

EL REGIMEN DE PULSOS EN RIOS Y GRANDES HUMEDALES DE SUDAMERICA

Prof. Juan José Neiff

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

99

1. INTRODUCCION

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

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

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

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

Se ha señalado que una de las características que distinguen a Sudamérica es la existencia de grandes humedales, individual y globalmente los más extensos de la biósfera, cuando se considera el desarrollo de las masas continentales. La mayor superficie ocupada por los humedales en Sudamérica, se encuentra en la cuenca de drenaje de los grandes ríos, y más del 80% en áreas de clima cálido. Dentro de la heterogeneidad que pueda encontrarse a nivel de grandes espacios, es destacable que los grandes humedales de Sudamérica presentan muchas estructuras análogas y aún homólogas. Ello se debe a la inexistencia de grandes barreras orográficas que limiten la distribución, o que generen fronteras climáticas consistentes. Las grandes masas de aire se desplazan desde el Atlántico hasta los Andes, y desde el Polo Sur hasta el norte de Sudamérica. Tres núcleos sobrelevados: los macizos de Guayana, de Brasilia, y la cordillera de los Andes, son los grandes centros de distribución de materiales sólidos que reciben las grandes llanuras del subcontinente, como lo señala Morello (1984) y Potter (1994). Esta peculiaridad ha tenido una influencia decisiva cuando se considera tiempos evolutivos, y distingue a Sudamérica del resto de las masas continentales.

La mayor parte de las aguas superficiales de Sudamérica escurren en sentido O-E (ríos Amazonas, Orinoco) y la mayor parte del agua y de los sedimentos transportados a través del continente se originan en la cordillera de los Andes. Estos sedimentos son arenas finas y limos, con menor cantidad de arcillas, y tienen tendencia alcalina.

Una cantidad menor de agua escurre con sentido N-S (ríos Paraguay, Paraná y Uruguay) con sedimentos poco seleccionados (desde arcillas hasta arenas gruesas) de características neutras a ligeramente ácidas, provenientes del Escudo de Brasil.

De acuerdo al origen orográfico y a las transformaciones biológicas que ocurren en las extensas planicies de inundación de estos ríos, pueden ser:

- a) **de aguas blancas:** con gran cantidad de arena fina y limo proveniente de los Andes;
- b) **de aguas negras:** con pocos sedimentos y gran cantidad de materia orgánica disuelta y particulada;
- c) **de aguas claras:** con características intermedias.

Esta clasificación fue desarrollada por Sioli (1975) para la cuenca del Amazonas y aún hoy es aplicable a la mayoría de los ríos de Sudamérica. Esta categorización simple de las aguas permite conocer sintéticamente muchos procesos de transformación que ocurren en las cuencas, las relaciones entre producción y respiración y, en general, la física y la química de las aguas que soportan la productividad de los humedales fluviales.

Como resultado de las características fisiográficas y climáticas comentadas, la mayor descarga de agua de los grandes ríos de Sudamérica es vertida al océano Atlántico. Las tres cuencas más grandes del continente (Amazonas, Orinoco y Paraná) vierten al océano el 13% del total de sólidos suspendidos que aportan todos los ríos del mundo a los océanos (Tundisi, 1994).

En comparación con otros continentes en Sudamérica escurre superficialmente mayor cantidad de agua respecto de la superficie continental (Neiff, 1997) lo que deja un saldo neto para alimentar las llanuras de inundación. El mayor volumen de agua en un año corresponde a la descarga de los ríos, y es agua *joven* que comenzó a escurrir pocos meses antes de llegar al océano. Un volumen menor de agua está acumulado en cuencas lacustres de Sudamérica, la mayor parte de

las cuales se formó en el Pleistoceno y han recibido y acumulado disturbios ocurridos en la biosfera desde entonces.

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

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

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

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

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

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

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

Definición y características esenciales

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

“Sistema de cobertura sub-regional en los que la presencia temporal de una capa de agua de variable espesor (espacial y temporalmente) condiciona flujos biogeoquímicos propios, suelos con acentuado hidromorfismo y una biota peculiar por procesos de selección, que tiene patrones propios en su estructura y dinámica. Pueden considerarse como macrosistemas cuya complejidad crece con la variabilidad hidrosedimentológica y la extensión geográfica ocupada”

Origen

Los grandes humedales sudamericanos se originan por causas geológicas y climáticas. Se trata de bloques hundidos de la corteza continental, que aparecen debido a movimientos de extensión (estiramiento) en áreas pericratónicas, de plataforma o de antefosa. Una depresión de este tipo puede aparecer simultáneamente al movimiento cortical, o bien miles o millones de años más tarde, debido a fenómenos de compactación de los sedimentos previamente depositados en el área. Son áreas de forma generalmente rectangular o de abanicos que miden decenas a cientos de kilómetros de lado. Los humedales mayores del continente están ubicados en climas cálidos y húmedos. Las excepciones no son significativas (bañados del Izoog, bañado de Copo y algunas áreas menores). De manera que se puede postular un clima húmedo como condición necesaria para la aparición y mantenimiento de un gran humedal. Los humedales originados por surgencia del agua freática en zonas de descarga, son poco frecuentes en Sudamérica.

102

El tiempo de permanencia de un humedal *típico* parece estar en el orden de algunos cientos a varios miles de años (Iriondo, 1990); si las condiciones geológicas lo permiten, los humedales se formarán recurrentemente en la misma región a lo largo de decenas de millones de años, lo que es de gran importancia evolutiva.

Principales características de los grandes humedales

Estas extensas llanuras constituyen sistemas complejos que involucran generalmente varios ecosistemas. Por este motivo, es necesario considerarlas macrosistemas. Dentro de estos macrosistemas quedan comprendidos ambientes acuáticos permanentes, temporarios y sectores de tierra firme, dominando areal y funcionalmente los ambientes acuáticos temporarios.

El macrosistema constituye una unidad ecológica de funcionamiento, en razón de los flujos de materiales y energía que ocurren dentro de él, y de las transformaciones internas que surgen al comparar entradas y salidas de elementos (inorgánicos y orgánicos). También, esta capacidad de transformación se demuestra al realizar tablas de afinidad cenótica entre ambientes terrestres, humedales y ambientes acuáticos permanentes de una misma región. Si se investigan las diferencias entre tales ambientes a nivel de las curvas de distribución y abundancia de las poblaciones, o comparando las estrategias de crecimiento y desarrollo de animales y plantas, surgirá con mayor claridad la diferencia existente entre ambientes acuáticos, terrestres y humedales.

Cuando se realiza la planificación del manejo ecológico integral, el macrosistema “gran humedal” es una unidad real y operativamente útil (piénsese, por ejemplo, en el Pantanal del Mato Grosso o de Iberá), tal como para el análisis de ríos lo es la cuenca.

Deben tomarse descriptores que informen del origen del paisaje. Los suelos, su contenido orgánico y la fisiografía deberían contener una descripción funcional antes que el formato de un inventario. Es decir, un análisis en tres escalas de tiempo:

- La **actual**, para discutir los factores que mantienen la complejidad zonal en base a estructura y dinámica de la vegetación, el efecto del fuego, y otros factores.
- La **reciente**, utilizando herramientas como la descripción de los suelos turbosos, la distribución de las raíces en el perfil y los patrones polínicos.
- La **geológica**, utilizando dos caminos:
 - a) a nivel de las transformaciones geológicas regionales que tuvieron mayor influencia en el paisaje actual.
 - b) el análisis geoisotópico de muestras tomadas en sitios de los que se supone mayor antigüedad de los humedales.

Sin embargo, los pantanales citados pueden ser operativamente analizados prescindiendo del análisis del tramo bajo de sus cuencas. El caso inverso no sería lógico ni operativo, dada la vectorialidad de los sistemas hidrográficos en que están incluidos estos grandes humedales.

Un parámetro útil de tipo descriptivo es la **elasticidad** del macrosistema. Un descriptor sintético de la elasticidad es el cociente entre la superficie ocupada durante la fase de máximo anegamiento y/o inundación, y la que corresponde al momento de sequía extrema. Este valor (o índice) es una componente de:

- Las características geomorfológicas del macrosistema
- La capacidad de almacenaje de agua en el suelo y subsuelo.
- La variabilidad meteorológica regional (lluvias/evapotranspiración + infiltración).

La elasticidad del sistema permite explicar en gran medida la distribución y abundancia de las poblaciones, el almacenamiento y movilidad de los nutrientes, las condiciones de oxido-reducción, la prevalencia de fenómenos de acumulación o de degradación de la materia orgánica y -en general- informan sobre los flujos biogeoquímicos que operan en los humedales.

Tabla 1:

Elasticidad de algunos grandes humedales

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

(*) área máxima en km² x 10³

(+) área mínima en km² x 10³

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

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

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

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

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

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

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

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

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

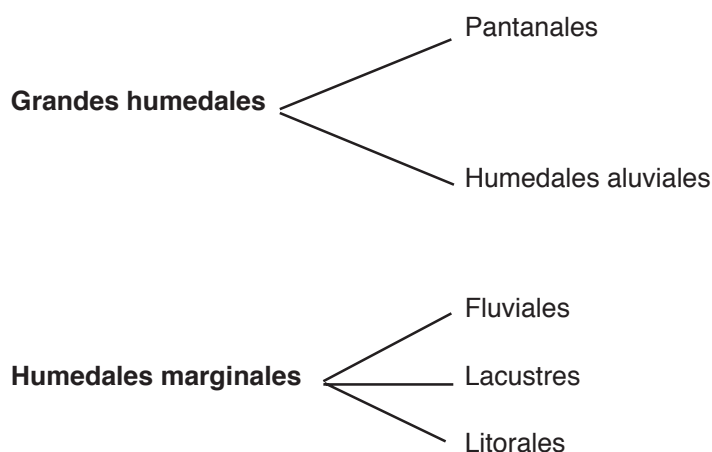
Este tipo de humedal está caracterizado por una dominancia de formas fluviales actuales y antiguas: paleocauces más o menos disipados, albardones, antiguas espiras de meandros, etc. El

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

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

Una tipificación de humedales sudamericanos

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



Definiciones:

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

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

Analogías en otros continentes

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

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

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

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

Consecuencias del movimiento del agua en grandes ríos y humedales

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

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

Tabla 2:
Principales humedales de Sudamérica

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

(*) Area máxima en km² x 10³

(+) Area mínima en km² x 10³

A = anegamiento por lluvias

I = Inundación por desborde fluvial

F = afloramiento freático

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

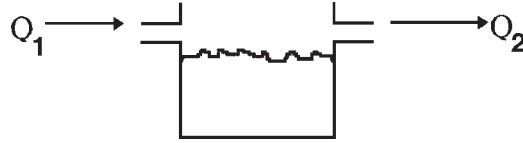
Con estas salvedades, podemos decir que los ríos son sistemas o macrosistemas en los cuales el agua, nutrientes, sedimentos y organismos pasan a través de cierta sección a una cierta velocidad. Los humedales fluviales son retardadores del escurrimiento, verdaderos *reactores* en los que la información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

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

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

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

En los lagos:



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

donde:

P = Entradas de energía (precipitación, energía solar)

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

S = Superficie (área).

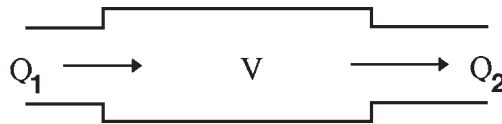
Q₁ = Entradas de información (water, sedimentos, spp.)

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

t = Tiempo.

108

Pero, en ríos:



Entonces:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

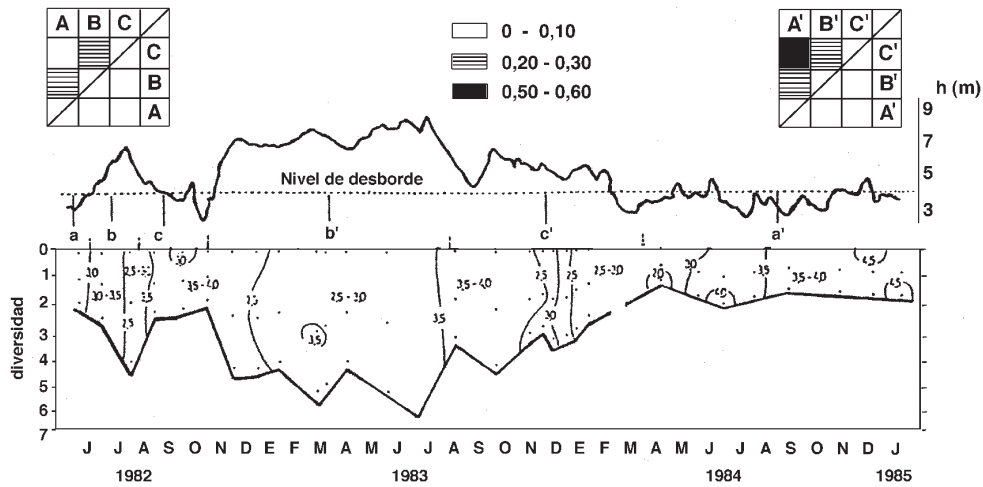


Fig. 1: Comparación de la similitud y diversidad del fitoplancton en una laguna del valle del Bajo Paraná, en aguas altas y bajas (Adaptada de Zalocar 1993).

2. EL REGIMEN PULSATIL COMO MODELADOR DE LOS ECOSISTEMAS

110

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

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

Los valores medios mensuales y los rangos máximos y mínimos típicos de caudal no son suficientes para entender los eventos desarrollados en sus planicies aluviales.

Los procesos ecológicos fluviales siguen un patrón sinusoidal causado por las diferencias temporales en la velocidad y duración del flujo de agua y de materiales transportados (organismos, sólidos disueltos y suspendidos). Cada una de las ondulaciones está compuesta de valores positivos y negativos respecto de la ordenada. Durante la porción positiva, fase de inundación o *potamofase*, los cuerpos de agua de la planicie (lagunas, paleocauces y meandros abandonados) se interconectan por el flujo del río y reciben de éste materiales y a su vez aportan al agua materia orgánica y minerales del suelo. La porción negativa, fase de sequía o *limnofase*, conlleva el flujo de materiales desde la planicie hacia el río y el aislamiento paulatino de los cuerpos de agua de la planicie y aún su extinción temporal, hasta una nueva fase de inundación. El patrón de variabilidad de estas ondas en una secuencia temporal -en determinado punto y sección del río- conforman el régimen pulsátil.

La variabilidad tiene un patrón sinusoidal originado en la diferencia entre exceso y deficiencia de agua en y sobre el suelo a nivel regional. Esto determina curvas hidrométricas sinusoidales en los hidrómetros colocados en el curso del río. Aquel valor de la regla hidrométrica en el cual se

produce el desborde del agua sobre determinado punto de la planicie del río es considerado como valor cero. Aquellas ondulaciones (o porción de ellas) que se encuentran por encima de este valor, son consideradas positivas y definen el período de inundación o potamofase. Los valores del hidrómetro que se encuentran por debajo, negativos, corresponden a la situación de aislamiento del valle de inundación respecto del curso principal, llamado también fase seca o limnofase.

En la potamofase se producen flujos horizontales (agua, sedimentos, minerales, organismos, "información") desde el curso del río hacia la planicie de inundación. En la limnofase, el flujo (no siempre transversal al curso del río), lleva información desde la planicie al cauce del río.

Los requerimientos de predictibilidad de los organismos, están en relación con el tiempo de vida (décadas para los árboles; lustros para los peces; días para los plánkteres). Como consecuencia, es habitual encontrar agrupaciones de organismos que tienen adaptaciones individuales y patrones poblacionales mejor ajustados a la variabilidad hidrométrica en diferentes sectores de la planicie inundable. Prácticamente todos los procesos que acontecen en los grandes humedales tienen relación positiva o negativa con la frecuencia, duración, magnitud y otras características de la secuencia de potamofase e hidrofase. El transporte y deposición de sedimentos (Drago, 1994; Orfeo, 1995); la colonización, producción y descomposición de la vegetación herbácea y leñosa; el consumo y mineralización de la materia orgánica; la actividad migratoria de los organismos (Neiff, 1990b y Neiff *et al.*, 1994), la pesca (Quirós, 1990), las actividades de los pobladores del río, el turismo y otros flujos están ajustados al régimen pulsátil del río.

Algunas estructuras están predominantemente condicionadas por la potamofase, otras por la limnofase (son los denominados *estrategas de fase*), en tanto que otros han sido favorecidos por su capacidad de adecuación a una amplia gama de condiciones del régimen pulsátil y se los conoce como *euritípicos*.

Algunas colectividades de organismos están más condicionados por la duración de una fase (ej. inundaciones) que por la magnitud del fenómeno (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989). Gran parte de los organismos han sincronizado sus ritmos de fertilidad (producción y dispersión de huevos y semillas, por ej.) con dependencia de la época en que ocurren las fases hidrológicas.

Neiff (1990a) y Neiff *et al.* (1994) han propuesto la función *f*FITRAS que es el acrónimo de los atributos principales de los pulsos hidrosedimentológicos: frecuencia, intensidad, tensión, regularidad, amplitud y estacionalidad de un pulso, y que se esquematizan en las figuras 2 y 3.

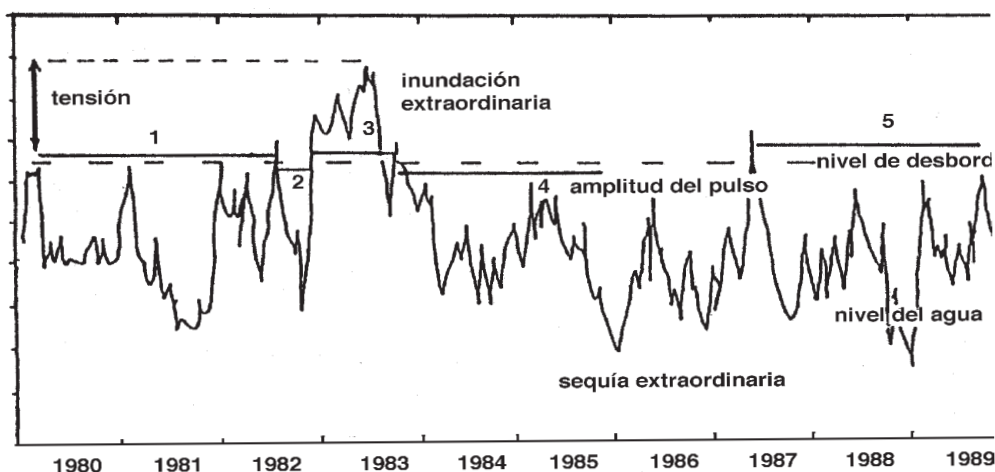


Fig. 2: Representación gráfica de los atributos de un pulso, tomado de Neiff *et al.* 1994.

Tabla 3:
Atributos de la función FITRAS

Definición (Neiff, 1990a)	Medición (Schnack <i>et al.</i> , 1995) Algoritmo	Límite inferior	Límite superior
<i>Frecuencia:</i> número de veces que ocurre un fenómeno determinado dentro de una unidad de tiempo (ej. Inundaciones de 8 m en el hidrómetro de Corrientes a lo largo de un siglo)	<i>Sequía:</i> número de años/período con caudal medio anual menor que caudal de desborde o caudal medio multianual del período. <i>Inundación:</i> número de años/período con caudal medio anual mayor que caudal de desborde o caudal multianual del período.	0	1
<i>Intensidad:</i> magnitud alcanzada por una fase de inundación o de sequía. Se mide generalmente por el valor alcanzado en el hidrómetro más próximo o en términos de caudal de agua.	<i>Sequía:</i> 1 -(caudal mínimo mensual de años secos/caudal de desborde o medio multianual). <i>Inundación:</i> caudal máximo mensual de años húmedos/caudal de desborde o medio multianual.	1	0
<i>Tensión:</i> valor de la desviación típica desde las medias máximas o desde las medias mínimas en una curva de fluctuación hidrométrica del río. Se la define también como envolvente de fluctuación y permite establecer la variabilidad en la magnitud de los eventos de inundación y sequía. Se expresa generalmente en valores hidrométricos o en caudal.	<i>Sequía e inundación:</i> coeficiente de variación (desviación/media) de caudales medios de años secos o de años húmedos.	→0	1
<i>Recurrencia:</i> corresponde a la probabilidad estadística de un evento de inundación o sequía de magnitud determinada dentro de una centuria o de un milenio. Está dado por valores de frecuencia relativa.	<i>Sequía:</i> 1 - (probabilidad de excedencia de caudales medios multianuales de años secos). <i>Inundación:</i> probabilidad de excedencia de caudales medios multianuales de años húmedos.	→0	→1
<i>Amplitud:</i> también expresada como duración, es el segmento de tiempo que permanece el río en una fase de inundación o sequía de determinada magnitud.	<i>Sequía:</i> (número de meses continuos con caudal medio mensual menor que caudal de desborde o caudal medio multianual)/12. <i>Inundación:</i> (número de meses continuos con caudal medio mensual mayor que caudal de desborde o caudal medio multianual)/12.	0	1
<i>Estacionalidad:</i> se refiere a la frecuencia estacional en que ocurren las fases de sequías o inundaciones. Los organismos, excepto el hombre, tienen ajustes de sus ciclos de vida (fertilidad, reproducción, crecimiento) a la época en que ocurren los eventos hidrológicos	<i>Sequía e inundación:</i> basada en concepto de regularidad temporal (sensu Obrdlik y García Lozano, 1992). $S = 1 - (R \text{ real} / R \text{ max})$ $R \text{ real} = \sum \pi \log \pi$ donde R = regularidad temporal, S = estacionalidad, π = número de veces en período que el evento tiene valor extremo en el i -ésimo. $R \text{ max} = \log$ (longitud de serie en años)	0	1

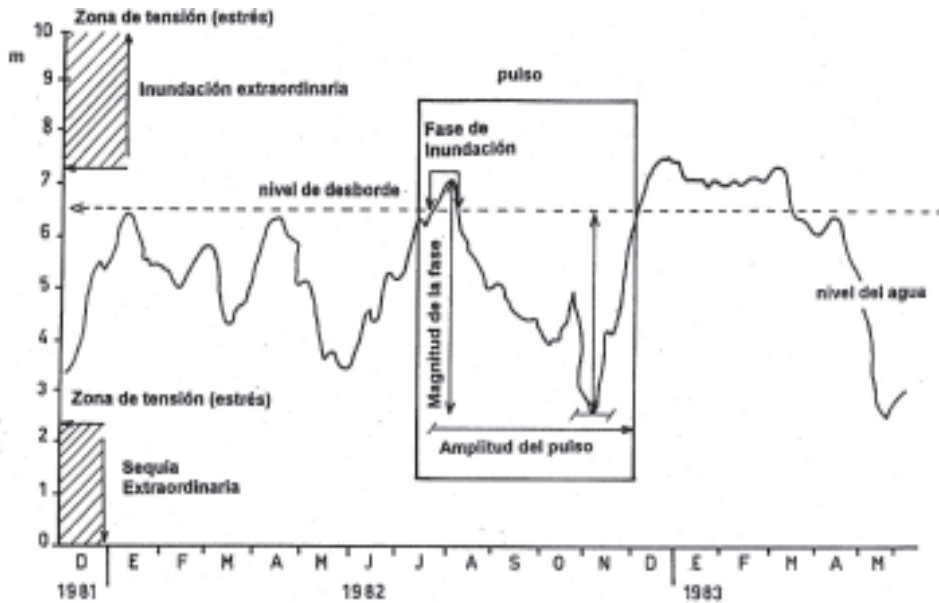


Fig. 3: Representación gráfica de la secuencia de pulsos de una década, en el Pto. de Corrientes, Bajo Paraná, tomado de Neiff et al. 1994.

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

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

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

donde:

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

x = tiempo

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

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

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

La función FITRAS está definida por dos tipos de atributos:

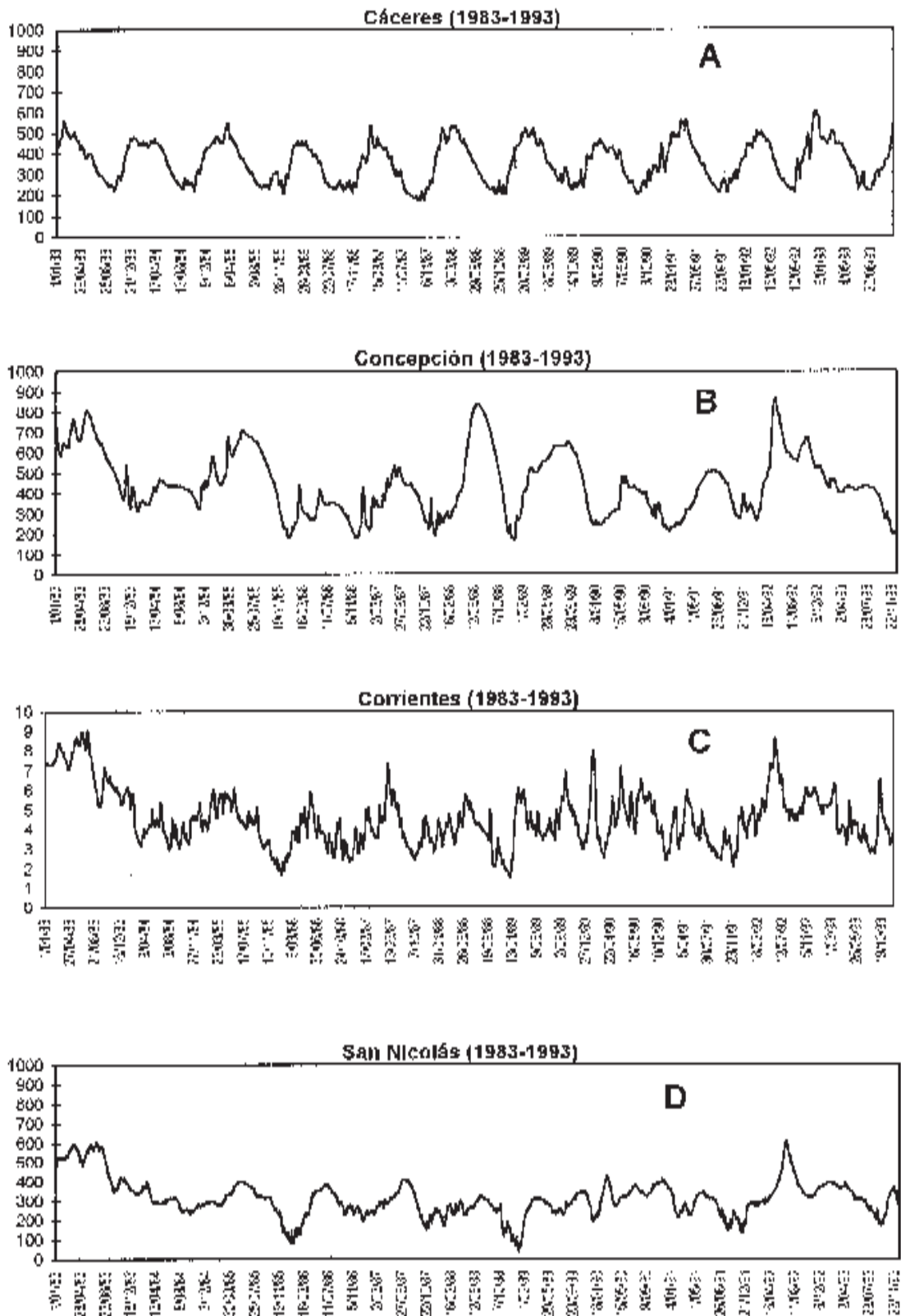


Fig. 4: Curvas hidrométricas en distintos puertos del Sistema Paraguay-Paraná. A: Pantanal Matto Grosso; B: Bajo Paraguay; C: Bajo Paraná; D: Delta. A, B y D: altura en cm; C: altura en m.

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

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

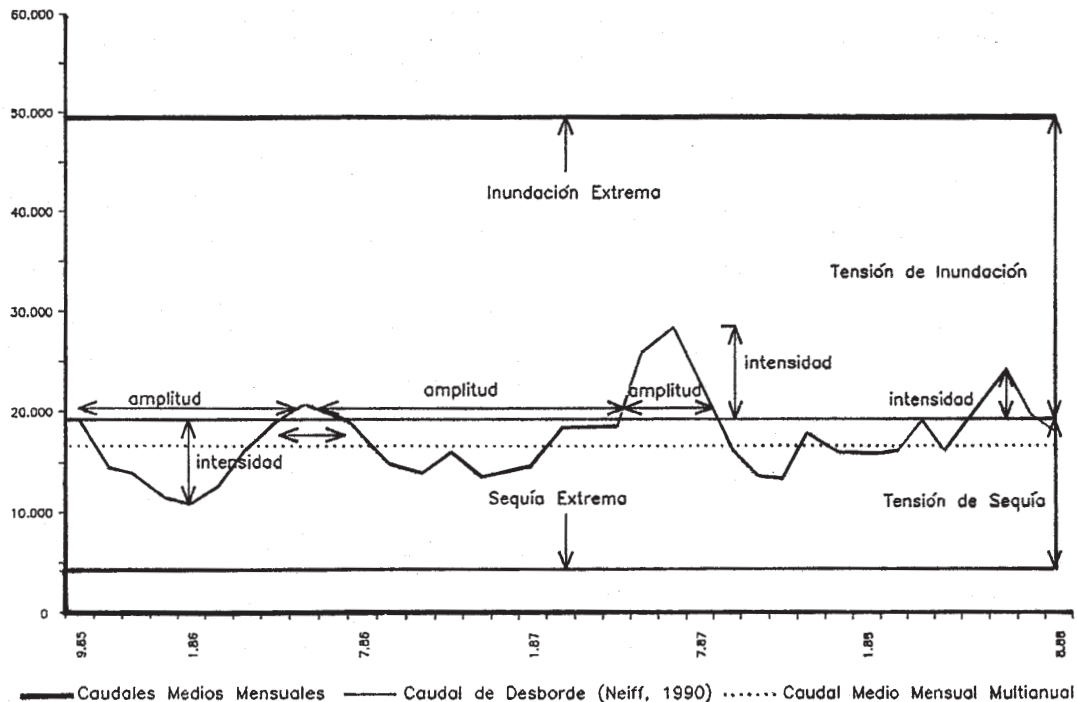


Fig. 5: Representación esquemática de los atributos de la función FITRAS en base a caudales medios mensuales (m^3/s) en Corrientes, río Paraná. Caudal de desborde: 19385 m^3/s . (Tomada de: Schnack et al. 1995).

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

Schnack *et al.* (1995) al comparar regímenes de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, concluyeron que hay claras diferencias entre las f FITRAS de los tres ríos y entre las fases de sequía e inundación de cada uno. En el Paraná, las sequías son más frecuentes y tienden a acontecer en la misma época del año, en especial en el período 1904-1960, duran más que en los otros dos ríos, pero son menos intensas. Por el contrario, en el río Uruguay la frecuencia, recurrencia y duración de los eventos secos es menor, pero sus intensidades son mayores, cercanas al extremo histórico. El río Paraguay, como reflejo del efecto regulador del pantanal, presenta sequías moderadas con recurrencias muy bajas.

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

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

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

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

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

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

Consecuencias ecológicas del régimen de pulsos

Es conocido que los paisajes de las planicies inundables de los grandes ríos de Sudamérica son muy diferentes de aquellos propios de las tierras altas que atraviesa el río. También es claro que existen diferencias bióticas entre distintas secciones curso del río y la llanura de inundación.

En los ríos que tienen planicie de inundación situada lateralmente (“fringe-floodplain” *in sensu* Welcomme, 1985), es posible encontrar complejidad creciente de organización en las comunidades, desde el curso del río al borde externo de la planicie.

Marchese y Ezcurra de Drago (1992) describieron una zonación típica con incremento en la complejidad (cantidad de especies, diversidad específica, nichos tróficos) desde el curso principal del río a los canales secundarios de escurrimiento (Fig. 6). Este incremento en la riqueza de especies en una sección transversal esquemática del Bajo Paraná fue relacionada con diferencias en los atributos físicos y químicos del ambiente (descarga, textura de sedimentos, sustancias orgánicas, oxígeno disuelto).

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

Tabla 4:

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

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

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

1. Drago (1994)

2. Quirós (1990)

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

4. Paolini (1990)

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

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

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

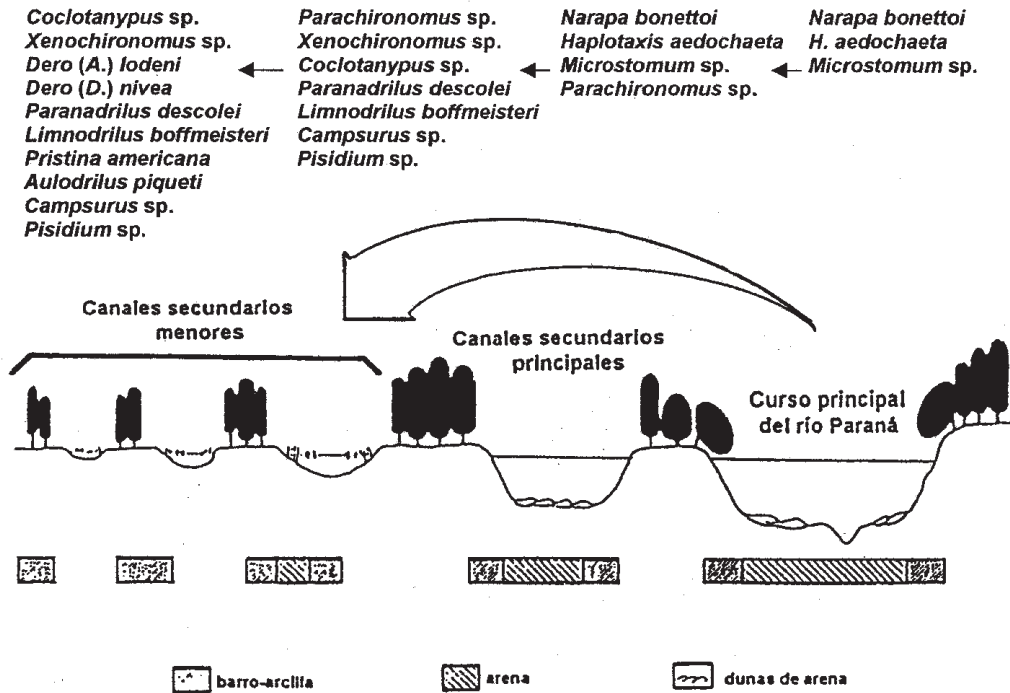


Fig. 6: Valle aluvial del Bajo Paraná: zonación transversal del bentos en ambientes lóticos (Adaptada de: Marchese y Ezcurra de Drago 1992).

Junk *et al.* (1989) explicaron que los “*pulsos de inundación*” son responsables en gran medida de la organización biótica en ríos con planicies de inundación, y encontraron que los eventos periódicos de inundación producen situaciones de estrés biótico que se reflejan en el “resetting” (reseteo) del sistema. Bonetto (1976) explicó que las inundaciones producen “procesos de rejuvenecimiento” de los ecosistemas que forman parte del río.

Las biocenosis de los grandes ríos están reguladas por la hidrodinámica de pulsos. Pero las fases de aguas bajas son tan importantes como las inundaciones (Neiff, 1990b; Neiff *et al.*, 1994). Esto no es un “problema semántico” respecto del “concepto de pulso de inundación” formulado por Junk *et al.* (*op.cit.*). Durante esta fase seca, las plantas sufren estrés que producen el cese del crecimiento y la abscisión de las hojas (Neiff y Poi de Neiff, 1990). Los vertebrados ven limitada, en extensión y en calidad, la oferta de hábitat en las planicies inundables durante la fase seca. En este período los espejos de agua y bañados remanentes soportan una densidad de animales varias veces mayor y pueden ocurrir desbalances por sobrecarga poblacional. En otro sentido, los animales son más vulnerables a sus predadores. En el caso especial de las aves, Beltzer y Neiff (1992), encontraron que existe un fuerte condicionamiento de la complejidad biótica al régimen pulsátil. Si bien algunos gremios (como el de las *caminadoras*) resultan afectados durante la fase de inundación, la mayor parte de las aves pueden migrar. Las sequías extraordinarias resultan igualmente condicionantes (Beltzer y Neiff, *op.cit.*). La mayoría de las poblaciones de peces no pueden sobrevivir, o sufren importantes pérdidas durante las sequías prolongadas (Merron *et al.*, 1993).

Las inundaciones representan el mayor factor de cambio en la estructura biótica. Sin embargo, muchos árboles y plantas herbáceas poseen adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten realizar la fotosíntesis en condiciones de inmersión prolongada (Joly y Crawford, 1982; Fernandes, Correa y Furch, 1992; Neiff, 1978; Neiff y Reboratti, 1989; Tundisi, 1994). Algunos árboles viven con el suelo cubierto por agua durante nueve meses sin alteraciones importantes en el crecimiento, en inundaciones que duran más de un año y matan a muchos árboles del bosque fluvial (Neiff *et al.*, 1985). La fenología de algunas especies de árboles de las planicies inundables del Amazonas no sería afectadas por las inundaciones (Oliveira, 1995).

Es preciso enfatizar que la fase seca de los pulsos constituye un poderoso factor de selección que condiciona la distribución y abundancia de animales y plantas.

La vegetación arraigada de hojas flotantes que crece en los humedales fluviales tiene ecofenos propios de las fases de inundación y de suelo seco (Junk, 1970; Neiff, 1978). Durante el período crítico de inundación las plantas aceleran el crecimiento y se adaptan. Pero las plantas desaparecen si la sequía es prolongada.

Todos los organismos de las planicies inundables/anegables están condicionados por las sequías y en menor grado por las inundaciones extremas.

Las poblaciones vegetales y animales ven condicionadas su distribución y abundancia.

La percepción humana de estos eventos tiene connotaciones y alcances muy distintos. Esencialmente, las inundaciones y en menor grado las sequías, son problemas eminentemente humanos, ya que la estructura de los ecosistemas inundables y la biota en sus diferentes niveles de integración, están ajustados mediante mecanismos de selección adaptativa que han operado en forma continua durante períodos muy prolongados. La *inundación* es la malla de procesos biológicos, sociales, económicos, políticos y culturales que parten del desborde anormal de las aguas sobre un territorio. Esta situación puede resultar detrimental por su magnitud, por su amplitud, por lo inesperado de su ocurrencia, pero también por la incoherencia del funcionamiento de la sociedad humana antes, durante y después de su manifestación.

Como consecuencia de esta función de variabilidad típica de las planicies inundables y anegables, y también de los grandes ríos, los valores medios de una variable de estado del sistema, pueden dar una idea errónea de su funcionamiento. En las áreas inundables, los flujos horizontales de agua y materiales dentro de la varzea, determinan que la composición geoquímica y biótica de cada segmento geográfico, dependa de la dinámica hidrosedimentológica del río más que del metabolismo interno del ecosistema bajo análisis. Por este motivo, la definición y cuantificación de los elementos y estados del sistema requieren la incorporación de la variable tiempo, dado que

los valores puntuales o sus medias no expresan la función de variabilidad si no se expresa al mismo tiempo la tasa de renovación (turnover). Por la misma razón, los valores de diversidad específica o de dominancia o de equitabilidad son “ciegos” cuando se los usa como único medio de síntesis de la complejidad estructural de los humedales.

El caudal y dirección del flujo hídrico a través de los humedales afecta directamente la tasa de intercambio de sólidos disueltos y en suspensión entre los humedales y ecosistemas adyacentes (Hipótesis 11 del MAB Digest 4, Naimann *et al.*, 1991). Y las tasas de intercambio de sólidos disueltos y en suspensión entre sistemas adyacentes y humedales están en relación a procesos internos como la tasa de residencia del agua, tiempo de respuesta de la vegetación, y al stock de materia orgánica particulada y disuelta proveniente de la vegetación; sólo secundariamente condicionados por la estacionalidad climática local. (Naimann *et al.*, op. cit.: Hipótesis N°12 modificada).

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

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

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

Finalmente:

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

donde:

PP_h = posición de la población en un pulso hidrosedimentológico

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

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

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

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

donde:

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

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

N = número total de especies.

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

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

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

donde:

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

N = magnitud del valor de importancia

t = tiempo

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

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

Diversidad y riqueza específica

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

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

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

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

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

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

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

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

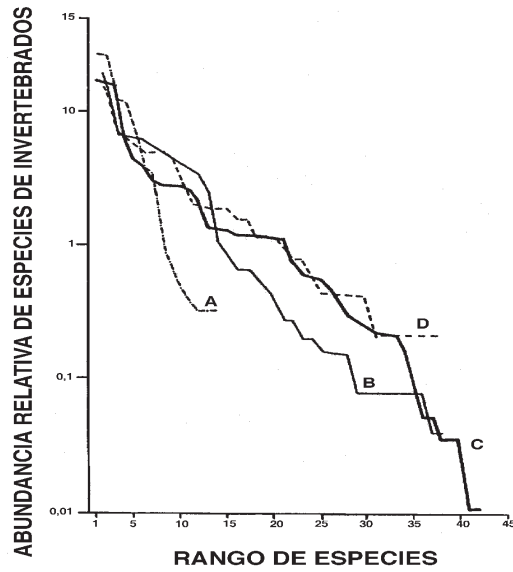
Productividad y producción

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

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

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

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



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

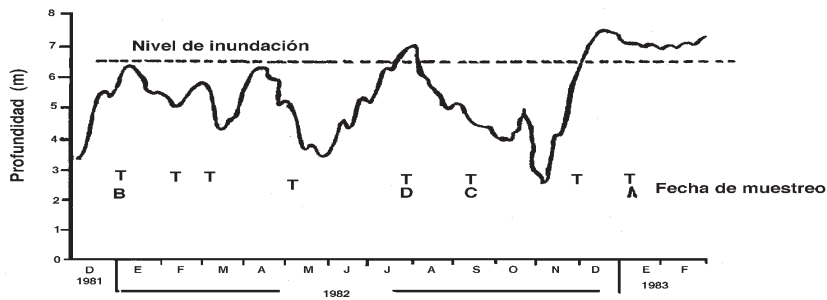


Fig. 7: Distribución de la abundancia relativa de especies de invertebrados asociados con la vegetación acuática. El nivel mensual del agua del río Paraná fue tomado en el Puerto Corrientes. El río inunda el valle por encima de la línea de puntos (nivel de inundación) (Adaptado de Poi de Neiff, 1989).

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

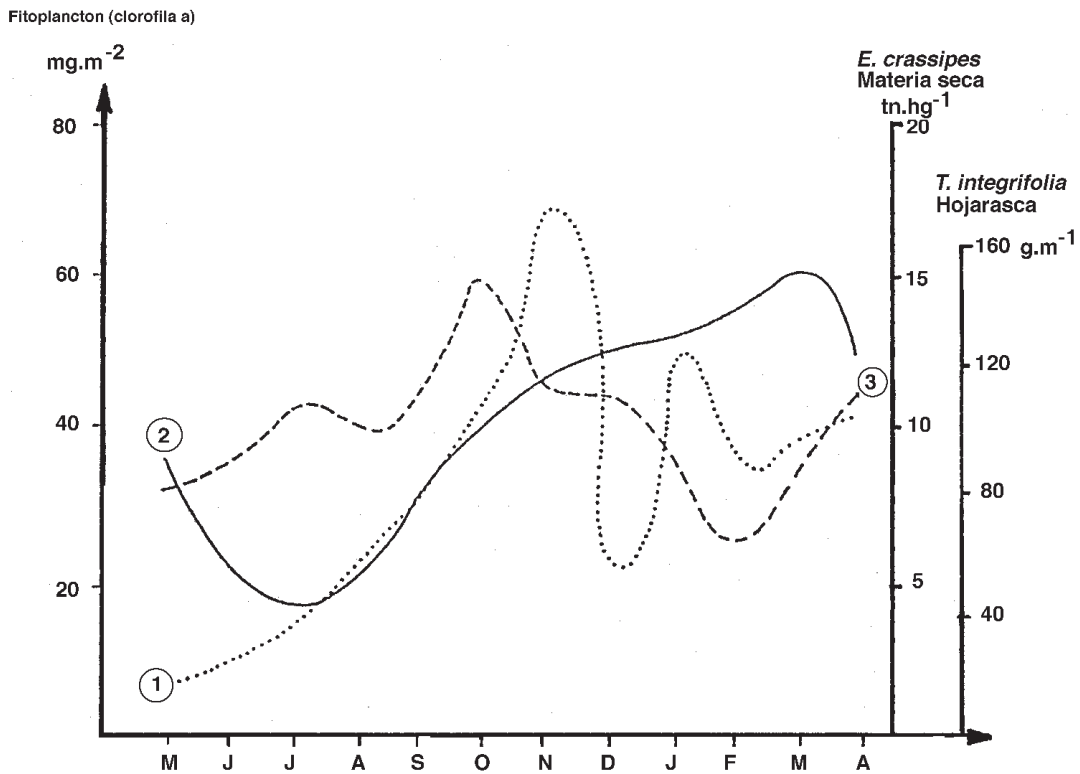


Fig. 8: Clorofila a del fitoplancton (datos de Perotti de Jorda, 1984) (1); Pleuston de *Eichhornia crassipes* (Neiff y Poi de Neiff, 1984) (2); Lluvia foliar de *Tessaria integrifolia* en el bosque de inundación (Neiff, 1985) Modificado de Neiff, 1990a (3)

124

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

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

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

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

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

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

Tabla 6 :

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

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

Referencias: (°)

P = Lago/Laguna

BW = Bañado

IS = Campo anegable



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

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

Tabla 7:

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

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

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

(L) = experimento en laboratorio

* = de Welcomme (1985)

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

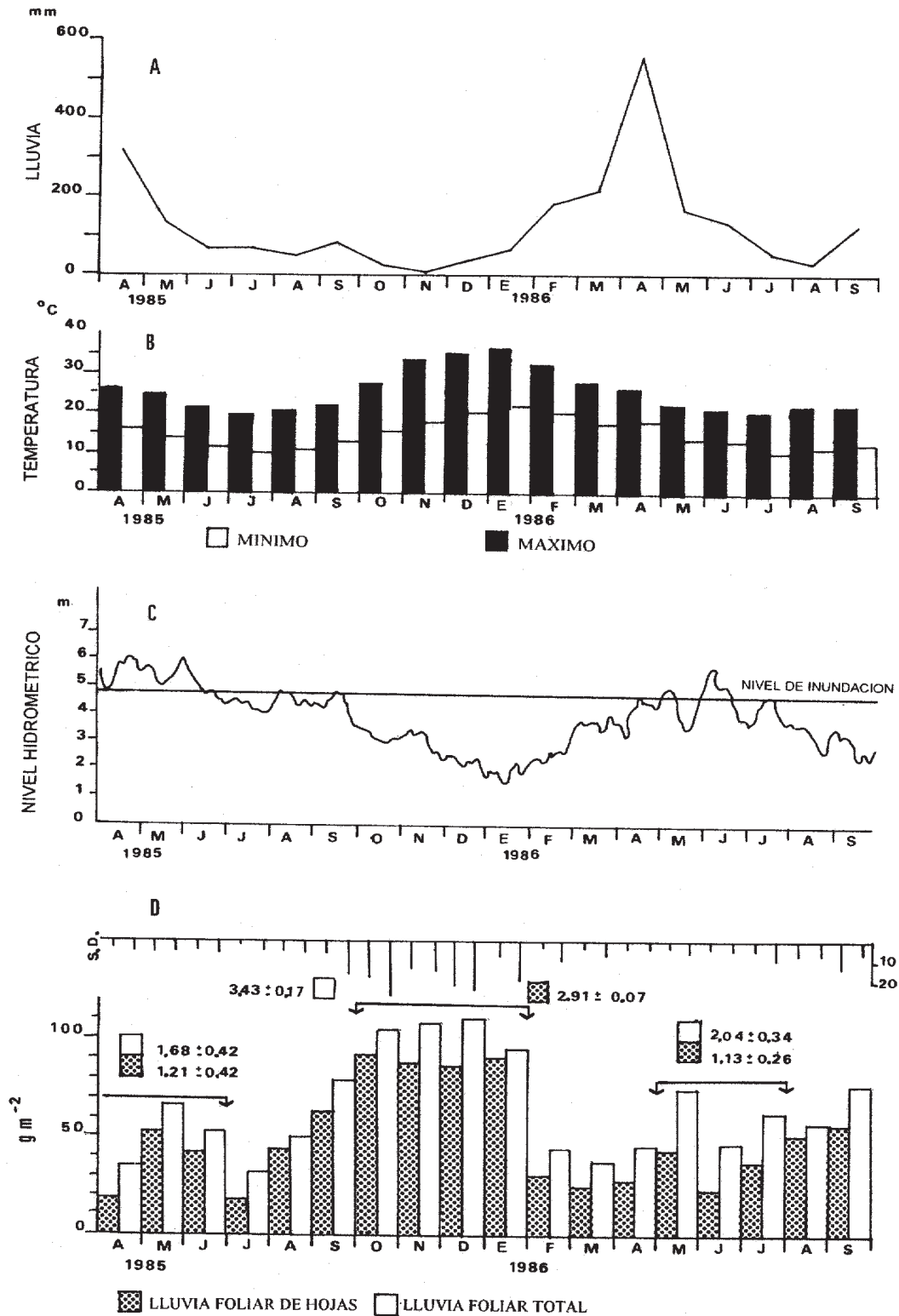


Fig. 9: Total mensual de lluvia (A), temperatura del agua (B), río Paraná (Puerto Corrientes) (C) y lluvia foliar de *Tessaria integrifolia* (D) en g.m⁻².d⁻¹. Arriba de las barras están indicadas la lluvia foliar total y lluvia foliar de hojas para aguas bajas y aguas altas. S.D. = desviación estándar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

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

Condición crítica del desarrollo

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

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

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

128

La amplitud de los nichos

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

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

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

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

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

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

Esta concepción funcional del nicho nos permite intentar:

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

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

Capacidad de carga biótica

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

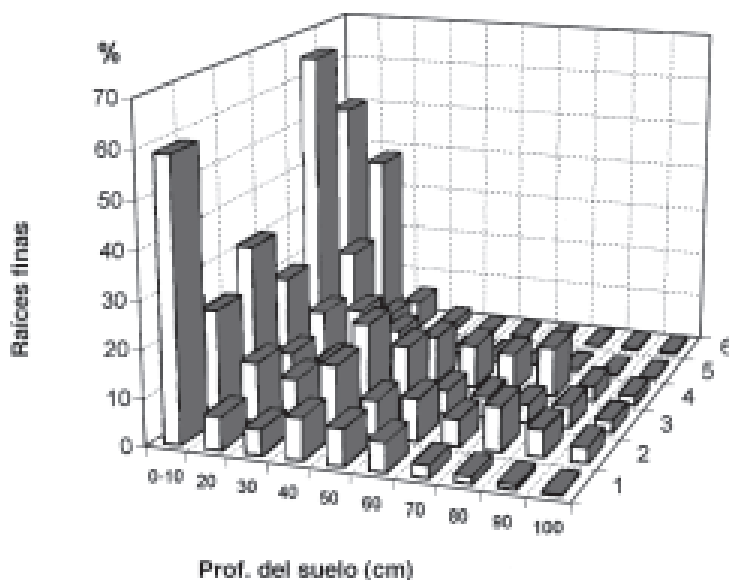
La *amplitud* de los pulsos (o de sus fases) equivale a su duración en determinada posición de la varzea. La presencia y la abundancia de muchas plantas en los sistemas fluviales están condicionados por la duración de las fases más que por otros atributos de pulso.

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

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

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

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

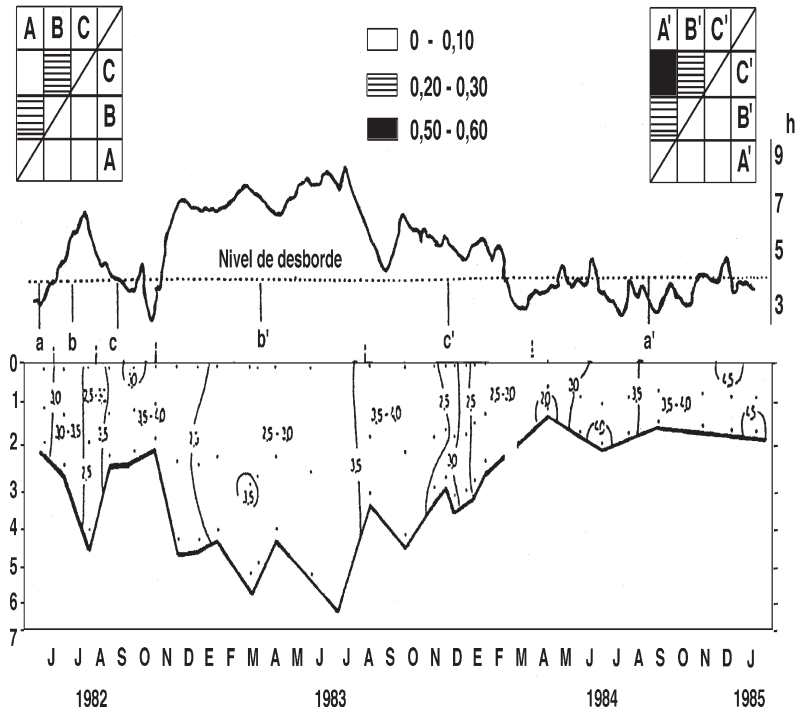


133

Referencias:

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

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



Referencias:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Tabla 8:

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

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

136

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



Tabla 9

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

Conflictos entre funciones y valores de los humedales de Sudamérica

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

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

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

142

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

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

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

BIBLIOGRAFIA

- ADAMOLI, J., 1986. A dinâmica das inundações no Pantanal. Anais I Simp. S/Rec.Nat. e Socio Econom. do Pantanal. EMBRAPA: 51-62.
- ADAMOLI, J., 1995. Diagnóstico do Pantanal: características ecológicas e problemas ambientais. 1. Pantanal Matogrossense I. Título II. Programa Nacional do Meio Ambiente. Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal, Brasília, D.F. 50 p.
- ARAUJO LIMA, C.A.R.M. *et al.*, 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. Science, V. 234: 1256-1258.
- ARMENGOL, J.; S. SABATER; A. VIDAL y F. SABATER, 1991. Using the rescaled range analysis for the study of hydrological records: the river Ter as an example. Oecologia Aquatica 10: 21-33.
- BAKER, J. B. y W. M. BROADFOOT, 1979. A practical field method of site evaluation for commercially important southern hardwoods. U. S. Dep. Agric., For. Serv. South. For. Exp. Stn. Gen. Tech. Rep. SO-26: 51p.
- BELTZER, A. H. y J. J. NEIFF. 1992. Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación. Ambiente Subtropical, 2: 77-102.
- BONETTO, A. A., 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. Dir. Nac. Constr. Port. y Vías Navegables. INCYTH-PNUD-ONU. 202 p. Buenos Aires.
- BRINSON, M. M., 1980. Riparian and floodplain ecosystems: functions, values, and management. USFWS, Biol. Serv. Program. Kearneysville, NW: 1-7.
- BRINSON, M. M., 1993. A hydrogeomorphic classification for wetlands. U. S. Army Corps of Eng. Wetlands Res. Progr. Tech. Rep. WRP-DE-4: 1-79.
- BROADFOOT, W. M., 1973. Water table depth and growth of young cottonwood. U. S. Dep. Agric. For. Serv. South. For. Exp. Sta. Res. Note SO-167. 4p.
- BRUQUETAS, I. Y. y J. J. NEIFF, 1981. Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. litter in Chaco cattail swamp (Argentina). Aquatic Botany, 40: 185-193.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK, 1973. Biogeografía de América Latina. OEA, Serie Biología, Monogr. 13: 119 p.
- CALHEIROS, D. F. y S. K. HAMILTON, 1995. Limnological conditions associated with natural fish kills in the Pantanal wetland of Brazil. Verh. Internat. Verein. Limnol.
- CARIGNAN, R. y J. J. NEIFF, 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. Biogeochemistry 17: 85-121.
- CLEMENTS, F. E., 1905. Research methods in Ecology. University Publ. Co. Lincoln, Nebraska.
- COLONNELLO, G., 1995. La vegetación acuática del delta del río Orinoco (Venezuela). Composición florística y aspectos ecológicos (I). Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, 55(144): 334.
- COLONNELLO BERTOLI, G., 1996. Aquatic vegetation of the Orinoco River Delta (Venezuela). An overview. pp. 109-113. In: J. M. Caffrey, P. R. F. Barrett, K. J. Murphy y P. M. Wade (eds): Management and Ecology of Freshwater Plants. Kluwer Acad. Publ. Belgium.
- DEPETTRIS, C.; O. ORFEO y J. J. NEIFF, 1992. Atenuación del escurrimiento fluvial por bosques de "aliso". Ambiente Subtropical, 2: 33-43.
- DI CASTRI, F.; A. HANSEN y M. HOLLAND, 1988. A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries. Biology Internat. Special Issue 17, Internat. Union of Biol. Sci. Paris.
- DRAGO, E. C., 1994. The physical limnology of the river-lake systems of the Paraná River floodplain. In: Sustaining the Ecological Integrity of Large Floodplain Rivers. Internat. Conference, U.S. Dep. of Interior, Nat. Biol. Survey, Univ. of Wisconsin. La Crosse WI, July 12-15, 1994. (En prensa).

- ENGLE, D. L. y J. M. MELACK, 1990. Floating meadow epiphyton: biological and chemical features of epiphytic material in an Amazon floodplain lake. *Freshwater Biology*, 23: 479-494.
- FERNANDEZ CORREA, A. F. and B., FURCH, 1992. Investigations on the tolerance of several trees to submergence in blackwater (Igapó) and whitewater (Varzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. *Amazoniana XII* (1): 71-84.
- FITTKAU, E. J. *et al.*, 1969. Biogeography and Ecology in South America. Dr. Junk Publ., The Hague, Vol. I y II.
- FORSBERG, B. R. *et al.*, 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*, Vol. 74(3): 643-652.
- FOWELLS, H. A., 1965. Silvics of Forest Trees of the United States. U. S. Dep. Agric., For. Serv. Agric. Handbook 271. 762p.
- FRANCESCHI, E. A. y J. P. LEWIS, 1991. Early stages in the Paraná river tall grassland recovery after an extraordinary flood. *Coenoses*, 6(1): 47-52.
- FRANCESCHI, E. A. y D. E. PRADO, 1989. Distribution of herbaceous communities of the river Paraná valley along an elevation gradient after a catastrophic flood. *Coenoses*, 4(1): 47-53.
- FRANKEN, M.; U. IRMLER y H. KLINGE, 1979. Litterfall in inundation, riverine and terra-firme forest of Central Amazonia. *Trop. Ecol.*, 20(2): 225-235.
- FREDRICKSON, L. H., 1979. Floral and faunal changes in lowland hardwood fores in Missouri resulting from channelization, drainage, and impoundment. U. S. Dep. Int. Fish and Wildl.Serv./OBS/-78/91. 130
- FRUTOS, S. M., 1993. Zooplankton en cuerpos de agua isleños del Bajo Paraná. *Ambiente Subtropical* 3: 87-121.
- GARCIA LOZANO, L. C. y E. DISTER, 1990. La planicie de inundación del medio-bajo Magdalena: restauración y conservación de hábitats. *Interciencia*, 15(6): 396-410.
- GILL, C. J., 1970. The flooding tolerance of woody species-a review. *For. Abstracts*, 3: 671-688.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F., 1981. *Ecología y Paisaje*. Ed. Blume, Madrid. 275 p.
- GOPAL, B., 1994. The role of ecotones (transiton zones) in the conservation and management of tropical inland waters. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 17-25.
- HAMMERLY, J.; M. LEGUIZAMON; M. A. MAINE y M. J. PIZARRO, 1989. Decomposition rate of plant material in the Paraná medio (Argentina). *Hydrobiología*, 183: 179-184.
- HAMILTON, S. K.; S. J. SIPPEL y J. M. MELACK, 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry*, 30: 115-141.
- HAMILTON, S. K.; S. J. SIPPEL y J. M. MELACK, 1996. Inundations patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Arch. Hydrobiol.*, 137(1): 1-23.
- HAMILTON, S. K.; S. SIPPEL; D. CALHEIROS; y J. M. MELACK, 1997. An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland of the Paraguay River. *Limnol. Oceanogr.* 42(2): 257-272.
- HESS, L. L.; J. M. MELACK; S. FILOSO y Y. WANG, 1995. Delineation of Inundated Area and Vegetation Along the Amazon Floodplain with SIR-C Synthetic Aperture Radar. *IEEE Transac. on Geo Science and Remote Sensing.*, Vol. 33 (4): 896-903.
- HOLLAND, M. M. (Compiler), 1988. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries. Report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. In: F. DI CASTRI, A. J. HANSEN y M. M. HOLLAND (eds): *A New Look at Ecotones: Emerging International Projects on Landscape Boundaries*, 47-106. Biology International, Special Issue 17. IUBS. Paris.

- HULBERT, S. H., 1971. The neoconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 4: 577-586.
- HUSZAR, V. L. de MORAES, 1994. Fitoplancton de um lago amazônico impactado por rejeito de bauxita (lago Batata, Pará, Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Doctoral Tesis, Univ. of São Carlos - SP, Brasil. 219 p.
- IRIONDO, M. 1990. Map of the South American plains. Its present state. En: Balkema, A. A. (ed) 6: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula. (297-308).
- IRIONDO, M. 1991. El Holoceno en el Litoral. *Com. Mus. Prov. Cs. Nat. "F. Ameghino" (Nueva Serie)*, 3 (1): 40.
- IRIONDO, M., 1997. Models of deposition of loess and loessoids in the Upper Quaternary of South America. *J. of South Amer. Earth Sci.*, 1: 71-79.
- IRIONDO, M. y E. SCOTTA, 1978. The evolution of the Paraná river Delta. En: *Proc. Int. Symp. Coastal Evolution in the Quaternary*, São Paulo: 405-418
- JOLY, C. A. and R. M. M. CRAWFORD, 1982. Variation in the tolerance and metabolic response to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33: 799-809.
- JUNK, W. J., 1970. Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana* 2: 449-495.
- JUNK, W. J., 1986. Aquatic plants of the Amazon system. pp. 319-337. En: WALKER, K. F. and DAVIES, B. R. (eds): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publ. The Netherlands.
- JUNK, W. J., P. B. BAILEY, and R. E. SPARKS, 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. pp. 110-127. In: DODGE, D. P. (ed): *Proc. of the Internat. Large River. Symp. Can. Spec. Pbl. Fish. Aquat. Sci.* 106.
- KESEL, R. H. 1988. The decline in the suspended load of the lower Mississippi River and its influence on adjacent wetlands. *Environ. Geol. Water Sci.*, 11 (3): 271-281.
- KLAMT, E.; N. KÄMPF y P. SCHNEIDER, 1985. Solos de várzea no estado do Rio Grande do Sul. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Facultad de Agronomía. Departamento de Solos. *Boletim Técnico N°4*. Brasil.
- KLIMAS, C. V., 1987. Anticipating critical impacts to floodplain ecosystems resulting from water level regulation. *P.I.A.N.C.-A.I.P.C.N. Bull.*, 57: 29-33.
- KLIMAS, C. V.; C. O. MARTIN y J. W. TEAFORD, 1981. Impacts of the flooding regime modification on wildlife habitats of bottomland hardwood forests in the lower Mississippi Valley. *U. S. Army Eng. Waterways Exp. Sta. Tech. Rep.*, Vicksburg. 140 p.
- KLINGE, H.; W. J. JUNK and C. J. REVILLA, 1990. Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *Forest Ecol. Manag.*, 33/34: 81-101.
- KRAMER, P. J. y T. T. KOZLOWSKI, 1960. *Physiology of trees*. McGraw-Hill Co., NY. 642 p.
- LESACK, L. F. W. 1993. Water balance and hydrologic characteristics of a rain forest catchment in the Central Amazon Basin. *Water Resources Research*, 29 (3): 759-773
- LESACK, L. F. W.; y J. M. MELACK. 1995. Flooding hydrology and mixture dynamics of lake water derived from multiple sources in an Amazon floodplain lake. *Water Resources Research*, 31(2): 329-345.
- LEWIS, J. P. y E. A. FRANCESCHI, 1979. Nota sobre la dinámica de la vegetación del valle del río Paraná. *Ecosur*, 6: 145-163.
- LEWIS, J. P.; E. A. FRANCESCHI y D. E. PRADO, 1987. Effects of extraordinary floods on the dynamics of tall grasslands of the river Paraná valley. *Phytocoenologia*, 15(2): 235-251.

- LOBO, E. A.; D. B. TATSCH; S. SCHÜLER; y M.T.M.B. das NEVES, 1994. Limnología de áreas inundáveis da planície costeira do rio grande do Sul, Brasil, onde ocorrem especies de anátidos com valor cinegético. Cadernos de Pesquisa, Ser. Bot., Santa Cruz do Sul (RS, Brasil), 1(1): 25-73.
- LOUCKS, W. L., 1970. A review of the literature concerning the effects of inundation upon trees. Kansas State University, Manhattan, KA. 54 p.
- MALVAREZ, A. I., 1993. El Delta del río Paraná como región ecológica. En: Iriondo, M. (ed): El Holoceno en la Argentina. Vol. 2: 81-93. CADINQUA (INQUA-AGA-CONICET), Paraná (Argentina).
- MALVAREZ, A. I., 1997. Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Tesis doctoral, UBA, Buenos Aires, 167 p.
- MARCHESE, M. and I. EZCURRA de DRAGO, 1992. Benthos of the lotic environments in the Middle Paraná River System: transverse zonation. Hydrobiología 237: 1-13.
- McNAUGHTON, S. J. y L. L. WOLF, 1984. Ecología General. Ed. Omega, Barcelona. 388 p.
- MEIRE, P. M. and J. DEREU, 1990. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities. J. Appl. Ecol., 27: 210-223.
- MELACK, J. M.; L. L. HESS; y S. SIPPEL, 1994. Remote Sensing of flarks and floodplains in the Amazon Basin. Remote Sensing Reviews, 10: 127-142.
- MENESES, C. F. S.; F. A. ESTEVES, y A. M. ANESIO, 1993. Influencia da variação artificial do nível d'água da represa do Lobo sobre biomasa e produtividade de *Nymphides indica* e *Pontederia cordata*. Acta Limnol. Brasil., 1(1): 163-172.
- MERRON, G.; M. BRUTON and P. LA HAUSSE de LALOUVIERE, 1993. Changes in fish communities of the Phongolo floodplain, Zululand (S. Africa) before, during and after a severe drought. Regulated Rivers 8: 335-344.
- MITSCH, W. y J. G. GOSSELINK (eds.), 1993. Wetlands. Van Nostrand Reinhold, N. Y. 722 p.
- MORELLO, J. H., 1984. Perfil Ecológico de Sudamérica. ICI (Instituto de Cooperación Iberoamericana). Barcelona. 93 p.
- MOSCHINI, V.; M. L. POMPOEO y J. J. SOARES, 1995. Fenología de *Scirpus cubensis* na lagoa do Infernao (Brasil). Acta Limnol. Brasil., 7: 1-9.
- NAIMAN, R. J.; H. DÉCAMPS y F. FOURNIER, 1989. The role of the land/inland water ecotones in landscape management and restoration. A proposal for collaborative research. MAB Digest 4. UNESCO, París.
- NAIMAN, R. J.; H. DÉCAMPS y F. FOURNIER, 1991. El papel de los ecotonos tierra/aguas continentales en la gestión y recuperación de paisajes. MAB, Digest 4, UNESCO, ORCYT (Uruguay). 99p.
- NEIFF, J. J., 1978. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. Physis, B, Buenos Aires, 8(38): 41-53.
- NEIFF, J. J., 1981a. Tipificación de los ambientes acuáticos y de interfase del macrosistema Iberá. Informe inédito preparado para el Convenio ICA-CEOCAL. Corrientes.
- NEIFF, J. J., 1981b. Vegetación acuática y anfibia del Iberá. II: Dinámica. Informe inédito preparado para el Convenio ICA-CECOAL. Corrientes.
- NEIFF, J. J., 1986. Aspectos metodológicos y conceptuales para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. Ambiente Subtropical, 1: 1-4.
- NEIFF, J. J., 1990a. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. Acta Limnol. Bras., Vol. III, Tomo I: 77-113.

- NEIFF, J. J., 1990b. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15(6): 424-441.
- NEIFF, J. J. 1996a. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 167-180. Stuttgart.
- NEIFF, J. J., 1996b. Impactos sobre el ambiente biológico. En: EIA-Hidrovia Paraná-Paraguay. TAYLOR- GOLDER-CONSULAR-CONNAL, Proyecto Hidrovia PNUD/CIH, Buenos Aires.
- NEIFF, J. J., 1997. Aspectos conceptuales para la evaluación ambiental de tierras húmedas continentales de América del Sur. *Anais do VIII Seminario Regional de Ecología*, Vol. VIII, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, UFSCar, São Carlos, Brasil: 1-18.
- Neiff, J. J. y C. A. PATIÑO, 1990. Plan de desarrollo de áreas anegables e inundables del Chaco Oriental. *Revista Medio Ambiente y Urbanización*, 3(8): 94-107
- NEIFF, J. J. y H. J. REBORATTI, 1989. Estructura y dinámica de bosques de *Tessaria integrifolia*. II: análisis del crecimiento y productividad. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 26(1-2): 39-43.
- NEIFF, J. J. y A. POI de NEIFF, 1990. Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* in the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 203(1-2): 45-52.
- NEIFF, J. J., M. H. IRIONDO, and R. CARIGNAN, 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. pp. 156-165. En: LINK, G. L. and NAIMAN, R. J. (eds): *The Ecology and Management of Aquatic-terrestrial Ecotones*. Proceedings book, Univ. of Washington.
- NEIFF, J. J., H. J. REBORATTI, M. C. GORLERI, y M. BASUALDO., 1985. Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del Bajo Paraguay. *Bol. Com. Espec. Río Bermejo. Cámara de Diputados de la Nación (Buenos Aires)* 4: 13-30.
- OBRDLIK, P. y L. C. GARCÍA LOZANO, 1992. Spatio-temporal distribution of macrozobenthos abundance in the Upper Rhine alluvial floodplain. *Arch. Hydrobiol.*, 124: 205-224.
- OLIVEIRA, C., 1995. Phenological studies of *Salix humboldtiana* in flooded forest (varzea) in Central Amazonia. *Book of Abstracts XXVI Congr. of SIL. São Paulo (Brasil)*, 23-29 Jul. 279 p.
- ORFEO, O., 1995. Aumento de carga sedimentaria por erosión de taludes en ríos chaqueños. En: Neiff, J (ed): *Contaminación en cursos de agua del Chaco oriental*. Convenio Gobierno de la Provincia del Chaco (COFEA)-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CECOAL), VII: 117-121.
- ORME, A. R., 1990. Wetland morphology, hydrodynamics and sedimentation. In: WILLIAMS, M. (ed): *Wetlands: a threatened landscape*. Inst. of British geographers, p. 42-94. Blackwell Sci. Publ., London. 419 p.
- PEROTTI DE JORDA, N. M. 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná Medio: pigmentos y productividad primaria en ambientes lóticos. *Ecología* 4: 55-61.
- PAOLINI, J., 1990. Carbono orgánico y particulado en grandes ríos de la América del Sur. *Interciencia*, 15(6): 358-366.
- Poi de NEIFF, A., 1977. Estructura de la fauna asociada a tres hidrófitos flotantes en ambientes leníticos del nordeste argentino. *Comunicaciones Científicas del CECOAL N°6*: 1-16.
- Poi de NEIFF, A. S., 1991. Descomposición y colonización del detritus de distintas especies de plantas en ambientes inundables del río Paraná. *Biología Acuática*, 15: 158-159.
- Poi de NEIFF, A. y J. J. NEIFF, 1988. Decomposition of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in a pond of Paraná river valley and colonization by invertebrates. *Tropical Ecology*, 29(2): 79-85.
- Poi de NEIFF, A. S. G. y I. Y. BRUQUETAS de ZOZAYA, 1989. Efecto de las crecidas sobre las poblaciones de invertebrados que habitan macrófitas emergentes en las islas del río Paraná. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22(1): 13-20.

- POI de NEIFF, A. y J. J. NEIFF, 1989. Dry weight loss and colonization by invertebrates of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic condition. *Tropical Ecology*, 30(2): 175-182.
- POI de NEIFF, A.; J. J. NEIFF; O. ORFEO y R. CARIGNAN, 1994. Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* in the Paraná floodplain. *Aquatic Botany*, 47: 213-223.
- POTTER, P. E., 1994. Modern sands of South America: composition, provenance and global significance. *Geol. Rundsch.*, 83: 212-232.
- QUIROS, R., 1990. The Paraná river basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia*, 15(6): 442-451.
- RISSER, P. G., 1990. The ecological importance of land-water ecotones. pp.7-21. En: NAIMAN, R. J. y H. DÉCAMPS (eds): *The ecology and management of aquatic terrestrial ecotones*. UNESCO, París. Vol. 4. Parthenon Publ. Group.
- ROGERS, R., 1981. Flooding, stand structure, and stand density affect pin oak growth in southeastern Missouri. *Journ. Appl. For.* 21 p.
- SIOLI, H., 1975. Tropical rivers as expressions for their terrestrial environments. pp. 275-288. In: GOLLEY, F. B. y MEDINA, E. (eds): *Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New York.
- SCHNACK, J. A.; F. DE FRANCESCO; C. GALLIARI; J. J. NEIFF; N. OLDANI; E. SCHNACK y G. SPINELLI, 1995. Estudios ambientales regionales para el proyecto de control de inundaciones. Informe Final. Minist. del Interior (SUPCE), Buenos Aires, 149 p.
- SIPPEL, S.; S. K. HAMILTON; y J. M. MELACK. 1992. Inundation area and morphometry of lakes on the Amazon River floodplain, Brazil. *Arch. Hydrobiol.*, 123(4): 385-400.
- SMITH, R. D.; A. AMMANN; C. BARTOLDUS y M. M. BRINSON, 1995. An approach for assessing wetland functions using hydrogeomorphic classification, reference wetlands, and functional indices. U. S. Army Corps of Eng.-Wetlands Res.Prog.Tech.Rep. WRP-DE-9: 1-72.
- TATTAR, T. A., 1972. Effects of inundation on trees. USDA For. Serv., N. E. Area State and Priv. For. P-72-4: 6 p.
- TAYLOR, J. R.; M. A. CARDAMONE; y W. J. MITSCH, 1990. Bottomland hardwood forests. Their functions and values. En: Gosselink, J. G.; L. C. Lee y T. A. Muir (eds) *Ecological Processes and Cumulative Impacts: Illustrated by Bottomland Hardwood Wetland Ecosystems*. Lewis Publ., Chelsea, Mich. pp. 13-86.
- TESKEY, R. O. y T. M. HINCKLEY, 1977. Impact of water level changes on woody riparian and wetland communities. 6 volúmenes. U. S. Fish and Wildlife Service Off. Of. Biol. Serv. 77/58, 77/59, 77/60, 78/87, 78/88, 78/89.
- TINER, R. W., 1993. Wetlands are Ecotones: reality or myth?. pp. 1-15. En: GOPAL, B.; A. HILLBRICHT y R. G. WETZEL (eds): *Wetlands and Ecotones: studies on land-water interactions*. National Inst. of Ecol., N. Delhi, 301 p.
- TRICART, J. y F. FRECAUT, 1983. Le Pantanal: un exemple de plaine où le réseau hydrographique est mal défini. Actas: Coloquio Internac. sobre Grandes Llanuras. CONAHPI (UNESCO) H.G.LL/45/TRA pag.: 1477-1515, Buenos Aires.
- TUNDISI, J. G., 1993. Theoretical basis for reservoir management. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Stuttgart, V. 8. Man-Made Lakes.
- TUNDISI, J. G., 1994. Tropical South America: present and perspectives. pp. 353-424. In: MARGALEF, R. (ed): *Limnology now: a paradigm of planetary problems*. Elsevier, Amsterdam.
- TUNDISI, J. G. y M. STRASKRABA, 1993. Strategies for building partnerships in river basin management context: the rôle of ecotechnology and ecological engineering. *International Seminar on Latin American Regional Development in an Era of Transition*. University of São Paulo, Brasil. 17 p.

- UNESCO, 1981. Mapa de la vegetación de América del Sur. Investigaciones sobre los recursos naturales XVII, París-UNESCO.
- WALKER, Y., 1972. Biological memory. *Acta Biotheorética*, V. 21: 203-235.
- WALKER, Y., 1987. Compartmentalization and niche differentiation: causal patterns of competition and coexistences. *Acta Biotheorética*, V. 36: 215-239.
- WARWICK, R. M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.*, 92: 557-562.
- WELCOMME, R. H., 1985. River fisheries. FAO Fish. Tech. Paper 262. Rome, 330 p.
- WHITLOW, T. H. y R. HARRIS, 1979. Flood tolerance in plantas: a state-of-the-art review. U.S. Army Eng. Waterways Exp. Stn. TR E-79-2. Vicksburg, MS. 161 p.
- ZALOCAR de DOMITROVIC, Y., 1990. Efecto de las fluctuaciones del nivel hidrométrico sobre el fitoplancton en tres lagunas isleñas en el área de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay. *Ecosur* 16 (27): 1-23.
- ZALOCAR de DOMITROVIC, Y., 1992. Fitoplancton de ambientes inundables del río Paraná (Argentina). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25(3): 175-186.
- ZALOCAR de DOMITROVIC, Y., 1993. Fitoplancton de una laguna vegetada por *Eichhornia crassipes* en el valle de inundación del río Paraná (Argentina). *Ambiente Subtropical* 3: 39-67.
- ZALOCAR de DOMITROVIC, Y y E. R. VALLEJOS, 1982. Fitoplancton del río Alto Paraná. Variación estacional y distribución en relación a factores ambientales. *Ecosur*, 9 (17): 1-28.