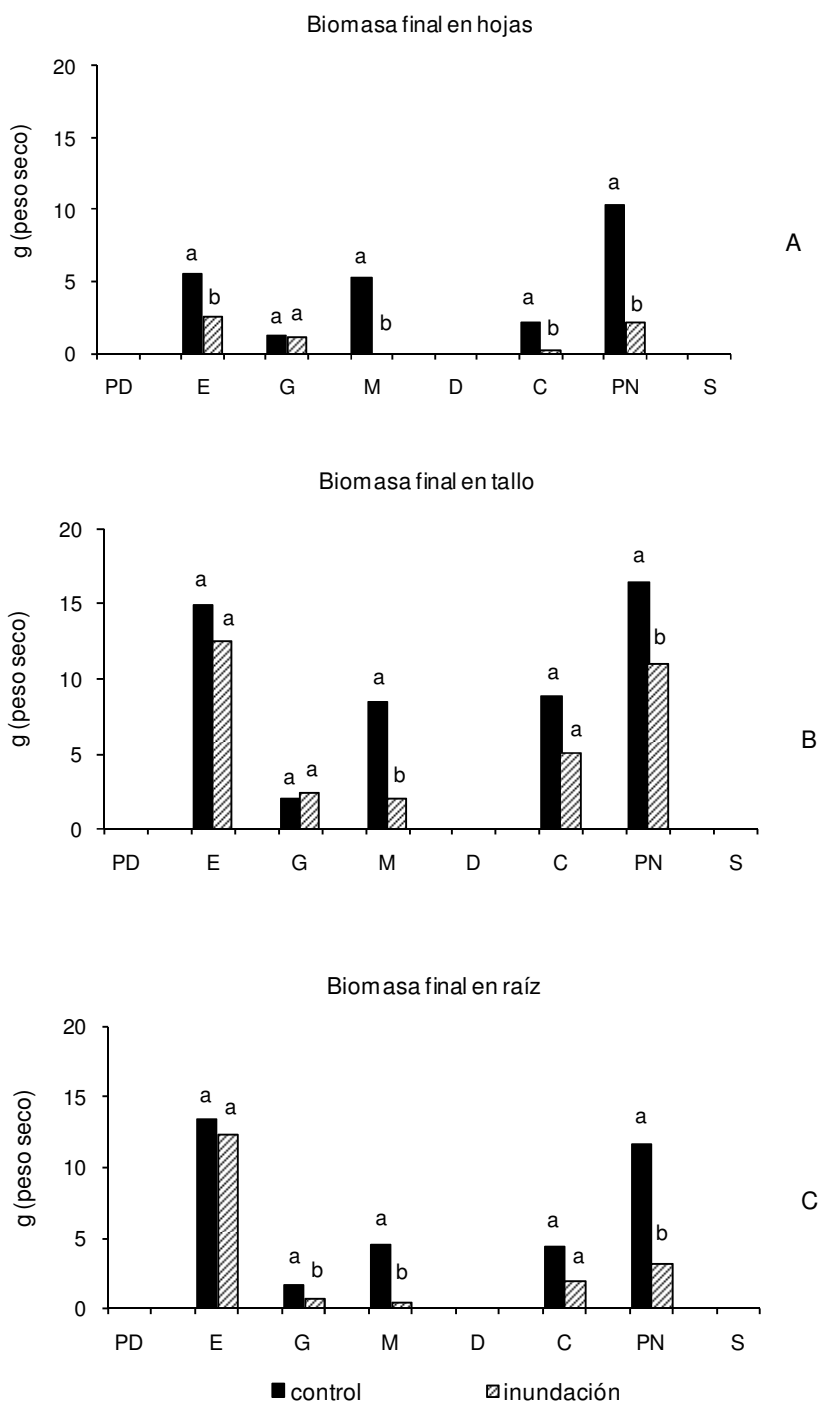


Figura 32. Biomasa final promedio en hojas (A), tallo (B) y raíz (C), en los tratamientos 'control' e 'inundación' de las especies 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*) y 'PN' (*Prosopis nigra*). No se presentan gráficos para 'PD' (*Peltophorum dubium*) y 'S' (*Schinopsis balansae*) porque no hubo sobrevivientes, y para 'D' (*Diplokeleba floribunda*) porque solo hubo uno, en el tratamiento 'inundación'. Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

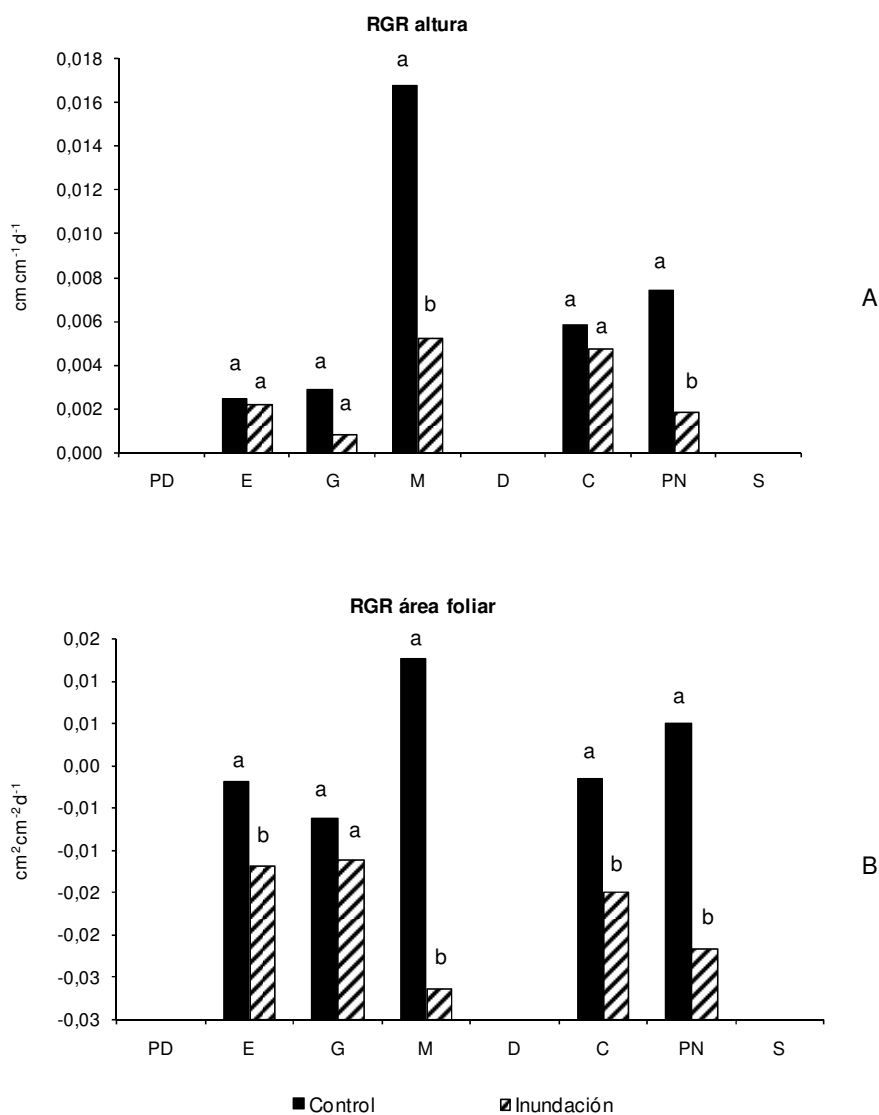


Figura 33. Tasa de crecimiento relativo (RGR) promedio en altura (A) y en área foliar (B), en los tratamientos 'control' e 'inundación' de las especies 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*) y 'PN' (*Prosopis nigra*). No se presentan gráficos para 'PD' (*Peltophorum dubium*) y 'S' (*Schinopsis balansae*) porque no hubo sobrevivientes, y para 'D' (*Diplokeleba floribunda*) porque solo hubo uno, en el tratamiento 'inundación'. Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Fig. 33). En cuanto a *Enterolobium* y *Caesalpinia*, no mostraron diferencias de RGR en altura entre los tratamientos (Tabla XVI, Fig. 33 A), mientras que el RGR en área foliar del ‘control’ fue superior al de ‘inundación’ en ambos casos (Tabla XVI, Fig. 33 B).

Parámetros foliares

Para *Gleditsia* no se observaron diferencias significativas entre el ‘control’ y el tratamiento ‘inundación’ en las variables SLA y LAR (Tabla XVI, Fig. 34). En cuanto a *Enterolobium*, *Microlobius* y *Caesalpinia*, éstas no mostraron diferencias significativas en SLA entre los tratamientos (Tabla XVI, Fig. 34 A), mientras que el LAR en ‘control’ fue superior al de ‘inundación’ (Tabla XVI, Fig. 34 B). Por otro lado, la respuesta de *Prosopis* en ‘control’ fue superior a ‘inundación’, tanto para SLA como para LAR (Tabla XVI, Fig. 34).

Asignación de biomasa a hoja, tallo y raíz

Se hallaron diferencias significativas entre los tratamientos, en los tres tipos de asignaciones de biomasa, para *Prosopis*, donde los valores en ‘control’ superaron a los de ‘inundación’ en LMF y RMF, y ocurrió lo contrario para SMF (Tabla XVI, Fig. 35). En *Microlobius*, ocurrió lo mismo para las variables LMF y SMF, mientras que en RMF no se encontraron diferencias significativas entre ‘control’ e ‘inundación’ (Tabla XVI, Fig. 35). En el caso de *Enterolobium*, se observaron diferencias significativas en LMF, donde los valores en ‘control’ fueron superiores a ‘inundación’, y en RMF, donde ocurrió

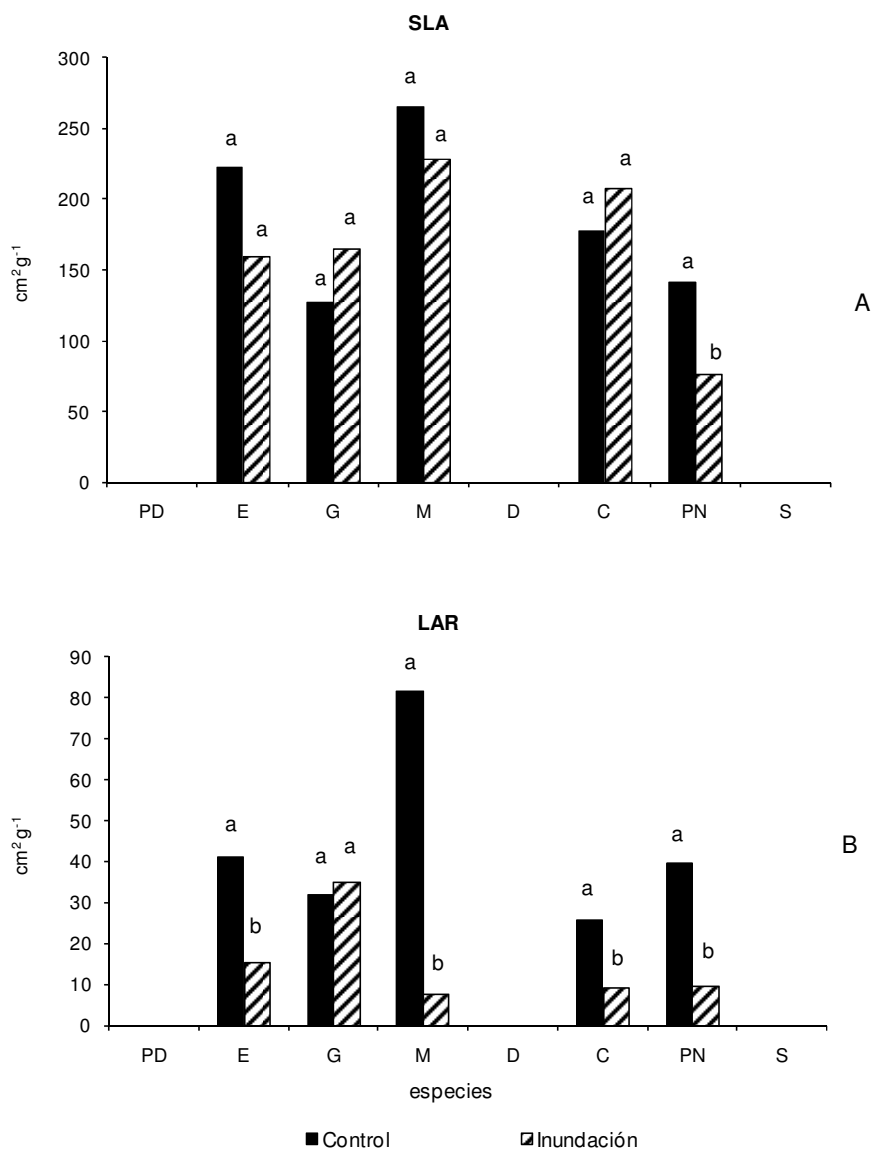


Figura 34. Área foliar específica –SLA– promedio (A) y relación de área foliar –LAR– promedio (B), en los tratamientos ‘control’ e ‘inundación’ de las especies ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*) y ‘PN’ (*Prosopis nigra*). No se presentan gráficos para ‘PD’ (*Peltophorum dubium*) y ‘S’ (*Schinopsis balansae*) porque no hubo sobrevivientes, y para ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*) porque solo hubo uno, en el tratamiento ‘inundación’. Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

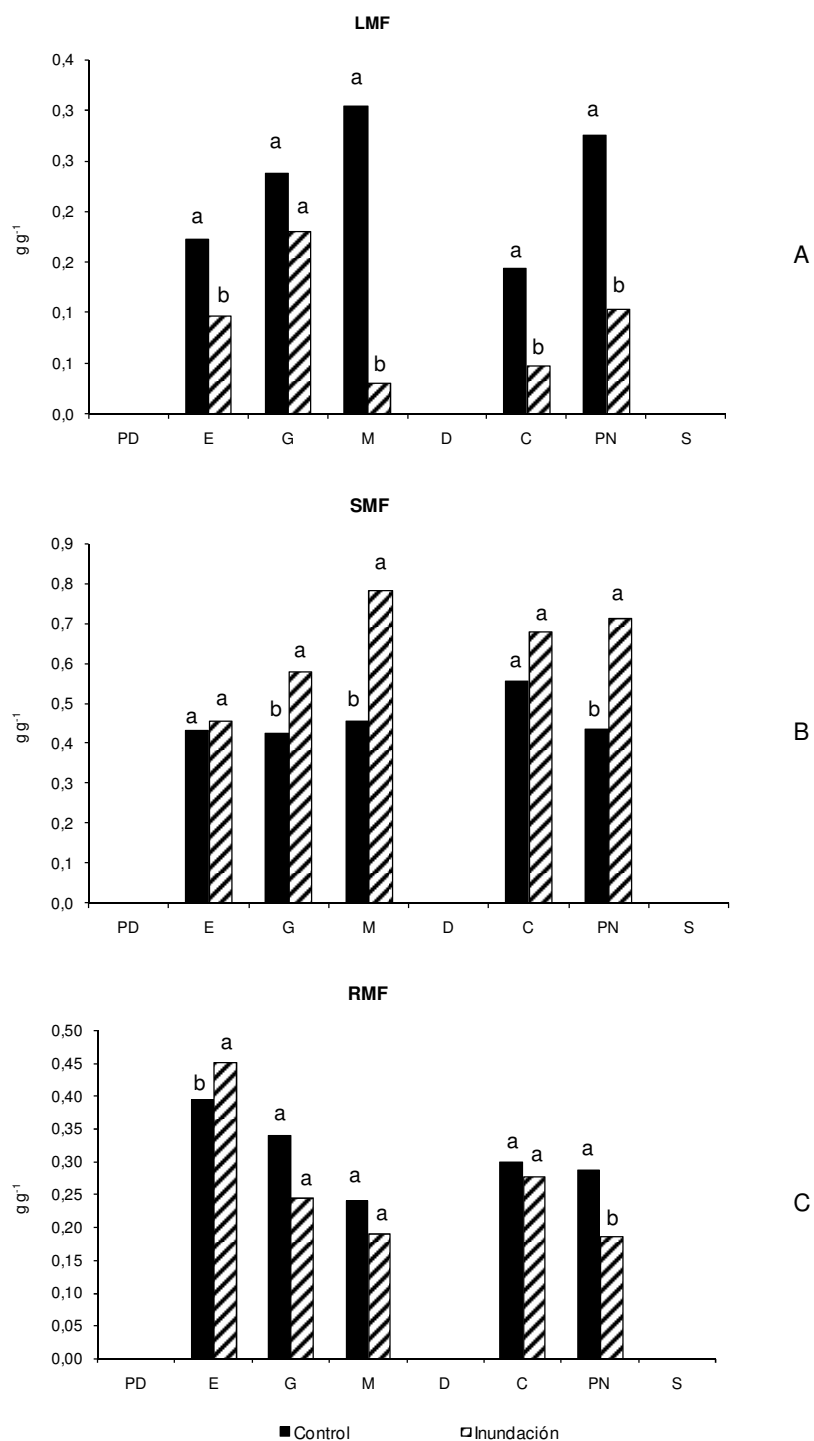


Figura 35. Asignación de biomasa promedio a hoja –LMF- (A), tallo –SMF- (B) y raíz –RMF- (C), en los tratamientos ‘control’ e ‘inundación’ de las especies ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*) y ‘PN’ (*Prosopis nigra*). No se presentan gráficos para ‘PD’ (*Peltophorum dubium*) y ‘S’ (*Schinopsis balansae*) porque no hubo sobrevivientes, y para ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*) porque solo hubo uno, en el tratamiento ‘inundación’. Las especies se presentan ordenadas según el Índice Topográfico. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

lo contrario, mientras que en SMF no se hallaron diferencias significativas (Tabla XVI, Fig. 35). Para *Gleditsia* sólo se hallaron diferencias en SMF, donde los valores en ‘inundación’ fueron superiores al ‘control’, y en *Caesalpinia* sólo se observaron diferencias significativas en LMF, donde los valores en ‘control’ fueron superiores a ‘inundación’ (Tabla XVI, Fig. 35).

Respuesta de las especies en términos de tolerancia

Tolerancia al tratamiento ‘sequía’

Para *Gleditsia*, *Caesalpinia* y *Schinopsis* se observó tolerancia a la ‘sequía’ en 11 de las 13 variables medidas (Tabla XVII), ya que los valores de tolerancia resultantes fueron iguales o mayores a uno; en *Diplokeleba*, 10 variables mostraron tolerancia a la ‘sequía’. En cambio, para *Peltophorum* sólo cuatro de ellas arrojaron un valor de tolerancia mayor a uno (Tabla XVII). En *Enterolobium* y *Microlobius*, tres variables mostraron tolerancia (Tabla XVII), mientras que en *Prosopis* sólo se observó tolerancia en dos de las variables (Tabla XVII).

Tolerancia al tratamiento ‘inundación’

Para *Gleditsia* se obtuvieron valores de tolerancia mayores a uno en cinco de las 12 variables medidas (Tabla XVIII). Para *Enterolobium* se observó tolerancia en tres variables, y en *Caesalpinia* en dos de las variables medidas (Tabla XVIII). Para

SEQUÍA									
	Variables	PD	E	G	M	D	C	PN	S
	Supervivencia	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
VARIABLES MORFOLÓGICAS	Altura final	0,88	0,99	2,18	0,94	1,22	1,05	0,59	2,52
	Área foliar final	0,47	0,75	3,82	0,76	1,28	1,29	0,41	6,08
	Biomasa final total	0,42	0,78	2,56	0,89	1,26	1,13	0,42	4,09
	Biomasa final en hojas	0,36	0,94	3,13	0,97	1,29	1,37	0,43	5,85
	Biomasa final en tallo	0,37	0,66	2,24	0,83	1,32	1,05	0,41	3,35
	Biomasa final en raíz	0,61	0,84	2,50	0,93	1,10	1,17	0,43	3,47
TASA CRECIM. RELAT.	RGR altura	0,78	0,66	3,45	0,97	1,38	1,05	0,43	3,13
PARÁMETROS FOLIARES	SLA	1,37	0,82	1,39	0,78	0,90	0,91	0,94	1,18
	LAR	1,26	0,87	1,82	0,79	0,93	1,07	0,90	1,67
ASIGNACIÓN DE BIOMASA	LMF	0,93	1,14	1,36	1,04	1,02	1,19	0,97	1,55
	SMF	0,88	0,86	0,84	0,94	1,01	0,95	0,96	0,81
	RMF	1,43	1,09	0,95	1,06	0,95	1,00	1,09	0,80

Tabla XVII. Valores de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) al tratamiento 'sequía' para todas las variables medidas en cada especie: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Los valores en **negrita** indican tolerancia al tratamiento (valor > 1).

INUNDACIÓN									
	Variables	PD	E	G	M	D	C	PN	S
	Supervivencia	0,00	1,00	0,38	0,63	0,13	0,25	0,88	0,00
VARIABLES MORFOLÓGICAS	Altura final	0,00	0,97	0,80	0,24	0,48	0,80	0,51	0,00
	Área foliar final	0,00	0,31	1,49	0,01	0,01	0,19	0,16	0,00
	Biomasa final total	0,00	0,81	0,89	0,14	0,21	0,48	0,43	0,00
	Biomasa final en hojas	0,00	0,47	0,96	0,02	0,04	0,16	0,21	0,00
	Biomasa final en tallo	0,00	0,83	1,18	0,23	0,52	0,56	0,67	0,00
	Biomasa final en raíz	0,00	0,92	0,48	0,10	0,16	0,47	0,28	0,00
TASA CRECIM. RELAT.	RGR altura	0,00	0,87	0,27	0,31	0,24	0,81	0,24	0,00
PARÁMETROS FOLIARES	SLA	0,00	0,72	1,29	0,86	0,23	1,17	0,53	0,00
	LAR	0,00	0,37	1,10	0,09	0,05	0,36	0,24	0,00
ASIGNACIÓN DE BIOMASA	LMF	0,00	0,56	0,76	0,10	0,20	0,33	0,37	0,00
	SMF	0,00	1,05	1,36	1,72	2,34	1,22	1,63	0,00
	RMF	0,00	1,14	0,72	0,78	0,82	0,92	0,64	0,00

Tabla XVIII. Valores de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) al tratamiento 'inundación' para todas las variables medidas en cada especie: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Los valores en **negrita** indican tolerancia al tratamiento (valor > 1).

Microlobius, *Diplokeleba* y *Prosopis* sólo una de las variables (SMF) arrojó valores de tolerancia mayores a uno (Tabla XVIII). En el caso de *Peltophorum* y *Schinopsis* se consideró un valor cero de tolerancia (Tabla XVIII), ya que ninguna plántula sobrevivió al tratamiento ‘inundación’.

Patrones de tolerancia entre especies a ambos tratamientos

Cuando se analiza la tolerancia en función del valor promedio de todas las variables (Fig. 36 A) se observa que *Gleditsia*, *Diplokeleba*, *Caesalpinia* y *Schinopsis* muestran gran tolerancia a la ‘sequía’, de las cuales *Gleditsia* es la de mayor tolerancia a la ‘inundación’, con un valor cercano a uno. Por otro lado, *Enterolobium* y *Prosopis* mostraron valores de tolerancia semejantes en ambos tratamientos, pero con un valor menor a uno, en los dos casos (Fig. 36 A). *Peltophorum* y *Microlobius* resultaron intolerantes a ambos tratamientos, en base al valor promedio de todas las variables, pero el valor de tolerancia a ‘sequía’ fue mucho mayor que el de ‘inundación’.

En función de la *supervivencia* se observó que todas las especies resultaron tolerantes a la ‘sequía’, mientras que sólo *Enterolobium* mostró, además, tolerancia a la ‘inundación’. Para el resto de las especies, se obtuvieron valores menores a uno en la tolerancia a la ‘inundación’; sin embargo, cabe destacar que *Prosopis* fue la que arrojó el valor más cercano a uno, entre estas últimas.

En base a las variables morfológicas (*altura final*, *área foliar final*, *biomasa total final*, y *biomasa final en hoja, tallo y raíz*; Fig. 37), se observó una respuesta similar por parte de *Peltophorum*, *Gleditsia*, *Microlobius*, *Diplokeleba*, *Caesalpinia* y *Schinopsis*, en

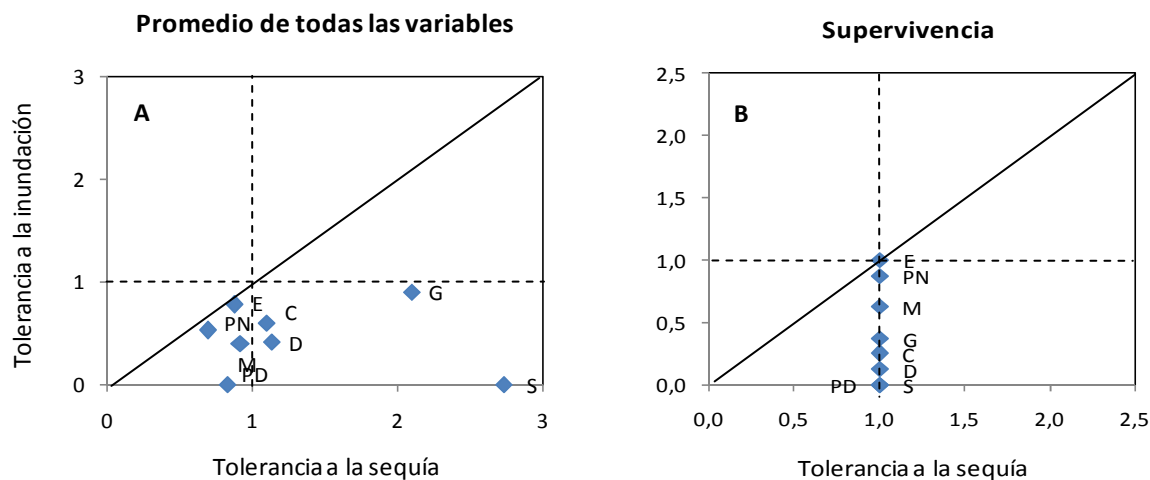


Figura 36. Distribución de las especies en función de la tolerancia promedio a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de: *promedio de todas las variables* (A) y *supervivencia* (B). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). La línea entera oblicua indica similar tolerancia a ambos tratamientos. Valores mayores a la línea de puntos vertical indican tolerancia al tratamiento 'sequía', y valores mayores a la línea de puntos horizontal indican tolerancia al tratamiento 'inundación'.

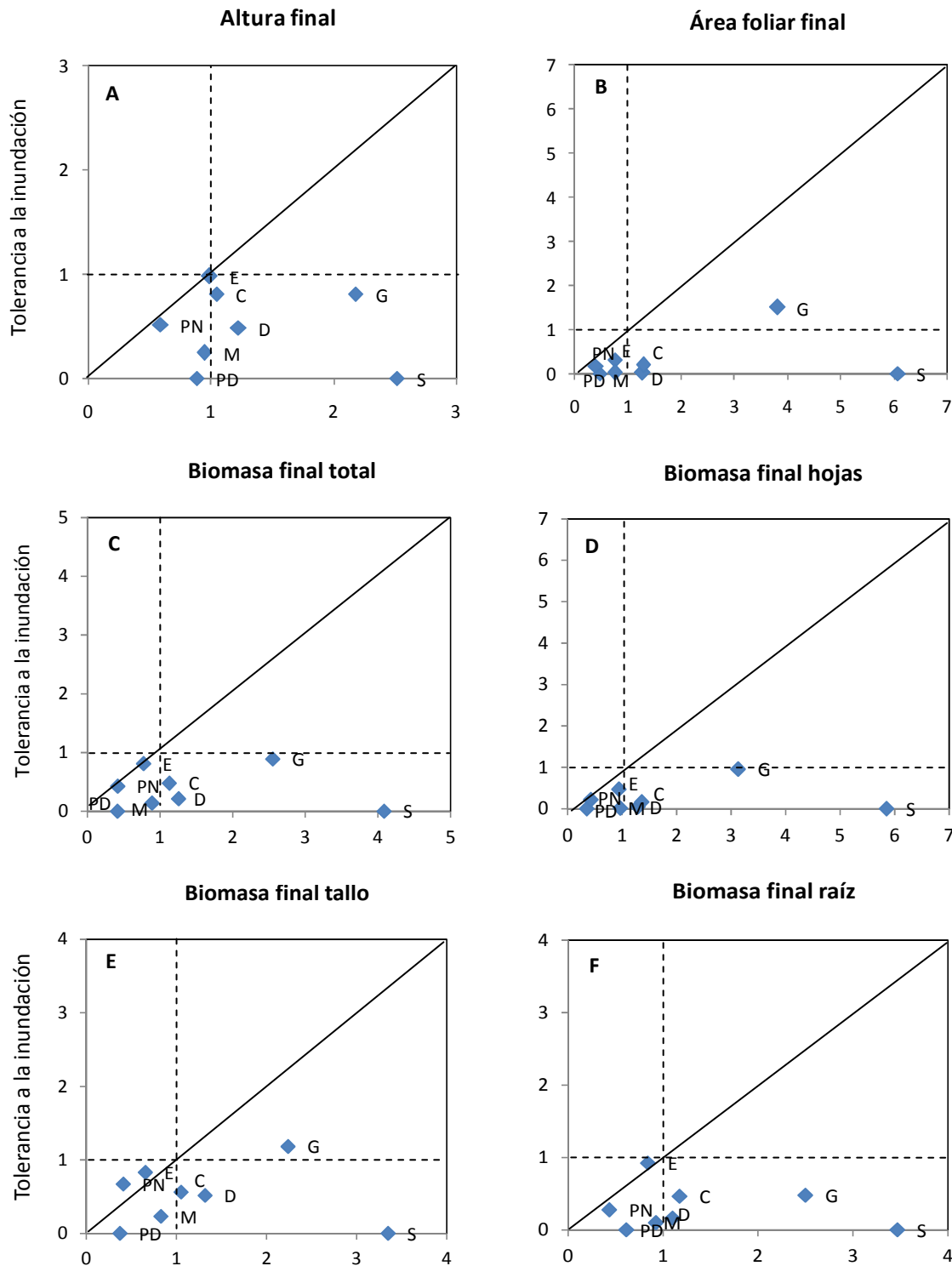


Figura 37. Distribución de las especies en función de la tolerancia promedio a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de las 'variables morfológicas': altura final (A), área foliar final (B), biomasa final total (C), biomasa final en hojas (D), biomasa final en tallo (E) y biomasa final en raíz (F). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). La línea entera oblicua indica similar tolerancia a ambos tratamientos. Valores mayores a la línea de puntos vertical indican tolerancia al tratamiento 'sequía', y valores mayores a la línea de puntos horizontal indican tolerancia al tratamiento 'inundación'.

las cuales la tolerancia al tratamiento ‘sequía’ fue mayor a la de ‘inundación’. En cambio, *Enterolobium* y *Prosopis* manifestaron una tolerancia similar a ambos tratamientos (Fig. 37).

Para la RGR *en altura* (Fig. 38 A), la tolerancia a la ‘sequía’ fue marcadamente mayor que la tolerancia a la ‘inundación’ en *Peltophorum*, *Gleditsia*, *Microlobius*, *Diplokeleba*, *Prosopis* y *Schinopsis*. En *Caesalpinia* la tolerancia también fue mayor en ‘sequía’, pero con una diferencia menor que en el resto de las especies. Solo en el caso de *Enterolobium* se observó respuesta más favorable a la ‘inundación’ para esta variable, aunque la diferencia no fue de gran magnitud en términos relativos.

Para las variables SLA, LAR y LMF (Fig. 38 B-D), todas las especies manifestaron una mayor tolerancia a la ‘sequía’ que a la ‘inundación’, excepto en el caso de SLA para *Microlobius* y *Caesalpinia*. Por otro lado, lo contrario ocurrió para la variable SMF donde, a excepción de *Peltophorum* y *Schinopsis* que no tuvieron sobrevivientes en ‘inundación’, todas las restantes especies fueron tolerantes (Fig. 38 E). Para RMF, en la mayoría de las especies los valores de tolerancia a ‘sequía’ fueron superiores que a ‘inundación’ (excepto *Enterolobium*), pero las diferencias no fueron de gran magnitud en ningún caso (Fig. 38 F).

Relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor de IT de las especies

La relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor de IT de las especies, en ningún caso resultó significativa. Sin embargo, la mayoría de las

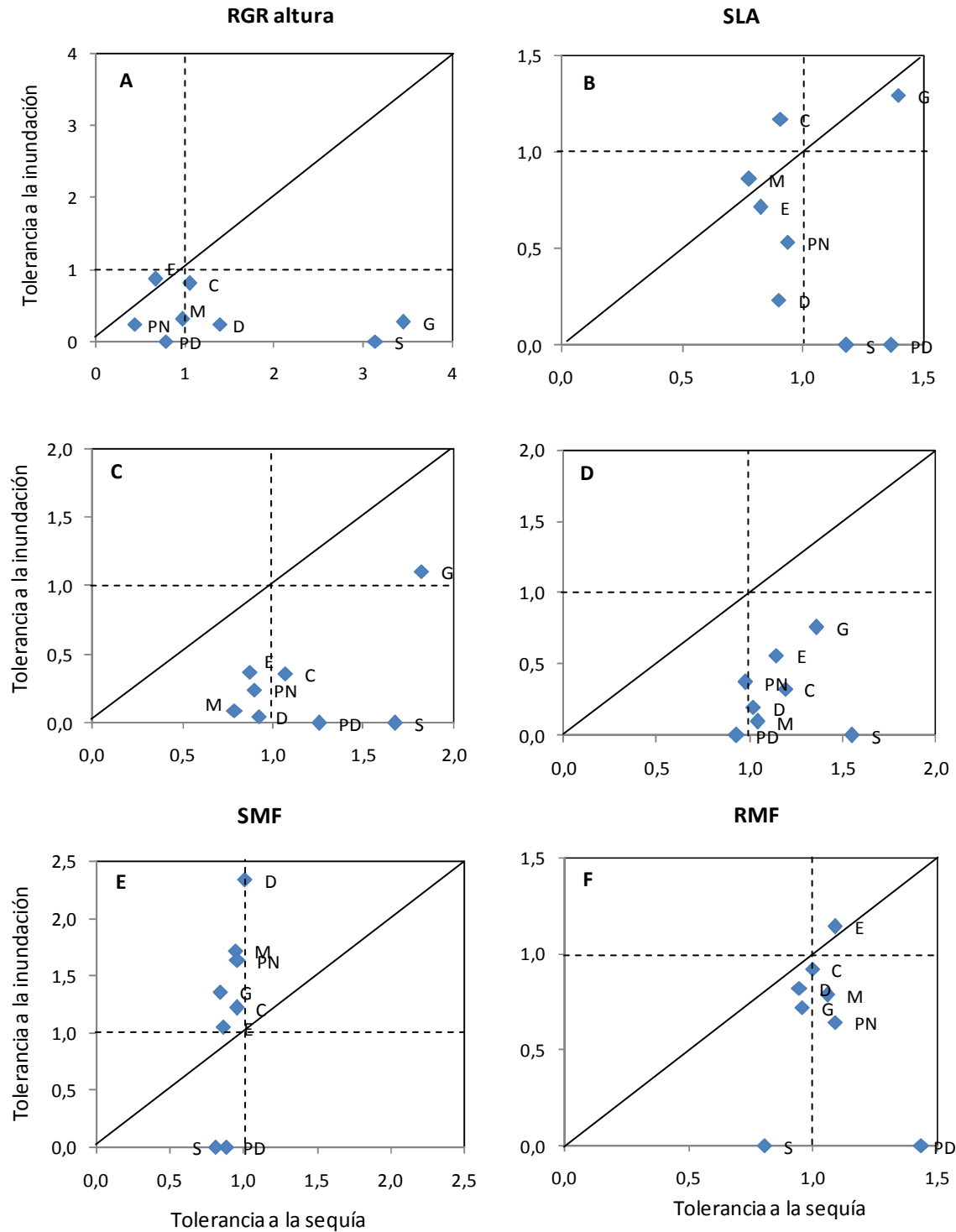


Figura 38. Distribución de las especies en función de la tolerancia promedio a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de: RGR en altura (A), SLA (B), LAR (C), LMF (D), SMF (E) y RMF (F). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). La línea entera oblicua indica similar tolerancia a ambos tratamientos. Valores mayores a la línea de puntos vertical indican tolerancia al tratamiento 'sequía', y valores mayores a la línea de puntos horizontal indican tolerancia al tratamiento 'inundación'.

variables en ‘sequía’, excepto tres (*supervivencia*, SLA y RMF), se correlacionaron negativamente con el IT (Fig. 39), mientras que en ‘inundación’ todas las variables, excepto SMF, se correlacionaron de manera positiva con el IT (Fig. 39). En el tratamiento ‘sequía’ puede observarse que para las variables morfológicas y de crecimiento (*altura final*, *área foliar final*, *biomasa total*, *biomasa final en hoja*, *tallo y raíz*, y RGR), *Prosopis* y *Gleditsia* se comportaron de manera muy diferente a las especies más cercanas a ellas en el gradiente (Fig. 39). En la mayoría de los casos, *Gleditsia* superó en tolerancia a *Enterolobium* y *Peltophorum*, especies que se encuentran por encima de *Gleditsia* en el IT, y, por otro lado, *Prosopis* estuvo por debajo de las especies que le siguen en el gradiente de IT, cuando la correlación era negativa (Fig. 39).

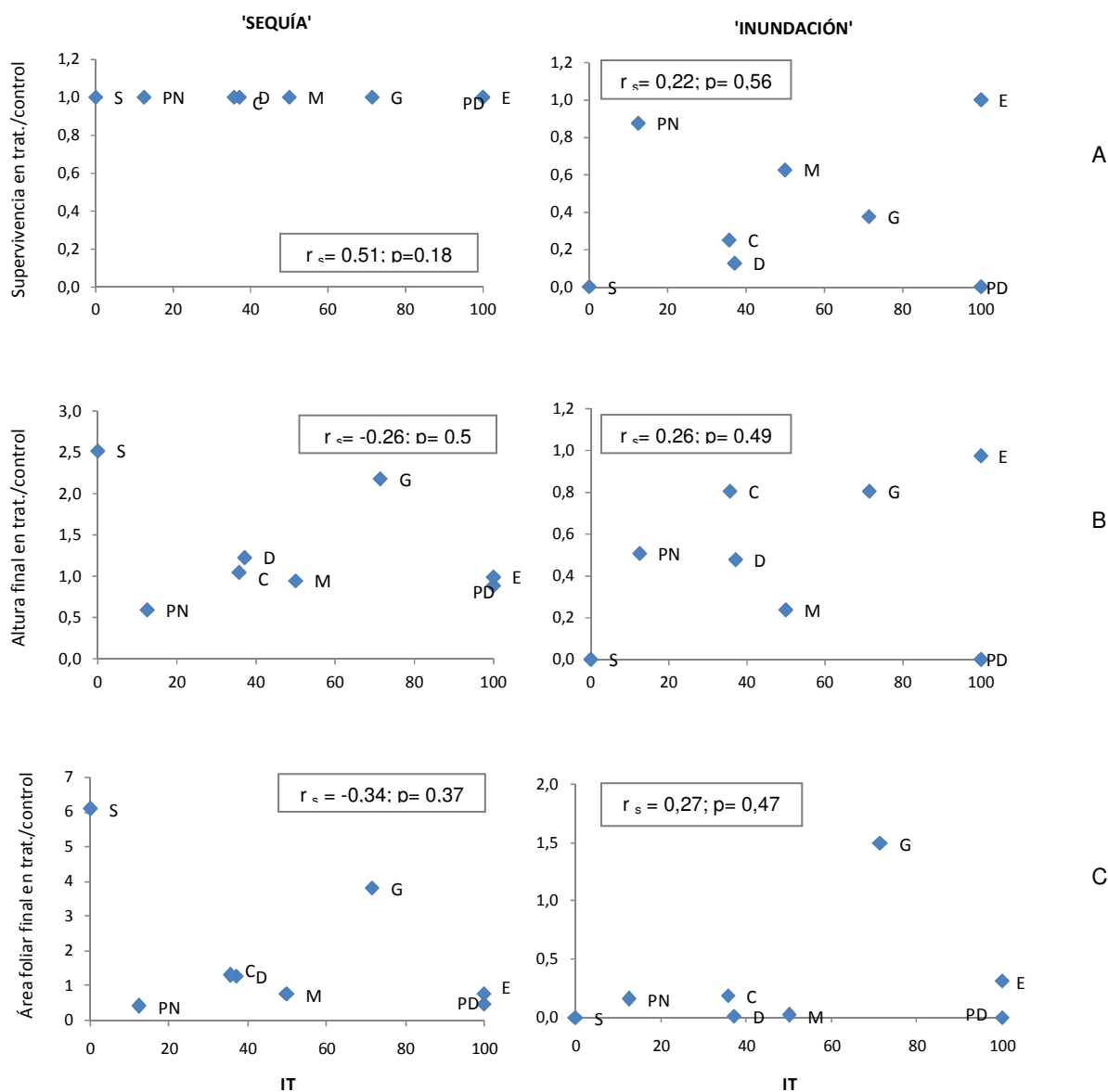


Figura 39. Asociación entre el valor de IT (Índice Topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de 'supervivencia' (A), 'altura final' (B) y 'área foliar final' (C). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Se presentan los valores de regresión (r_s) y de significación estadística (p) (Continúa en la página siguiente).

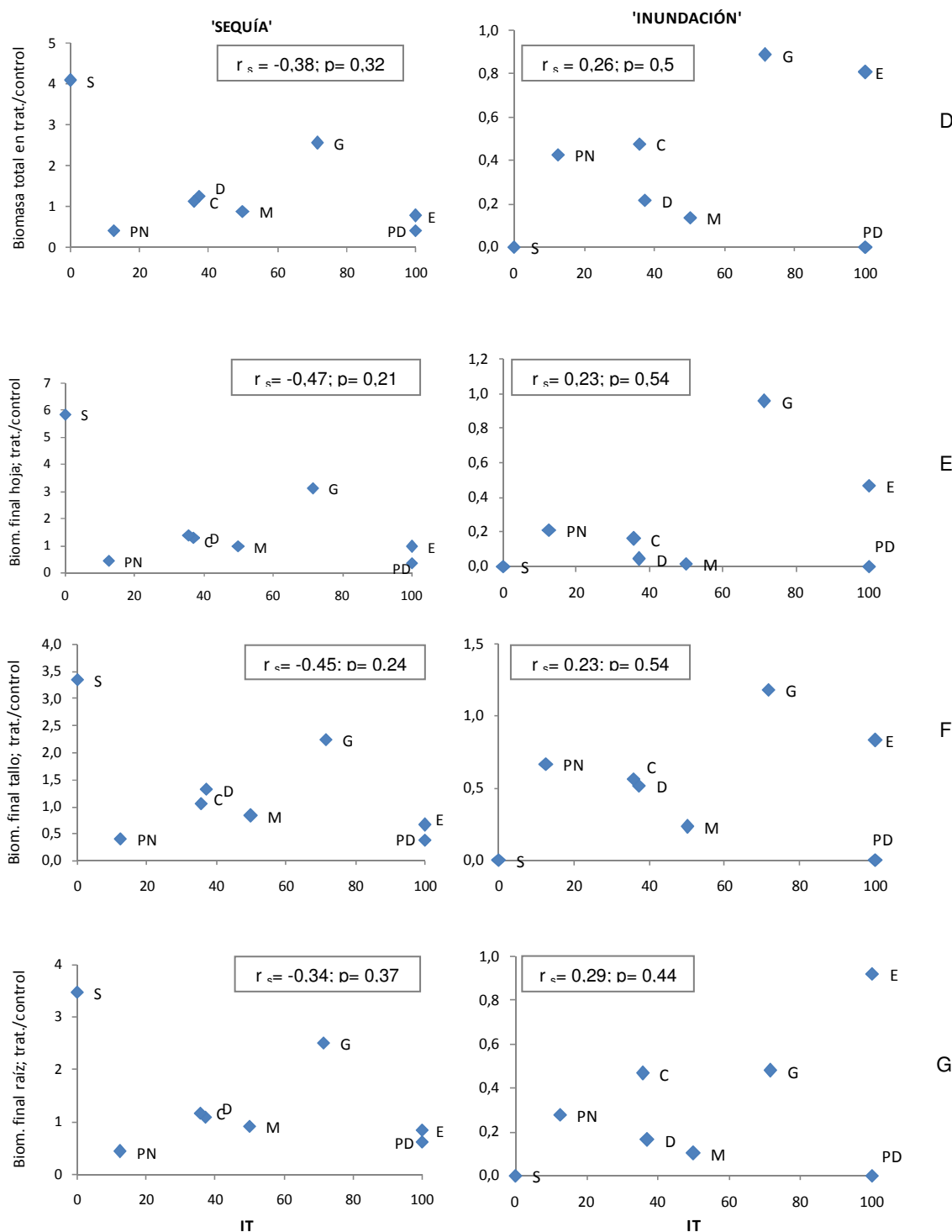


Figura 39 (cont.). Asociación entre el valor de IT (Índice Topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de 'biomasa total final' (D), 'biomasa final en hoja' (E), 'biomasa final en tallo' (F) y 'biomasa final en raíz' (G). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Se presentan los valores de regresión (r_s) y de significación estadística (p) (Continúa en la página siguiente).

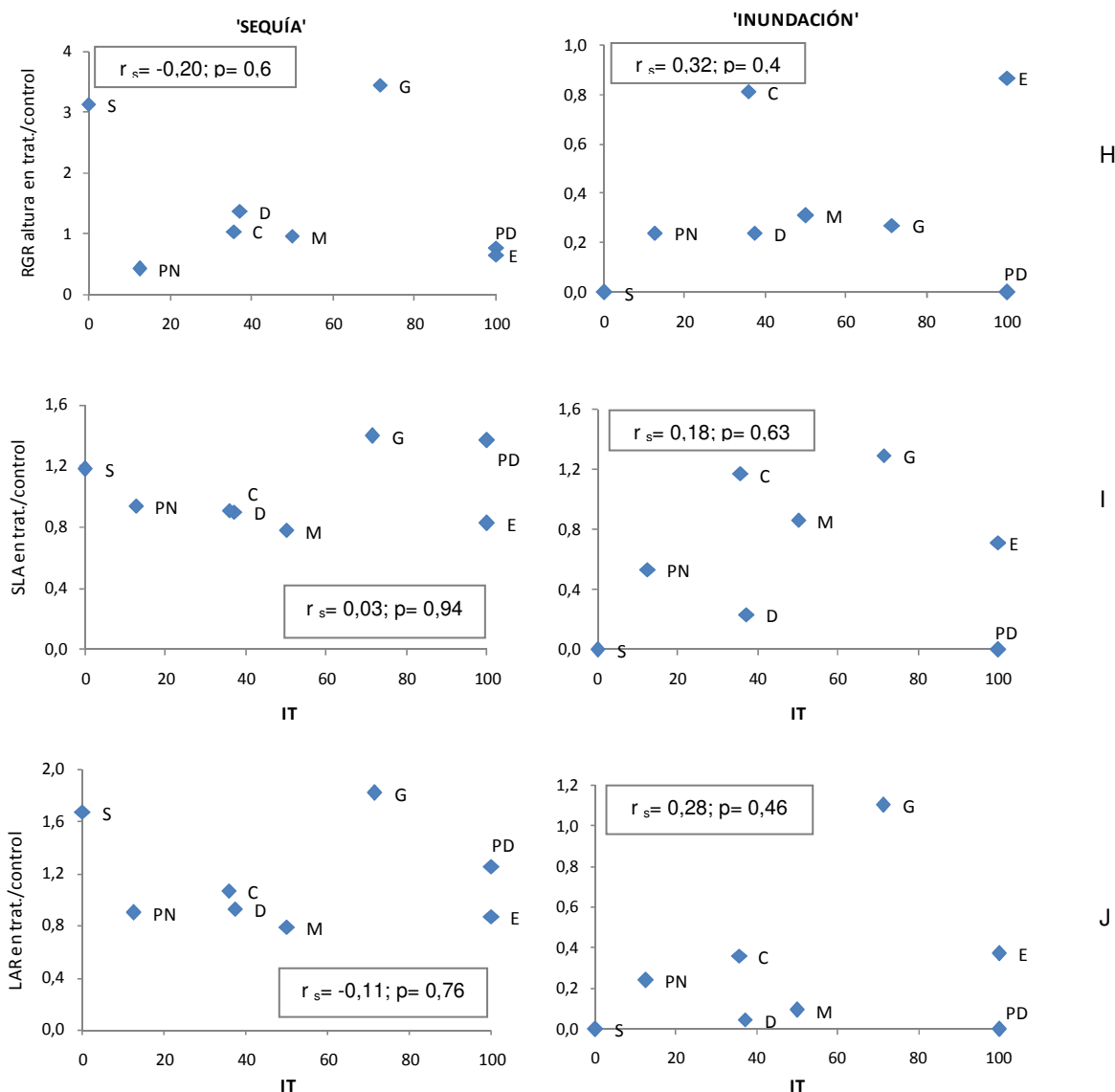


Figura 39 (cont.). Asociación entre el valor de IT (Índice Topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de 'tasa de crecimiento relativo -RGR- en altura' (H), 'área foliar específica -SLA' (I) y 'relación de área foliar -LAR' (J). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Se presentan los valores de regresión (r_s) y de significación estadística (p) (Continúa en la página siguiente).

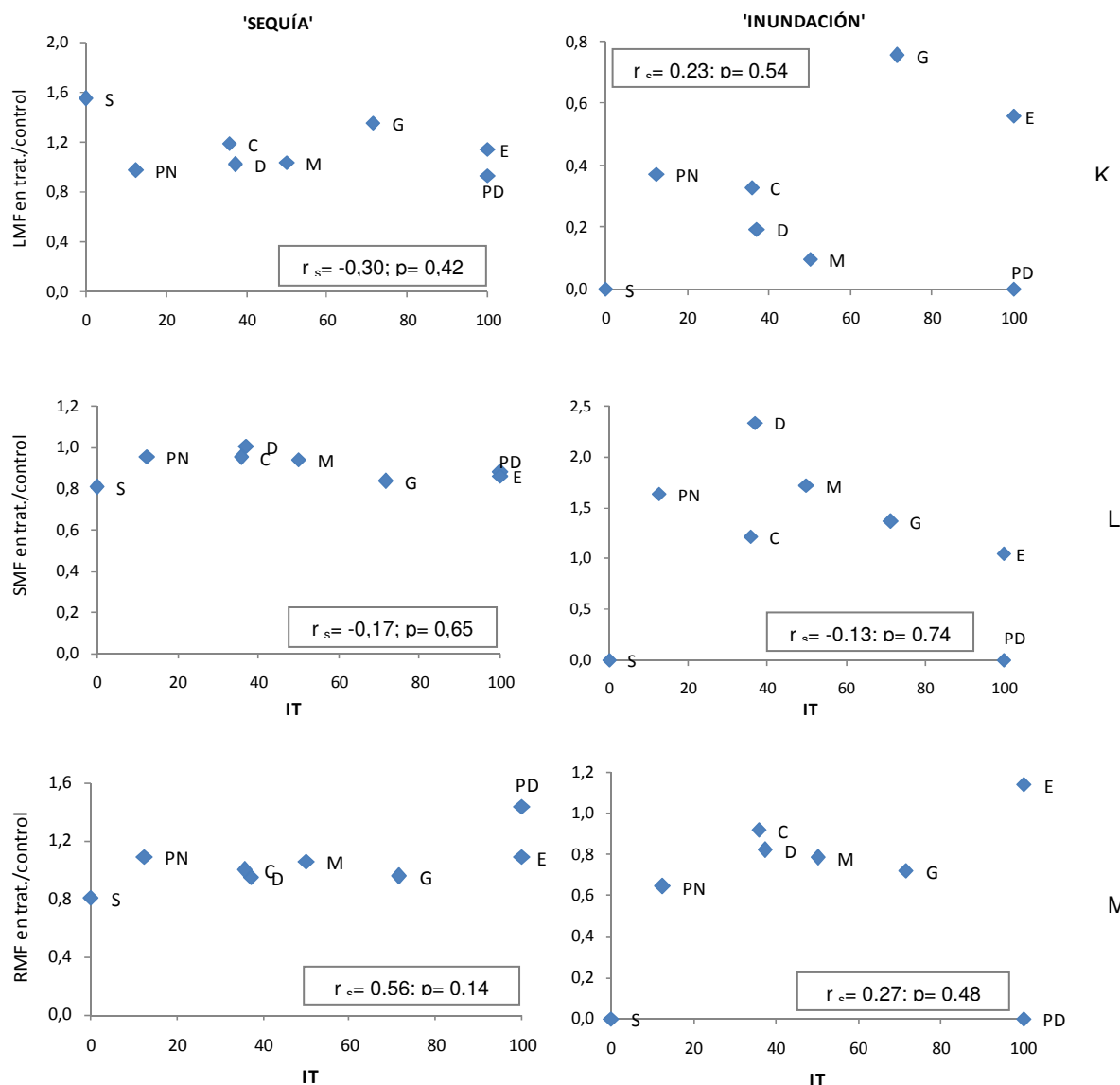


Figura 39 (cont.). Asociación entre el valor de IT (Índice Topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos 'sequía' e 'inundación', medida en términos de 'asignación de biomasa a hoja –LMF' (K), 'asignación de biomasa a tallo –SMF' (L) y 'asignación de biomasa a raíz –RMF' (M). Las letras en cada punto representan a las especies: 'PD' (*Peltophorum dubium*), 'E' (*Enterolobium contortisiliquum*), 'G' (*Gleditsia amorphoides*), 'M' (*Microlobius foetidus*), 'D' (*Diplokeleba floribunda*), 'C' (*Caesalpinia paraguariensis*), 'PN' (*Prosopis nigra*), 'S' (*Schinopsis balansae*). Se presentan los valores de regresión (r_s) y de significación estadística (p).

DISCUSIÓN

Supervivencia

El déficit hídrico ha sido considerado como una causa de mortalidad en plantas sometidas a condiciones de sequía (Veenendal *et al.* 1996, Engelbrecht & Kursar 2003, Slot & Poorter 2007, Parolin 2010). Sin embargo, la baja mortalidad suele ser un resultado recurrente en experimentos similares (Parolin 2001, Schumacher *et al.* 2008). En el presente estudio, ningún individuo murió a causa del tratamiento 'sequía'. Esto podría deberse a algunos de los siguientes factores: que el régimen de sequía no fue lo suficientemente severo como para producir un efecto significativo en las plantas; que el tiempo del tratamiento no fue suficiente como para observar el efecto de la sequía; o que todas las especies son resistentes a la sequía implementada, empleando mecanismos de adaptación que permitan a la planta sobrevivir (West-Eberhard 1989, Sultan 1995, Valladares *et al.* 2007). En el tratamiento 'control' se registró una alta supervivencia, ya que sólo murieron dos plántulas, ambas de *Peltophorum*, hacia el final del experimento. Debido a que esta especie fue una de las menos resistentes al tratamiento 'inundación', se podría pensar que la cantidad de agua suministrada para mantener la condición de capacidad de campo en la maceta no resultó óptima para dicha especie. En función de la supervivencia en el tratamiento 'inundación', se puede considerar a *Schinopsis* y *Peltophorum* como intolerantes al mismo, ya que todos los individuos murieron. A *Diplokeleba*, *Caesalpinia* y *Gleditsia* se las considera como muy poco tolerantes a dicha condición hídrica, ya que pocos individuos sobrevivieron;

mientras que la especie que resultó más tolerante, en términos de supervivencia, fue *Enterolobium*, y luego de ella, *Prosopis*. Por otro lado, se observa que la mayoría de la mortalidad se produjo en el tratamiento ‘inundación’ durante el 3º mes de experimentación. Se puede destacar que si el tratamiento hubiera durado solo un mes, la mayoría de las plántulas de todas las especies habrían sobrevivido, ya que, como se ha dicho, sólo unas pocas especies de árboles son tolerantes a largos períodos de inundación (López & Kursar 1999).

Por otra parte, Slot & Poorter (2007) registraron mortalidad con el tratamiento ‘sequía’, pero en éste las plantas no recibieron suministro de agua durante su duración. Los primeros signos de desecación en dicho experimento fueron visibles al día 5º cuando, para todas las especies, el 60-100% de los individuos se marchitaron. Todas las plantas de *Astronium urundeuva* y *Triplaris americana* atravesaron rápidamente por los estados de marchitez y murieron al día 9º. *Ceiba samauma* y *Cariniana ianeirensis*, en contraste, no entraron en estado de “cercanamente muerto” o “muerto” hasta el día 10º. La única especie donde todas las plantas sobrevivieron hasta el final de experimento (día 12º) fue *C. samauma*. También establecieron que las especies *A. urundeuva* y *T. americana* mueren casi instantáneamente luego de la sequía del suelo, lo cual explica su distribución ribereña dentro de una matriz de bosques secos. Estas especies, sin embargo, siguen una estrategia de crecimiento oportunista en la cual una sequía periódica puede ser letal, pero pueden crecer rápidamente hasta la madurez si la sequía no fue severa (Slot & Poorter 2007). Este mismo efecto podría estar manifestándose en las especies utilizadas en el presente estudio, si el tratamiento ‘sequía’ aquí implementado no fue lo suficientemente severo.

Por otro lado, en un experimento de ‘inundación intermitente’ llevado a cabo por Anderson & Pezeshki (1999), la mortalidad para todas las especies fue muy baja. Los resultados para dicho estudio demuestran lo contrario a lo observado en el presente trabajo, pero debe tenerse en cuenta que el tratamiento consistió en una inundación intermitente, no continua.

Progreso de la altura en el tiempo, de cada especie, en los tres tratamientos

Para *Peltophorum* se observó que el incremento de altura en el tratamiento ‘control’ fue sostenido hasta el segundo mes de experimentación, y luego se detuvo el crecimiento. Se estima que este efecto puede deberse a que la plántula alcanzó un límite de crecimiento relacionado con el tamaño de la maceta en la que se encontraba. Es así que, en el tratamiento ‘sequía’, donde el incremento en altura fue a menor tasa, pero más prolongado en el tiempo, la altura promedio alcanzada fue similar a la del ‘control’, probablemente como efecto de la misma limitante. En cambio, no ocurrió lo mismo para las plántulas de *Peltophorum* en ‘inundación’, ya que la altura final fue menor que en los otros dos tratamientos.

El crecimiento en altura de *Enterolobium* no se vio afectado por ninguno de los tratamientos, ya que en los tres se registró una tendencia creciente, y la altura final alcanzada fue similar. Sin embargo, la variabilidad de los datos en el tratamiento ‘inundación’ fue mucho mayor que en los otros dos, lo que indicaría una respuesta menos homogénea ante este tipo de estrés. Asimismo, la altura final alcanzada por esta especie fue similar a la observada en *Peltophorum* para los tratamientos ‘sequía’ y

‘control’, lo que podría indicar que existió la misma limitante de espacio en la maceta (que en el caso de *Enterolobium* correspondería a los tres tratamientos), ya que las plántulas de ambas especies poseen una biomasa total (ver Figs. 26 C y 27), que supera a la mayoría del resto de las especies en experimentación. Por otro lado, el buen crecimiento de ambas especies observado en condiciones de ‘sequía’ podría relacionarse con su presencia, en general, en bosques estacionalmente secos, que no aseguran un buen aporte hídrico constante (Prado & Gibbs 1993, Prado 2000). Algunas características morfológicas (hojas compuestas, caducidad) influyen en la adaptabilidad de estas especies a condiciones de baja disponibilidad hídrica (Poorter & Markesteijn 2008).

La respuesta de *Gleditsia* en el tratamiento ‘sequía’ fue muy superior a ‘control’ e ‘inundación’, tratamientos en los que además se registró una alta variación de los datos. Esto demuestra que las condiciones de capacidad de campo y anoxia, inducirían a esta especie a detener su crecimiento en altura, mientras que la falta de agua experimentada no generó un retraso en el mismo. Este resultado sería un primer indicio de la adaptabilidad de esta especie a diferentes ambientes, a la vez que obtiene su mejor desarrollo bajo condiciones de menor aporte hídrico, lo que, por otro lado, podría relacionarse con la presencia de ciertos caracteres morfológicos indicadores de xeroficidad desde el estadio de plántula, tales como el desarrollo de espinas en los tallos y hojas bipinnaticompuestas (obs. pers.).

El crecimiento en altura de *Microlobius*, *Diplokeleba* y *Caesalpinia* fue similar para los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’, evidenciando en este sentido una buena respuesta a ambas condiciones hídricas. El bajo incremento de altura media en el

tratamiento ‘inundación’ indicaría mayor sensibilidad de estas especies a las condiciones de anoxia, en función del incremento en altura. Estas tres especies se encuentran en una ubicación intermedia en el gradiente topográfico (ver Cap. 1), y además *Caesalpinia* también se distribuye en zonas más bajas en el área de estudio (Maturo 2009 y obs. pers.), por lo que en las épocas de menores precipitaciones se verían sometidas a condiciones de sequía, ya que se encuentran alejadas de los cursos de agua. Los resultados preliminares en función del incremento de altura, respaldan lo observado a campo para estas especies.

Para *Prosopis*, el mayor incremento en altura se observó en el tratamiento ‘control’. Por otro lado, se observó que la condición de anoxia sería la menos favorable para el crecimiento en altura, y que la ‘sequía’ no significó una gran restricción en ese sentido. A pesar de que estos resultados indican que el crecimiento de esta especie fue superior en el tratamiento ‘control’, Maturo (2009) postula que *Prosopis* al estado adulto se encuentra distribuida en zonas de fuertes limitantes hídricas en esta misma área de estudio, algo que coincide con lo encontrado para sus plántulas en el presente estudio, pues éstas se concentran en el Monte Fuerte (ver Cap. 1). Su presencia en dichas áreas podría deberse a la influencia de otros factores que compensen las limitantes hídricas, como por ejemplo disponibilidad de agua subterránea de buena calidad al alcance de las raíces de los árboles (hecho puntualizado por Burkart 1952), o la necesidad de la especie de alta disponibilidad lumínica, ya que *Prosopis* crece predominantemente en áreas abiertas (Burkart 1952), y desarrolla un porte bajo y copa amplia (obs. pers.). Por otro lado, es de interés destacar que *Prosopis* adquiere su mejor desarrollo en suelos de tipo arcilloso (Burkart 1952, Burkart 1976), y aunque se

ha establecido que esta especie es afectada por altas concentraciones salinas en su germinación y estados tempranos de desarrollo (Carnevale *et al.* 2004), en general las áreas en las que se encuentra presente se caracterizan por poseer altas concentraciones salinas en superficie (Lewis & Pire 1981, obs. pers.). Sin embargo, se ha dicho que, en las áreas donde se encuentra la especie *P. nigra*, el agua subterránea posee bajas concentraciones de sal (Burkart 1952), que sería entonces el factor ambiental que permite su establecimiento como individuo adulto. El análisis del comportamiento de *Prosopis* observado en este estudio, y su relación con las condiciones naturales en las que esta especie se desarrolla, concuerda con lo planteado por Valladares *et al.* (2007) en relación a que la plasticidad de las plantas a un factor aislado estudiado en forma experimental, no siempre refleja la respuesta de esa especie cuando está en presencia de un conjunto de factores abióticos actuando simultáneamente, como ocurre en el hábitat natural.

En cuanto a *Schinopsis*, las plántulas evidenciaron una evolución sostenida de la altura en el tiempo bajo el tratamiento ‘sequía’, mientras que no ocurrió lo mismo para ‘control’ e ‘inundación’. Esto indica que tanto la condición de capacidad de campo como de anoxia prolongada serían las menos favorables para el crecimiento dicha especie, en función de la altura. Es importante destacar que esta especie se distribuye en áreas de fuertes limitantes edáficas e hídricas (Durland 1924, Lewis & Pire 1981, Prado 1993a, Maturo 2009, ver Cap. 1), por lo que los resultados experimentales en relación al crecimiento en altura resultan acordes con la adaptación de esta especie a establecerse y desarrollarse en áreas con condiciones de bajo aporte hídrico, mientras

que la permanencia de condiciones de anegamiento por largos períodos de tiempo afectaría el desarrollo de sus plántulas.

En resumen, excepto para *Enterolobium*, donde no se observa un comportamiento diferenciado en cuanto al incremento de la altura en el tiempo entre los tres tratamientos, ninguna especie manifestó incremento de la altura bajo el tratamiento ‘inundación’. Por otro lado, todas las especies manifestaron un incremento de altura en el tratamiento ‘sequía’, y solo para dos especies (*Gleditsia* y *Schinopsis*) no se observó lo mismo en ‘control’.

Respuesta de las especies a los tratamientos para las variables derivadas de la cosecha final

En general, para todas las especies y en base a la mayoría de las variables medidas, el crecimiento bajo condiciones de ‘sequía’ no se vio fuertemente afectado, en relación al crecimiento del ‘control’, y siempre la respuesta en ‘sequía’ fue superior a la de ‘inundación’. Esto puede deberse a que el nivel de ‘sequía’ implementado fue insuficiente para producir efectos negativos para el crecimiento de las especies en estudio, o que las mismas presentan mecanismos de plasticidad o resistencia para adaptarse a condiciones de déficits hídricos (Slot & Poorter 2007).

En el estudio llevado a cabo por Parolin (2001) se observó que, tanto a nivel de pérdida de hojas como de biomasa total, el tratamiento ‘sequía’ fue más perjudicial que los tratamientos ‘control’, ‘inundación’ e ‘inmersión’. Dichos resultados son opuestos a los obtenidos en el presente experimento, y ello puede deberse a varias razones. Por

ejemplo, a que en el tratamiento ‘sequía’ implementado en Parolin (2001) el aporte hídrico a las plantas se suspendió completamente, mientras que en este trabajo ‘sequía’ significó el 50% de la condición de capacidad de campo. Por otra parte, las especies utilizadas en el estudio de Parolin (2001) pertenecen al valle de inundación del río Amazonas, por lo que se encuentran frecuentemente sometidas a condiciones de inundación e inmersión total (de 50 a 270 días al año), lo que no afecta su crecimiento y desarrollo, dado que presentan adaptaciones morfológicas a dichas condiciones (raíces adventicias, lenticelas); dichos factores podrían explicar su poca resistencia a la sequía, ya que no es ésta una condición que las plantas enfrenten en su medio natural. Por el contrario, si las especies bajo estudio presentan pre-adaptaciones a ambientes secos, el cual puede ser el caso de algunas de las especies utilizadas en el presente trabajo de tesis, no se observarán cambios significativos en su crecimiento (plasticidad fenotípica) bajo un tratamiento de ‘sequía’ (Parolin 2001, Villagra & Cavagnaro 2006). Por otro lado, como establecieron Valladares *et al.* (2007), si bien la plasticidad potencial puede ser grande, la plasticidad observada puede verse disminuida en condiciones de estrés, debido al costo que la misma implica para la planta. Asimismo, existe el fenómeno de tolerancia fisiológica a la sequía, por el cual las plantas son capaces de mantener su funcionamiento a bajo contenido celular de agua (Poorter & Markesteijn 2008), sin presentar cambios morfológicos evidentes. Este podría ser otro factor interviniente en la falta de respuesta a la ‘sequía’ observada en el experimento.

Por otro lado, para la mayoría de las especies, el crecimiento en el tratamiento ‘inundación’ fue inferior al crecimiento del ‘control’. Este crecimiento superior bajo condiciones de capacidad de campo, en la mayoría de los casos, demuestra que la

anoxia permanente generó una reducción marcada en el crecimiento de las especies, principalmente a nivel de *área foliar* y *biomasa foliar*. La pérdida de hojas fue la primera y principal respuesta a las condiciones de anegamiento, la cual, al persistir en el tiempo, daría luego como consecuencia la muerte del individuo en algunas especies. Es probable que si el tratamiento hubiera sido más corto, o consistido en inundaciones pulsátiles, las plántulas podrían haberse recuperado y generar nueva biomasa foliar en los períodos de no-anegamiento, tal como lo evidencian algunos estudios relacionados (Anderson & Pezeshki 1999). No obstante, cuando las plántulas fueron sometidas a inundación intermitente (Anderson & Pezeshki 1999) también se observó un crecimiento inferior comparado con el control, principalmente a nivel de crecimiento en altura, *área foliar* y *biomasa total*.

Respuesta por especie

Peltophorum dubium

Peltophorum tuvo una respuesta similar al tratamiento ‘sequía’ que al ‘control’, en función de aquellas variables relacionadas con el crecimiento en altura y *área foliar* (*altura final*, *área foliar final*, *biomasa final en hojas*, RGR en altura y en *área foliar*, LAR y LMF; Tabla XV), lo que indica que la condición de ‘sequía’ aquí implementada no causó mayores limitantes en el crecimiento, comparado con el ‘control’. La mayor *biomasa final total* en el tratamiento ‘control’ (Fig. 26 C), sería principalmente una consecuencia de la mayor *biomasa final en tallo* (Fig. 27 B), lo que demuestra que las

plántulas de *Peltophorum* en condiciones de ‘sequía’ limitan principalmente su crecimiento en biomasa caulinar (dada por su grosor), pero no su crecimiento en altura y área foliar. Sin embargo, cabe destacar que, si bien no hubo diferencias significativas, los valores de *área foliar final* y *biomasa final en hojas* del tratamiento ‘sequía’ fueron considerablemente inferiores a los del ‘control’ (Figs. 26 y 27).

Por otro lado, bajo el tratamiento ‘sequía’ se obtuvo para esta especie un SLA significativamente mayor que el ‘control’ (Fig. 29 A). Aunque no se pudieron establecer las razones por las que esto pudo haber ocurrido, se piensa que podría deberse a que las plantas de esta especie en ‘sequía’, al momento de la cosecha, tuvieran un gran porcentaje de sus hojas nuevas aun no completamente desarrolladas (hojas jóvenes y delgadas), debido al retardo en el crecimiento dado por la limitante hídrica, mientras que las hojas de las plántulas en ‘control’ completarían más rápidamente su desarrollo. A su vez, si bien un bajo SLA es esperable como adaptación a condiciones de sequía (Poorter & Garnier 1999, Poorter & Markesteijn 2008), dicho fenómeno podría ser característico de plantas adultas en tales condiciones, mientras que quizás este carácter no se manifieste en plántulas en crecimiento, o tras un período de sólo tres meses del tratamiento ‘sequía’, ya que las hojas son jóvenes y no han completado su desarrollo ni, por consiguiente, modificado su estructura celular. Debe tenerse en cuenta, además, que hasta el momento de comenzar el tratamiento, las plántulas fueron mantenidas en condición de capacidad de campo, por lo que los posibles cambios morfológicos como respuesta a la ‘sequía’ solo pudieron comenzarse a desarrollar desde ese momento hasta el final de los tres meses de experimentación. Podría plantearse la hipótesis de que si el tratamiento hubiese sido más prolongado,

este carácter adaptativo se habría podido observar. Finalmente, es posible que esta especie ya cuente con caracteres que le confieran adaptación a la sequía.

Se observó que *Peltophorum* en ‘sequía’ tiene mayor RMF (Fig. 30 C) que en el tratamiento ‘control’, respuesta que también se considera adaptativa en plántulas sometidas a déficit hídrico por sequía (Poorter & Markesteijn 2008), ya que la planta refuerza el crecimiento en masa radical para la exploración del suelo en búsqueda de agua. Por el contrario, un mayor SMF (Fig. 30 B) en ‘control’ que en ‘sequía’ sería una consecuencia de la menor biomasa del vástago de las plántulas en ‘sequía’, y a su vez, de un mayor RMF en dicho tratamiento.

Al observar los valores de tolerancia calculados para el tratamiento ‘sequía’ (Tabla XVII), de todas las variables medidas solo cuatro (supervivencia, SLA, LAR, RMF) resultaron con un nivel de tolerancia mayor a uno, lo que significa que en ‘sequía’ los valores de esas variables fueron superiores a los del ‘control’. Para el resto de las variables, los valores de tolerancia fueron inferiores a uno, lo que indica una respuesta superior en el tratamiento ‘control’. Estos resultados reafirman la diferencia de respuesta observada entre los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’ a partir de la comparación de los valores absolutos de las variables (Tabla XV), donde este último resultaría más favorable para el crecimiento de esta especie que el primero. En suma, se considera que *Peltophorum* es una especie moderadamente tolerante a la ‘sequía’, en base a las condiciones del presente experimento.

El crecimiento de esta especie no pudo ser evaluado en el tratamiento ‘inundación’ ya que no hubo sobrevivientes al mismo (Tabla XVIII), por lo que se puede considerar a esta especie como intolerante a las condiciones de anoxia implementadas.

Sin embargo, las plántulas de *Peltophorum* lograron crecer en altura durante el primer mes de anoxia (Fig. 25 A), lo cual indica que una inundación más moderada sería tolerable para esta especie. Esto coincide con lo expuesto en otros trabajos donde evalúan los efectos de la inundación en plántulas de *Peltophorum* (Medri *et al.* 1998 y Rogge *et al.* 1998). En dichos estudios se califica a esta especie como intolerante a la inundación, aunque se demuestra que, al parecer, tal condición no provocó efectos letales en sus plántulas, ya que no se menciona ningún caso de muerte para esa especie. Es de interés destacar que la duración de dichos trabajos (70 y 60 días respectivamente) fue menor al tiempo de experimentación implementado en la presente tesis (110 días), y que justamente a partir del momento de finalización de los experimentos citados (día 60-70), se registraron en el presente estudio la mayoría de las muertes de plántulas de esta especie. Por lo tanto, la intolerancia de *Peltophorum* a la inundación observada en la presente tesis se atribuye a la extensa duración del tratamiento.

Enterolobium contortisiliquum

Esta especie tuvo un comportamiento similar (v.g.: sin diferencias significativas) en 'sequía' que en 'control' en función de todas las variables, excepto en dos casos: *biomasa final total* y *biomasa final en tallo* (Tabla XV, Figs. 26 y 27), donde el 'control' fue superior a la 'sequía'. Al igual que para *Peltophorum*, se observa que bajo condiciones de 'sequía', las plántulas de *Enterolobium* disminuyen el crecimiento en

biomasa del vástago, es decir, grosor del mismo, ya que no se observan diferencias significativas de crecimiento en altura (Fig. 26 A).

Bajo condiciones de 'inundación', se observó en esta especie una respuesta inferior al 'control' para todas las variables relacionadas al crecimiento foliar (*área foliar final*, *biomasa final en hojas*, *RGR en área foliar*, *LAR*, *LMF*; Tabla XVI), excepto en *SLA*; y una mayor asignación de biomasa a raíz bajo 'inundación' (Tabla XVI). Aunque no es lo esperable, esto último puede deberse a que los valores inferiores de asignación de biomasa a hojas en 'inundación' pueden haber elevado, en términos relativos, los de asignación a raíz. El hecho de que solo se hayan observado consecuencias a nivel de crecimiento foliar bajo 'inundación', podría indicar una estrategia de tolerancia de esta especie bajo condiciones de anoxia. Se estima que la no modificación del *SLA* para todos los tratamientos podría estar más relacionada al estado de desarrollo de las plántulas y la duración del tratamiento, que a una falta de respuesta ante la condición ambiental. Por otra parte, los resultados observados en *Enterolobium* podrían dar indicio de su amplitud ecológica, ya que su crecimiento no se vio fuertemente restringido en ninguna de las condiciones evaluadas en el presente estudio. No obstante, es importante destacar que, en términos relativos, la condición de 'inundación' produjo mayor limitación del crecimiento que la condición de 'sequía'. Según los valores de tolerancia calculados, el crecimiento de esta especie sería superior en condiciones de capacidad de campo, ya que sólo tres variables, tanto en 'sequía' (supervivencia, *LMF* y *RMF*, Tabla XVII) como en 'inundación' (supervivencia, *SMF* y *RMF*, Tabla XVIII), indicaron lo contrario.

Gleditsia amorphoides

Para la gran mayoría de las variables (12 de 13), la respuesta de esta especie mostró diferencias significativas entre los tratamientos 'sequía' y 'control', de las cuales en 11 variables la 'sequía' fue superior; mientras que casi no hubo diferencias significativas entre 'control' e 'inundación'. La diferencia fundamental entre estos últimos tratamientos sería el menor crecimiento en biomasa radical en 'inundación', lo cual es esperable en plantas bajo tales condiciones (Parolin 2001). Esto, sumado a la respuesta superior observada en 'sequía', indicaría que para *Gleditsia*, tanto las condiciones de capacidad de campo como de anoxia, resultan limitantes para su crecimiento. En relación al mejor crecimiento de esta especie bajo 'sequía', y la ausencia de modificaciones morfológicas visibles, se ha planteado que cuando las plantas no evidencian estrategias de plasticidad ante un factor externo imprevisto, es probable que no sea necesaria una respuesta fenotípica para hacer frente a dicho cambio (Valladares *et al.* 2007). Por otro lado, se ha planteado que las especies adaptadas a crecer bajo condiciones de 'sequía', tendrían un crecimiento más lento en condiciones que para otras especies serían óptimas (Poorter & Garnier 1999). Este podría ser el caso de *Gleditsia*, que es una de las tres especies que tienen mejor performance en 'sequía' que en 'control' (junto con *Diplokeleba* y *Schinopsis*).

El cálculo de los valores de tolerancia (Tablas XVII y XVIII) dio como resultado una mayor tolerancia a la 'sequía' en 11 de las 13 variables medidas; sólo para SMF y RMF, dicho valor fue inferior a uno. Así, junto con *Schinopsis*, *Gleditsia* muestra los valores más altos de tolerancia a 'sequía'. En 'inundación', se observaron valores

mayores a uno para cinco variables, y para siete variables dicho valor fue menor a uno. Aun así, estos valores mayores a uno para cinco variables transforman a *Gleditsia* en la especie de mayor tolerancia a ‘inundación’ del grupo estudiado (Tabla XVIII). De este modo, *Gleditsia* se presenta como una de las especies más tolerantes a ambas condiciones, ‘sequía’ e ‘inundación’, lo cual tiene sentido al observar que en el área de estudio, esta especie se encuentra principalmente formando parte del denominado Bosque Ribereño, pero también es frecuente en el BT y, aunque de manera menos constante, en el MF (Maturo 2009). Se estima que esta amplitud ecológica podría deberse, por un lado, a la presencia de caracteres xerofíticos que le permitan superar condiciones de déficit hídrico (e.g. presencia de espinas, hojas bipinnaticompuestas, caducidad), y, por otro lado, a la capacidad de germinar y crecer en el sotobosque sombreado del BR (ver Cap. 2), característica propia de las especies umbrófilas.

Microlobius foetidus

Para *Microlobius*, solo se observaron diferencias de respuesta entre los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’ en el *área foliar final*, RGR en *área foliar* y SLA (Figs. 26 B, 28 B y 29 A), donde los valores en ‘control’ fueron superiores a la ‘sequía’. De esta manera, el efecto de la ‘sequía’ se vio reflejado principalmente en la reducción del crecimiento en área foliar. En el caso del tratamiento ‘inundación’ se observó una respuesta inferior al ‘control’ en la mayoría de las variables medidas, lo que indica una alta sensibilidad de esta especie a las condiciones de anegamiento, reflejado en todos los aspectos del crecimiento estudiados.

Por otro lado, en el tratamiento ‘inundación’ se observó un mayor SMF debido a que las plantas sufrieron pérdida de hojas, y a que la asignación a raíz no varió con respecto al ‘control’. Estos resultados reflejan la sensibilidad de esta especie a las condiciones de anoxia permanente. En cuanto a los valores de tolerancia, para *Microlobius*, tanto en ‘sequía’ como en ‘inundación’ (Tablas XVII y XVIII), el valor de la mayoría de las variables fue inferior a uno, lo que indica claramente que esta especie sería menos tolerante a ambas condiciones de disponibilidad hídrica que a la condición de capacidad de campo, aunque las diferencias fueron más marcadas en ‘inundación’ que en ‘sequía’.

Diplokeleba floribunda

Para *Diplokeleba* se observaron, principalmente, diferencias de crecimiento en altura entre los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’, donde los valores de las variables *altura final* y *RGR en altura* observados en ‘sequía’, superan a los observados en ‘control’. Si bien se observó también un mayor *RGR en área foliar* en ‘sequía’ que en ‘control’, para el caso del *área foliar final* no se detectaron diferencias significativas, aunque cabe destacar que los valores observados en ‘sequía’ fueron más elevados que los de ‘control’. Los resultados indican que la condición de ‘sequía’ implementada no significó una restricción para el crecimiento de esta especie, y que, en base al crecimiento en altura y área foliar, dicha condición sería más propicia que la de capacidad de campo.

En el caso del tratamiento ‘inundación’, dado que solo sobrevivió un ejemplar de esta especie, resulta evidente que las condiciones de anoxia restringen severamente el

crecimiento de las plántulas. Nótese, además, que los valores obtenidos a partir del único individuo sobreviviente en ‘inundación’ fueron, en todas las variables, inferiores a los valores medios del ‘control’. Por otro lado, a partir de los valores de tolerancia obtenidos (Tablas XVII y XVIII), puede decirse que esta especie resultó tolerante al tratamiento ‘sequía’, ya que para la mayoría de las variables, el valor resultó superior a uno, o muy cercano a éste. En cambio, al considerar los valores para la única plántula sobreviviente en ‘inundación’ se observa una notoria intolerancia a dicho tratamiento.

Caesalpinia paraguariensis

No se observaron diferencias de respuesta entre los tratamientos ‘sequía’ y ‘control’ en ninguna de las variables medidas, para esta especie. Esto indicaría una gran adaptabilidad de la especie a los niveles de ‘sequía’ implementados, y al crecimiento en condiciones de capacidad de campo. En el caso del tratamiento ‘inundación’, sólo se encontraron diferencias de respuesta en las variables relacionadas al crecimiento foliar (*área foliar final*, *biomasa final en hojas*, *RGR en área foliar*, *LAR* y *LMF*; Figs. 31 B, 32 A, 33 B, 34 B y 35 A), donde los valores en ‘control’ fueron superiores a los de ‘inundación’. Por otro lado, es necesario aclarar que en el tratamiento ‘inundación’ solo se contó con dos sobrevivientes de esta especie. Teniendo en cuenta esto último, y el efecto del tratamiento en el crecimiento foliar, puede apreciarse que la condición de anoxia resulta una severa limitante para el crecimiento y supervivencia de esta especie, mientras que no ocurre lo mismo con la condición de ‘sequía’ implementada. Los valores de tolerancia (Tablas XVII y XVIII)

confirman estos resultados, ya que para la mayoría de las variables se observó tolerancia a la ‘sequía’ (11 de 13), mientras que lo contrario se observó en ‘inundación’.

Prosopis nigra

En cuanto al crecimiento en altura (Figs. 25 y 26), *Prosopis* fue la única especie de las aquí estudiadas que mostró mayor crecimiento en el tratamiento ‘control’ que en ‘sequía’. Para el resto de las variables relacionadas al crecimiento en área foliar y biomasa (valores finales y tasas de crecimiento), también se observó una respuesta superior en el ‘control’ que en el tratamiento ‘sequía’ (Figs. 26, 27 y 28), mientras que en las variables SLA, LAR y asignaciones de biomasa (Figs. 29 y 30), no se observaron diferencias significativas entre dichos tratamientos. Esto indica que, si bien no se observaron diferencias inherentes al crecimiento proporcional en la planta, sí se vio afectado su crecimiento de una manera general debido a la condición de ‘sequía’ implementada. Esto coincide con lo encontrado por Villagra & Cavagnaro (2006) para especies del mismo género, donde las condiciones de sequía implementadas afectaron el crecimiento en base a todas las variables medidas. Por otro lado, para el tratamiento ‘inundación’, se observó una respuesta superior del ‘control’ en el caso de todas las variables medidas (Tabla XVI), excepto SMF (Fig. 35 B), cuyo valor superior en ‘inundación’ se asume es debido a la pérdida de hojas en dicho tratamiento, que resulta en un menor LMF, y por consiguiente se ve reflejado en un mayor valor de biomasa asignada al tallo. Por lo expuesto, queda claro que tanto la condición de ‘sequía’ como de ‘inundación’ implementada, resultaron para esta especie menos óptimas que la

condición de capacidad de campo. Teniendo en cuenta esto, y, por otro lado, que en el tratamiento ‘inundación’ solo se registró un individuo muerto de *Prosopis*, podría pensarse que esta especie es capaz de sobrevivir a ambas condiciones hídricas, reduciendo o deteniendo su crecimiento, pero sin sufrir consecuencias letales, o bien que esta falta de crecimiento bajo condiciones de estrés hídrico sea una estrategia adaptativa para resistir las condiciones desfavorables (Valladares *et al.* 2007). Asimismo, teniendo en cuenta los valores de tolerancia obtenidos (Tablas XVII y XVIII), se observa también que ambos tratamientos, ‘sequía’ e ‘inundación’, resultaron menos favorables que la condición de capacidad de campo, ya que para la mayoría de las variables en ‘sequía’ e ‘inundación’, los valores fueron inferiores a uno.

Schinopsis balansae

En función de la mayoría de las variables medidas, el crecimiento de esta especie en el tratamiento ‘sequía’ resultó superior al crecimiento en ‘control’; solo en tres casos no se hallaron diferencias significativas. Estos resultados indican una gran adaptabilidad, y una mejor respuesta de esta especie al desarrollarse bajo las condiciones de ‘sequía’ implementadas en este estudio. Al igual que *Gleditsia*, esta especie podría valerse de adaptaciones morfológicas para crecer en ambientes secos (como por ejemplo, hojas muy duras y coriáceas; obs. pers.), y tener entonces en ‘condiciones óptimas’ un desarrollo inferior (Poorter & Garnier 1999). Por otro lado, debido a que ningún individuo de esta especie sobrevivió al tratamiento ‘inundación’, se considera a la anoxia permanente como una condición que impide su crecimiento. Los

valores de tolerancia calculados para el tratamiento ‘sequía’ (Tabla XVII) confirman que tal condición sería la más propicia para el crecimiento de esta especie, de las tres implementadas en este estudio.

Patrones de respuesta entre especies

A partir del análisis de las variables, se observa que, en general, existen tres tipos de respuestas ante los tratamientos evaluados:

- Las especies que respondieron en forma semejante tanto a la condición de ‘sequía’ implementada, como a la condición de capacidad de campo, pero que no fueron tolerantes a la condición de anoxia (*Peltophorum*, *Microlobius*, *Diplokeleba*, *Caesalpinia*).
- Las especies para las cuales tanto la condición hídrica de capacidad de campo como de anoxia representan una fuerte limitante para su crecimiento, pero que la condición de ‘sequía’ aquí implementada resultó ser la más propicia para su desarrollo (*Gleditsia* y *Schinopsis*).
- Las especies que respondieron mejor bajo la condición de capacidad de campo, pero que toleraron los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’ sin sufrir consecuencias negativas considerables en su crecimiento y supervivencia (*Enterolobium*, *Prosopis*).

Al comparar los valores de tolerancia a los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’, se obtuvo que para la mayoría de las variables la tolerancia a la ‘sequía’ fue superior (Tabla XVII). En ese caso, todas las especies podrían ser descritas como relativamente tolerantes a la condición de ‘sequía’ implementada, pero a su vez, las especies podrían ser agrupadas en cuanto a su respuesta en las diferentes variables. Así, observamos que las especies involucradas en las dos primeras categorías de la clasificación anterior (*Peltophorum*, *Microlobius*, *Diplokeleba*, *Caesalpinia*, *Gleditsia* y *Schinopsis*), podrían ser descritas como “tolerantes a la ‘sequía’ e intolerantes a la ‘inundación’”, y las dos especies de la tercera categoría (*Enterolobium* y *Prosopis*) podrían ser llamadas “moderadamente tolerantes a la ‘sequía’ y a la ‘inundación’”. Es probable que éstas últimas sean especies con adaptaciones que le permiten hacer frente tanto al estrés por sequía como por inundación, ya que algunos mecanismos de tolerancia son efectivos para ambas condiciones hídricas extremas (Parolin 2010).

Aunque es comúnmente aceptado que las plantas deben lidiar con cierta cantidad de factores ecológicos co-ocurrentes en condiciones naturales, la mayoría de los estudios de plasticidad fenotípica han sido desarrollados considerando respuestas fenotípicas a un único factor solamente, a menudo abiótico. Sin embargo, la plasticidad potencial a un factor dado puede ser influenciada por otro factor biótico y abiótico co-ocurriendo en complejos y multivariados ambientes (Valladares *et al.* 2007). Por ejemplo, López y Kursar (1999) comprobaron que algunas especies de árboles que se desarrollan en ambientes no inundables, son altamente tolerantes a condiciones de anegamiento prolongado (90 días), por lo que concluyen que no sería este factor el que

impide que dichas especies se desarrollen en los ambientes estacionalmente inundados.

Como se explicó en el capítulo ‘Materiales y Métodos’, las condiciones hídricas implementadas en los tratamientos se controlaron y mantuvieron cada dos días. En el caso del tratamiento ‘sequía’, el porcentaje de agua correspondiente al mismo fue el 50% de la condición de capacidad de campo (Fig. 21). Debido a que la mayoría de las especies utilizadas en el experimento no resultó afectada en su crecimiento por esta condición, se presume que la misma sería insuficiente para producir, al menos en estas especies, condiciones de estrés hídrico por sequía, o que el tiempo de experimentación no fue suficiente para que los efectos del tratamiento se hiciesen evidentes. Por lo general, las adaptaciones importantes a la sequía son evidenciadas a largo plazo (Parolin 2010), e incluyen plasticidad de la profundidad de las raíces (Reader *et al.* 1993), cambios en la asignación de biomasa (Poorter & Nagel 2000) y ajustes estomáticos (Bonal & Guehl 2001). Una rápida respuesta a la sequía en términos de mortalidad fue encontrada en el estudio a campo realizado por Engelbrecht *et al.* 2006, en el cual se estudió el efecto de los períodos de sequía en especies pioneras de Panamá, mientras otros estudios reportaron un efecto de desecación mucho más lento en renovales de especies tropicales (e.g. Bonal & Guehl 2001). No obstante, teniendo en cuenta lo implementado por Villagra & Cavagnaro (2006) en un estudio de los efectos de la sequía en dos especies del género *Prosopis*, donde sí se observaron efectos en el crecimiento tras 100 días de experimentación (similar período que el aquí implementado), pero con un nivel de irrigación en el tratamiento sequía equivalente a

una cuarta parte de la cantidad de agua suministrada al tratamiento control, se estima que sería este último aspecto el factor más probable por el cual no se haya evidenciado efectos de estrés hídrico en el presente experimento.

Por cuestiones de tiempo y disponibilidad de equipamiento, en el presente estudio no se realizó un experimento piloto con seguimiento de la condición fisiológica de las plantas en 'sequía', para conocer en qué momento cada especie llegaba a la sequía fisiológica, e implementar así el tratamiento correspondiente para cada una. Asimismo, las especies aquí utilizadas no han sido estudiadas anteriormente en este sentido, y no se contó entonces con datos previos que sirvieran de base al estudio.

Por otro lado, a los fines de mantener la condición de capacidad de campo en las plantas utilizadas como 'control', se suministró agua *ad libitum* cada dos días, y las plantas se colocaron en macetas perforadas para que el excedente de agua pudiera escurrir de las mismas. Luego de realizar el riego en cada oportunidad, se esperaban unos minutos, y luego se realizaba el pesaje de las mismas. En la Figura 22 puede observarse que para las especies *Peltophorum dubium* y *Enterolobium contortisiliquum*, principalmente, el nivel de agua registrado luego del riego superó ampliamente, en varias oportunidades, el 100 % (correspondiente a la condición de capacidad de campo). Debido a que estas dos especies eran las de mayor tamaño y, por lo tanto, las de mayor área radical, se estima que esto último podría haber influido en una demora en el escurrimiento del agua de riego. Al pesar a estas plantas al mismo tiempo que el resto de las especies, dicho retardo en el escurrimiento pudo haber sido el causante de la mayor cantidad de agua registrada en estas especies.

Relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor de IT de las especies

Si bien para ninguno de los tratamientos se obtuvo un resultado estadísticamente significativo en este análisis, cuando se evaluó la correlación entre los valores de cada variable por especie en el tratamiento 'sequía' con el índice topográfico (IT) se encontró que, en general, los resultados dieron valores negativos. Esto indica que las especies ubicadas en la sección más baja del gradiente topográfico tuvieron una mejor respuesta a la sequía en relación a su crecimiento. De esta forma, estos resultados se corresponderían con lo que ocurre naturalmente en las áreas donde se encontraron estas especies, ya que, según un estudio realizado por Placci (1995) en bosques cercanos a los aquí estudiados, en las zonas más bajas del gradiente topográfico, alejadas de los cursos de agua, se desarrollan suelos relativamente pobres en materia orgánica, arcillosos y con baja capacidad de almacenar agua útil para las plantas, lo que confiere condiciones de estrés hídrico tanto en las épocas de sequía como de precipitaciones, por limitaciones en la infiltración y almacenamiento del agua. Debido a la posición topográfica, y a las características del suelo, en las épocas de precipitaciones se generan condiciones de anegamiento; las mismas, de todas formas, serían temporales y breves, sometiendo a las plantas a condiciones de sequía y anegamiento pulsátiles (obs. pers.). Por lo tanto, las especies que allí se desarrollan serían las más adaptadas a las condiciones de estrés hídrico. Por otro lado, en las áreas más altas del gradiente topográfico, y cercanas a los cursos de agua, los suelos poseen elevado contenido de materia orgánica y mayor capacidad de albergar agua útil

para las plantas (Placci 1995), lo que confiere una condición más favorable para las mismas; por esto, las especies que allí se desarrollan podrían no estar del todo adaptadas a condiciones de sequía. Un efecto similar fue observado por Engelbrecht *et al.* (2007), quien establece, en un estudio de distribución de especies tropicales en función su sensibilidad a la sequía, en Panamá, que las especies que exhibieron alta sensibilidad a la sequía, se presentaban coincidentemente en el extremo húmedo del gradiente climático.

Por otro lado, cuando el mismo análisis fue realizado para el tratamiento 'inundación', ocurrió lo contrario: en la mayoría de las variables se obtuvo una correlación positiva, lo que indica que los mayores valores de las variables fueron obtenidos en las especies de las posiciones más altas del gradiente topográfico, y viceversa. Es posible que las especies que se ubican en la parte inferior del gradiente sean menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente, que las de posiciones superiores, pero ello no significa que éstas últimas sean tolerantes o estén adaptadas a tales condiciones, ya que los valores de tolerancia obtenidos indican que en general, las especies no tiene un buen desarrollo bajo condiciones de anoxia permanente.

En base a los resultados obtenidos en el estudio experimental, no se puede confirmar que lo planteado en la primera predicción sea completamente verdadero. Si bien las especies ubicadas en la posición más baja del gradiente resultaron muy tolerantes a la sequía, otras especies presentes en posiciones topográficas superiores también fueron alta y moderadamente tolerantes, como *Gleditsia* y *Enterolobium* respectivamente. Por otro lado, las especies del MF tampoco fueron las más tolerantes

a las condiciones de 'inundación', lo cual sí se pensaba que podría ocurrir. Seguramente este resultado está relacionado al tiempo de anoxia al que estuvieron sometidas las plántulas, ya que tal tratamiento fue perjudicial para la mayoría de las especies en estudio. Por lo tanto, debido a que, por un lado, la 'sequía' implementada no resultó perjudicial para ninguna especie, y, por otro lado, la 'inundación' resultó limitante para todas ellas, es que en base a este estudio no puede asegurarse que la respuesta de las plántulas a las condiciones aquí probadas esté directamente relacionada con la distribución de las especies en el gradiente topográfico. No obstante, sí pudo obtenerse un mayor conocimiento sobre cómo influye la anoxia en el crecimiento de las especies presentes en los bosques del Chaco Húmedo, y su posibilidad de crecimiento en condiciones de bajos aportes hídricos, lo cual resulta biogeográficamente muy lógico ya que dichos bosques pertenecen al tipo denominado Estacionalmente Secos (Prado 2000).

CONCLUSIONES

- Todas las especies resultan menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente, que al nivel de 'sequía' implementado.
- Ninguna de las especies vio afectada su supervivencia, y pocas su crecimiento, en el tratamiento 'sequía', por lo que se piensa que el nivel de 'sequía' implementado no fue suficiente para producir un efecto crítico en la vida de las plántulas, o que las especies utilizadas en el experimento están adaptadas a transitar períodos de sequía de longitud variable, todos los años, lo que les confiere la tolerancia evidenciada.
- *Peltophorum dubium*, *Diplokeleba floribunda* y *Schinopsis balansae* fueron las especies menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente.
- *Enterolobium contortisiliquum* y *Prosopis nigra* fueron las especies que menos diferencias mostraron entre tratamientos, por lo que se consideran las mejor adaptadas a crecer en ambas situaciones contrastantes de disponibilidad hídrica. Dado que ambas se encuentran en extremos opuestos del gradiente topográfico, se piensa que su ubicación natural estaría respondiendo a condiciones de disponibilidad lumínica o calidad de suelo, y que, al desarrollarse próximas a cuerpos de agua, se ven sometidas a ambas situaciones hídricas estacionalmente.
- *Gleditsia amorphoides* y *Schinopsis balansae* fueron las especies que mejor crecieron bajo 'sequía', en relación al 'control'. El resto de las especies alcanzaron niveles similares entre dichos tratamientos.

- *Microlobius foetidus* fue la especie que, en términos comparativos con el ‘control’, vio más afectado su crecimiento por ambos tratamientos implementados (‘sequía’ e ‘inundación’).
- En términos generales, seis de las ocho especies estudiadas (*Peltophorum dubium*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Gleditsia amorphoides* y *Schinopsis balansae*), se consideran “tolerantes a la ‘sequía’ e intolerantes a la ‘inundación’”, y dos especies (*Enterolobium contortisiliquum* y *Prosopis nigra*) “moderadamente tolerantes a la ‘sequía’ y a la ‘inundación’”.
- No se observó relación entre la respuesta de las especies aquí estudiadas a los tratamientos, y su distribución en los tres tipos de bosques, ya que en cada uno de los bosques hubo especies que se diferenciaron en su respuesta a la ‘sequía’ o ‘inundación’. Por esto, se piensa que las condiciones hídricas implementadas no reflejan completamente la realidad de lo que ocurre con estas especies en el medio natural, y que, además, habría otros factores que estén influyendo en la distribución de las mismas, como por ejemplo, intensidad lumínica y tipo de suelo.



CAPÍTULO 4

DISCUSIÓN GENERAL

CAPÍTULO 4

DISCUSIÓN GENERAL

El presente trabajo de tesis se inició buscando respuestas a las siguientes preguntas, en relación al banco de renovales de tres tipos de bosques del sureste de Formosa (Bosque Ribereño, Bosque Transicional y Monte Fuerte): ¿qué características tiene el banco de renovales, en cuanto a su composición florística, abundancia, riqueza y diversidad, y cuál es la influencia de algunos factores ambientales y estructurales del sotobosque?; ¿qué grado de tolerancia tienen las plántulas de algunas de sus especies a la ‘sequía’ y a la ‘inundación’ en condiciones controladas de invernáculo? El análisis detallado correspondiente a los relevamientos de campo y los experimentos realizados con el fin de responder a esos interrogantes ya se desarrolló en los Capítulos 2 y 3 de esta tesis.

Los resultados obtenidos en el presente estudio, respecto a las características estructurales y ambientales de los tres tipos de bosques, y las diferencias entre ellos, confirman las predicciones planteadas en cada caso. El Bosque Ribereño es el bosque de mayor magnitud en cuanto a su cobertura y altura del canopy, y producción de hojarasca, y ocurrió lo contrario con el Monte Fuerte; el Bosque Transicional presentó características ambientales intermedias. Respecto a la altura del canopy y cobertura del sotobosque, el Bosque Transicional se asimiló más al Bosque Ribereño, mientras que en cuanto a la cantidad de hojarasca y la cobertura por especies Bromeliáceas no

se diferenció significativamente del Monte Fuerte. Asimismo, la cobertura del canopeo lo colocó en una posición intermedia pero sin diferenciarse significativamente de ninguno de los dos bosques.

En cuanto a la topografía local, tanto el Bosque Ribereño como el Bosque Transicional no mostraron diferencias significativas entre las clases de microrelieves presentes dentro de cada uno (Fig. 7 A y B), lo que indicaría que no existe un tipo de topografía interna dominante en los mismos. Por otra parte, en el Monte Fuerte se observó una topografía local accidentada e irregular. Estos resultados coinciden con lo hallado por Lewis (1991), Lewis *et al.* (1994), Lewis *et al.* (1997), Barberis *et al.* (1998), Wenzel & Hampel (1998) y por Barberis *et al.* (2002) para los bosques denominados ‘quebrachales’ y ‘bosques fuertes’ en el sureste de la provincia fitogeográfica del Chaco, y a la vez en el sector más húmedo del mismo, donde también se ordenan en un gradiente topográfico y se diferencian por su fisonomía. De esta forma, al considerar aspectos biogeográficos, y coincidiendo con lo planteado por Lewis (1991), Placci (1995), Biani *et al.* (2005) y Maturo (2009), se observó que el Bosque Ribereño y el Bosque Transicional, pertenecientes al linaje amazónico, presentan una fisonomía más alta y cerrada, mientras que el Monte Fuerte, perteneciente al linaje chaqueño (Prado 1993a y b), es un bosque relativamente bajo, con una estructura más abierta y heterogénea.

Con respecto a los aspectos florísticos del banco de renovales correspondiente a cada uno de los bosques estudiados, se pudo establecer que a pesar de la proximidad física de estos últimos (se encuentran muy próximos entre sí, o son directamente colindantes, ver mapa de Fig. 3, Cap. 2), la diferencia principal radica en un factor

fundamental: su composición florística. No obstante, la abundancia de renovales y la riqueza específica también permitieron ubicar a los tres bosques en el gradiente que se corresponde con los datos ambientales y su ubicación topográfica, tal como se postuló en las predicciones de este trabajo. El banco de renovales del Bosque Ribereño es el más rico en número de individuos totales, especies y familias; le sigue el Bosque Transicional, y luego el Monte Fuerte (Tabla VII, Cap. 2). Asimismo, el banco de renovales del Bosque Ribereño resultó superior al resto de los bosques en abundancia y riqueza promedios, mientras que no hubo diferencias significativas en diversidad y equitatividad entre ellos (Fig. 13, Cap. 2). Por otro lado, el Bosque Transicional posee el banco de renovales con mayor heterogeneidad interna, indicado principalmente por su mayor beta diversidad, mientras que el Bosque Ribereño posee el de mayor homogeneidad. La mayor heterogeneidad interna del Bosque Transicional podría ser consecuencia de la variabilidad de condiciones ambientales del mismo, tales como áreas de canopy muy abierto o muy cerrado (Fig. 4 B, Cap. 2), o los tipos contrastantes de microrelieves (Fig. 7 B, Cap. 2).

Para el Bosque Ribereño, dos de las especies indicadoras (*Myrcianthes pungens* y *Piper amalago*) del banco de renovales son exclusivas del mismo, mientras que para el Monte Fuerte y el Bosque Transicional ninguna de las especies indicadoras resultaron exclusivas (Tabla IX, Cap. 2). Esto podría deberse a que en este último bosque, el porcentaje de cobertura del canopy permite el desarrollo de especies del Monte Fuerte, mientras que no pueden prosperar allí las especies umbrófilas del Bosque Ribereño, y en consecuencia ambos bosques (Monte Fuerte y Bosque Transicional) carecen de especies exclusivas de renovales. En comparación con lo

hallado por Maturo (2009) para el estrato adulto de estos mismos bosques, la riqueza de familias y especies de renovales resultó inferior a la del estrato adulto, si bien todas las familias de renovales estuvieron presentes entre las de este último. Asimismo, se encontraron diferencias significativas en la composición florística entre ambos estratos. Esto da indicios de que podría existir algún factor ambiental actuando como determinante del establecimiento definitivo de las especies de plántulas que conformarán la composición florística de los bosques adultos. Se estima que dicho factor podría estar relacionado al tipo de suelo o las condiciones de disponibilidad hídrica del mismo.

Por otra parte, en los estudios experimentales se observó que ninguna de las especies vio afectada su supervivencia, y pocas su crecimiento, en el tratamiento 'sequía' (Fig. 24 A, Cap. 3), y que todas las especies estudiadas resultan menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente que al nivel de sequía implementado (Tablas XVII y XVIII, Cap. 3). Como se ya se ha planteado en esta tesis, la tolerancia a la sequía implementada puede deberse a que las especies estudiadas pertenecen a formaciones leñosas semejantes a las del Dominio de los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (Prado 2000, Pennington *et al.* 2000), y que, por lo tanto, podrían contar con mecanismos de adaptación para enfrentar períodos de sequías estacionales, tal como se ha planteado en otros trabajos (West-Eberhard 1989, Sultan 1995, Valladares *et al.* 2007). De hecho, semillas de dos de las especies aquí estudiadas (*Enterolobium contortisiliquum* y *Peltophorum dubium*) fueron sometidas a estrés hídrico simulado, y ambas se indujeron a dormición secundaria, recuperándose posteriormente (Hebling 1997 y Perez *et al.* 1998, 2001, respectivamente).

Adicionalmente, se demostró que las semillas de *Enterolobium contortisiliquum* tienen por un lado un muy amplio rango de temperatura dentro del cual pueden germinar (desde 10,9 °C a más de 42 °C), pero además presentan más de un valor óptimo dentro de ese rango (Rodrigues de Lima *et al.* 1997), y gran heterogeneidad fisiológica en la germinación (i.e.: no presentan un momento uniforme de germinación), lo cual se ha postulado como una estrategia de supervivencia conveniente para ambientes de baja predictibilidad de precipitaciones (Rodrigues de Lima *et al.* 1997), tal como ocurre en los bosques secos neotropicales (Pennington *et al.* 2000; Prado 2003). Aunque en la presente tesis no se evaluó germinación, es de interés considerar la posibilidad de que existan relaciones entre la respuesta de las semillas a diferentes condiciones ambientales, y el posterior desarrollo de sus plántulas en similares condiciones.

Por otro lado, la intolerancia a las condiciones de inundación se atribuyen a la extensa duración del tratamiento (110 días), ya que, si bien en general algunas de estas especies en su medio natural enfrentan períodos de alto aporte hídrico, y en algunos casos anegamiento, los mismos son de duración menor al aquí implementado. Asimismo, se ha establecido que sólo unas pocas especies de árboles son tolerantes a largos períodos de inundación (López & Kursar 1999); en cambio, en condiciones de ‘inundación intermitente’ se ha demostrado la aptitud de las plantas para sobrevivir y recuperarse a tal estrés (Anderson & Pezeshki 1999).

De esta forma, en términos generales, se considera que seis de las ocho especies estudiadas en la presente tesis (*Peltophorum dubium*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Gleditsia amorphoides* y *Schinopsis balansae*) son “tolerantes a la ‘sequía’ e intolerantes a la ‘inundación’”, y dos especies

(*Enterolobium contortisiliquum* y *Prosopis nigra*) son “moderadamente tolerantes a la ‘sequía’ y a la ‘inundación’”. De las ocho especies estudiadas aquí, sólo dos presentan estudios previos sobre tolerancia de plántulas a la inundación (*Peltophorum dubium* y *Enterolobium contortisiliquum*) y en ambos casos han sido calificadas como ‘intolerantes a la inundación’ (Lobo & Joly 1998, Medri *et al.* 1998 y Rogge *et al.* 1998).

Implicancias biogeográficas

Para comprender la posible relación existente entre el comportamiento de cada especie observado en los tratamientos aplicados, y su crecimiento en el medio natural, es de utilidad considerar la distribución de dichas especies a escala biogeográfica, y conocer, de esta manera, las condiciones reales que cada especie experimenta desde una perspectiva más amplia.

La distribución de *Peltophorum dubium* en Sudamérica fue estudiada por Prado & Gibbs (1993), con un patrón biogeográfico correspondiente a lo que ha sido denominado “Arco Pleistocénico” de bosques secos (Prado & Gibbs 1993, Prado 2000). Inclusive esta especie ha sido listada como una de las especies paradigmáticas de dicho arco (Prado 2000). En las Caatingas del nordeste del Brasil, *Peltophorum dubium* es miembro de un cierto tipo de bosques estacionalmente secos, denominados “Caatinga arbórea” (Prado 2003, Queiroz 2009); está presente en los estados de Bahía y Minas Gerais (Lorenzi 1992, Cardoso *et al.* 2009, Pereira *et al.* 2010). Asimismo, también aparece en bosques riparios, sobre suelos aluviales en Brasil (Campos *et al.* 2000) y en Formosa (Placci 1995, y obs. pers.), lo cual pone en evidencia la plasticidad

ecológica de esta especie, que puede prosperar en suelos rocosos y ambientes semiáridos, evidenciando su capacidad de crecimiento en condiciones de limitantes hídricas (demostrada a nivel experimental por Perez *et al.* 1998, 2001), y también en suelos sueltos aluvionales con buena provisión de agua durante todo el año (alto valle del Río Paraná). Sin embargo, esto último no ocurre exactamente en condiciones de anegamiento sino que, por el contrario, los suelos de los albardones riparios, próximos a la fuente de agua, poseen usualmente una dinámica hídrica regular y homogénea. Adicionalmente, se debe destacar que las plántulas de esta especie son muy sensibles a la salinidad (Leihong *et al.* 2008) y que es considerada como una especie intolerante a la condición de inundación (Lobo & Joly 1998, Medri *et al.* 1998 y Rogge *et al.* 1998).

La capacidad de crecimiento de *Enterolobium contortisiliquum* bajo condiciones hídricas contrastantes, evidenciada en este estudio, es indicadora de su amplitud ecológica y coincide con lo observado por Prado & Gibbs (1993) en relación a la distribución de esta especie a lo largo de la región Neotropical. Nuevamente se trata de una especie leñosa que sigue el patrón de distribución denominado “Arco Pleistocénico” (Prado 1991), que atraviesa el centro de Sudamérica, desde el nordeste de Brasil hasta el suroeste de Bolivia y noroeste de Argentina (ver mapa en Prado & Gibbs 1993). Existen poblaciones de *Enterolobium contortisiliquum* en islas y márgenes del Río Paraná en Argentina (Franceschi *et al.* 1985; ver mapa en Prado & Gibbs 1993) que han sobrevivido a las crecientes más importantes y sostenidas en el tiempo, desde que se han tomado registros higrométricos (Franceschi 2005). Por lo tanto, resulta evidente la amplitud ecológica de *Enterolobium contortisiliquum*, que le permite sobrevivir a condiciones hídricas contrastantes, desde sequías extremas en las Caatingas (Prado

2003) en Ceará, Pernambuco (Queiroz 2009), Bahía (Lewis 1987) y Minas Gerais (Ferreira Ribas *et al.* 2003, dos Santos *et al.* 2007, Madeira *et al.* 2009), hasta superar inundaciones catastróficas, como las extraordinarias del valle del Río Paraná.

Sin embargo, Lobo & Joly (1998), en base a estudios previos de uno de ellos, han calificado a *Enterolobium contortisiliquum* como una especie ‘intolerante a la inundación’. Esta discrepancia sobre la tolerancia de la especie podría obedecer a alguna de las siguientes circunstancias: a) diferencias ecotípicas o genotípicas de los materiales empleados en los experimentos, v.g.: unos provenientes de zonas más secas del nordeste de Brasil, y los aquí empleados provenientes de bosques formoseños ocasionalmente sometidos a inundaciones y que, en consecuencia, podrían haber sufrido una selección natural hacia una mayor tolerancia relativa a las inundaciones; b) un potencial error de determinación de la especie empleada en los experimentos de otros autores. Se conocen al menos once especies del género desde México a la Argentina (Queiroz 2009), y nueve para Brasil (Morim 2010), mientras que en Argentina sólo existe una única especie del mismo (*E. contortisiliquum*; Zuloaga *et al.* 2008). La mayoría de los especímenes determinados como *E. contortisiliquum* en herbarios de Brasil, frecuentemente corresponden a *E. timboüva* (Queiroz 2009).

A diferencia de las dos especies anteriores, *Gleditsia amorphoides* no sigue el patrón de distribución de Arco Pleistocénico en forma completa, pero sí en forma parcial perichaqueña (Núcleos Misiones y Pedemontano, Prado 2000); esto se puede constatar con la distribución de la especie observada en la experiencia de campo de otros autores (Zuloaga *et al.* 2008; D.E. Prado, com. pers.). Es una especie muy frecuente en bosques estacionalmente secos en el nordeste (Prado *et al.* 1989) y noroeste de

Argentina (Prado 1995), este de Paraguay (Oakley & Prado, en prensa) y sur de Bolivia (Killeen *et al.* 1993). Además fue caracterizada por Sennhauser (1991) como foránea al Chaco fitogeográfico o Chaco *s.str.* (Prado 1993b). En el Chaco Húmedo, *Gleditsia amorphoides* es miembro dominante del tipo de bosques denominados BTAB (Bosque Transicional Austro-Brasileño, *sensu* Prado 1993a) tales como aquellos aquí estudiados (BR y BT, dos comunidades boscosas del tipo BTAB, según Maturo 2009). De esta forma, *Gleditsia amorphoides* se presenta como una especie típica de ambientes estacionalmente secos.

Microlobius foetidus es una especie nativa de bosques estacionalmente secos de México, Honduras y el cono sur de Sudamérica, que presenta una notable disyunción de miles de kilómetros (Burkart 1969 *sub nomen Goldmania paraguensis* (Benth.) Brenan, Sousa & Andrade 1992). En Sudamérica su distribución abarca Brasil (Mato Grosso do Sul; Prado *et al.* 1992, *sub nomen Goldmania paraguensis* (Benth.) Brenan), Bolivia (Santa Cruz), Argentina (Chaco y Formosa) y Paraguay (Alto Paraguay, Central, Concepción, Presidente Hayes) (Zuloaga & Morrone 1999). No obstante, un fósil atribuido a un taxón próximo de esta especie fue encontrado en el oeste de la provincia de Entre Ríos (Franco & Brea 2010), en sedimentos plio-pleistocénicos de la Formación Ituzaingó. Esto indica una distribución más amplia de esta especie en el pasado, probablemente debido a condiciones climáticas, edáficas e hídricas favorables de aquel entonces, coincidente con los postulados biogeográficos de la Teoría del Arco Pleistocénico (Prado & Gibbs 1993), y a la vez Pennington *et al.* (2004) en cuanto a una mayor antigüedad del fenómeno (v.g.: Mioceno-Plioceno). No obstante, los bosques del sur de la provincia de Formosa, donde actualmente se la encuentra, probablemente

sean el límite más austral de la distribución actual de esta especie. Como el resto de las especies estudiadas en esta tesis, *Microlobius foetidus* se desarrolla en bosques de características similares, con estacionalidad climática que incluye períodos de déficits hídricos, por lo que su tolerancia a la sequía sería un factor presente como consecuencia de una adaptación natural a dicha condición.

De modo semejante a *Gleditsia amorphoides*, *Diplokeleba floribunda* sigue en parte el patrón de distribución del Arco Pleistocénico (Navarro & Maldonado 2002) y fue caracterizada por Sennhauser (1991) como foránea al Chaco fitogeográfico o Chaco *s.str.* (Prado 1993b). Aunque el género está ausente en las Caatingas, se lo encuentra en el área del Núcleo Misiones y en el Núcleo Pedemontano dentro del Arco Pleistocénico (Prado & Gibbs 1993). Es una especie muy frecuente en bosques estacionalmente secos en el nordeste de Argentina y este del Paraguay (Oakley & Prado, en prensa), extremo suroeste de Brasil (Mato Grosso do Sul, donde convive en la misma comunidad que *Microlobius foetidus*; Prado *et al.* 1992) y en la Chiquitanía del sur de Bolivia (Navarro & Maldonado 2002). En el Chaco Húmedo, *Diplokeleba floribunda* es miembro secundario del tipo de bosques denominados BTAB (Bosque Transicional Austro-Brasileño, *sensu* Prado 1993a) tales como aquellos aquí estudiados (BT, comunidad boscosa del tipo BTAB, según Maturo 2009) y ciertos bosques en galería de linaje extra-chaqueño (Sennhauser 1991). De esta forma, *Diplokeleba floribunda* se presenta también como una especie típica de ambientes estacionalmente secos, y en consecuencia se puede predecir su intolerancia a la inundación.

El ‘guayacán’, *Caesalpinia paraguariensis*, caracterizado por Sennhauser (1991) como especie típica del Chaco fitogeográfico o Chaco *s.str.* (Prado 1993b), tiene amplia

distribución en el bosque chaqueño, desde el extremo suroeste de Brasil (Mato Grosso do Sul, donde aparece marginalmente, Prado *et al.* 1992), Bolivia y Paraguay, hasta el centro-norte de Argentina: Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, Santiago del Estero, Formosa, Chaco y norte de Santa Fe, y, transponiendo el río Paraná, en el noroeste de Corrientes; resulta escasa en el norte cordobés y una rareza en San Luis (Castellanos 1944, Aronson & Saravia Toledo 1992, Dimitri *et al.* 1997a). Se trata de una especie paradigmáticamente chaqueña (Prado *et al.* 1992; Prado 1993a y b), y en consecuencia forzosamente debe tener gran tolerancia a la sequía y el frío (condiciones imperantes en la estación desfavorable chaqueña; Cabido *et al.* 1993), mientras que, en función de su posición topográfica (zonas relativamente altas dentro del Chaco s.str.), tiene escasa tolerancia a la inundación.

Por otro lado, se puede establecer una interesante correspondencia entre los resultados obtenidos en el presente estudio y la posición fitogeográfica de *Prosopis nigra* en su área de distribución, otra especie típicamente chaqueña según Sennhauser (1991). En el Chaco Húmedo, los algarrobales de *P. nigra* se encuentran en una posición topográfica intermedia entre los quebrachales de *S. balansae* y los anillos de vegetación que rodean los cuerpos de agua (Lewis & Pire 1981). Asimismo, según Burkart (1952), esta especie se desarrolla en áreas donde las fuentes de agua subterránea están al alcance de sus raíces. De este modo, aunque *Prosopis nigra* se desarrolla en condiciones de buena provisión de agua durante todo el año, es probable que, por su posición topográfica, se encuentre en épocas de lluvia sometido a condiciones temporales de anoxia. Por lo tanto, en base a la información disponible y a los resultados obtenidos en el presente estudio, se piensa que el ‘algarrobo negro’ tiene

mecanismos ecofisiológicos que le permiten tolerar períodos de sequía o de anegamiento, sin sufrir más que una detención temporaria en su crecimiento. Sin embargo, su tolerancia a la inundación resulta forzosamente limitada; esto pudo ser atestiguado en un sector de la Cuña Boscosa santafecina (Cañada de los Perros, entre las localidades de Vera y Las Gamas, Dto Vera), en la cual al construirse un terraplén por pavimentación del camino, murieron en pie todos los ejemplares de *Prosopis nigra* y *Acacia* spp. al pasar de una situación de anegamiento temporario y cíclico, a una condición de inundación permanente (E.F. Pire y D.E. Prado, com. pers.).

Por último, *Schinopsis balansae* aparece como una especie dominante de quebrachales ubicados en la región oriental de las provincias de Chaco y Formosa, norte de Santa Fe, nordeste de Santiago del Estero y noroeste de Corrientes (Ragonese & Castiglione 1947; Muñoz 2000). Además, esta especie crece en bosques más o menos xerófilos en el sur de Mato Grosso (Brasil, Prado *et al.* 1992), en Bolivia y Paraguay (Meyer & Barkley 1973, Dimitri *et al.* 1997b). En dichas áreas, esta especie se encuentra dominando formaciones boscosas ubicadas sobre planicies húmedas, frecuentemente sometidas a períodos de anegamiento (Biani *et al.* 2004). Sin embargo, se da la situación contradictoria de que según el presente trabajo de tesis, *Schinopsis balansae* es intolerante a la inundación a pesar de prosperar en áreas anegables. Se estima que esta discrepancia aparente obedece a que en la naturaleza los períodos de anegamiento son usualmente breves (pocos días o semanas), mientras que en el experimento que se realizó en este trabajo de tesis el anegamiento alcanzó los 110 días consecutivos.

De esta manera, se observa que la mayoría de las especies utilizadas para llevar a cabo este estudio pertenecen a bosques que, en algún momento del año, experimentan un período de sequía. Dicho tipo de bosques corresponden al Dominio que Prado (2000) denominó Bosques Tropicales Estacionalmente Secos, aunque en sentido estricto podrían denominarse *Subtropicales*. Esto podría explicar el comportamiento de las especies estudiadas, observado bajo el tratamiento ‘sequía’. Asimismo, algunas de estas especies (e.g. *Enterolobium contortisiliquum*, *Prosopis nigra*) poseen una amplia distribución que incluye áreas donde sufren inundaciones temporales, por lo que dichas especies también poseen la capacidad de enfrentar dicho estrés sin sufrir consecuencias letales, al menos en el corto plazo.

No obstante lo anteriormente planteado, es pertinente considerar la posibilidad de que las especies no hayan sufrido consecuencias de importancia para su crecimiento bajo el tratamiento ‘sequía’, porque el nivel de sequía implementado no haya sido suficiente como para alterar el funcionamiento normal de planta. Sin embargo, el hecho de no mostrar consecuencias, no implica necesariamente que la planta no esté llevando a cabo un mecanismo de tolerancia. Se ha dicho que la no-respuesta puede estar representando una estrategia adaptativa a un estrés generado (Valladares *et al.* 2007), y por lo tanto, podría ocurrir que la eficiencia en el uso del agua por parte de estas especies sea mayor debido a su adaptación natural.

Por otro lado, se ha establecido que, al menos para algunas especies, los hábitats secos pueden ser más convenientes para las plántulas, debido a que las mismas son altamente vulnerables al daño físico por ataque de patógenos que requieren de abundante humedad ambiental para su existencia (Comita *et al.* 2007). Si

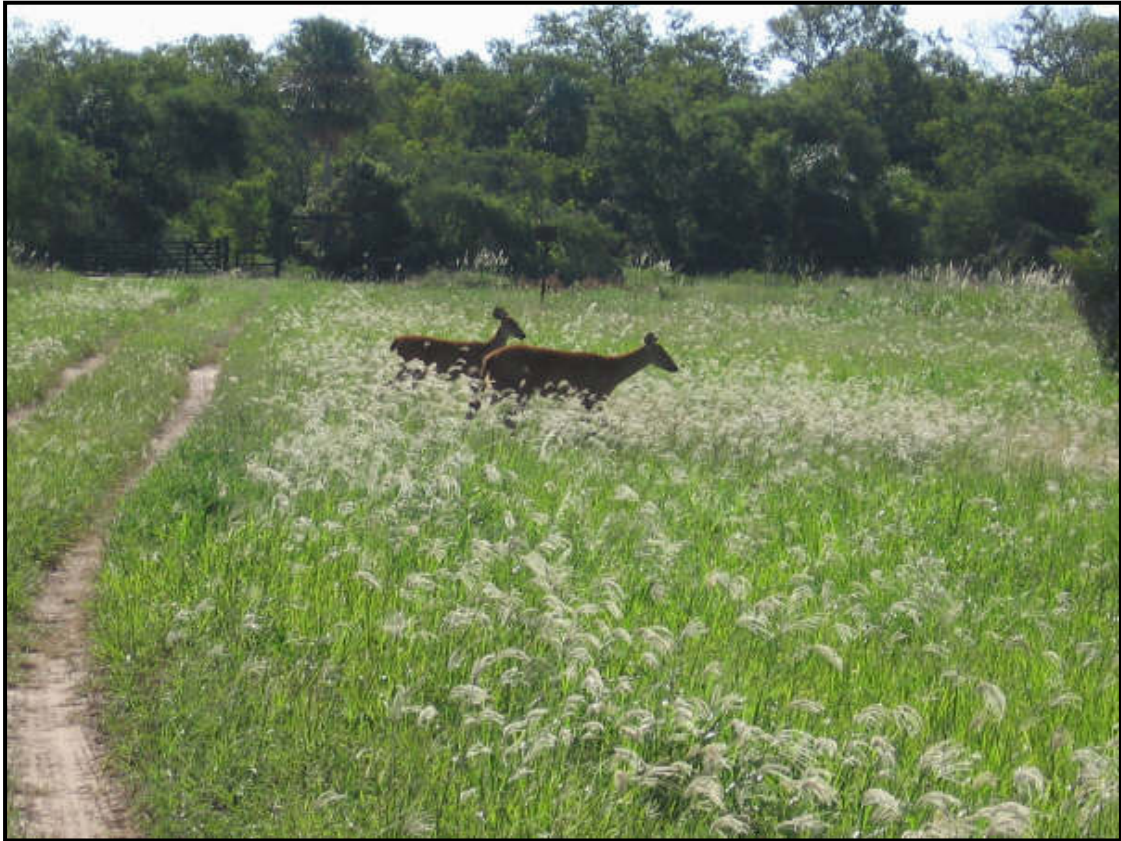
bien este último no fue un factor considerado en el presente estudio, podría ser un motivo de la contrastante diferencia de mortalidad encontrada entre los tratamientos ‘sequía’ e ‘inundación’. Esto lleva a pensar que, dado que las especies del Monte Fuerte fueron afectadas por las condiciones de anoxia, y teniendo en cuenta que en ese bosque se producen usualmente inundaciones temporarias, la germinación de las semillas podría ocurrir luego de culminado el período de precipitaciones y anegamiento. Esta hipótesis podría ser corroborada en un estudio posterior, realizando censos estacionales de plántulas.

Por otra parte, la situación aparentemente paradójal observada en este estudio, respecto a la asociación de los valores de tolerancia a la ‘sequía’ e ‘inundación’ y la distribución de las especies en los tres tipos de bosques (es decir, alta sensibilidad a la ‘inundación’ para especies ubicadas en la parte inferior del gradiente, las que supuestamente estarían más expuestas a inundaciones), puede tener su explicación en su posición en el paisaje. Los bosques ubicados en las áreas topográficamente más altas son linderos al curso de agua (por lo que la comunidad de la que forman parte recibe el nombre de ‘Bosque Ribereño’), y son los primeros en inundarse cuando éste desborda en los períodos de altas precipitaciones; asimismo, el suelo se encuentra la mayor parte del año con buenas condiciones de humedad. En el otro extremo del gradiente, el Monte Fuerte está físicamente más alejado del curso de agua, por lo que tiene más posibilidades de sufrir sequía que inundación, y los anegamientos que se presentan en la época de precipitaciones tienen carácter temporal y, probablemente, superficial, pero nunca tan prolongados como el tratamiento ‘inundación’ establecido para esta tesis.

Si bien en el presente estudio se puso a prueba el crecimiento de algunas especies leñosas bajo diferentes condiciones de disponibilidad hídrica, para establecer así relaciones con la distribución topográfica de dichas especies, a la hora de buscar explicaciones a los fenómenos observados en la naturaleza no puede dejarse de considerar, tal como plantea Comita *et al.* (2007), la historia natural de las comunidades vegetales de interés, los eventos históricos y a gran escala, las interacciones bióticas y la disponibilidad de otros factores abióticos, como ser nutrientes o luz.

Finalmente, como resultado del estudio llevado a cabo, surgen varias preguntas que podrían ser disparadores de nuevas investigaciones para avanzar en el conocimiento de los factores influyentes en la distribución de las especies leñosas en las tres comunidades boscosas estudiadas, como por ejemplo: ¿cómo sería la respuesta de las diferentes especies si se implementara un tratamiento con períodos de inundación seguidos de períodos de sequía, en las mismas plántulas?; las especies presentes en el Monte Fuerte ¿son más resistentes a inundaciones pulsátiles, que las especies presentes en el Bosque Transicional y Bosque Ribereño?; ¿es la luz un factor más importante en la germinación, establecimiento y desarrollo de plántulas de estas especies leñosas, que la disponibilidad hídrica?; el tipo de suelo ¿influye en el establecimiento de diferentes especies en cada comunidad?.

Estudios más amplios y prolongados en el tiempo son necesarios para revelar los procesos y factores determinantes de la composición florística y distribución de las diferentes especies y comunidades vegetales de las que forman parte.-



ANEXOS

ANEXO I**A- Bosque Ribereño en la Reserva 'El Bagual'**



B- Bosque Transicional en la Reserva 'El Bagual'





C- Monte Fuerte en la Reserva 'El Bagual'





D- Muestreo de plántulas y toma de datos ambientales





E- Hormigueros de *Atta vollenweideri* en el Monte Fuerte



F- Germinación de semillas en invernáculo



G- Plántulas en experimentación



ANEXO II

A- Tabla Fitosociológica

Familia	Especie	Hábito	Abundancia			Abundancia Total	
			BR	BT	MF		
Ulmaceae	<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J. Poiss.) Taub.	árbol	18	12	3	33	Grupo 1
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	arbusto	8	24	18	50	
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Radlk.	arbusto	6	6	6	18	
Celastraceae	<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart. ex Reissek	arbusto	2	10	10	22	
Sapindaceae	<i>Diplokeleba floribunda</i> N.E.Br.	árbol	2	4	8	14	
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	arbusto	2	1	6	9	
Polygonaceae	<i>Coccoloba cordata</i> Cham.	arbusto	1	6	3	10	
Capparaceae	<i>Capparis retusa</i> Griseb.	arbusto	1	1	2	4	
-	No identificada 6	-	1		1	2	
Myrtaceae	<i>Eugenia moraviana</i> O. Berg.	arbusto	26	73		99	Grupo 2
Moraceae	<i>Sorocea sprucei</i> (Baill.) J.F. Macbr.	árbol	11	8		19	
Boraginaceae	<i>Patagonula americana</i> L.	árbol	10	3		13	
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	árbol	3	2		5	
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltdl.	arbusto	1	1		2	
Fabaceae	<i>Acacia praecox</i> Griseb.	arbusto		50	32	82	Grupo 3
Rutaceae	<i>Fagara pterota</i> L.	arbusto		3	1	9	
Fabaceae	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	árbol		2	3	5	
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i> (Griseb.) Hieron.	árbol		1	3	5	
Anacardiaceae	<i>Myracrodruon balansae</i> (Engl.) D.A. Santin	árbol		1	1	5	
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	árbol	87	3		90	Grupo 4
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	arbusto	58	1		59	
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	árbol	50			50	
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	arbusto	29	2		31	
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	arbusto	25			25	
Capparaceae	<i>Capparis flexuosa</i> L.	arbusto	11	1		12	
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L.	arbusto	10			10	
Annonaceae	<i>Rollinia emarginata</i> Schltdl.	arbusto	7			7	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	árbol	6			6	

Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	palmera	6	1	7	
-	No identificada 5	-	4		4	
Celtidaceae	<i>Celtis</i> sp.	arbusto	2		2	
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	árbol	2		2	
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	árbol	2		2	
-	No identificada 4	-	2		2	
Cactaceae	<i>Brasiliopuntia schulzii</i> (A. Cast. & Lelong) Backeb.	árbol	1		1	
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i> L.	liana	1		1	
Fabaceae	<i>Senna pendula</i> (Willd.) H.S. Irwin & Barneby.	arbusto	1		1	Grupo 5
-	No identificada 1	-	1		1	
-	No identificada 3	-	1		1	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum microphyllum</i> A. St.-Hil.	arbusto	9		20	
Fabaceae	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.	árbol	1		5	
Rubiaceae	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	arbusto	1		4	
Anacardiaceae	<i>Schinus fasciculata</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	arbusto	1		4	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schtdl.	árbol	3	17	10	Grupo 6
Anacardiaceae	<i>Schinus longifolius</i> (Lindl.) Speg.	arbusto	1	9	5	
Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i> Griseb.	arbusto		5	4	
Anacardiaceae	<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	árbol		5	2	
Anacardiaceae	<i>Schinus bumelioides</i> I.M. Johnst.	arbusto		5	2	
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	arbusto		5	1	
Simaroubaceae	<i>Castela coccinea</i> Griseb.	arbusto		4	1	
Solanaceae	<i>Lycium morongii</i> Britton	arbusto		2	1	
Capparaceae	<i>Capparis tweediana</i> Eichler	arbusto		1	1	
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	árbol		1	1	
-	No identificada 2	-		1	1	
Total			398	232	152	782

Lista de familias y especies censadas, con hábito de crecimiento predominante y abundancia en cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF); ordenadas fitosociológicamente.

B- Especies indicadoras en el estrato adulto de los bosques de la Reserva El Bagual

Bosque Ribereño	Bosque Transicional	Monte Fuerte
<i>Capparis flexuosa</i> *	<i>Eugenia moraviana</i> *	<i>Castela coccinea</i>
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> *
<i>Pisonia aculeata</i>	<i>Diplokeleba floribunda</i>	<i>Schinopsis balansae</i>
<i>Trichilia catigua</i> *	<i>Sorocea sprucei</i>	<i>Eugenia uniflora</i>
<i>Holocalyx balansae</i> *	<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	<i>Maytenus vitis-idaea</i>
<i>Melloa quadrivalvis</i>	<i>Patagonula americana</i>	<i>Prosopis nigra</i>
<i>Forsteronia</i> sp.	<i>Capparis retusa</i>	<i>Ruprechtia triflora</i>
<i>Myrcianthes pungens</i> *	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	<i>Schinus bumelioides</i>
<i>Piper amalago</i> *		<i>Vassobia breviflora</i>
<i>Trichilia elegans</i> *		<i>Acacia praecox</i>
<i>Macfadyena unguis-cati</i>		<i>Maytenus ilicifolia</i>

Lista de especies indicadoras del estrato adulto de los bosques presentes en la Reserva El Bagual (Maturó 2009). El asterisco (*) indica las especies compartidas como indicadoras con el banco de renovales, en cada tipo de bosque.

C- Comparación de riqueza de especies y familias de adultos y renovales de los tres tipos de bosques

La riqueza de familias y especies de adultos superó a la de renovales en los tres tipos de bosques (Ad/Ren; Fam= BR: 24/20; BT: 27/18; MF: 20/14. Spp= BR: 36/34; BT: 42/29; MF: 34/25), y no se encontraron diferencias en las proporciones adultos-renovales para los tres bosques, en relación a su riqueza de especies ($\chi^2_{0,94; 2}$; $p=0,6238$) y familias ($\chi^2_{0,29; 2}$; $p=0,8631$). Todas las familias de renovales están incluidas en las de adultos.

Riqueza de especies de adultos y renovales para cada tipo de bosque

	Adultos	Renovales	Total
BR	36	34	70
BT	42	29	71
MF	34	25	59
TOTAL	112	88	200

Frecuencias absolutas para la riqueza de especies de adultos y renovales para cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF).

Riqueza de familias de adultos y renovales para cada tipo de bosque

	Adultos	Renovales	Total
BR	24	20	44
BT	27	18	45
MF	20	14	34
TOTAL	71	52	123

Frecuencias absolutas para la riqueza de familias de adultos y renovales para cada tipo de bosque: Bosque Ribereño (BR), Bosque Transicional (BT) y Monte Fuerte (MF).

ANEXO III

Método del tratamiento 'sequía'

1º. Se determinó la cantidad de agua gravimétrica del suelo a Capacidad de Campo (CC). Para ello, tres macetas con tierra fueron llevadas a capacidad de campo, pesadas, luego puestas a secar, y vueltas a pesar. De esta manera, por diferencia de peso, se obtuvo la cantidad de agua gravimétrica promedio a CC.

Peso maceta a CC (**Pi**) – Peso seco = 1,162 l agua a CC (**CC**)

50% CC = 0.581 l agua

25% CC = 0.29 l agua

2º. Se pesaron todas las macetas con plantas a CC, de los tratamientos 'sequía' y 'control'.

Ej (maceta "A" de una especie al comienzo del tratamiento): **P₀**= 350 g (en CC)

3º. Cada dos días, se pesó una maceta por especie de los tratamientos 'sequía' y 'control'. Las plantas en 'sequía' fueron regadas cuando alcanzaron el 25% de la capacidad de campo, y fueron llevadas al 50% de la CC.

Las plantas ‘control’ también fueron pesadas, para evaluar las variaciones en el porcentaje de agua, y fueron siempre mantenidas a CC.

A partir de lo anterior se determinó la cantidad de agua que necesitaba cada maceta para llevarla al 50% de la CC.

Ejemplo pesaje de maceta “A” en tratamiento:

P_0 (peso de esa maceta a CC) = 3.2 kg

CC

3,533 kg (P_i) ____ 1,162 l (agua a **CC** maceta tipo)

3,2 kg ____ 1,05 l (agua a **CC** para esa maceta)

Pesaje en tratamiento:

P_1 = 2,5 kg

P_d (peso diferencia): 3,2 kg (P_0) – 2,5 kg (P_1) = 0,7 l (agua que le falta para llegar a CC a esa maceta)

Para llevarla al 50% CC:

3,533 kg (**P_i**) ____ 0,581 l agua (agua a **50% CC** maceta tipo)

3,2 kg (**P₀**) ____ x= 0,526 l (agua a 50% CC para esa maceta)

3,2 kg (**P₀**) – [1.05 l (**agua a CC**) – 0,526 l (**agua a 50% CC**)]= 2.674 kg (**P_{50% cc}**)

2,674 kg (**P_{50% cc}**) – 2,5 kg (**P₁**) = 0,174 l (agua que le falta para llevarlo a 50% CC)

Para saber cuándo está al 25% CC:

3,533 kg ____ 0,290 l agua (**25% CC** maceta tipo)

3,2 kg ____ x= 0,263 l (agua al 25% CC para esa maceta)

3,2 kg (**P₀**) – [1.05 l (**agua a CC**) – 0,263 l (**agua a 50% CC**)]= 3,2 – 0.787= 2,413 kg
(**P_{25% cc}**)

2,413 kg (**P_{25% cc}**) – 2,5 kg (**P₁**) = -0,087 l (agua que le falta para llegar al 25% CC)



BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Adámoli J., E. Sennhauser, J. Acero & A. Rescia. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17: 491-500.
- Alzugaray C., N.J. Carnevale. 2009. Libro de semillas de especies leñosas autóctonas. Chaco Húmedo: Cuña Boscosa santafesina. Dirección General de relaciones Institucionales. Sub-Secretaría de Medio Ambiente. Ministerio de Aguas Servicios Públicos y Medio Ambiente Eds. Santa Fe. 112 pp. ISBN 978-987-23776-1-8.
- Anderson M.J. 2004a. CAP: a FORTRAN computer program for canonical analysis of principal coordinates. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 14 pp.
- Anderson M.J. 2004b. DISTLM v.5: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 10 pp.
- Anderson M.J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 24 pp.
- Anderson P.H. & S.R. Pezeshki. 1999. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica* 37: 543-552.
- Aronson J. & C. Saravia Toledo. 1992. *Caesalpinia paraguariensis* (Fabaceae): forage tree for all seasons. *Economic Botany* 46: 121-132.

- Ashton P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 156-196.
- Augspurger C. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology*, 72: 777-795.
- Baltzer J.L., S.J. Davies, S. Bunyavejchewin & N.S.M. Noor. 2008. The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay–Thai Peninsula. *Functional Ecology* 22: 221–231.
- Balvanera P., S. Quijas & A. Pérez-Jiménez. 2011. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43: 414-422.
- Baraloto C., F. Morneau, D. Bonal, L. Blanc & B. Ferry 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* 88: 478–489.
- Barberis I.M. 1998. Distribución y regeneración de especies leñosas en relación con la heterogeneidad ambiental en un bosque de *Schinopsis balansae* del sur del Chaco oriental. Tesis M.Sc., Universidad de Buenos Aires. 128 pp.
- Barberis I.M., E.F. Pire & J.P. Lewis. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46: 515-524.
- Barberis I.M., W. Batista, E.F. Pire, J.P. Lewis & R. León. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13: 607-614.

- Barberis I.M. & J.P. Lewis. 2005. Heterogeneity of terrestrial bromeliad colonies and regeneration of *Acacia praecox* (Fabaceae) in a humid-subtropical-Chaco forest, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 53: 377-385.
- Barberis I.M., J.P. Lewis & W.B. Batista. 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. Pp: 43-58 en M. Oosterheld, M.R. Aguiar, C.M. Ghera & J.M. Paruelo (Eds.). La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas: un homenaje a Rolando J.C. León. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Barchuk A.H. & A. Valiente-Banuet. 2006. Comparative analysis of leaf angle and sclerophylly of *Aspidosperma quebracho-blanco* on a water deficit gradient. *Austral Ecology* 31: 882-891.
- Battaglia L.L., S.A. Fore & R.R. Sharitz. 2000. Seedling emergence, survival and size relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- Biani N., J.L. Vesprini & D.E. Prado. 2005. Conocimiento sobre el Gran Chaco Argentino en el siglo XX. En: Arturi M.F., J. Frangi & J.F. Goya (Eds.). *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. Cap. 7, CD ISBN 950-34-0307-3, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Blackman V.H. 1919. The compound interest law and plant growth. *Annals of Botany* 33, 353-360.
- Bogado D., D. Cáceres, J. Polo, E. Arias, I. Velázquez & J. Silva. 1985. Estudio dasocrático. Alparamis S.A. Formosa. 198 pp.

- Bonal D. & J.M. Guehl. 2001. Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange responses to drought in seedlings of tropical rainforest species. *Functional Ecology* 15: 490–496.
- Bongers F., L. Poorter, R. van Rompaey & M. Parren. 1999. Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Côte d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science* 10: 371-382.
- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Brower R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* 10: 361-376.
- Brower R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Mededelingen IBS* 213: 31-39.
- Bucher E.H. 1982. Chaco and Caatinga. South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. *Ecology of Tropical Savannas*. Huntley B.J. & H. Walker (Eds.). Pp. 48-79. Springer Verlag, Berlín.
- Bunker D.E. & W.P. Carson. 2005. Drought stress and tropical forest woody seedlings: effects on community structure and composition. *Journal of Ecology* 93: 794-806.
- Burgos J.J. 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11 (Supl.): 84-85.
- Burkart A. 1952. *Las Leguminosas Argentinas Silvestres y Cultivadas*. 2º ed. ACME Agency S.R.L., Buenos Aires. 569 pp.
- Burkart A. 1969. Leguminosas nuevas o críticas, VII. *Darwiniana* 15: 501-523.

- Burkart A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae, subfam. Mimosoideae). Journal of the Arnold Arboretum 57: 217-249, 450-525.
- Burslem D.F.R.P., P.J. Grubb & I.M. Turner. 1996. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Biotropica 28: 636- 648.
- Cabido M., C. González, A. Acosta & S. Díaz. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. Vegetatio 109: 5–14.
- Cabido M., A. Manzur, M.L. Carranza & C. González. 1994. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la Provincia de Córdoba, Argentina Central. Phytocoenologia 24: 423-460.
- Cabrera A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 14: 5-18.
- Cabrera A.L. & A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. 2º ed. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC. 122 pp.
- Campos J., M. Barion Romagnolo & M.C. de Souza. 2000. Structure, composition and spatial distribution of tree species in a remnant of the semideciduous seasonal alluvial forest of the upper Paraná River floodplain. Brazilian Archives of Biology and Technology 43: 185-194.
- Cardoso D.B.O.S., F. França, J. Santos de Novais, M.H. dos Santos Ferreira, R.M. dos Santos, V. Mendes Souza Carneiro & J. Miranda Gonçalves. 2009. Composição florística e análise fitogeográfica de uma floresta semidecídua na Bahia, Brasil. Rodriguésia 60: 1055-1076.

- Carnevale N., C. Alzugaray & D. López. 2004. Efecto de la salinidad sobre el establecimiento de plántulas de dos especies arbóreas dominantes en un “quebrachal” de *Schinopsis balansae* Engl. (Argentina). Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias 6: 43-49.
- Castellanos A. 1944. Contribución a la flora de San Luis: El Guayacaán del Bajo de Velez. Lilloa 10: 433-444.
- Cavallero L., D. López & I.M. Barberis. 2009. Morphological variation of *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) in a Chaco forest: habitat and size-related effects. Plant Biology 11: 379-391.
- Comita L.S., R. Condit & S.P. Hubbell. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. Journal of Ecology 95: 482-492.
- Comita L.S. & S.P. Hubbell. 2009. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. Ecology 90:328-334.
- Condit R. 1998. Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama. Climatic Change 39: 413-427.
- Coomes D.A. & P.J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. Ecological Monographs 70: 171–207.
- Cornelissen J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, J.G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51: 335-380.

- Dalling J.W. 2004. The fate of seed banks: Factors influencing seed survival for light-demanding species in moist tropical forests. Pp: 31-44 en Forget P., J. Lambert, P. Hulme & S. Vander Wall (Eds.). *Seed Fate: Predation, dispersal and seedling establishment*. CABI, Wallingford, UK.
- Dalling J.W., S.P. Hubbell & K. Silvera. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pionner trees. *Journal of Ecology* 86: 674-689.
- De Francesco V., H. Maturo & C. Ostrosky. 2005. Mapa de Unidades Ambientales, Reserva El Bagual. En: Di Giacomo, A.G. y S.F. Krapovickas (Eds.), *Historia Natural y Paisaje de la Reserva 'El Bagual', Provincia de Formosa, Argentina*. Pp: 43. *Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata*, Buenos Aires, 592 pp.
- Denslow J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Applications* 5: 962-968.
- Di Giacomo A. & S. Krapovickas. 2005. *Historia Natural y Paisaje de la Reserva 'El Bagual', Provincia de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata*, Buenos Aires, 592 pp.
- Dimitri M.J., R.F. Julio Leonardis & J.S. Santos Biloni. 1997a. *El nuevo libro del árbol: especies forestales de la Argentina occidental*, Tomo I, 134 pp.
- Dimitri M.J., R.F. Julio Leonardis & J.S. Santos Biloni. 1997b. *El nuevo libro del árbol: especies forestales de la Argentina oriental*, Tomo II, 134 pp.

- dos Santos R.M., F.A. Vieira, E. Gusmão & Y.R.F. Nunes. 2007. Florística e estrutura de uma floresta estacional, decidual, no parquet municipal da Sapucaia, Montes Claros (MG). *Cerne*, Lavras 13: 248-256.
- Dufrene M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Durland W.D. 1924. The quebracho region of Argentina. *Geographical Review* 14: 227-241.
- Engelbrecht B. & T. Kursar. 2003. Comparative drought-resistence of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136: 383-393.
- Engelbrecht B., J.W. Dalling, R. Wolf, T. Pearson, D. Galvez, T. Koehler, M.T. Tyree, T. Kursar. 2006. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia* 148: 258-269.
- Engelbrecht B., L. Comita, R. Condit, T. Kursar, M. Tyree, B. Turner & S. Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80-83.
- Farji-Brener A. & A.E. Illes. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219-227.
- Ferreira Ribas F., J.A. Alves Meira Neto, A.F. da Silva, A. Lopes de Souza. 2003. Composição florística de dois trechos em diferentes etapas serais de uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, Minas Gerais. *Árbore* 27: 821-830.
- Forte-Lay J.A. 1987. Evolución de las Características Hidrometeorológicas de la Llanura Pampeana Argentina. Seminario Internacional Hidrología de Grandes Llanuras.

- Programa Hidrológico Internacional, Argentina. UNESCO, Buenos Aires, Argentina.
- Franceschi E.A. 2005. Regeneración de la vegetación herbácea luego de una inundación catastrófica en la llanura de inundación del río Paraná (Argentina). Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Rosario, Rosario. 117 pp.
- Franceschi E.A., D. Prado & J.P. Lewis. 1985. Comunidades vegetales y mapa de vegetación de la reserva El Rico e islas aledañas (Santa Fe). Universidad Nacional de Rosario, Rosario. 40 pp.
- Franco M.J. & M. Brea. 2010. *Microlobiusxylon paranaensis* gen. *Et* sp. Nov. (Fabaceae, Mimosoideae) from the Pliocene-Pleistocene of Ituzaingó formation, Paraná basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 13: 103-114.
- Galmarini A. & J. Raffo del Campo. 1964. Rasgos fundamentales que caracterizan el clima de la Región Chaqueña. CONADE, Buenos Aires, 178 pp.
- Garwood N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- George L. & F. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 846-856.
- Ginzburg R. & J. Adámoli. 2006. Situación ambiental en el Chaco Húmedo. En: Brown A.D., U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, J. Corcuera (Eds.). La situación ambiental argentina 2005. Pp 103-113. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Givnish T. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193-210.

- Gotelli N.J. & G.L. Entsminger. 2002. EcoSim: null models software for ecology, version 7. Acquired Intelligence Inc and Kesey-Bear, Burlington.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 21-35.
- Grol M. 2005. Effect of bromeliad (*Pseudananas sagenarius*) cover on seed predation and tree regeneration in tropical dry forest INPA, Bolivia. 42 pp.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-147.
- Grubb P.J. 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 3-31.
- Hall J.B. & M.D. Swaine. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. Junk, The Hague, The Netherlands.
- Hebling S.A. 1997. Aspectos ecofisiológicos da germinação de sementes de *Enterolobium contortisiliquum* (Vellozo) Morong. Tesis de Doctorado. São Carlos: UFSCar. 143p.
- Hood G.M. 2010. Pop Tools version 3.1.7. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools>.
- Huston M. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 681 pp.
- InfoStat. 2004. Manual del Usuario (versión 2004). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas, Argentina. 318 pp.
- Jonkman J. 1978. Nests of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 86: 25-34.

- Killeen T., E. Garcia & S. Beck (eds). 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia-Missouri Botanical Garden, 958 pp.
- Kursar T.A. 1998. Relating tree physiology to past and future changes in tropical rainforest tree communities. *Climatic Change* 39: 363-379.
- Kursar T.A., B.M.J. Engelbrecht, A. Burke, M.T. Tyree, B.E. Omari & J. P. Giraldo. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology* 23:93-102.
- Lebrija-Trejos E., E.A. Pérez-García, J.A. Meave, F. Bongers & L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386-398.
- Leihong L., K. Nan, M. Feng & S. Perez. 2008. Effect of salt stress on growth of *Peltophorum dubium* seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*. (http://en.cnki.com.cn/Journal_en/D-D049-DBLY-2008-07.htm)
- Lewis G. 1987. Legumes of Bahia. M.J.E. Coode (Ed.). Royal Botanic Gardens, Kew, Whitstable, Kent, 369 pp.
- Lewis J.P. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 2: 125-130.
- Lewis J.P. 1995. La biosfera y sus ecosistemas. Una introducción a la ecología. Rosario, ECOSUR. Serie Publicaciones Técnicas 2. 209 pp.
- Lewis J.P. & E.F. Pire. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. INTA, Serie Fitogeográfica 18, 49 pp.

- Lewis J.P., E.A. Franceschi & S.L. Stofella. 1991. Effect of ant-hills on the floristic richness of plant communities of a large depression in the Great Chaco. *Revista Biología Tropical* 39: 31-39.
- Lewis J.P., E.F. Pire & J.L. Vesprini. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VIII. *Candollea* 49: 159-168.
- Lewis J.P., E.F. Pire & I.M. Barberis. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 45: 1013-1020c.
- Lobo P.C. & C.A. Joly. 1998. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. Pp: 137-156. En: F.R. Scarano & A.C. Franco (Eds.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Series Oecologia Brasiliensis*, vol. IV. PPGE-UFRJ. Río de Janeiro, Brazil.
- López O. & T. Kursar. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19: 925-932.
- López O. & T. Kursar. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia* 136: 193-204.
- Lorenzi H. 1992. *Árbores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum, 352 pp.
- Loreti J. & M. Oosterheld. 1996. Intraspecific variation in the resistance to flooding and drought in *Paspalum dilatatum* from different topographic positions. *Oecologia* 108: 279-284.

- Madeira B.G., M.M. Espírito-Santo, S. D'Ângelo Neto, Y.R.F. Nunes, G.A. Sánchez Azofeifa, G.W. Fernandes & M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradients in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201: 291–304.
- Malavasi U.C. & M.M. Malavasi. 2004. Dormancy breaking and germination of *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) morong seeds. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47: 851-854.
- Marino G. & J.F. Pensiero. 2003. Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el Sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana* 41: 17-28.
- Markesteyn L. & L. Poorter. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97: 311-325.
- Maturo H. 2009. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva “El Bagual”, Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario, 113 pp.
- Maturo H., L. Oakley & D. Prado. 2005. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva ‘El Bagual’. En: Di Giacomo, A.G. y S.F. Krapovickas (editores), *Historia Natural y Paisaje de la Reserva ‘El Bagual’, Provincia de Formosa, Argentina*. Pp: 59-73. *Temas de Naturaleza y Conservación* 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, 592 pp.
- Maturo H.M. & D.E. Prado. 2006. Los bosques del Chaco Húmedo formoseño: tres estados contrastantes de conservación en tierras privadas. En: Brown A., U.

- Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera (Eds.), La Situación Ambiental Argentina 2005. Pp: 116-118. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 587 pp.
- McCune B. & M.J. Mefford. 1999. Multivariate analysis of ecological data. MjM Software, Gleneden Beach, USA.
- McLaren K.P. & M.A. McDonald. 2003. The effects of moisture and shade of seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 183: 61-75.
- Medina E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. *Tropical Rain Forest Ecosystem, A. Structure and Function*. F.B. Golley (Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Pp. 225-237.
- Medri M.E, E. Bianchini, J.A. Pimenta, M. Delgado & G. Correa. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de etrel. *Revista Brasileira de Botânica* 21. (<http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84041998000300004>)
- Mensah J.K., B.O. Obadoni, P.G. Eruotor & F. Onome-Irieguna. 2006. Simulated flooding and drought effects on germination, growth, and yield parameters of sesame (*Sesamum indicum* L.). *African Journal of Biotechnology* 5: 1249-1253.
- Metcalf D., P. Grubb & S. Metcalfe. 2002. Soil dilution as a surrogate for root competition: effects on growth of seedlings of Australian tropical rainforest trees. *Functional Ecology* 16: 223-231.
- Meyer T. & F.A. Barkley. 1973. Revisión del género *Schinopsis* (Anacardiaceae). *Lilloa* 33: 205-258.

- Morello J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco Argentino. IDIA 276: 31-52.
- Morello J. & J. Adámoli. 1967. Vegetación y Ambiente del Nordeste del Chaco Argentino. Guía de Viaje, tramo Resistencia-Puerto Pilcomayo. IX Jornadas Botánicas Argentinas. INTA. Boletín N° 3. EEA. Colonia Benítez.
- Morello J. & J. Adámoli. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Parte I. Objetivos y metodología. Serie Fitogeográfica 10, 125 pp. INTA, Buenos Aires.
- Morello J. & J. Adámoli. 1973. Subregiones ecológicas del Chaco. Ecología 1: 29-33.
- Morello J. & J. Adámoli. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Parte II. Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica 13, 130 pp. INTA, Buenos Aires.
- Morim M.P. 2010. *Enterolobium*, en: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB083154>).
- Mueller-Dombois D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and methods in vegetation ecology. J. Wiley & Sons, New York.
- Muñoz J.D. 2000. Anacardiáceas. Flora fanerogámica argentina 65, 28 pp.
- Myster R.W. 2012. Spatial and temporal heterogeneity of light and soil water along a terra firme transect in Amazonian Ecuador: effects on tree seedling survivorship, growth, and allocation. Canadian Journal of Forest Research 42:203-206.
- Natenzon C. 2003. Inundaciones catastróficas, vulnerabilidad social y adaptaciones en un caso argentino actual. Cambio climático, elevación del nivel medio del mar y

- sus implicancias. Climate Change Impacts and Integrated Assessment EMF Workshop IX, Snowmass, Colorado. 16 pp.
- Navarro G. & M. Maldonado. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño. Cochabamba, Bolivia, 719 pp.
- Neiff J.J. 1986a. Aspectos metodológicos y conceptuales para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. Ambiente Subtropical 1: 1-4.
- Neiff J.J. 1986b. Sinopsis ecológica y estado actual del Chaco Oriental. Ambiente Subtropical 1: 5-35.
- Norden N., J. Chave, A. Caubere, P. Chatelet, N. Ferroni, P. Forget & C. Thebaud. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. Journal of Ecology 95: 507-516.
- Oakley L. & D. Prado (en prensa). El Dominio de los bosques secos estacionales neotropicales y la presencia del Arco Pleistocénico en la República del Paraguay. Rojasiana 10.
- Oakley L.J., D.E. Prado & J. Adámoli. 2005. Aspectos Biogeográficos del Corredor Fluvial Paraguay-Paraná. En: Aceñolaza F.G. (Ed.), Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Tucumán. INSUGEO, Miscelánea 14: 245-258.
- Oliveira L.M., A. Davide & M. Moreira de Carvalho. 2003. Avaliação de métodos para quebra da dormência e para a desinfestação de sementes de *Canafístula* (*Peltophorum dubium* (Sprengel) Taubert). Revista Árvore 27: 597-603.
- Páez S.A. & D.E. Marco. 2000. Seedling habitat structure in dry Chaco forest (Argentina). Journal of Arid Environments 46: 57-68.

- Paine C. & K. Harms. 2009. Quantifying the effects of seed arrival and environmental conditions on tropical seedling community structure. *Oecologia* 160:139-150.
- Parolin P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128: 326-335.
- Parolin P. 2010. Flood-tolerant trees of Amazonian floodplains also tolerate drought. São Leopoldo: Instituto Anchietano de Pesquisas, Pesquisas. *Botânica* 61: 7-38.
- Parolin P., O. De Simona, K. Haase, D. Waldhoff, S. Rottenberger, U. Kuhn, J. Kesselmeier, B. Kleiss, W. Schmidt, M. Piedade & W. Junk. 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review* 70: 357-380.
- Pennington R.T., D.E. Prado & C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Pennington R.T., M. Lavin, D.E. Prado, C.A. Pendry, S. Pell & C. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B, London* 359: 515-538.
- Peña-Chocarro M., J. De Egea, M. Vera, H. Maturo & S. Knapp. 2006. Guía de árboles y arbustos del Chaco Húmedo. De Egea J. & M. Peña-Chocarro (Eds.). The Natural History Museum, Guyra Paraguay, Fundación Moisés Bertoni y Fundación Hábitat y Desarrollo. Asunción, Paraguay. 291 pp.
- Pereira I.M, E. van den Berg, L.V. de Andrade Pinto, P. Higuchi & D.A. de Carvalho. 2010. Avaliação e proposta de conectividade dos fragmentos remanescentes no

- campus da Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais. Cerne, Lavras 16: 305-321.
- Perez S.C.J.G.A., S.C. Fanti & C.A. Casali. 1998. Influência da temperatura sobre a resistência das sementes de Canafístula (*Peltophorum dubium* (Spreng) Taubert) ao estresse hídrico simulado. Revista Brasileira de Sementes 20:96-103.
- Perez S.C.J.G. de A., S.C. Fanti & C.A. Casali. 1999. Dormancy break and light quality effects on seed germination of *Peltophorum dubium* (Spreng) Taubert - Canafístula. Revista Árvore 5: 131-137.
- Perez S.C.J.G.A., S.C. Fanti & C.A. Casali. 2001. Influência da luz na germinação de sementes de canafístula submetidas ao estresse hídrico. Bragantia, Campinas, 60: 155-166.
- Pimenta J.A., E. Bianchini & Medri M.E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. Pp: 157-176. En: F.R. Scarano & A.C. Franco (Eds.). Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Series Oecologia Brasiliensis, vol. IV. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brazil.
- Pire E.F., P.S. Torres, O.D. Romagnoli & J.P. Lewis. 1991. The significance of ant-hills in depressed areas of the Great Chaco (South America). Revista de Biología Tropical 39: 71-76.
- Pires de Mello Ribeiro G.H. & J.M. Felfili. 2009. Regeneração natural em diferentes ambientes da mata de galeria do Capetinga, na Fazenda Água Limpa-DF. CERNE 15: 1-9.

- Placci G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 150 pp.
- Placci G. & S. Holz. 2005. Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental. En: Arturi M.F., J. Frangi & J.F. Goya (Eds.). Ecología y Manejo de los bosques de Argentina. Cap. 5, CD ISBN 950-34-0307-3, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Poorter H. & E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. En: Handbook of Functional Plant Ecology; Pugnaire, F. & F. Valladares (Eds.). Pp. 81-120.
- Poorter H. & O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology 27: 595-607.
- Poorter L. & L. Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. Biotropica 40: 321-331.
- Prado D. 1991. A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. PhD Thesis, University of Saint Andrews, Saint Andrews, Escocia. 290 pp.
- Prado D. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contributions to the study of the flora and vegetation of the Chaco. V. Candollea 48: 145-172.

- Prado D. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contributions to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. Candollea 48: 615-629.
- Prado D.E. 1995. Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. Pp. 19-52. En: Brown, A.D. & H.R. Grau (Eds.), *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. L.I.E.Y. (UNT)/Proyecto de Desarrollo Agroforestal, Tucumán.
- Prado D. 2000. Seasonally dry forests of tropical south America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. Edinburgh Journal of Botany 57: 437–461.
- Prado D. 2003. As Caatingas da América do Sul. Pp. 3-73. En: Leal, I.R., M. Tabarelli & J.M.C. Silva (Eds.), *Ecologia e Biogeografia da Caatinga*. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, CNPq.
- Prado D.E., E.A. Franceschi & M.B. Bianchi. 1989. El bosque del escarpe occidental del Río Paraná (Argentina). Composición florística y estructura. *Acta Botânica Brasilica* 3: 99-108.
- Prado D., P. Gibbs, A. Pott & V. Pott. 1992. The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. Pp. 451-470. En: Furley P., J. Proctor & J. Ratter (Eds.), *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman & Hall, Londres, 616 pp.
- Prado D & P. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 902-927.

- Queiroz L.P. 2009. Leguminosas da Caatinga. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana. 443 pp.
- Ragonese A. & J. Castiglioni. 1947. Nueva especie del género *Schinopsis* y área geográfica de las especies argentinas. Revista de Investigaciones Agrarias 1: 93-100.
- Ragonese A.E. & J.A. Castiglioni. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 11 (Supl.): 133-146.
- Reader R.J., A. Jalili, J.P. Grime, R.E. Spencer & N. Matthews. 1993. A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. Journal of Ecology 81: 543–550.
- Reich P.B. & R. Borchert. 1984. Water-stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology 72: 61-74.
- Richards P. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodrigues de Lima C.M., F. Borghetti & M. Valle de Sousa. 1997. temperature and germination of the leguminosae *Enterolobium contortisiliquum*. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal 9:97-102.
- Rogge G.D., J.A. Pimenta, E. Bianchini, M.E. Medri, S. Colli & L.M.T. Alves. 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. Revista Brasileira de Botânica 21: 153-158.
(<http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84041998000200007>)
- Royo A.A. & W.P. Carson. 2006. On the formation of dense understorey layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. Canadian Journal of Forest Research 36: 1345-1362.

- Rüger N., A. Huth, S.P. Hubbell & R. Condit. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology* 97:1360-1368.
- Sack L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110-127.
- Schumacher E., C. Kueffer, M. Tobler, V. Gmür, P. Edwards & H. Dietz. 2008. Influence of drought and shade on seedling growth of native and invasive trees in the Seychelles. *Biotropica* 40: 543-549.
- Schupp E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp E.W. & M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- Sennhauser E. 1991. The concept of stability in connection with the gallery forests of the Chaco region. *Vegetatio* 94: 1-13.
- Slot M. & L. Poorter. 2007. Diversity of tropical seedling responses to drought. *Biotropica* 39: 683-690.
- Sosa B. & A. Brazeiro. 2010. Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata*. *Journal of Vegetation Science* 21: 597-605.
- Sousa M. & G. Andradæ. 1992. Identidad de *Microlobius* y *Goldmania* (Leguminosae: Mimosoideae: Mimoseae) y nuevas combinaciones. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 63: 101-107.

- Sultan S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botánica Neerlandica* 44: 363–83.
- Swamy V., J. Terborgh, K.G. Dexter, B.D. Best, P. Alvarez & F. Cornejo. 2011. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters* 14:195-201.
- Theunis L., M. Gilbert, Y. Roinsin & M. Leponce. 2005. Spatial structure of litter-dwelling ant distribution in a subtropical dry forest. *Insectes Sociaux* 52: 366–377.
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 296 pp.
- Toledo M., L. Poorter, M. Peña-Claros, A. Alarcón, J. Balcázar, J. Chuvina, C. Leño, J.C. Licona, H. ter Steege & F. Bongers. 2011. Patterns and determinants of floristic variation across Lowland Forests of Bolivia. *Biotropica* 43: 405-413.
- Valladares F., E. Gianoli & J.M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749-763.
- Veenendal E.M., M.D. Swaine, V.K. Agyeman, D. Blay, I.K. Abebrese, C.E. Mullins. 1996. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in west Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* 84: 83-90.
- Vieira D.L. & A. Scariot. 2006. Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- Villagra P.E. & J.B. Cavagnaro. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments* 64: 390-400.

- Waldhoff D., W.J. Junk & B. Fürck. 1998. Responses of three Central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 24: 237-252.
- Webb C.O. & D.R. Peart. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464-478.
- Wenzel M. & H. Hampel. 1998. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco húmedo argentino. *Quebracho* 6: 5-18.
- West-Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.
- Whittaker R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* 42: 207-264.
- Wiegand T., I. Martínez & A. Huth. 2009. Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *The American Naturalist* 174:E106-E140.
- Wright S. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 260-263.
- Zak M.R. & M. Cabido. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science* 5: 213–226.
- Zak M.R., M. Cabido & J.G. Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120: 589–598.
- Zuloaga F. & O. Morrone. 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina II. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 74, 1269 pp.

Zuloaga F., O. Morrone & M.J. Belgrano (Eds.). 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Missouri Botanical Garden Press. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 107, 2286 pp.

FOTOS DE AGRADECIMIENTO...

