



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA

TESIS DOCTORAL

**Sinopsis ecológica del pasado y futuro de la  
vegetación acuática en el embalse de  
Yaciretá.**

POR: JUAN JOSÉ NEIFF

SETIEMBRE. DE 2004

## ÍNDICE GENERAL

	<b>PÁGINA</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	
<b>RESUMEN</b>	
<b>ABSTRACT</b>	
<b><u>CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN</u></b>	
<b>I.1. Los lagos de embalse y la vegetación acuática</b>	2
<b>I.2. Principales características de los embalses tropicales</b>	6
<b>I.3. Principales problemas en las represas del Alto Paraná</b>	8
<b>I.4. Modificaciones que impone la colonización masiva de plantas acuáticas en embalses</b>	11
I.4.a. Disminución del oxígeno disuelto en el embalse.	11
I.4.b. Generación de sulfuro de hidrógeno.	11
I.4.c. Aumento de sedimentación.	12
I.4.d. Pérdidas de agua por evapotranspiración.	12
I.4.e. Dificultades para la navegación y disminución de las áreas de pesca.	13
<b>I.5. Plasticidad y especialización de las plantas acuáticas del Alto Paraná</b>	14
<b><u>CAPÍTULO II: CONTEXTO CONCEPTUAL EPISTEMOLÓGICO</u></b>	
<b>II.1. El análisis de sistemas como herramienta</b>	23
<b>II.2. Presentación de hipótesis</b>	27
<b>II.3. Enfoque conceptual de la tesis</b>	33
<b>II.4. Revisión de los factores condicionantes</b>	34
<b>II.5. Indicadores funcionales de la vegetación</b>	35
<b>II.6. Objetivos</b>	36
<b><u>CAPÍTULO III: CARACTERÍSTICAS SINÓPTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO</u></b>	
<b>III.1. Ubicación</b>	38
<b>III.2. Características climáticas</b>	40
<b>III.4. Régimen del río</b>	40
<b>III.5. Biogeografía</b>	41
<b>III.6. El embalse de Yaciretá</b>	42

## ÍNDICE GENERAL

	PÁGINA
<b><u>CAPÍTULO IV: MÉTODOS</u></b>	
<b>IV.1. La vegetación antes del embalse de Yaciretá</b>	47
<b>IV.2. La vegetación después de Yaciretá</b>	50
<b>IV.2.a. Área potencial de colonización por plantas arraigadas (PCAP).</b>	50
<b>IV.2.b. Área potencial para la colonización de plantas flotantes libres.</b>	54
<b>IV.3. Tasa de crecimiento de plantas flotantes libres en condiciones limitantes de nitrógeno</b>	56
<b><u>CAPÍTULO V: RESULTADOS</u></b>	
<b>V.1. La vegetación antes de Yaciretá</b>	58
<b>V.1.a. La vegetación del Alto Paraná, antes del embalse de Yaciretá</b>	58
<b>V.1.b. Diagnóstico de los factores controlantes de la vegetación</b>	84
<b>V.1.b.1. El régimen de pulsos.</b>	84
<b>V.1.b.2. Las poblaciones vegetales y el régimen de pulsos.</b>	89
<b>V.1.b.3. Las poblaciones vegetales en el gradiente topográfico.</b>	92
<b>V.2. La vegetación después de Yaciretá</b>	100
<b>V.2.a. Plasticidad ecológica de las plantas y resiliencia del paisaje de Yaciretá.</b>	100
<b>V.2.b. Predicción de la colonización del embalse de Yaciretá por vegetación acuática y palustre.</b>	102
<b>V.2.c. Alteración del régimen de pulsos.</b>	104
<b>V.2.d. Morfología del embalse. Área potencial de colonización por plantas arraigadas (PCAP).</b>	105
<b>V.2.e. Colonización por plantas flotantes libres.</b>	110
<b>V.2.e.1. El viento y la formación de olas.</b>	110
<b>V.2.e.2. El nitrógeno como factor limitante.</b>	119
<b>V.2.f. La vegetación en la próxima fase del embalse Yaciretá.</b>	124
<b><u>CAPÍTULO VI: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</u></b>	127
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	134
<b>ANEXO</b>	146

## ÍNDICE DE TABLAS

	CAPÍTULO	PÁGINA
<b>Tabla 1:</b> Desarrollo masivo de plantas acuáticas en embalses de clima cálido	I	3
<b>Tabla 2:</b> Valores de conductividad, concentración de nitratos y fósforo soluble en represas de clima cálido	I	5
<b>Tabla 3:</b> Tiempo doble (TD) estimado para distintas especies de plantas flotantes libres en lagos de naturales y embalses	I	5
<b>Tabla 4:</b> Producción primaria neta de macrófitos en la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay y en otros humedales	I	10
<b>Tabla 5:</b> Características del sistema energético de Yaciretá	III	43
<b>Tabla 6:</b> Línea de tiempo con los principales acontecimientos del proyecto Yaciretá	III	44
<b>Tabla 7:</b> Características de la cuenca de aporte del embalse Yaciretá	III	44
<b>Tabla 8:</b> Algunas poblaciones vegetales características de las principales unidades de ambiente insular y condiciones del hábitat en que crecen	V	71
<b>Tabla 9:</b> Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria-Itá Ibaté)	V	73
<b>Tabla 10:</b> Matriz de afinidad poblacional	V	83
<b>Tabla 11:</b> Funciones ecológicas reguladas por los períodos de suelo seco (limnofase) en bosques fluviales	V	85
<b>Tabla 12:</b> Procesos favorecidos/interferidos en bosques por el estado de suelo inundado	V	87
<b>Tabla 13:</b> Atributos del pulso hidrosedimentológico en las islas cercanas al Puerto de Posadas	V	91
<b>Tabla 14:</b> Atributos del pulso hidrosedimentológico en las islas cercanas al Puerto de Ituzaingó	V	91
<b>Tabla 15:</b> Características físicas y químicas del agua superficial en las ochos estaciones de muestreo en la primera fase de llenado	V	
a: Alto Paraná en aguas bajas		103
b: Alto Paraná en aguas altas		104
<b>Tabla 16:</b> Estimación de la fluctuación anual del nivel del agua	V	106
<b>Tabla 17:</b> Área potencial de las bioformas en la zona litoral del embalse	V	107
<b>Tabla 18:</b> Vientos en Posadas. Número de eventos registrados, ordenados por rumbo y por velocidad de pico. Período 1966-80	V	111

## ÍNDICE DE TABLAS

	CAPÍTULO	PÁGINA
<b>Tabla 19a:</b> Altura significativa de ola en función de la velocidad del viento y del <i>fetch</i> .	V	111
<b>Tabla 19b:</b> Altura significativa de olas ( $Z_w$ ) en función del tiempo	V	112
<b>Tabla 20:</b> Características físicas y químicas del agua en los dos ensayos	V	119
<b>Tabla 21:</b> Variaciones en el número de individuos, hojas, largo inicial de las hojas y largo de las raíces o lacinias (cm) de las tres especies estudiadas en los ensayos 1 y 2	V	121
<b>ANEXO</b>		
<b>Tabla 1:</b> Frecuencia de las especies en relación a las características del sustrato		145
<b>Tabla 2:</b> Frecuencia de las especies en relación al flujo de la corriente		147
<b>Tabla 3:</b> Frecuencia de las especies en relación a las fluctuaciones hidrométricas		149
<b>Tabla 4:</b> Frecuencia de las especies en relación a la transparencia del agua		151
<b>Tabla 5:</b> Frecuencia de las especies en relación al color aparente del agua		153
<b>Tabla 6:</b> Frecuencia de las especies en relación a la conductividad eléctrica del agua		155
<b>Tabla 7:</b> Frecuencia de las especies en relación al pH del agua		157
<b>Tabla 8:</b> Lista de especies expectables en el área del embalse de Yaciretá		159

## ÍNDICE DE FIGURAS

	CAPÍTULO	PÁGINA
<b>Figura 1:</b> Comparación del tamaño del embalse Yaciretá con otros, situados en clima cálido	I	7
<b>Figura 2:</b> Barcaza utilizada para el transporte de ganado, varada en el Canal Tamengo, que une Bolivia con Brasil, en el Pantanal de Matto Grosso.	I	13
<b>Figura 3:</b> Esquema de bloques de la Hipótesis 1	II	28
<b>Figura 4:</b> Esquema de bloques de la Hipótesis 2	II	29
<b>Figura 5:</b> Esquema de bloques de la Hipótesis 3	II	31
<b>Figura 6:</b> Esquema de bloques de la Hipótesis central	II	32
<b>Figura 7:</b> Enfoque conceptual de la tesis	II	33
<b>Figura 8:</b> Ubicación de la cuenca del río Paraná en Sudamérica	III	38
<b>Figura 9:</b> Vista panorámica de la represa de Yaciretá	III	43
<b>Figura 10 a:</b> Embalse de Yaciretá. Imagen Landsat 5, falso color	IV	52
<b>Figura 10 b:</b> Localización de los sitios de observación y colecta en el embalse de Yaciretá	IV	53
<b>Figura 11:</b> Canutillal de <i>Panicum elephantipes</i> en la margen derecha de la Isla San Martín	V	58
<b>Figura 12:</b> Isla Santa María, próxima a Posadas	V	60
<b>Figura 13:</b> Extremo sur de la Isla Apipé Grande	V	61
<b>Figura 14:</b> Isla Nueva, adyacente a la Isla Durán, hoy bajo las aguas del embalse de Yaciretá	V	62
<b>Figura 15:</b> Pajonal de <i>Panicum prionitis</i> (B <sub>3</sub> ) en el borde de la Isla Mborebí	V	65
<b>Figura 16:</b> Estero perimetral de la laguna La Hermosa, Isla Apipé Grande	V	66
<b>Figura 17:</b> Camalotal de <i>Eichhornia azurea</i> en Santa Tecla (embalse Yaciretá)	V	69
<b>Figura 18:</b> Grandes unidades de vegetación y ambiente de las islas próximas a Posadas	V	80
<b>Figura 19:</b> Estaciones de reconocimiento del área de la Isla Pucú	V	80
<b>Figura 20:</b> Complejo de Islas Talavera y Durán	V	81
<b>Figura 21:</b> Isla Apipé	V	82
<b>Figura 22 a:</b> Hidrograma del río Paraná en el Puerto de Posadas	V	90
<b>Figura 22 b:</b> Hidrograma del río Paraná en el Puerto de Ituzaingó	V	90
<b>Figura 23:</b> Frecuencias absolutas de las especies representativas en el Alto Paraná. Puerto de Posadas	V	93
<b>Figura 24:</b> Frecuencias relativa de las especies en el Alto Paraná. Puerto de Posadas	V	94
<b>Figura 25:</b> Frecuencias (%) de cada especie en todo el gradiente topográfico en el hidrómetro de Ituzaingó	V	96

## ÍNDICE DE FIGURAS

	CAPÍTULO	PÁGINA
<b>Figura 26:</b> Frecuencias relativa de las especies en cada posición topográfica en el Alto Paraná	V	97
<b>Figura 27:</b> Frecuencias acumuladas para todas las especies en el gradiente topográfico en las Islas próximas a Posadas	V	98
<b>Figura 28:</b> Distribución de la frecuencia acumulada para todas las especies, en cada nivel topográfico en las islas próximas a Ituzaingó	V	99
<b>Figura 29:</b> Estero perimetral de la laguna Iberá (margen Oeste). Sección de suelo orgánico de tipo fibrico.	V	100
<b>Figura 30:</b> Sección de suelo orgánico de tipo sáprico, típico de las lagunas Luna, Iberá, La Hermosa, Cambá Cué y de los esteros de la Isla Yaciretá	V	101
<b>Figura 31:</b> Isla flotante en el embalse de Yaciretá	V	102
<b>Figura 32:</b> Alteración del régimen de pulsos en el embalse de Yaciretá	V	105
<b>Figura 33:</b> Frecuencia media de vientos en verano en Ituzaingó	V	113
<b>Figura 34:</b> Frecuencia media de vientos en otoño en Ituzaingó	V	113
<b>Figura 35:</b> Frecuencia media de vientos en primavera en Ituzaingó	V	114
<b>Figura 36a:</b> Zonas de riesgo de acumulación de plantas acuáticas y otras flotantes	V	115
<b>Figura 36b:</b> Área máxima probable de colonización del embalse de Yaciretá por plantas acuáticas y palustres para las distintas fases de llenado	V	115
<b>Figura 37:</b> Áreas generatrices de desarrollo de plantas acuáticas. Embalse a cota 76 m.s.n.m. a: Para vientos provenientes del SE; b: Para vientos provenientes del NE	V	116
<b>Figura 38:</b> Áreas generatrices de desarrollo de plantas acuáticas para vientos provenientes del SE. Embalse a cota 82 m.s.n.m.	V	117
<b>Figura 39:</b> Áreas generatrices de desarrollo de plantas acuáticas para vientos provenientes del NE. Embalse a cota 82 m.s.n.m.	V	118
<b>Figura 40:</b> Variaciones diarias de la temperatura del aire y radiación solar (MJ)	V	120
<b>Figura 41:</b> Tasa de crecimiento relativo (RGR) de <i>Salvinia biloba</i> , <i>Pistia stratiotes</i> y <i>Eichhornia crassipes</i> , considerando el número de hojas en los dos ensayos	V	122
<b>Figura 42:</b> Variaciones en las tasas de crecimiento relativo (RGR) para biomasa durante el período agosto-noviembre de las especies estudiadas en el ensayo 2	V	123
<b>Figura 43:</b> Pradera de <i>Nymphaea coerulea</i> en el embalse Tupicúa (Wanda, Misiones) en el arroyo homónimo	V	125
<b>Figura 44:</b> Experiencia de crecimiento de <i>Eichhornia crassipes</i> en condiciones de enriquecimiento con nitrógeno y fósforo	V	125

## AGRADECIMIENTOS

*Cuanto más vivimos... más grande es nuestra gratitud por estar en este mundo, por los que nos brindan su ayuda y hacen posible nuestro destino. Es infinita la lista de los que me ~~ayudaron~~ a llegar hasta aquí. Sería injusto mencionar algunos, solamente por lo cercano de su apoyo.*

*Estas páginas son sólo un pequeño avance respecto de todo lo que hicieron los que trabajaron en temas de esta tesis. Quisiera dedicarla a los que están comenzando esta aventura de conocer, pero seguramente sería poco útil, porque cualquier conocimiento escrito puede ser un hecho menor y poco digno en el grandioso crecimiento de la ciencia actual.*



## RESUMEN

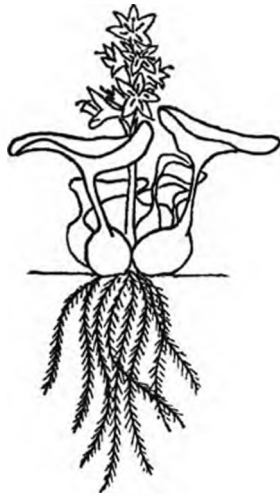
Fueron considerados los principales patrones de organización del paisaje del Alto Paraná entre las ciudades de Candelaria e Ituzaingó, su dependencia de los pulsos hidrosedimentológicos y otros factores-clave como disponibilidad de nutrientes, transparencia; frecuencia, dirección y velocidad de vientos y la morfología del embalse. El principal objetivo fue estimar las áreas en las que potencialmente podrían colonizar plantas acuáticas. Se utilizó la máxima profundidad de colonización de estas plantas en las lagunas y bañados antes del embalse y las curvas hipsográficas del reservorio para esta evaluación. Las unidades de paisaje fueron identificadas utilizando imágenes Landsat TM y reconocimientos de la vegetación en campo, en un tramo del río de 200 km aguas arriba y aguas abajo del embalse Yaciretá. El proceso de clasificación fue realizado con el software IDRISI, siguiendo el método de la Clasificación Ecológica de Tierras (ELC). La dinámica hidrológica fue estudiada utilizando el software PULSO para series históricas de los hidrómetros de Posadas (Misiones) e Ituzaingó (Corrientes). Las unidades de paisaje y las poblaciones de plantas más conspicuas fueron relacionadas con la variabilidad hidrológica y otros factores para estimar la potencial distribución y abundancia de plantas acuáticas y palustres en las dos décadas futuras del embalse. La colonización potencial por plantas arraigadas (PCAP) y las áreas potenciales para la colonización por plantas flotantes libres, fueron estimadas durante el comienzo del llenado del embalse de Yaciretá. Para obtener la PCAP, el rango de profundidad en el que crecen las plantas arraigadas del área de Yaciretá, fue registrado en más de un centenar de ambientes, en un radio de 200 km del embalse. Las especies presentes fueron clasificadas por la bioforma a que pertenecen antes de incluirlas en el análisis. En base a los valores topográficos del embalse, se construyó un mapa con las curvas hipsográficas. La extensión de PCAP (franja de 0-4 metros de profundidad) puede llegar a 275 km<sup>2</sup> con el embalse en cota de 76 m.s.n.m (nivel actual) y se incrementará alrededor de un 21,5% cuando el embalse alcance la cota de 82 m.s.n.m. El área final que ocuparán los geófitos, fue estimada en 99 km<sup>2</sup>; 131 km<sup>2</sup> para las plantas arraigadas de hojas flotantes y 120 km<sup>2</sup> para plantas sumergidas en la cota de 76 m.s.n.m. Cuando el embalse alcance la cota de 82 m.s.n.m. los geófitos podrían cubrir 271 km<sup>2</sup>.

**PALABRAS CLAVE :** ríos tropicales, embalses, vegetación fluvial, Sudamérica, Colonización potencial por plantas acuáticas.

## SUMMARY

The main landscape patterns in the Higher Paraná River Between Candelaria and Ituzaingó cities, were studied. The data for wind frequency, velocity and fetch, together with depth were used to calculate shallow and sheltered areas in which free floating plants could find favourable conditions to initial colonization. Physical and chemical features recorded at eight stations during the early filling phase are discussed in relation to potential plant development. The principal objective was to estimate potential areas of the dam that the anchored plants could colonize. The observed maximum depth of colonization of macrophytes presents in the area before the impoundment and the hypsographic curves were used in this procedure. The areas potentially colonized by free-floating vegetation it was carried out starting from the morphometry of the reservoir and the predominant winds. Landscape units were identified using Landsat TM satellite images and field knowledge of vegetation. The classification process done with IDRISI software allowed to identify the landscape units, following the method of the Ecological Land Classification. A Landscape Units Map and relative values of patches composing the system were obtained and related them with hydrological variability using the software PULSO at the hydrometers of Posadas (Misiones) and Ituzaingó (Corrientes) for historical series. The landscape units and the more conspicuous populations of plants, were related with hydrological variability and other key factors for to estimate the actual and potential distribution and abundance of aquatic and palustrine plants in the in the future two decades of the reservoir. The potential colonization by anchored plants (PCAP) and the potential areas for initial colonization of free-floating plants were estimated during the early filling phase for the Yaciretá reservoir. In order to obtain the PCAP, the observed maximum depth of colonization of the anchored macrophytes before impoundment and the hypsographic curves were used. The species inhabiting the pre-impoundment area were classified according to the different bioforms before the inclusion in the analysis. The areal extent of PCAP (from depths between 0-4m) could reach 275 km<sup>2</sup> at 76 m above sea level (current water level), whereas at 82 m above sea level (final filling level) the littoral zone will be increased by about 21.5%. The potential area for geophytes was estimated to be 99 km<sup>2</sup>; 131 km<sup>2</sup> for root-floating leaved plants and 120 km<sup>2</sup> for submerged plants, at 76 m above sea level. At 82 m above sea level, the geophytes could reach 271 km<sup>2</sup>.

**KEY WORDS:** tropical rivers, impounding reservoirs, dams, riverine vegetation, South America, potential macrophytes colonization, reservoirs.



# INTRODUCCIÓN

## CAPÍTULO I

### PRESENTACIÓN DEL TEMA

## SINOPSIS ECOLÓGICA DEL PASADO Y FUTURO DE LA VEGETACIÓN ACUÁTICA EN EL EMBALSE DE YACIRETÁ

### I.1. LOS LAGOS DE EMBALSE Y LA VEGETACIÓN ACUÁTICA

Como bien sintetiza Margalef (1983), un embalse es un híbrido entre un río y un lago y su estudio implica una visión completa de la limnología.

El río embalsado regula y retarda su flujo. La tasa de renovación del agua, es más lenta que en un río y más rápida que la de un lago. Del tiempo de permanencia del agua en el embalse dependerán las características limnológicas de éste y la conformación de su biota.

Si un embalse por su diseño (forma, profundidad, etc.) tiene largo tiempo de residencia del agua (de 2 a 6 meses) las características limnológicas se asemejan a las de un lago (puede haber estratificación térmica, deficiencia de oxígeno, retención de sedimentos).

El aporte de nutrientes durante la descomposición y la retención de sedimentos en las represas, crea el ambiente propicio para el desarrollo de plantas acuáticas, especialmente cuando el embalse tiene alto tiempo de residencia del agua y extensas áreas de perilago. Estas condiciones, son aún más propicias si la copa de los árboles inundados sirve de anclaje a las plantas, aportadas por algún tributario (como ocurrió en varias represas de clima cálido).

La propagación vegetativa de las plantas acuáticas es muy rápida, especialmente en aguas turbias y ricas en nutrientes, donde las plantas flotantes libres pueden convertirse en malezas. Se han mencionado problemas (Tabla 1) con *Salvinia* spp. (helechito de agua), *Pistia stratiotes* (repollito de agua) y muy frecuentemente con *Eichhornia crassipes* (camalote, aguapé, water hyacinth). Además, se han informado inconvenientes con *Typha* spp., *Polygonum* spp. y menos frecuentemente con plantas sumergidas, si bien estas plantas alcanzan altas tasas de crecimiento en embalses del alto Paraná (Gómez Tavechio *et al.*, 2003). En la represa de Jupiá, unos 1500 km aguas arriba de Yaciretá, las praderas de *Egeria* sp. y *Elodea* sp. generan serios problemas desde la década del '90, por obstrucción de las rejillas que se encuentran delante de la presa (Salati Marcondes, 2003). Estas plantas también infectan canales y áreas de riego, habiéndose estudiado la dinámica de sus poblaciones y el efecto de las carpas herbívoras, como posible agente de control (Sabbatini *et al.*, 1996; Sidorkewicj *et al.*, 1996; 1998).

Los mayores inconvenientes en embalses de clima cálido, surgieron con las plantas flotantes libres y se registraron en represas de África y Sudamérica: lagos Kariba, Hartbeespoort y Brokopondo.

La represa Kariba fue creada por cerramiento del río Zambezi y se completó en 1958. Es una presa que comprende un área de 5.250 km<sup>2</sup> con una profundidad media de 29,2 m. *Salvinia* fue vista por primera vez 6 meses después del cerramiento, durante el proceso de llenado y conformaba una mata de vegetación flotante de 20 ha de extensión. Al año, cubría 1.000 km<sup>2</sup>, lo que representaba el 21,5% de la superficie del lago (Mitchell y Thomas, 1972; Van der Lingen, 1973).

La represa de Brokopondo tiene profundidad máxima de 45 m. El desarrollo de *Eichhornia crassipes* (Tabla 1) comenzó en un ambiente lacustre próximo al embalse, a

partir de colonias pioneras situadas en un brazo del río Surinam, de aguas calmas. El cerramiento de la presa se concretó en febrero de 1964; 9 meses después las plantas cubrían 5.000 ha (9% de la superficie represada); 16 meses después llegaron a cubrir 41.000 ha (53% del área represada), aún cuando desde octubre de 1964 se operaba con equipos manuales de control químico (Leentvaar, 1967).

En Hartbeespoort, una represa sudafricana eutrófica, el crecimiento descontrolado de *E. crassipes* comenzó después de la segunda etapa de llenado en 1974-75 cuando se inundaron extensas zonas vegetadas. A los 18 meses las plantas cubrían el 55-60% de la superficie de la presa, lo que representó unas 1.200 ha (Scott *et al.*, 1979).

**Tabla 1:** Desarrollo masivo de plantas acuáticas en embalses de clima cálido.

<b>Represa</b>	<b>Río Represado</b>	<b>Plantas acuáticas invasoras</b>	<b>Fuente</b>
Brasil			
Curuá-Una	Curuá-Una (Ca. Amazonas)	<i>Eichhornia crassipes</i> , <i>Pistia stratiotes</i> , <i>Scirpus cubensis</i>	Junk <i>et al.</i> (1981) Junk (1982)
Tucuruí	Tocantins (Ca. Amazonas)	<i>Salvinia auriculata</i> , <i>E. crassipes</i> , <i>Ceratopteris</i> sp.	Barrow (1987)
Lobo	Tieté	<i>Nymphoides indica</i> , <i>Polygonum ferrugineum</i>	Esteves y Barbieri (1983)
Jupiá	Pará	<i>E. crassipes</i>	Barrow (1987)
Itaipú	Río Paraná	<i>Egeria najas</i>	Thomas y Bini (1998)
Panamá			
L. Bayano	Bayano	<i>Azolla caroliniana</i> , <i>P. stratiotes</i>	González (1992)
Nicaragua			
Apanás		<i>E. crassipes</i>	González (1992)
Surinam			
Brokopondo	Surinam	<i>E. crassipes</i> y <i>Ceratopteris</i> sp.	Leentvaar (1973)
Venezuela			
Guri	Caroní	<i>E. crassipes</i>	Junk (1987)
África			
Kariba	Zambezi	<i>Salvinia auriculata</i> ( <i>S. molesta</i> )	Mitchell (1973)
Cabora Bazza		<i>E. crassipes</i> y <i>Salvinia</i>	Bond y Roberts (1987)
Naivasha (Kenia)		<i>Salvinia</i> sp.	Mitchell (1970)
Ceylan		<i>Salvinia</i> sp.	Williams (1956); Dias (1967)
Zaire	Congo	<i>Salvinia</i> sp.	Little (1965)
Botswana	Chobe	<i>Salvinia</i> sp.	Mitchell (1968)
Mc Ilwaine		<i>Polygonum</i> sp.	Allanson <i>et al.</i> (1990)

**Tabla 1 (continuación):** Desarrollo masivo de plantas acuáticas en embalses de clima cálido.

<b>Represa</b>	<b>Río Represado</b>	<b>Plantas acuáticas invasoras</b>	<b>Fuente</b>
Hartbeesport		<i>E. crassipes</i>	Ashton <i>et al.</i> (1981)
Hendrik Verwoed		<i>Azolla</i> sp.	Allanson <i>et al.</i> (1990)
Kafue Gorge	Kafue	<i>Echinochloa</i> sp. y <i>Vossia</i> sp.	White (1973)
Kainji	Niger	<i>Echinochloa</i> sp., <i>Polygonum</i> sp. y <i>Pistia</i>	Zarka (1973)
Wuras		<i>Potamogeton</i> y plantas emergentes	Allanson (1990)
Aswam	Nilo	<i>Miriophyllum spicatum</i>	Springuel y Murphy (1990)
Nubia	Nilo	<i>Najas</i> sp. y <i>Ceratophyllum demersum</i>	Springuel y Murphy (1990)
Prince Edward		Macrófitas emergentes	Ferreira (1974)
Bon Accord		<i>E. crassipes</i>	Shillinglaw (1981)
Myumba ya Mungu		<i>Typha dominguensis</i>	Welsh y Denny (1978)
Volta	Volta	<i>P. stratiotes</i> y <i>C. demersum</i>	Petr (1968)
Jebel Aulia (Sudán)		<i>E. crassipes</i>	Vietmeyer (1975)
Nueva Guinea			
Papua (varias represas)	Purari	<i>Salvinia molesta</i>	Mitchell <i>et al.</i> (1980)
Australia			
Murray-Darling	Murray	<i>E. crassipes</i> y <i>S. molesta</i>	Walker (1979); Mitchell (1978)
India		<i>P. stratiotes</i>	Sharma y Sridhar (1981)
Jaipur		<i>E. crassipes</i>	Gopal <i>et al.</i> (1984)

De acuerdo a la información disponible para las represas africanas y sudamericanas, el crecimiento excesivo de plantas acuáticas no estuvo exclusivamente asociado con el enriquecimiento de nutrientes o el estado trófico del embalse (Thornton, 1987), como se aprecia en la Tabla 2, elaborada con datos de distintos autores.

El tiempo doble (TD), o tiempo necesario para que se duplique el número de hojas o la biomasa de las plantas, ha sido estudiado principalmente para flotantes libres. En la Tabla 3 se presenta la información disponible para distintos embalses.

**Tabla 2:** Valores de conductividad, concentración de nitratos y fósforo soluble en represas de clima cálido.

Represa	Año	Conduct. ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ )	$\text{NO}_3$ ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ )	PRS ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ )	Fuente
Cabora Bassa	1976	118	130	210	Serruya y Pollinger (1983)
Hartbeespoort	1974-75	50	2090	640	Scott <i>et al.</i> (1977)
Kainji	1973	70	110	4000	Serruya y Pollinger (1983)
Kariba	1974	36	20	25	Harding (1966)
Mc Ilwaine	1968-70	170	50	200	Marshall y Falconer (1973)
Nasser	1974	237	-	90	Entz (1976)
Nubia	1968	350	100	10	Entz (1976)
Prince Edward	1972	56	70	5	Thornton (1987)
Volta	1970	60	10-30	-	Serruya y Pollinger (1983)
Wuras	1977-80	-	80	6	Pieterse y Keulder (1982)
Curuá-Una	1978	-	-	16 a 35	Junk (1981)
Yaciretá	1994	37-40	75 a 125	10 a 16	CECOAL (no publicada)

**Tabla 3:** Tiempo doble (TD) estimado para distintas especies de plantas flotantes libres en lagos naturales y embalses.

Planta	Tiempo doble	Lagos o embalses	Fuente
<b><i>E. crassipes</i></b>	11-18 días	U.S.A.	Penfound y Earle (1948)
	8-11 días	U.S.A.	Bock (1969)
	5-10 días	Cabora Bassa, Mozambique	Bond y Roberts (1978)
	26-33 días (primavera)	Hartbeespoort	Ashton <i>et al.</i> (1980)
	11,7 días (verano)		
<b><i>Salvinia</i></b>	12,7 días	L. Kariba	Mitchell (1975)
	11,2 días	L. Kariba (m. densas)	Mitchell y Tur (1975)
	6-8 días	L. Kariba (orilla)	
<b><i>S. auriculata</i></b>	7,2 días	L. Castanho	Junk y Howard Williams (1984)
<b><i>Pistia</i></b>	7,9 días		Junk y Howard Williams (1984)
<b><i>E. crassipes</i></b>	9,4 días		Junk y Howard Williams (1984)
	15 días promedio		

## I.2. PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS EMBALSES TROPICALES

Según Tundisi (1993), la composición química de un embalse depende de:

- La naturaleza hidrogeoquímica de la cuenca del embalse.
- Las características químicas del agua del o los ríos que alimentan el lago.
- Los procesos químicos de estabilización dentro del embalse, después de la etapa de llenado.
- Uso del suelo en la cuenca, especialmente del uso de fertilizantes, pesticidas y herbicidas.

Los ríos de las regiones tropicales de bosques húmedos, nacen, generalmente, en suelos podsólicos lixiviados y muy pobres. Sus aguas, son por lo tanto, más o menos transparentes, sin cantidades apreciables de partículas inorgánicas en suspensión, pero en algunos casos con baja penetración de la luz por la presencia de sustancias húmicas que le dan un color pardo.

El pH del agua y la concentración de nutrientes disueltos son bajas. Aguas de este tipo, se han encontrado en las cabeceras del río Orinoco, en el Amazonas y en algunos ríos africanos.

La cantidad de sólidos en suspensión que los ríos aportan a las represas del Paraná, es, en general baja, al igual que los niveles de nutrientes inorgánicos. Esto es a pesar de las entradas químicas de fuentes externas, como la erosión en la cuenca superior del río, debido a ciertas prácticas agrícolas y a la descarga de desechos no tratados y efluentes industriales.

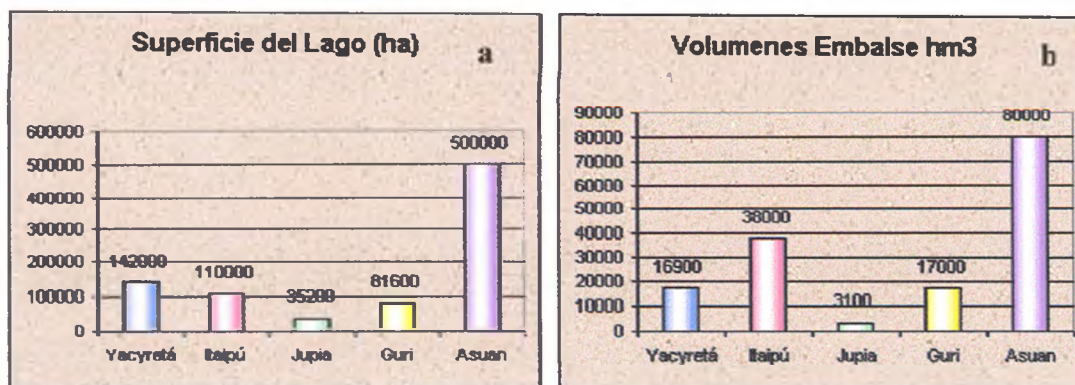
A pesar que el agua que alimenta los embalses tropicales es de naturaleza química semejante al agua de lluvia, los embalses presentan diferentes problemas de calidad de aguas.

Los ciclos biogeoquímicos de las represas sobre el río Amazonas, han estado fuertemente relacionados con la descomposición de la vegetación, proveniente de la enorme extensión de bosques que quedaron sepultados durante la etapa de llenado. Un patrón semejante, se observó en grandes represas africanas como la de Kariba, Volta y la de Brokopondo, en Surinam.

En cambio, los problemas derivados de la construcción de las represas del Ato Paraná y sus afluentes están asociados al aumento de la concentración de nutrientes por lixiviación de la cuenca de aporte y de la toxicidad por las descargas de efluentes no tratados (Tundisi, 1993; Tundisi *et al.*, 1993).

En las Figs. 1 a y b, se presenta una comparación entre embalses situados en clima cálido.





**Figura 1:** Comparación del tamaño del embalse Yaciretá con otros, situados en clima cálido. a. Superficie de los lagos; b. Volúmenes del embalse. Fuente: Entidad Binacional Yaciretá (EBY)

Las represas de la cuenca del Amazonas, que están en operación, han ocasionado que, entre 1.500 y 2.000 km<sup>2</sup> de la foresta lluviosa tropical, hayan quedado sepultados bajo agua.

La descomposición del bosque inundado, produce la extinción del oxígeno disuelto en agua, generando condiciones de anoxia que limitan el desarrollo de especies en el nuevo lago formado. El material que se descompone primero proviene de las hojas y los troncos tienen una velocidad media de descomposición próxima a 100 años (Jenkins, 1970).

El tiempo que demanda el proceso de descomposición es variable y depende de diversos factores: dureza de los tejidos vegetales, cantidad de nutrientes del agua, temperatura del agua, microorganismos y abundancia de macro-invertebrados, cantidad de oxígeno presente, pH y acción de las olas (Poi de Neiff y Neiff, 1988; 1989; Poi de Neiff y Casco, 2001). El tiempo de renovación del agua y la forma del embalse (morfometría) son factores clave para determinar la velocidad del proceso de descomposición.

En estudios de planeamiento recientes se considera que, tiempos de retención próximos a 40 días, son suficientes para asegurar la rápida descomposición y la pronta recuperación de la calidad del agua. No obstante, los ejemplos de algunos embalses en clima cálido contradicen lo expresado. En el embalse de Tucuruí (Barrow, 1987) que tiene un período de retención del agua de 45 días, la foresta inundada demoró 10 años en descomponerse totalmente a partir del cerramiento.

El tiempo de retención del agua en sus distintos compartimentos, asociado a la circulación del viento, es mucho más largo que en el canal central. En general, los embalses de alta complejidad morfológica, están asociados a la pobre circulación vertical del agua por la escasa influencia del viento, lo que contribuye a la falta de oxígeno en las capas profundas (Straskraba, 1999).

Los embalses tropicales, como los de la cuenca del Amazonas, que se estratifican por largos periodos, tienen diferencias entre las temperaturas superficiales del agua y las del fondo, determinando distinta densidad del agua. En general, son monomícticos cálidos.

La estratificación térmica y el perfil del oxígeno disuelto, difieren en las distintas zonas de un embalse. En el de Brokopondo se definen, por lo menos, 3 áreas:

- Zonas ribereñas con turbulencia, por donde el río ingresa a la presa con altos tenores de oxígeno y sin estratificación.

- Zonas de bancos con árboles emergiendo que reducen la turbulencia del agua y hay depleción de  $O_2$  por la descomposición.
- Zonas lacustrinas con gran profundidad del agua, fuerte estratificación térmica y anoxia.

Los cambios limnológicos que siguen al llenado de las presas en los embalses amazónicos y algunos africanos brindan una importante información acerca de la evolución del embalse.

Uno de los ejemplos más documentados, es el lago Kariba, en África sobre el río Zambesi. El lago cubre un área de  $5.250 \text{ km}^2$ , tiene una capacidad de  $160.370 \text{ hm}^3$ , profundidad máxima de 93 m y tasa de cambio de 1:3,1 dado que un tercio del lago se cambia en un año. Fue cerrado en 1959. En este lago, la vegetación quedó bajo agua y su evolución después del cerramiento fue ilustrada por Balon y Coche (1974).

Después del cerramiento, se produjo un aumento en la concentración de nutrientes, dando como resultado un aumento en la producción biológica, especialmente en los peces. Estos nutrientes, provenían de la descomposición de la foresta inundada. Paralelamente, hubo una disminución de la diversidad de especies presentes en el lago creado, debido a las nuevas condiciones limnológicas.

Esta fase, fue denominada **eutrófica no balanceada**. El término eutrófico, se usa para denominar a todos los lagos con altos niveles de nutrientes (bien alimentados) y no balanceado porque, en ecología, la baja diversidad de especies determina una alta vulnerabilidad del sistema, provocando baja estabilidad. Por el contrario, la estabilidad es mayor y decrece la vulnerabilidad, cuando aumenta la diversidad de especies.

Durante esta fase, hubo un crecimiento explosivo de *Salvinia auriculata*, que apareció seis meses después del cerramiento y llegó a cubrir 21,5% de la superficie del lago.

La segunda fase, fue de disminución de la carga de nutrientes, con disminución de la vulnerabilidad y la tercer fase, empezó a partir de 1968 y estuvo caracterizada por la estabilidad favorecida por el aumento de la diversidad biológica (Balon y Coche, 1974).

A partir de 1978, se apreció un incremento en la carga de nutrientes, por aportes realizados por efluentes agrícolas.

El embalse de Tucuruí (el primer gran embalse del Amazonas) cerrado en 1984, tiene un volumen de  $45.500 \text{ hm}^3$  y cubre un área de  $2.430 \text{ km}^2$ . Hubo una fase inicial con aumento de nutrientes debido a la descomposición de la foresta.

### **I.3. PRINCIPALES PROBLEMAS EN LAS REPRESAS DEL ALTO PARANÁ**

La mayoría de estas represas tienen una morfología compleja y son relativamente playas, favoreciendo la mezcla vertical a causa del viento. La mayor parte son polimícticas, o sea, tienen varios períodos de mezcla y estratificación del agua en un mismo año. Presentan múltiples compartimentos, sujetos a pulsos de materiales en suspensión y vientos predominantes en invierno.

En general, los reservorios ubicados aguas arriba en el Alto Paraná y sus afluentes, tienen largos tiempos de retención del agua (6 a 12 meses) en comparación con los de aguas abajo. Hay marcada estacionalidad en los procesos de operación de las represas. En períodos de intensas precipitaciones (octubre a marzo), operan en cota máxima y la descarga es total, llegando a  $1.500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ .

De acuerdo a Tundisi (1993), los tiempos cortos de retención del agua, seleccionan la dominancia de especies de algas planctónicas de pequeñas dimensiones, que tienen rápida reproducción. Largos tiempos (más de 6 meses), favorecen la presencia de formas coloniales, con mecanismos de flotación como las cianobacterias, efecto que puede ser observado aguas abajo de la presa. Existen antecedentes del incremento del plancton aguas abajo, en ríos represados lo que puede ser evaluado hasta 350 km de distancia del represamiento.

Los problemas que aparecen en las represas con largos tiempos de retención del agua, están relacionados con la elevada concentración de nitrógeno y fósforo en el sedimento y en el agua intersticial. Estos nutrientes, provienen del uso intensivo de la cuenca hidrográfica con descarga de fertilizantes, desechos industriales y residuos domésticos.

Este estado trófico, caracterizado por el incremento de nutrientes que se traduce en el incremento de la productividad primaria, con excesiva producción de materia orgánica y que determina la escasez o ausencia de oxígeno en el fondo, por el incremento de los procesos de descomposición de la materia orgánica, se denomina eutrofización (Thornton, 1987).

Otra de las causas de la eutrofización puede ser el crecimiento desmedido de alguna especie de planta acuática. La aparición de áreas vegetadas por plantas flotantes, durante la etapa en que se producen los procesos de descomposición de la materia vegetal, constituye la etapa de mayor riesgo para la proliferación de la Esquistosomiasis. La construcción de la represa de Volta y la de Brokopondo, trajo aparejado al aumento de esta enfermedad. Entre la vegetación acuática, abundan géneros de mosquitos (*Mansonia*, *Anopheles*, *Culex* y *Aedomyia*) que son vectores de arbovirus, que producen encefalitis.

La productividad primaria de los macrófitos en los ecosistemas de clima cálido fluctúa en un amplio rango de valores (Tabla 4). En el Paraná y en el Bajo Paraguay pueden diferenciarse al menos cinco grupos de bioformas vegetales, por sus características productivas (Neiff, 1990b):

- A. **Plantas flotantes libres** (*Eichhornia crassipes*), con alta biomasa y productividad.
- B. **Otras plantas flotantes** (*Lemna* spp.; *Salvinia* spp., *Pistia stratiotes*, otras) con baja biomasa y alta tasa de renovación poblacional.
- C. **Plantas acuáticas que sólo pueden vivir en ambientes acuáticos permanentes** (*Nymphaea* spp., *Nymphoides indica*, otras).
- D. **Plantas helófitas**, en ambientes acuáticos permanentes o semipermanentes. Ej. *Schoenoplectus californicus*.
- E. **Hidrófitos que viven en áreas litorales** con moderada a baja velocidad de la corriente (*Panicum prionitis*; *Paspalum repens*), forman el reofiton.
- F. **Plantas acuáticas de bañados**, que son tolerantes a los cambios del nivel del agua, pero no a la velocidad de flujo (*Hymenachne amplexicaulis*, *Enhydra anagallis*, otras).

**Tabla 4:** Producción primaria neta de macrófitos en la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay y en otros humedales.

	<b>Especie</b>	<b>Sitio</b>	<b>Año</b>	<b>Autores</b>	<b>NPP</b> (tn.ha <sup>-1</sup> .año <sup>-1</sup> )
<b>A</b>	<i>Eichhornia crassipes</i>	PNA-Lag. Barranqueras	1977	Neiff y Poi de Neiff (1984)	12,46
	<i>E. crassipes</i>	PNA-Santa Fe		Lallana (1980)	13,80
	<i>E. crassipes</i>	India	1971	Gopal (1990)	1,99-2,90
	<i>E. crassipes</i>	India		Sahai y Sinha (1979)	2,71
	<i>Pistia stratiotes</i>	PNA-Lag. Barranqueras	1976	Poi de Neiff y Neiff (Inédito)	1,50
	<i>Azolla caroliniana</i>	PNA-Santa Fe-Antequeras	1971/84	Neiff y Poi de Neiff (Inédito)	2,56
	<i>A. pinnata</i>	India		Gopal (1973)	2,80
	<i>Salvinia biloba</i>	PNA-Sudeste Chaco	1979/80	Neiff y Poi de Neiff (Inédito)	1,67
	<i>Nymphoides indica</i>	PNA-Santa Fe-Corrientes	1971/82	Neiff y Poi de Neiff (Inédito)	0,8-2,2
	<b>B</b>	<i>Nymphaea amazonica</i>	PNA-Corrientes (Iberá)	1977/78	Neiff y Poi de Neiff (Inédito)
<i>Victoria cruziana</i>		PNA-Barranqueras	1977/78	Neiff y Poi de Neiff (Inédito)	1,6-2,3
<i>Nymphoides indica</i>		India		Gopal (1990)	1,6-5,3
<i>Typha latifolia</i>		PGUY-Chaco-Formosa	1984/86	Neiff (1986a)	14-23
<i>T. latifolia</i>		PNA-Corrientes	1977/78	Neiff (1986a)	15-19,5
<i>T. domingensis</i>		Africa		Thompson (1976)	22,8
<b>C</b>	<i>T. domingensis</i>	Africa		Howard Williams y Lenton (1975)	15,00
	<i>Cyperus giganteus</i>	PNA-Chaco	1980	Neiff (1986)	12-20
	<i>C. papyrus</i>	Nilo Blanco		Pearsall (1959)	46-70
	<i>C. papyrus</i>	Africa		Thompson (1976)	34-94
	<i>Paspalum repens</i>	PNA-Isla Choui		Neiff (Inédito)	8,5-17
<b>D</b>	<i>Panicum elephantipes</i>	PNA-Isla Choui		Neiff (Inédito)	7-13
	<i>P. grumosum</i>	PNA-Isla Choui		Neiff (Inédito)	7-16
	<i>Polygonum acuminatum</i>	PGUY-Varias Islas	1980/86	Neiff (Inédito)	12,5-19
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	PNA-Sudeste Chaco	1979/80	Neiff (1980,1982)	16-21
	<i>Echinochloa polystachya</i>	PNA-Sudeste Chaco	1979/80	Neiff (1980)	4-6

**Tabla 4 (continuación):** Producción primaria neta de macrófitos en la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay y en otros humedales.

	<b>Especie</b>	<b>Sitio</b>	<b>Año</b>	<b>Autores</b>	<b>NPP</b> (tn.ha <sup>-1</sup> .año <sup>-1</sup> )
<b>E</b>	<i>Cynodon dactylon</i>			Heeg y Breen (1982)	8,39
	<i>Paspalum repens</i>	Amazonas		Junk (1973)	3-5
	<i>Oriza sativa</i>	India		Gopal (1973)	12,5

**Referencias:** PNA = Planicie del Bajo Paraná; PGUY = PLANICIE DEL BAJO PARAGUAY

#### **I.4. MODIFICACIONES QUE IMPONE LA COLONIZACIÓN MASIVA DE PLANTAS ACUÁTICAS EN EMBALSES.**

##### **I.4.a. Disminución del oxígeno disuelto en el embalse**

Las aguas de las represas tropicales pueden tener hipoxia fuerte (Tundisi, 1993) y llegar a la anoxia en las capas profundas, a pesar de presentar a veces una termoclina poco pronunciada. Este patrón se da durante los primeros años después del represamiento, debido a que en las áreas inundadas la materia orgánica que se degrada consume oxígeno.

La demanda bioquímica de oxígeno es alta durante o poco después del represamiento. La duración y el grado de hipoxia dependen, a su vez, del tiempo de renovación del agua dentro del embalse.

La liberación de estas aguas anóxicas abajo de la represa, puede causar la muerte de peces a 100 ó más kilómetros aguas abajo (Caufield, 1982).

En las represas tropicales, la mayor parte del oxígeno entra por los afluentes; consecuentemente se aprecia un gradiente horizontal cuya concentración decrece desde los afluentes hacia el dique. Esto fue detallado para las represas de Curuá-Una (Junk y Numes de Mello, 1987) y de Brokopondo (Van der Heide, 1982), entre otras. En ésta última, el decrecimiento del oxígeno se produjo por debajo de 1,5 a 2,5 m de profundidad y hubo anoxia por debajo de los 2,5 y 3,5 m.

El embalse de Tucuruí tuvo anoxia en el fondo durante el periodo de estiaje (Barrow, 1987). El oxígeno reapareció en la época lluviosa debido al alto tiempo de renovación de agua que varía de pocas semanas en la época de lluvia a algunos meses en los estiajes. Represas como Balbina (Brasil) siempre tuvieron hipoxia en las capas inferiores debido a su prolongado tiempo de retención del agua (Junk y Numes de Mello, 1987).

En el primer año después del cerramiento del lago Kariba, el período de desoxigenación fue de 8 meses (Mitchell, 1968; Van der Lingen, 1973). Con posterioridad a esta fecha el tiempo anual de hipoxia fue más corto.

##### **I.4.b. Generación de sulfuro de hidrógeno**

Los períodos de anoxia prolongados en las presas tropicales conllevan a la generación de sulfuro de hidrógeno en el fondo. La cantidad producida es variable en las distintas represas y en distintas área de un mismo embalse. En el lago Kariba, en una estación de muestreo, el SH<sub>2</sub> estuvo presente por tres meses en 1963, por 7 meses en 1967

y no hubo en 1968 (Harding, 1966 - citado por Van der Lingen, 1973). La cantidad de  $\text{SH}_2$  estuvo relacionada con la cantidad de *Salvinia* que invadió el mismo y que se hundió en el fondo.

Las medidas y cálculos efectuados para la represa de Curuá-Una durante el tercer año después del represamiento, mostraron que con períodos de retención del agua de más de 30 días el gas sulfhídrico comienza a aparecer en el fondo (Junk y Numes de Mello, 1981).

La generación de sulfuro de hidrógeno en el agua produce la corrosión de las turbinas, con costos preocupantes. El agua se inutiliza para consumo y riego hasta decenas de kilómetros, aguas abajo de la presa. En la de Brokopondo la generación de sulfuro de hidrógeno no permitió el uso del agua para beber o lavado, en Bush Negroes, ciudad ubicada aguas abajo de la presa, por 10 años después del cerramiento de la misma (Leentvaar, 1973).

#### **I.4.c. Aumento de la sedimentación**

El efecto de filtro que ejercen las plantas acuáticas ha sido mencionado en numerosos trabajos limnológicos, pero lamentablemente se carece de datos cuantitativos. Poi de Neiff *et al.* (1994) señalan que la cantidad de materiales retenidos por *E. crassipes* varía con el régimen hidrosedimentológico y puede llegar en aguas altas a  $1.326 \text{ g} \cdot (\text{m}^2)^{-1}$  de materiales inorgánicos. El promedio de materiales totales inorgánicos más orgánicos, para un período de 17 meses, fue de  $925 \text{ g} \cdot (\text{m}^2)^{-1}$  para lagos ubicados en la margen derecha del río Paraná, aguas abajo de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay, según los mismos autores.

Los materiales producidos por la planta (orgánicos) y los retenidos (inorgánicos) son depositados cíclicamente en el fondo de los cuerpos de agua. En el caso de *E. crassipes*, experiencias en condiciones controladas, indican que un camalotal de esta especie puede depositar hasta  $15 \text{ g}$  por  $\text{m}^2$  por día de materia seca y que la máxima deposición se da en los meses de verano (Poi de Neiff y Solís de Chiozza, 1994).

#### **I.4.d. Pérdidas de agua por evapotranspiración**

En la literatura que data de los años 60-70 y en el clásico trabajo pionero de Pendfound y Earle (1948) se relata que las superficies vegetales evaporan tres a cinco veces más agua que los lagos libres de vegetación, cuando están cubiertos por *E. crassipes*.

Idso (1979) discute estos resultados y los considera no adecuados por diferencias experimentales. Específicamente los resultados fueron obtenidos midiendo pérdidas de agua de pequeños tanques vegetados y no vegetados, expuestos a la atmósfera libre. En tales situaciones, es conocido que el "efecto oasis" aumenta grandemente la evaporación de los tanques vegetados, debido principalmente a la advección de energía del área superficial perimetral y no del área total de hojas. El uso de tanques no está descartado, pero éstos deben estar rodeados por el mismo tipo de vegetación.

También la evapotranspiración, medida por lisímetro, aumenta mucho cuando este elemento está expuesto a la atmósfera libre y no se lo ubica entre las plantas.

Es verdad que la vegetación acuática puede incrementar las pérdidas de agua por evaporación, pero mucho menos que las cifras citadas por algunos autores, pudiendo en algunos casos, resultar inferior a la de las aguas no vegetadas (Neiff, 2004a).

No hay acuerdo acerca de los valores para la evaporación de superficies vegetadas por plantas anfibias. Algunos autores señalan que estas superficies evaporan más que los

espejos de agua libre, otros menos y otros que hay importantes diferencias estacionales en función del estado fisiológico de las plantas.

En los esteros del Iberá la superficie de vegetación palustre (esteros) evapora 60 a 80% respecto del agua libre, pudiendo igualarse en la noche (Neiff, 2004).

#### I.4.e. Dificultades para la navegación y disminución de las áreas de pesca

La cobertura por plantas acuáticas crea dificultades para la navegación y el uso recreacional de los embalses. *Eichhornia crassipes* ofrece los ejemplos más comentados por su invasión en los ríos Congo y Nilo. En Kota Bharu en la península Malaya, esta planta causó una obstrucción de tal magnitud que bloqueó el río en 1957 (Vietmeyer, 1975). La compañía del Canal de Panamá mantiene un costoso dragado del camalote en el río Chagres que desemboca en el canal. De no ser por el rociado con herbicidas, *E. crassipes* hubiera hecho impenetrable el canal para barcos por un período de tres años (Vietmeyer, 1975).

Generalmente se agrega un problema adicional en los lagos de represa: la aparición de la cobertura de macrófitos ocurre en la etapa de llenado cuando los troncos de los árboles inundados aún persisten en el lago. En los embalses donde la deforestación no se realizó o fue deficiente, los troncos sumergidos o aflorando en la superficie del agua permiten la proliferación de plantas acuáticas e interfieren con la navegación.



**Figura 2:** Barcaza utilizada para el transporte de ganado, varada en el Canal Tamengo que une Bolivia con Brasil, en el Pantanal de Mato Grosso, al no poder atravesar la densa carpeta de plantas flotantes (*Eichhornia crassipes*). En el alto Paraguay las plantas flotantes libres constituyen un problema crítico para la navegación durante el período de aguas bajas.

Las extensas coberturas de macrófitos y sus efectos colaterales en la calidad del agua, tienen un efecto negativo sobre las áreas de desarrollo de peces en el embalse (Jenkins, 1970; Welcomme, 1979), de la misma manera que la presencia de troncos sumergidos crearía condiciones limnológicas desfavorables para los peces. No obstante,

Ploskey (1985), indica que la presencia de alguna vegetación es favorable para el desarrollo de los peces en los embalses debido a que:

- a. Provee un hábitat para comunidades acuáticas como el perifiton y el bentos (Tundisi *et al.*, 1993), las cuales son importantes recursos alimenticios para los peces.
- b. Ayuda a prevenir la sobrepesca.
- c. Aumenta la reproducción y supervivencia de muchas especies de peces y determina la presencia de sitios de cría y refugio.
- d. Aumenta la productividad de las áreas litorales por añadir nutrientes al agua y proveer diversidad estructural.
- e. Reduce los altos costos de la limpieza total del área a inundar.

## **I.5. PLASTICIDAD Y ESPECIALIZACIÓN DE LAS PLANTAS ACUATICAS DEL ALTO PARANÁ**

Previo a la construcción del embalse de Yaciretá, se encontraba representada en el tramo del Alto Paraná comprendido en este estudio, la mayor parte de las especies de plantas acuáticas citadas para las aguas de este río (Neiff, 1986a). Esto se debe a la amplia gama de condiciones ambientales que favorecían el proceso de colonización, crecimiento y reproducción.

Las plantas acuáticas que habitan en ambientes fluviales, tienen una gran plasticidad biótica y capacidad de respuesta a la dinámica del medio, que es preciso conocer para comprender su distribución, abundancia y plasticidad ecológica en la zona de estudio y la posibilidad que determinadas especies puedan colonizar el nuevo embalse.

Trabajos muy completos sobre macrófitos acuáticos han sido realizados, desde comienzos de siglo, por Arber (1920), Sculthorpe (1971) y Hutchinson (1975). En Sudamérica, las contribuciones de Hoene (1948), Cabrera (1964) y Velázquez (1971), presentan interesantes aspectos de la complejidad biológica y florística del grupo.

No hay una definición que no sea completamente artificial; las que pueden resultar satisfactorias desde un punto de vista botánico, no lo son ecológicamente, sobre todo, en ambientes de alta variabilidad como son los bañados, lagunas, arroyos y ríos de los trópicos.

Ya Raunkiaer (1934) en su clasificación de formas de vida, consideró a las hidrófitas como plantas que tienen partes vegetativas sumergidas o flotantes en la superficie del agua, pero no emergiendo en el aire y que sobreviven la estación desfavorable, como yemas sumergidas adheridas a la planta madre o yaciendo libres sobre el sustrato.

Esto excluye plantas que tienen partes inferiores sumergidas y hojas aéreas, también a las anuales que sobreviven como semillas. Otros casos similares las incluye en otras categorías de su clasificación.

En su modificación del concepto de Raunkiaer, Iversen (1936) todavía incluyó como acuáticas sólo aquellas plantas con partes vegetativas sumergidas o flotantes, pero incluyendo los tipos que pueden producir formas terrestres pequeñas y a aquellas perennes bajo agua. Usó el término limnófitas, en vez de hidrófitas, en lo que fue seguido por Poplawskaja (1948), abarcando dentro del mismo a todas las acuáticas, ya sean marinas o de aguas dulces.



Den Hartog y Segal (1964) las definieron como "plantas que pueden cumplir todo su ciclo generativo cuando todas sus partes vegetativas están sumergidas o están sostenidas por el agua (hojas flotantes), o que ocurren normalmente sumergidas pero que se las induce a reproducir sexualmente cuando sus partes vegetativas están muriendo debido a la emersión"; considerando así a las Podostemáceas, que no pueden producir formas terrestres y no obstante florecen sólo cuando el agua retrocede y los órganos vegetativos comienzan a morir.

No obstante, es difícil encontrar algún significado biológico en su exclusión, como hidrófitas, de aquellas plantas con follaje parcialmente aéreo. Las hojas flotantes están adaptadas tanto a la vida aérea como acuática.

Puede ser artificial también la separación de: plantas flotantes libres con follaje aéreo (por ej. *Eichhomia crassipes*) de las de hojas erectas o chatas sobre la superficie del agua, según las condiciones de crecimiento (por ej. *Pistia stratiotes*, *Salvinia* spp.), de aquellas cuyos órganos habitualmente descansan sobre la superficie (por ej. la mayoría de las lemnáceas).

Las definiciones propuestas por varios botánicos norteamericanos suelen ser más amplias y más realistas. Weaver y Clements (1950) consideraron las hidrófitas vasculares herbáceas como plantas que crecen "en agua, en suelos cubiertos por agua, o en suelos que están usualmente saturados".

Muenschler (1944) restringió esto a "aquellas especies que normalmente se encuentran en agua y deben crecer por lo menos durante una parte de su ciclo de vida en agua, ya sea completamente sumergidas o emergidas".

Igualmente, el concepto de Reid (1961) de las hidrófitas como plantas cuyas semillas germinan ya sea en fase acuática o en el sustrato de un cuerpo de agua y las cuales deben pasar parte de su ciclo en el agua, abarca una variedad de plantas de hojas aéreas, así como sumergidas, de hojas flotantes y tipos de flotantes libres.

Los ecólogos a menudo favorecen el uso de "macrófitas acuáticas", pero este término no tiene un significado taxonómico preciso. Esencialmente, se refieren a plantas macroscópicas, abarcando desde macroalgas hasta árboles.

Muchas plantas leñosas y herbáceas que son consideradas típicamente terrestres, toleran períodos de inmersión parcial o total, a menudo desarrollando modificaciones estructurales comparables en forma a las plantas sumergidas (Neiff, 1986a; Irgang, 1999).

Por sus respuestas morfológicas estas plantas pueden ser asignadas como hidrófitas, ya sea que se reproduzcan durante la inmersión o no (Sculthorpe, 1971). Es necesario ver a las hidrófitas como ejemplos de diferentes etapas, en una continuidad morfológica, ecológica y evolutiva que se extiende hasta la vegetación mesofítica sobre suelos húmedos y plantas hidrófilas permanentemente sumergidas en aguas profundas.

Consideramos aquí como *plantas acuáticas vasculares o hidrófitos a aquellos vegetales cormófitos que requieren de la existencia de una lámina de agua para su supervivencia, en alguna o todas las etapas de su vida, que están adaptados y que dependen de la dinámica de la lámina de agua superficial en el limnobiós*. Esta definición es coherente con la postulada por Irgang (1999) en su extenso estudio sobre las comunidades fisonómicas de plantas acuáticas en lagunas litoráneas de Rio Grande do Sul (Brasil).

### ► Adaptaciones a la flotación

En las plantas acuáticas desaparecen muchas adaptaciones conquistadas por las terrestres para la captura y transporte del agua y para mantener el porte erecto en un medio 778 veces menos denso que el agua (Odum, 1972).

Diferente relación vástago: raíz; disminución muy drástica de tejidos lignificados; disminución y cambios de distribución de estomas; desarrollo de estomatodos en algunas; de lenticelas en otras plantas; desarrollo de cámaras, canales y neumatóforos para asegurar el intercambio gaseoso, son aspectos claramente diferenciables en los hidrófitos vasculares.

La flotación en los hidrófitos no es exclusividad de las plantas del pleuston (flotantes libres). La flotación involucró un conjunto de transformaciones morfoanatómicas y funcionales, con distinto grado de diferenciación, aunque presente en todos los hidrófitos.

Estas plantas, al separárselas y colocarlas en el agua, difícilmente pueden mantener la posición erecta; tal se ve durante las inundaciones, cuando algunas plantas son vertidas al cauce fluvial.

Otras plantas flotantes, como *Salvinia auriculata* también tienen formas de colonización y formas de consolidación (Mitchell, 1970), con funciones semejantes.

La mayoría de los pleustófitos tienen forma arrosetada o la disposición final de las colonias en el agua constituye un conjunto subcircular.

La altura que alcanzan las plantas flotantes sobre el agua es proporcional a la estabilidad del conjunto. En otros términos: la relación de peso de las partes emergentes y sumergidas y la distribución de ambos respecto del eje vertical está relacionada con el tamaño de las colonias y con la posición de las mismas dentro del lago. Raramente las plantas herbáceas no arraigadas superan 1,20 m de alto sobre el agua como ocurre en *E. crassipes*.

En las plantas arraigadas flotantes (*Echinochloa polystachya*, *Paspalum repens*, *Panicum grumosum*, *Ludwigia peploides*, *Polygonum punctatum* y otras), hay claras diferencias morfológicas y anatómicas en tanto crezcan en suelos descubiertos de agua, o inundados en forma prolongada. Junk (1973) y Neiff (1979) han descrito varios ecofenos diferenciables por la distribución de las hojas en el tallo y por la abundancia de aerénquima, entre otros caracteres.

Esta plasticidad ecológica permite a la mayoría de los hidrófitos permanecer en ambientes donde el nivel del agua fluctúa dos o tres metros. En *Ludwigia peploides* el crecimiento de tallos es del orden de los 10 cm/día (Neiff, 1979).

Cuando las plantas crecen en sitios inundados, el aparato fotosintetizador es desplazado sobre el agua, merced al mayor desarrollo de aerénquima en el extremo de los tallos.

Aún no conocemos el mecanismo fisiológico que produce la aceleración del crecimiento de las plantas al quedar sepultadas por el agua. Muchas de ellas poseen rizomas y podrían habilitar parte de sus reservas para incrementar varias veces la productividad durante este período crítico (Neiff, 1990a); sin embargo muchas gramíneas no tienen esta posibilidad. A pesar de ello consiguen elevada tasa de crecimiento relativo completamente tapadas por aguas turbias de los desbordes fluviales.

### ➤ Repelencia al agua

Muchos hidrófitos posicionan sus láminas foliares en contacto o proximidad de la superficie del agua, sobre el eje horizontal, o levemente inclinadas. Ello plantea la posibilidad que el agua salpicada por el oleaje produzca trastornos a la actividad fotosintética; especialmente en las plantas flotantes libres.

En las hojas flotantes tendidas en el agua (ej. *Nymphaea* spp.) la cara adaxial tiene características mesofíticas: epidermis con cutícula, estomas y parénquima en empalizada. La cara abaxial en contacto con el agua tiene características hidrofíticas: epidermis sin cutícula ni estomas y parénquima lagunar.

Una adaptación notable lo constituye el desarrollo de pelos epidérmicos en *Pistia stratiotes*, con hojas densamente cubiertas de pelos cortos en ambas caras, que le dan al follaje una apariencia aterciopelada. El agua que caiga sobre la hoja inclinada no humedece la epidermis porque la tensión superficial de las gotas le impide atravesar la empalizada de pelos.

En varias especies de *Azolla* las frondas ("hojas") están divididas y densamente imbricadas impidiendo que las gotas tomen contacto con la superficie asimiladora.

En las especies de *Salvinia* existen papilas disectadas o no, con apariencia y función semejante a la de los pelos foliares.

Quizás la adaptación más curiosa sea la presencia de estomátodos o pequeños poros distribuidos en las láminas foliares de las especies de *Victoria* y que favorecen el drenaje del agua de las lluvias a través de la hoja de la planta. Si no existiesen los estomátodos, el agua acumulada en las láminas terminaría hundiendo la hoja. La densidad de estomátodos se incrementa con el aumento del diámetro de las hojas.

### ➤ Sistema lagunar

La proporción que ocupan los espacios intercelulares, es uno de los caracteres anatómicos más conspicuos de las plantas acuáticas. Este sistema lagunar almacena oxígeno durante la asimilación y lo transmite a las partes del cuerpo que lo necesitan, particularmente a las raíces y rizomas enterrados en el barro. El mesófilo de la lámina, el eje del peciolo y la corteza del tallo y la raíz, aparecen cribados de espacios con aire.

Los espacios lagunares primarios se forman ya sea por partición entre las células (esquizogenia) o por desintegración de las células (lisigenia). En general, las lagunas de la zona fótica son esquizógenas y las de las partes enterradas son lisígenas.

La fragilidad del tejido lagunar y la posibilidad que se llene de agua, si la planta es dañada en algún punto, es compensada por placas laterales y diafragmas que interrumpen las lagunas a intervalos. Estos diafragmas no son herméticos (en cuanto al aire), pero son muy poco permeables al agua (Arber, 1920; Sculthorpe, 1971).

Aunque el sistema lagunar puede haber evolucionado inicialmente como un sistema respiratorio, en peciolos u hojas flotantes, contribuye en gran medida a la flotación. En unos pocos casos, tales como los abultamientos ventrales de las hojas de *Pistia* e *Hydromistria* y las expansiones vejigosas de los peciolos de *Eichhornia crassipes*, consisten en su mayor parte en espacios de aire lagunares, desarrollados primariamente como flotantes.

Williams y Barber (1961) han remarcado que el sistema lagunar bien desarrollado es primariamente más esquelético que respiratorio funcionalmente. Creen que la función

principal de las lagunas es proveer resistencia mecánica y permitir a la raíz o rizoma que sea lo suficientemente grande para poder funcionar como ancla sin aumentar su metabolismo. La organografía de *Victoria* spp. y de *Nymphoides* spp. con canales aerenquimáticos que unen láminas, tallos y raíces, ocupando hasta el 50 % de la estela, parecen confirmar la función que estos autores asignan al sistema lagunar.

Sin embargo, cabe también una interpretación complementaria a la anterior: el importante volumen que ocupan estas estructuras de flotación, determina la posibilidad de emergencia de las hojas sobre el agua en muchas plantas, por la fuerza de tracción hacia la superficie del agua.

La fuerza del "volumen hueco" determina que, cuando las ninfeáceas citadas, son cubiertas por el agua, se ponga en funcionamiento el crecimiento alométrico del pecíolo - varias veces superior al que ocurre con el de las láminas foliares- hasta que las hojas alcanzan la superficie nuevamente. En *Nymphoides indica* los pecíolos pueden crecer hasta 30 cm/día y en *Victoria cruziana* hasta 10 cm/día, mientras las láminas sólo incrementan escasos milímetros.

Sin embargo, cuando los pecíolos de las plantas alcanzan a 3,50 m, se tronchan en la base desencadenando la muerte de la planta. Ello se debe que el volumen del sistema lagunar ejerce una tracción muy grande sobre la base de los pecíolos (Neiff, *op. cit.*).

Puede afirmarse que, además de la función esquelética de sustentación aludida por William y Barber (*op. cit.*) el sistema lagunar influye decisivamente en el crecimiento alométrico de elongación de pecíolos durante el período crítico de aumento brusco de nivel hidrométrico.

### ➤ Aerénquima

Además de los espacios lagunares primarios, puede formarse un tejido esponjoso secundario, con espacios de aire intercelulares. Este tejido es conocido como aerénquima, aunque frecuentemente este término se extiende impropriamente, incluyendo además el tejido lagunar.

El aerénquima que algunos órganos emergentes desarrollan a nivel del agua o debajo del mismo, puede surgir ya sea del cámbium vascular o más comúnmente del felógeno lateral.

La ausencia de membranas duras a partir de estos elementos del xilema sugiere que los gases pueden difundirse libremente dentro del tejido.

En algunas especies de *Ludwigia* (Onagráceas) se origina a partir del felógeno del periciclo. En *L. peruviana*, por ej., el felógeno inicial produce, por medio de divisiones periclinales, capas de pequeñas celdas compactas; subsecuentemente en intervalos alrededor de cada capa, algunas células se elongan rápidamente en dirección radial, empujando hacia afuera las capas externas a ellas y creando cámaras de aire paralelas al eje.

Un tejido similar que surge del felógeno cortical se encuentra en *Mimosa pigra*, sobre cuyos tallos sumergidos puede darse como una vaina uniforme o como abultamientos en forma de vesículas alrededor de los nudos.

Las células aerenquimáticas se diferencian de las de corcho en que tienen paredes celulósicas no suberosas y revestimiento citoplasmático. Estas y otras observaciones del reemplazo del corcho por aerénquima y la hipertrofia del tejido lenticelar en partes

sumergidas de tallos emergentes, sostienen la idea que el aerénquima es la respuesta del felógeno normal a la inmersión prolongada.

Dado que los órganos que poseen aerénquima a menudo carecen de un sistema lagunar primario extensivo, este tejido secundario puede almacenar oxígeno, además de ayudar a la flotación.

Existiría una relación entre la capacidad de algunas plantas para desarrollar aerénquima y su posibilidad para dominar los pantanos. La generación del aerénquima sería inducido por la deficiencia de oxígeno en el agua, a través de hormonas que acelerarían la producción de parénquima aerífero (Jackson, 1990).

La función del aerénquima también se relacionaría con la posibilidad que temporariamente se diluyan en la fase gaseosa compuestos tóxicos (etanol, acetaldehído) que se forman en las raíces como consecuencia del metabolismo anaeróbico. Hay evidencias de la circulación de gases a través del aerénquima, a través de gradientes termomóticos en las plantas acuáticas (Crawford, 1992).

### ➤ Intercambio gaseoso

Los problemas que deben resolver los hidrófitos para cumplir con sus funciones metabólicas, incluyendo asimilación y respiración, difieren ampliamente de los vegetales de vida terrestre. En vez de estar rodeados de aire atmosférico, pasan su vida en agua, teniendo sólo una muy baja concentración de oxígeno disuelto en el agua.

Según Crawford (1992), la disponibilidad de oxígeno constituye un poderoso factor de selección en los vegetales, especialmente en el medio acuático. Parece confirmarlo el hecho que sólo el 4 % de las dicotiledóneas sean acuáticas, en tanto que el 33 % de las monocotiledóneas viven en el agua (Arber, 1920).

Las estructura anatómica más simplificada y la mayor plasticidad morfoanatómica permitirían la permanencia de las plantas en cuerpos de agua y pantanos con valores muy bajos de oxígeno disuelto.

Algunas monocotiledóneas pueden germinar en condiciones de hipoxia o de anoxia: *Oriza sativa* (Alpi y Beevers, 1983); *Zizania acuatica* (Campiranon y Koukkari, 1977) y varias especies de *Echinochloa* (Crawford, *op. cit.*).

Muchas plantas de las planicies inundables soportan largos periodos de suelo inundado, pero requieren suelo emergido para germinar, como ocurre con *Tessaria integrifolia*, *Cecropia pachystachya* y otras que, en el estado adulto presentan raíces adventicias adaptadas o neumatóforos para capturar oxígeno.

La saturación de oxígeno depende de varios factores: temperatura, altitud, concentración de materia orgánica en agua y otros.

En los ambientes próximos al nivel del mar, en ambientes tropicales, es frecuente encontrar la siguiente relación:

Temperatura (°C)	Saturación (mg/l)
8	11,9
12	10,8
16	9,9
20	9,2
24	8,5
28	7,9
32	7,4

Sin embargo, esta relación se obtiene en cuerpos de agua situados a nivel del mar, con 760 mm Hg de presión atmosférica. Para lagos de altura la saturación de oxígeno tiene valores inferiores; a 1637 m de altura (presión = 623 mm Hg) los valores de saturación deberían multiplicarse por un factor de 0,82.

La elevada concentración de materia orgánica en muchos ambientes tropicales (COD  $\geq$  a 50 mg/OD/L) determina el rápido agotamiento de oxígeno en el agua. Es decir, que la toma, transporte y almacenaje de oxígeno en los hidrófitos justifica en gran medida la presencia de estructuras especializadas en las plantas.

Las adaptaciones morfológicas de las hojas, tallos y algunos pecíolos sumergidos, que tienden al adelgazamiento de las hojas hasta un grosor de 1 a 3 capas de células, el menor desarrollo de la cutícula y la eliminación del mesófilo, apareciendo una gran densidad de cloroplastos en las células epidérmicas, favorecen el intercambio de gases en ausencia de estomas. El xilema está muy reducido y los enormes espacios intercelulares de las hojas, tallos y pecíolos facilitan la rapidez de la difusión interna.

Las raíces de las palmeras que crecen en el valle de inundación de los grandes ríos tienen debajo de la rizodermis una hipodermis esclerenquimática protectora y el córtex está completamente diferenciado en aerénquima con grandes cámaras, para favorecer la oxigenación (Schluter *et al.*, 1993).

Varias Onagraceae tienen raíces temporarias que se forman en el período de inmersión, llamadas neumatóforos (*Ludwigia peploides*; *Jussiaea uruguayensis*). Los neumatóforos están situados en los nudos del tallo, próximos a la superficie del agua, tienen color blanco, son esponjosos de consistencia blanda. Cubierta por una capa de células, la estela es delgada y el córtex está formado por aerénquima con células alargadas dispuestas en capas concéntricas. La epidermis tiene poros llamados neumatodos por los que el aire de la superficie del agua ingresa a la planta y difunde a través de los espacios intercelulares (Ellmore, 1981).

La mayor resistencia que presenta el agua a la difusión de dióxido de carbono con respecto al aire y la presencia de enormes lagunas gaseosas internas en hidrófitos sumergidos probablemente retardan la salida de CO<sub>2</sub> y facilitan su refijación independientemente de la presencia o ausencia del sistema fotosintético C<sub>4</sub>.

No hay duda que la evolución de un extenso sistema lagunar interno en las angiospermas sumergidas constituye un conjunto de adaptaciones morfológicas y fisiológicas relacionadas con la eficiencia en la utilización de gases, disponibilidad de luz, plasticidad con respecto a los movimientos del agua, etc.

A causa de la escasez de oxígeno ninguna planta puede tener éxito en el medio acuático si no obtiene un adecuado suministro de oxígeno y está habilitada a sobrevivir temporariamente con bajas concentraciones. De allí que el aerénquima constituye un elemento vital del metabolismo gaseoso, comportándose como tejido de almacenamiento y transporte gaseoso.

De alguna manera, la disponibilidad de oxígeno en el medio acuático y su variabilidad temporal, permiten inferir sobre la probabilidad que determinadas bioformas colonicen un lago o bañado.

### ➤ Floración y polinización

La mayoría de las plantas acuáticas cuenta con los medios reproductivos de las terrestres, elevando sus flores por encima de la superficie del agua, para la polinización entomófila o anemófila.

En las plantas sumergidas, la gran mayoría requiere de polinización aérea. Con ello, en el período previo a la floración, se produce un significativo aumento de la proporción de aerénquima en el extremo de los tallos de plantas como en *Cabomba caroliniana*, *Egeria* spp. y varias especies del género *Potamogeton*. Luego las flores emergen sobre la superficie del agua, permitiendo la polinización entomófila o anemófila.

Algunas especies del género *Utricularia* desarrollan "flotadores" a manera de roseta que permiten sustentar el pedúnculo floral sobre la superficie del agua, asegurando la emergencia de las flores (Cabrera, 1964).

Unas pocas pueden polinizar bajo el agua (como *Vallisneria* sp.) y tienen polinización hidrófila. En algunas plantas (*Amphibolis* sp.) las flores masculinas están sumergidas pero los estigmas flotan; en algunas especies de *Potamogeton* y de *Ceratophyllum* las flores masculinas y femeninas están sumergidas.

El polen en estos casos es filamentoso, pegajoso flexible, lo que le confiere la posibilidad de agruparse en bolas o hilos facilitando la adherencia a los estigmas.

El conocimiento de la biología de las plantas acuáticas y palustres es un paso obligado para quien tenga la necesidad de interpretar los procesos de ecesis y la dinámica de la vegetación en lagos de embalse.

Finalmente, las plantas acuáticas que viven en el área de estudio pueden considerarse de nicho amplio o euritípicas, en razón que pueden colonizar un amplio rango de condiciones ambientales.



PLANTEO

## CAPÍTULO II

CONTEXTO CONCEPTUAL



## II.1. EL ANÁLISIS DE SISTEMAS COMO HERRAMIENTA

El conocimiento de los sistemas ecológicos, provee la base para su manejo. A su vez, el manejo implica la posibilidad de reconocer los estados posibles del universo que se analiza y establecer en qué medida los mismos pueden ser modificados sin producir una modificación indeseable en la estabilidad del sistema.

A partir de la *Teoría General de Sistemas* propuesta por Bertalanfy a comienzos del siglo XX, se modificó la perspectiva científica, desplazándose desde el análisis e inventario de la sustancia inherente, de los elementos, las cualidades y propiedades, hacia la organización de los mismos, independientemente de la sustancia que los compone.

La física clásica no pudo dar respuesta al problema de la complejidad organizada y los primeros conceptos de esta nueva línea aparecen asociados en la dirección del holismo orgánico de la biología, con procedimientos que diferían sustancialmente de los de la física, sobre todo en lo que hace a dos cuestiones, la explicación teleológica y la utilización exhaustiva de la clasificación y la categorización.

Aunque la biología y la física actualmente tienen muchos puntos de contacto, los métodos de la biología ofrecen mayores posibilidades de estudio de la complejidad organizada o reunión de entidades interconectadas por una red compleja de procesos (Buckley, 1982).

Se puede distinguir: a) la simplicidad organizada o complejo de componentes relativamente invariables, vinculados por una secuencia rigurosa o una aditividad lineal, sin circuitos cerrados en la cadena causal y b) la complejidad caótica, caracterizada por un gran número de componentes que no necesitan identificarse específicamente y cuyas interacciones pueden describirse en términos de gradientes, como procesos continuos o, en términos de cantidades.

Según Buckley (1982), en los niveles superiores los procesos mediadores son cada vez más autónomos y cumplen las siguientes operaciones: adaptación del sistema en forma temporaria a las contingencias externas, orientación del sistema hacia medios más armónicos con él y reorganización permanente del sistema en lo que hace a sus aspectos adaptativos. Este autor evita el uso del concepto de sistemas autorregulados, porque generalmente se abusa de él asignando a los sistemas una excesiva independencia de los factores o presiones de contorno. Por esta razón utiliza dos conceptos menos comprometidos como son los de *morfostasis* y *morfogénesis* de los sistemas.

*Morfostasis* comprende aquellos procesos de intercambio complejo entre el sistema y el medio, tendiente a conservar el estado del sistema en un momento dado, es la capacidad de un sistema de mantener su condición a pesar de los estímulos externos. Podría intuirse como la resistencia del sistema ante los factores externos a él en un momento y entorno geográfico dado.

*Morfogénesis*, comprende los mecanismos que inducen a modificar el estado del sistema.

La homeostasis en los organismos puede ser un ejemplo de morfostasis, en tanto que la evolución biológica y el aprendizaje de los seres humanos, pueden ser ejemplos de morfogénesis.

La morfostasis puede relacionarse directamente a los procesos de retroalimentación negativa, en tanto la morfogénesis a la retroalimentación positiva en los sistemas naturales.

La percepción de estos procesos, individualmente resulta clara, no así a escala del sistema como un todo, desde que un individuo tiene limitaciones para captar la información contenida en un sistema natural y, más aún, de su evolución, en forma directa.

Los sistemas biológicos presentan aparentes paradojas, como fuera analizado por Maruyama (1963), dado que el pequeño volumen de información contenido en los genes no podría explicar detalladamente la estructura y funcionamiento de un organismo adulto. El problema se resuelve si se considera que los genes no portan toda la información, sino que llevan consigo un conjunto de reglas para generar la información, como señala Buckley (1982). Estas reglas especifican la dirección general del proceso, en el ambiente inmediato y las interacciones consecuentes, organizan los “detalles” en un individuo adulto. Aunque el proceso total es determinista, no es necesaria la especificación de las condiciones iniciales del proceso. La magnitud de la *información* que caracteriza al estado final es mucho mayor que la contenida en las reglas generadoras y en los estados iniciales, como producto de las interacciones entre ambos.

La explicación de los procesos morfogénicos dada por Maruyama (1963) ha señalado un nuevo paradigma de los sistemas complejos, toda vez que explica los mecanismos de la evolución de la organización de los sistemas y también porque establece la posibilidad que la organización de ellos pueda ser caracterizable con el método científico.

En estas nuevas concepciones el ambiente es un conjunto o reunión de elementos interactuantes, de estados o de hechos más o menos diferenciables, en términos de relaciones, o de sus propiedades espaciales o temporales. Estas diferencias son englobadas en el vocablo *variedad*.

Las relaciones relativamente poco cambiantes, de tipo causal en el sentido espacial o temporal, entre los elementos o hechos se denominan *constricción*. Contrariamente, cuando un estado del sistema puede asociarse a cualquier otro, se le llama *caos*. En términos generales los ecosistemas son constrictivos, si bien algunos procesos se vuelven temporalmente caóticos. Por ejemplo, la fluctuación hidrométrica de un río en una serie secular afecta una función de tipo recurrente, que se mueve en un entorno relativamente predecible. Sin embargo, dentro de esa serie, existen peridiogramas, como aquellos que caracterizan a las grandes inundaciones, que tienen comportamiento caótico (Neiff y Cabral Cruz, en preparación).

Si un sistema adaptativo, por su organización interna, adquiere la posibilidad de discriminar y modificar la variedad ambiental y sus constricciones y, a la vez, responder a ellos, se dice que el sistema ha asimilado a su organización parte de la variedad y las constricciones ambientales. Cualquiera sea la naturaleza, un sistema adaptativo de las características antes señaladas tendrá:

- Cierta nivel de plasticidad o tensión respecto de su medio.
- Mecanismos que aporten variedad, como fuente potencial de variabilidad adaptativa.
- Posibilidad de operar selectivamente para discriminar aquellas variaciones más eficientes en términos ambientales.
- Disposición a propagar o reproducir los *estados más exitosos* del sistema.

Las concepciones tradicionales caracterizan a las relaciones causales como vínculos simples y hoy se conoce que existen otros tipos de interacciones en la dinámica del desarrollo, el mantenimiento o el cambio de los sistemas. La clase de relación que aparece

con frecuencia creciente es la denominada *función escalonada*, la cual implica que una variable no tiene efecto apreciable sobre los estados del sistema mientras su valor no aumente o disminuya en determinado valor mínimo. Es posible entonces, que los resultados no muestren relaciones significativas, aunque las mismas existan.

En oportunidades se producen *efectos de amortiguación* que retardan los efectos de las variables hasta alcanzar cierto punto posterior en el proceso. Ambas funciones generan muchos problemas en la interpretación de las relaciones entre causas y estados de un sistema y, hasta pueden inducir a interpretaciones –estadísticamente válidas– pero que no representan al funcionamiento del sistema en una serie de tiempo.

En la interpretación de los sistemas, si bien se admite la existencia de múltiples variables, es posible jerarquizar las variables clave o “*factores clave*” en el sentido de Odum (1972), que son aquellas más efectivas.

Las relaciones entre variables, se pueden conceptualizar según la idea de Buckley (1982):

- *Relaciones causales tradicionales*, en las que un fenómeno dado, está relacionado con fenómenos anteriores o causas, mediante nexos de una sola vía.
- *Teleología o causa final*, cuando un hecho se analiza por su relación con hechos o consecuencias futuras.
- *Relaciones recíprocas o mutuas* cuando no hay una causa y un efecto en el sentido tradicional, sino que ambas son, alternativamente causa o efecto, debido a que cada uno condiciona al otro. Este tipo de relaciones constituye la sustancia del análisis exhaustivo de los sistemas naturales.
- *Cadenas causales circulares* (pseudoretroalimentación), cuando el efecto de una variable, o hecho, influye directamente sobre el hecho original mediante una o varias consecuencias, hechos o variables de carácter intermedio. Estas cadenas son frecuentes en el funcionamiento de los sistemas autorregulados.
- *Circuitos de retroalimentación*, en los que se hallan parámetros internos que operan en concordancia con señales o símbolos representativos de ciertos estados relacionados con la meta final.

La explicación al problema de la causalidad puede encontrarse en los conceptos desarrollados por la teoría general de sistemas, ya que este movimiento amplía significativamente la perspectiva del análisis de causalidad, como lo señalara Buckley (1982).

La simplificación absoluta de “*todo lo que ocurre tiene una causa*” o “*a igualdad de causas, igualdad de efectos...*”, o: “*las diferencias en los efectos responden a diferencias en las causas*” puede modificarse a partir de los conceptos de *equifinalidad* y de *multifuncionalidad*, mediante las cuales, condiciones iniciales diferentes producen efectos finales similares o, en condiciones iniciales similares pueden producirse efectos finales diferentes.

El análisis tradicionalista de la causalidad como función biyectiva, ha sido poco eficaz para el tratamiento de fenómenos tales como la emergencia, el propósito, la autorregulación y la adaptación, por ejemplo.

Intentando relacionar cada una de las formas de vínculos entre variables o tipos de causalidad, con las clases de modelos desarrollados por Buckley se encuentra que los *modelos mecánicos o de equilibrio* asumen la causalidad en la concepción tradicional, es

decir como nexo causal de una sola vía. Los *modelos organísmicos u homeostáticos* conciben partes del sistema conectados a través de causas finales, cadenas causales circulares y circuitos de pseudoretroalimentación; en tanto que los *modelos procesales o de sistemas complejos* suponen sistemas cuyos elementos se regulan por medio de verdaderos circuitos de retroalimentación.

Para Bertalanfy (1991) y para Simon (1979) los sistemas tienen cuatro propiedades esenciales: jerarquía, cuasidescomponibilidad, historia o evolución y descripción.

La jerarquía alude a las relaciones entre suprasistema, sistema y subsistemas, como vínculo jerárquico mediante el cual, cada uno de los sistemas inferiores tiene relaciones de subordinación con el sistema mayor. En este caso, el radio de control de un sistema o cantidad de relaciones con los subsistemas que dependen de él, es muy bajo.

La cuasidescomponibilidad significa que los sistemas no pueden descomponerse completamente en subsistemas menores. Si fueran totalmente descomponibles, no integrarían un verdadero sistema. Esto es así porque, a medida que transcurre el tiempo, las interrelaciones dentro del sistema se afianzan en detrimento de la independencia de los componentes del sistema.

La evolución implica aceptar que el sistema tiene un devenir, que ha transcurrido en fases y, que estas fases transitan hacia una complejidad, generalmente creciente.

Todas estas consideraciones de la concepción sistémica permiten un análisis de los fenómenos –en general– desde dimensiones nuevas de tipo funcional, que representan un aporte científico a su mejor comprensión.

La teoría de sistemas ha sido útil para interpretar los fenómenos biológicos y, especialmente, algunos sobre los cuales existieron controversias durante siglos.

Las explicaciones sobre fenómenos biológicos siguieron primeramente un proceso inicial precausal, que fueron seguidas por explicaciones causales simples por recurso al mecanismo y al papel desempeñado por el azar y, finalmente, las explicaciones por interacciones reguladoras, como lo señaló Piaget (1990).

Se denomina *precausal* a toda explicación que no es sino conceptual y que no puede ser apoyada en cálculos matemáticos ni en verificaciones experimentales sustentadas en mediciones de parámetros o descriptores del proceso.

El desarrollo científico de la biología, llevó al uso de los modelos desarrollados por la física para la explicación causal de los fenómenos, como lo hizo Descartes, aunque su explicación física de todos los fenómenos biológicos produjo una explicación mecanicista de los mismos. El conflicto que surge desde este enfoque es que la interpretación mecanicista es un producto de la inteligencia enfrentada a problemas relativamente más sencillos que los de la vida. En esta perspectiva, la vida pierde su unidad funcional y la causalidad orgánica se dispersa en una enorme secuencia de procesos causales que, suelen presentarse como independientes e interferidos entre sí. El mecanicismo propuso la figura del azar para resolver las interferencias y que fue usado tanto para dar respuesta al mutacionismo como a la selección biológica, llegando incluso, a enfoques estocásticos como explicación de la causalidad.

La causalidad evolucionó hacia la idea general de organización en el sentido de transformaciones que se generan mutuamente dentro de un orden cíclico, a diferencia de la linealidad simple que existía hasta aquí. Fue el embrión de los sistemas autorreguladores.

La explicación de la causalidad fue el motor que impulsó el desarrollo de los modelos de funcionamiento de los sistemas, habiéndose desarrollado diferentes

concepciones basadas en el uso de herramientas de explicación muy distintas (matemáticas, físicas, biológicas) pero también en la función misma de los modelos.

Para Ladriere (1978) un modelo es una construcción abstracta, una aproximación esquemática e idealizada del campo concreto y cuya estructura es suficientemente simple para poder ser descrita por los recursos conceptuales existentes. Para Buckley (1982), el modelo es un tipo especial de sistema donde se observa lo que las leyes prescriben que debería acontecer en un proceso. Si el modelo se asimila al sistema, la explicación tiene base ontológica. Si la explicación se asimila a un esquema conceptual, que refiere a su vez a un sistema, se vuelve en última instancia, a la ontología subyacente a cualquier explicación, como lo concibe Ladriere.

En esta tesis, toda vez que se haga referencia a *modelo* será con el sentido dado por Ladriere, es decir, como una explicación previa de la realidad. En algunos modelos como el que explica la posible existencia de plantas sumergidas según el coeficiente de extinción de la luz, se partirá de aceptar una “ley” generada a partir de situaciones suficientemente conocidas en otras partes del mundo, para prever una situación hipotética a futuro en el embalse de Yaciretá. Sin embargo, este modelo es presentado con sentido explicativo y no como expresivo de finalidad, toda vez que se reconoce la multiplicidad de factores abióticos y bióticos actuantes. Esta posición es coherente con la postulación de Piaget (1990) que señala las ventajas del enfoque teleonómico de la cibernética para lograr una explicación causal de los procesos, superando a la *finalidad* como objetivo.

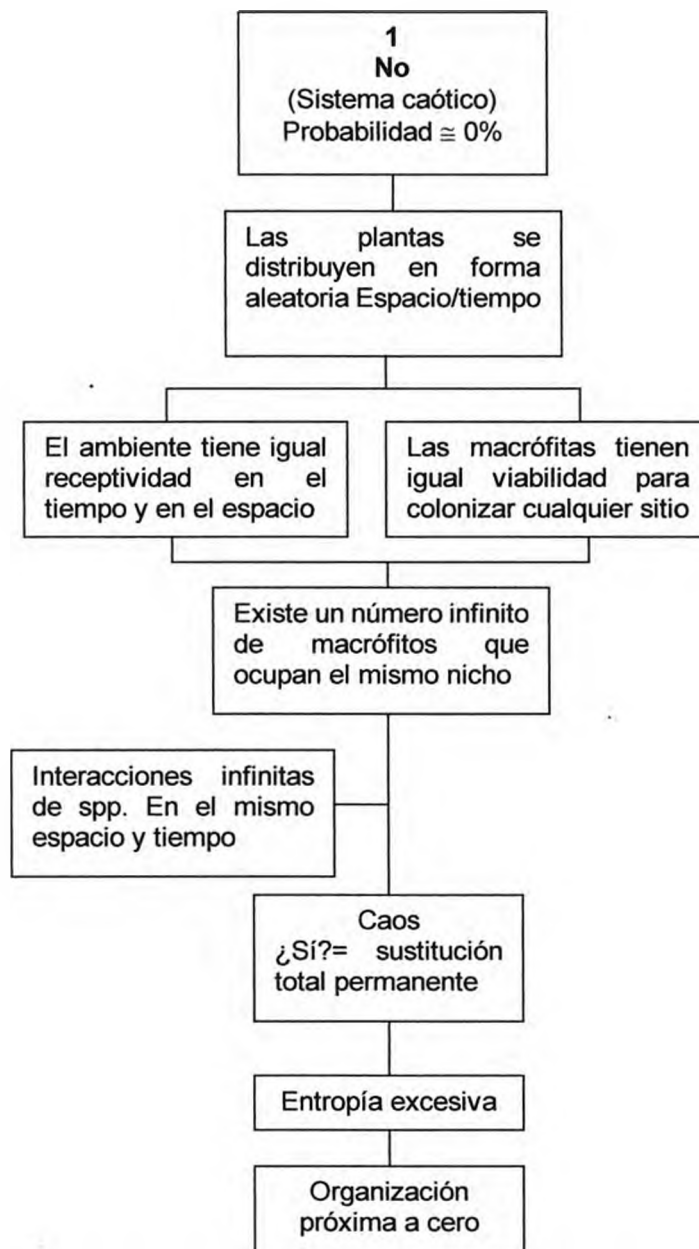
Los escenarios futuros que preveen la posible presencia de vegetación en el embalse, están apoyados también en el conocimiento empírico previo, que es uno de los sustentos del conocimiento científico. Sin embargo, “...las hipótesis científicas sólo pueden ser aceptadas contingentemente, ya que su verdad nunca puede ser concluyentemente establecida. Esto no significa que tengamos el mismo grado de confianza en todas las hipótesis que no han sido aún refutadas. De una hipótesis que ha pasado por muchas contrastaciones empíricas se puede decir que está “probada” o “corroborada”, como lo expresaran Ruiz y Ayala (1998).

Es decir que la verdad científica es siempre una contingencia, porque está atada por un lado a la base experimental que tenga y por otro, al consenso que logre entre las personas que, se supone con capacidad de discernimiento. Ambas son siempre incompletas e insignificantes ante la multiplicidad fenomenológica del universo.

## II.2. PRESENTACIÓN DE HIPÓTESIS

En esta tesis la dificultad trasciende del análisis de un sistema adaptativo muy dinámico, pues se intenta prever estados futuros de un sistema nuevo (embalse), escasamente conocido, a partir del conocimiento de la vegetación como descriptor principal y del ajuste entre las variables que determinan la distribución y abundancia de la misma. Se plantea la utilidad de la descripción funcional del sistema, para prever escenarios hipotéticos que podría tener la vegetación en los próximos veinte años.

La investigación desarrollada se sitúa entre dos extremos individualmente poco posibles (Figs. 3 y 4):



**Figura 3:** Esquema de bloques de la **Hipótesis 1:** existirían múltiples combinaciones aleatorias entre las plantas y su ambiente: *“imposible prever la vegetación del embalse”*

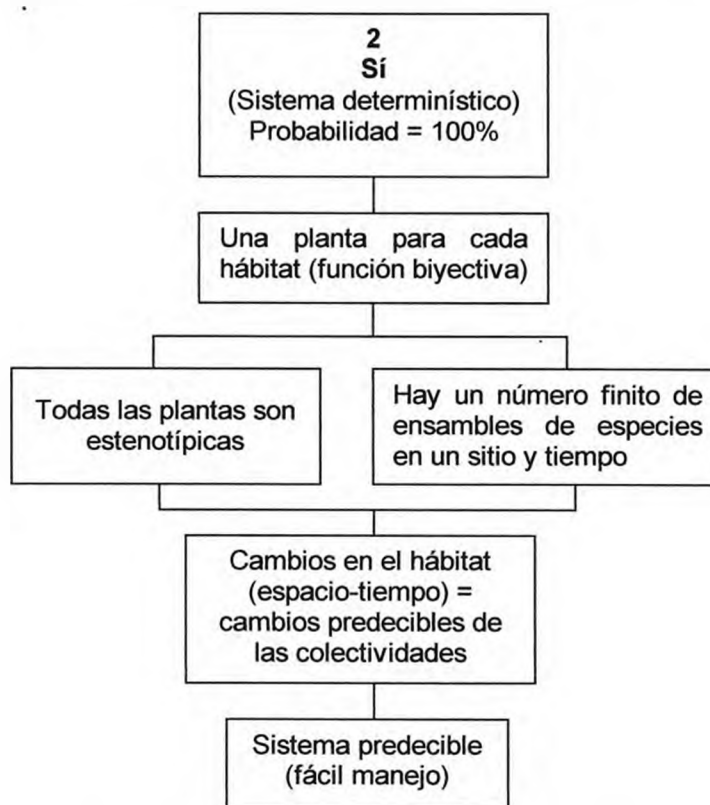
Esta hipótesis parte del absurdo, toda vez que resulta conocido que las plantas necesitan determinadas condiciones para multiplicarse, crecer y afianzarse en un territorio durante un tiempo dado.

Si se postulara que un número infinito de plantas puede colonizar el mismo sitio, habría que asumir la posibilidad de infinitas interacciones entre plantas, lo que es virtualmente imposible, ya que la energía que circula a través de un sistema ecológico es limitada y en razón que la entropía no puede superar los procesos centrales sin abatimiento del sistema.

Este supuesto de combinatorias múltiples entre los elementos del sistema, implicaría una sustitución permanente de plantas con funciones de tipo caótico que no se han informado hasta el presente para ningún sistema natural.

Por definición, estos sistemas tienen un entorno de condiciones ambientales y ensambles de elementos bióticos que se mantienen en ajuste constante. En tanto los flujos de energía y de materiales se mantengan en un contexto de variabilidad, predominan los procesos de organización y de autoregulación dentro del sistema.

Por estos motivos un número, difícil de definir con certeza, pero tampoco infinito de plantas, puede colonizar un ambiente en un espacio y tiempo dado, debiéndose descartar *a priori* esta hipótesis.



**Figura 4:** Esquema de bloques de la **Hipótesis 2:** dependencia absoluta de las plantas respecto de la magnitud que alcanzan los factores ambientales en cada sitio: “*el sistema es predecible*”.

Lo que se representa en la Fig. 4 sería un absurdo, porque las plantas tienen amplia plasticidad ecológica (euritipia) que les permite vivir en diversas condiciones ambientales y, con esto, no se encuentran constreñidas a un determinado sitio o hábitat. La mayoría de las plantas y, las acuáticas especialmente, tienen un amplio espectro de hábitat porque su historia evolutiva las llevó desde el Mar a la Tierra y desde allí, habrían colonizado las aguas dulces continentales (Sculthorpe, 1971).

En otro sentido, los variados mecanismos de dispersión, la existencia de propágulos viables y otras condiciones bioecológicas determinan que exista aleatoriedad combinatoria para una misma configuración ambiental. Si bien unas plantas pueden ser encontradas frecuentemente junto a otras (basamento conceptual de la sociología vegetal), Gleason

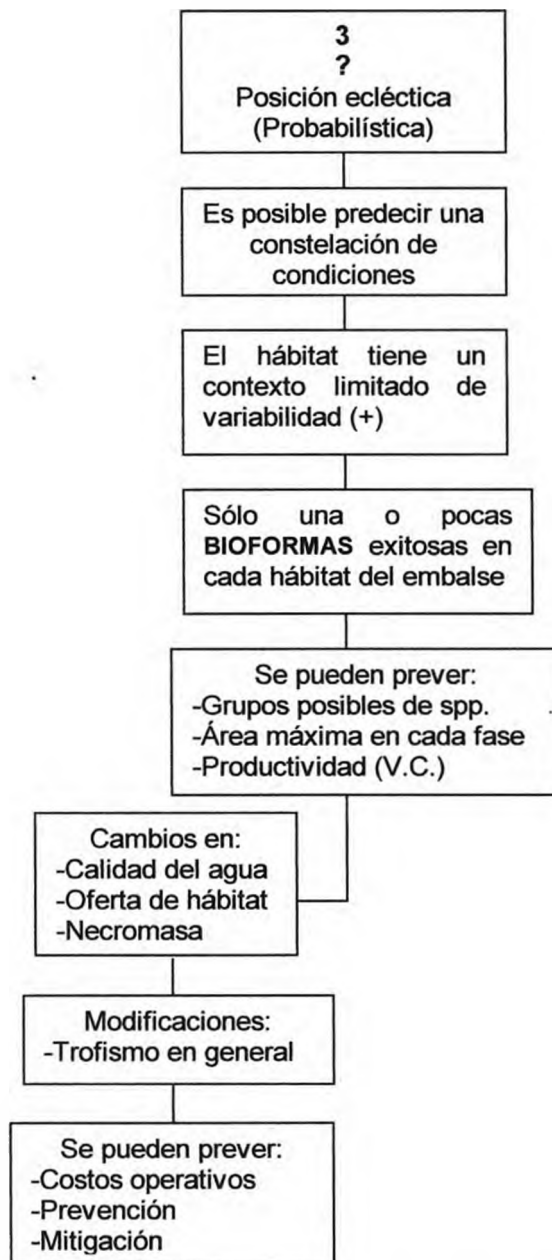
(1926) y muchos autores con posterioridad a él, demostraron que las poblaciones se distribuyen individualmente en los gradientes ambientales y que una u otra especie puede estar presente a condición que haya cierto contexto ambiental que permita su subsistencia.

La persistencia de cada planta en un sitio tiene un tiempo finito y dependerá de factores ambientales (externos) y de condiciones endógenas (ciclo vital, por ej). Algunas especies que viven en el área de estudio, como las tacuaras del género *Guadua*, distribuyen sus poblaciones en paisajes que tienen una configuración característica de días de suelo inundado y emergente. Sin embargo, tienen ritmos endógenos anuales que condicionan el crecimiento y ritmos endógenos treintenales de floración.

Lo expresado presenta la complejidad causal en la distribución de los organismos y las constricciones ambientales. Difícilmente la causalidad pueda expresarse por funciones biyectivas propias de la causalidad mecanicista ya comentada. El reconocimiento de la causación múltiple en sistemas adaptativos lleva a descartar también la hipótesis 2 presentada.

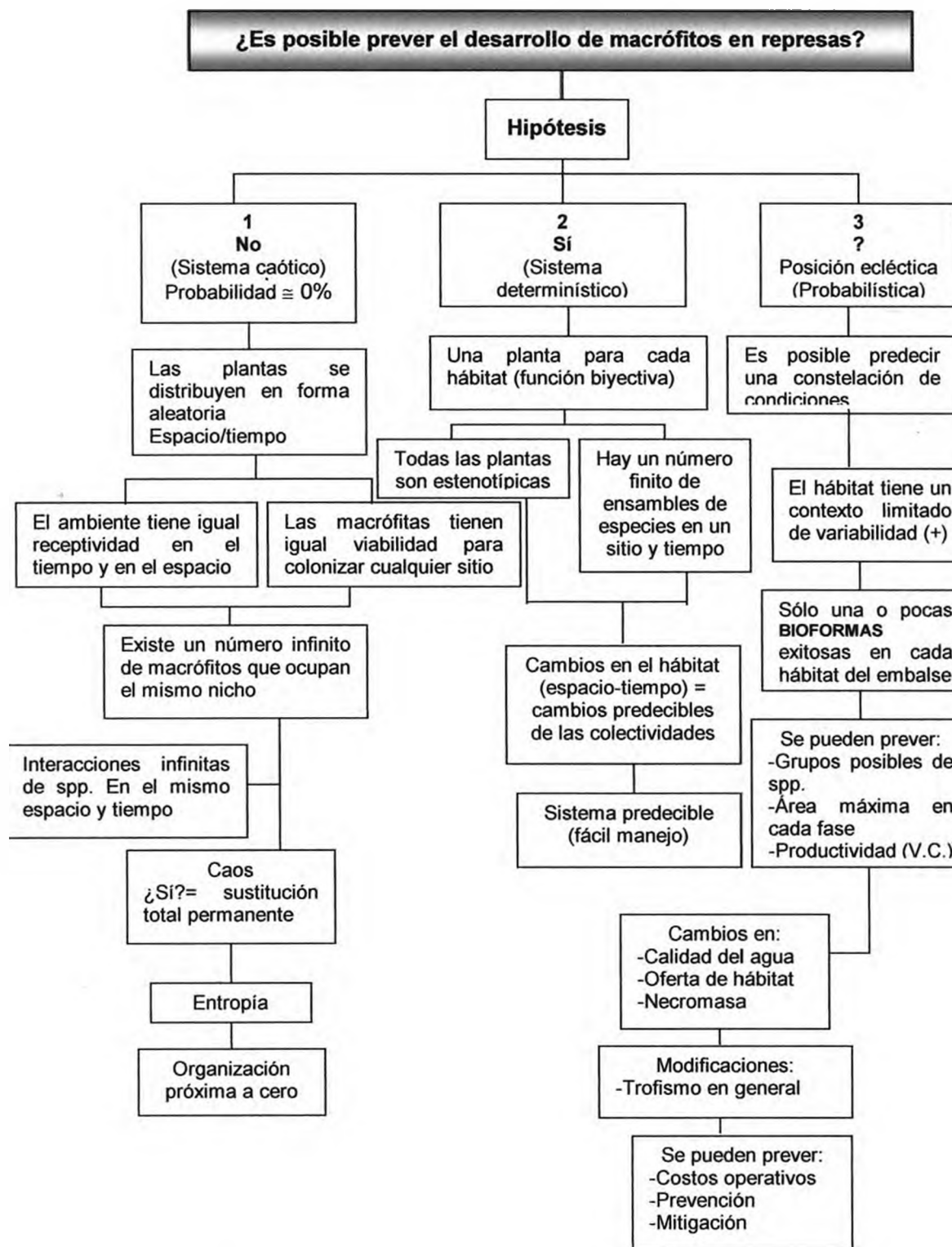
Esta tesis propone un enfoque ecléctico (Fig. 5) entre ambos extremos, en el que no todo es aleatorio (lo que significa reafirmar la existencia de patrones de distribución y abundancia) y no todo es determinístico, por cuanto las interacciones bióticas y procesos que ocurren en series largas de tiempo, como la evolución, determinan posibilidades limitadas de predecir "escenarios futuros" en la estructura y funcionamiento de sistemas de alta variabilidad como son los ecosistemas fluviales.





**Figura 5:** Esquema de bloques de la **Hipótesis 3:** *pueden preverse las tendencias en la organización de la vegetación del embalse Yaciretá.*

La hipótesis central resultante (Fig. 6) es: *puede preverse la colonización de la vegetación acuática en un embalse, en tanto se acepte como condición del modelo que tanto la vegetación como los factores del medio, han de guardar correspondencia armónica respecto al estado conocido.* En otras palabras, reconocer que cualquier "predicción" en ecología es, en realidad una "post-dicción" que parte de lo que se conoce.



**Figura 6:** Esquema de bloques de la hipótesis central

### II.3. ENFOQUE CONCEPTUAL DE LA TESIS

Este estudio tiene tres componentes que ocupan la primera línea de bloques de la Fig. 7.

7. El conocimiento de la vegetación previa al embalse Yaciretá, en el tramo del río a ser embalsado y, en el tramo de, aproximadamente, 200 km aguas arriba y aguas abajo del embalse, incluyendo el curso, las lagunas y bañados de la planicie inundable, permite caracterizar la complejidad biótica existente antes del disturbio, las especies que integran la vegetación fluvial, la distribución y abundancia de las poblaciones vegetales en distintos gradientes ambientales y aspectos como la tasa de incremento poblacional, que resultan de mucho interés para prever el período de tiempo en que las plantas podrían ocupar determinado sector del embalse.

Otro bloque de información está destinado a establecer los requerimientos ambientales de las plantas más conspicuas del área antes mencionada, para seleccionar qué especies son las que tendrían mayor probabilidad de ocupar el lago del embalse, en distintas áreas del mismo.

El tercer bloque de información (Fig. 7), está destinado al estudio de las condiciones propias del embalse, a través de los parámetros físicos y químicos del hábitat, especialmente de aquellos atributos que pueden condicionar la presencia, distribución y abundancia de las plantas.

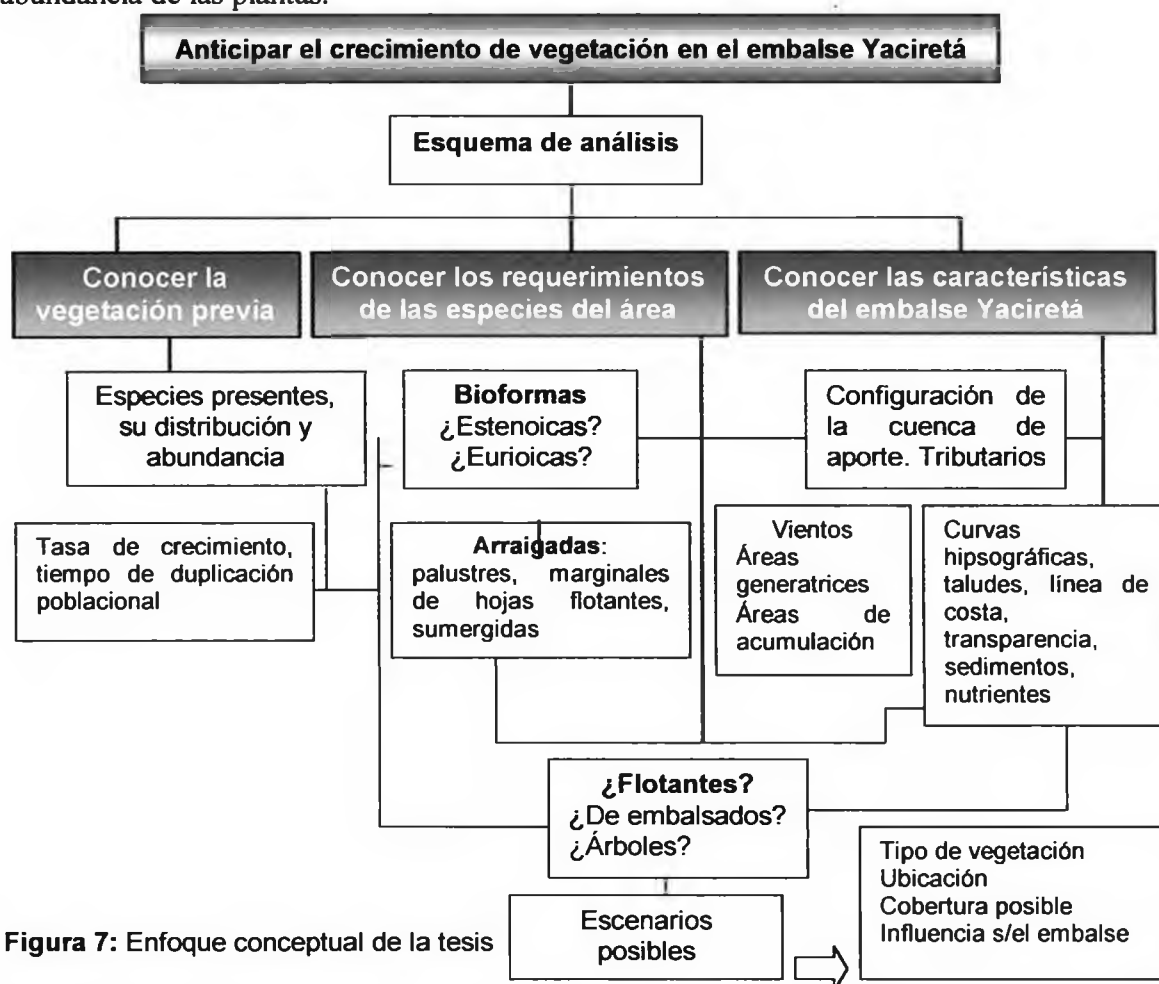


Figura 7: Enfoque conceptual de la tesis

## II.4. REVISIÓN DE LOS FACTORES CONDICIONANTES

La colonización de los embalses por plantas acuáticas y su desarrollo masivo depende de muchos factores, pero los que se mencionan seguidamente, pueden considerarse como los más relevantes.

- **Contexto: posición en la cuenca**

Los embalses situados en el tramo bajo de un río, tienen generalmente mayor posibilidad de ser colonizados por plantas que aquellos construidos en la alta cuenca del mismo río. Esto se debe al efecto de transporte que tienen los ríos (nutrientes, sedimentos suspendidos, semillas, plantas).

En tal sentido, el número de afluentes situados aguas arriba de un embalse, también aumenta la probabilidad de desarrollo de plantas, especialmente flotantes libres, en un embalse.

- **Alteración del paisaje de la cuenca**

El desarrollo urbano y rural de una cuenca, aumentan la posibilidad de desarrollo de plantas acuáticas en un embalse, debido al aporte de nutrientes como fósforo y nitrógeno, proveniente de las descargas de las ciudades o de la remoción de suelos y agregado de nutrientes en los cultivos del área rural. Algunas excepciones, como el desarrollo de plantaciones forestales certificadas, pueden excluirse como factores de riesgo a este fin.

- **Funcionamiento Hidrológico**

El tiempo de residencia del agua en un embalse es una expresión de la tasa de renovación del agua y de la magnitud de los intercambios en relación con el volumen contenido en el vaso del embalse. Este intercambio de agua proveniente de la cuenca alta del embalse y de los tributarios que descargan directamente en él, representa ingresos de nutrientes que pueden potenciar el crecimiento de las plantas.

El régimen de pulsos o patrón de fluctuación temporal de la lámina de agua, es característico de cada ambiente de un río o humedal y constituye un factor clave para la presencia y abundancia de los organismos (Neiff, 1997), por el efecto mecánico de las fluctuaciones hidrométricas y por los movimientos horizontales de agua, que acompañan a los cambios hidrométricos.

- **Fisiografía**

La conformación de la cuenca de aporte es de mucha importancia para prever el régimen de fluctuación de un embalse. La declividad del terreno por el que escurren los afluentes, determina que el tiempo de concentración del agua sea mayor o menor y puede modificar también la cantidad de sedimentos transportados al lago.

- **Geomorfología y batimetría**

La inclinación del talud de los terrenos perimetrales, determina la extensión de la franja litoral del lago y el área en la que el batido del oleaje puede ser un factor condicionante. La extinción de la luz también se encuentra condicionada por la profundidad, por lo que la zona fótica en la que pueden vivir las plantas depende de la configuración batimétrica del vaso del lago.

- **Sinuosidad de la línea de costa**

Las escotaduras del borde del lago determinan áreas resguardadas del viento, que son propicias para el desarrollo de plantas acuáticas. Los embalses de bordes dendríticos generalmente son colonizados por un amplio espectro de bioformas de vegetación acuática. Es importante también la forma general del lago. Cuando más elongado sea el cuerpo principal y sus brazos, mayor posibilidad de desarrollo de plantas acuáticas tendrá, especialmente si existen curvaturas sobre el eje principal, que obstaculicen el libre recorrido de los vientos dominantes.

- **Régimen de vientos**

La frecuencia, orientación y velocidad del viento, determinan la existencia de áreas de generación de plantas acuáticas arraigadas o flotantes y, también áreas de acumulación en las que se forman bancos de materiales vivos y muertos que pueden dar origen a islotes flotantes, como se describe más adelante.

- **Calidad del agua**

La transparencia del agua y sus fluctuaciones estacionales pueden condicionar la fotosíntesis de las plantas acuáticas, especialmente de las sumergidas. El contenido de nutrientes, especialmente de nitrógeno y fósforo en el agua, suelen ser el factor controlante de la presencia de plantas acuáticas flotantes libres y sumergidas. El pH también es un indicador en el hábitat de las plantas. Las aguas de tendencia muy ácida o demasiado alcalina, pueden bloquear la absorción de algunos nutrientes.

- **Suelos**

En general las plantas acuáticas no son muy exigentes respecto del sustrato, aunque un número mayor de especies es encontrado como formas arraigadas en el fondo de lagos con sedimentos de textura mediana a fina, que tengan más de 1% de materia orgánica.

## **II.5. INDICADORES FUNCIONALES DE LA VEGETACIÓN**

Las características de la vegetación existente en el área de influencia del embalse (cuenca de los afluentes, planicie fluvial aguas arriba y aguas abajo del lago) son indicativos de la vegetación que potencialmente puede colonizar el lago. El número total de especies y el número de especies representado en cada bioforma de hidrófitos, indica la complejidad que puede alcanzar la vegetación y la posibilidad de colonizar distintos hábitat del embalse.

- **Frecuencia actual**

Los datos de campo tomados en el área de influencia del embalse durante más de dos décadas permiten tener una idea de la persistencia de determinadas especies y, a su vez, inferir sobre su tolerancia a las fluctuaciones ambientales.

- **Frecuencia esperada**

La frecuencia espectable refiere a la posibilidad que alguno de los elementos bióticos que crece actualmente en el área de influencia del embalse, colonice en alguno de los hábitats del mismo. Es una inferencia basada en criterio analógico y define el ensamble de especies que potencialmente pueden ocupar cada zona del embalse.

- **Tasa de crecimiento y productividad**

La velocidad con que las distintas plantas pueden colonizar un embalse, depende en gran medida de la tasa de crecimiento, especialmente en las plantas flotantes. El conocimiento del tiempo necesario para que una población duplique su tamaño, permite elaborar modelos sobre la ocupación del embalse por plantas flotantes libres.

- **Bioformas**

Cada especie de hidrófitos tiene uno o más *tipos funcionales* o formas de vida, que le permiten colonizar con éxito diferentes hábitats del embalse. Las plantas arraigadas sumergidas, por sus condiciones morfoanatómicas y fisiológicas se encuentran relegadas a la zona de aguas permanentes y viven, por lo común entre 2 y 5 metros de profundidad. Otras plantas, como *Ludwigia peploides* pueden vivir en un amplio rango de condiciones ambientales, habiendo desarrollado ecofenos que le permiten persistir en ambientes muy fluctuantes (Neiff, 1979).

- **Estacionalidad**

La mayoría de las plantas han ajustado sus funciones vitales, especialmente los procesos reproductivos, al clima local y/o a la época en que ocurren los períodos de aguas altas y de aguas bajas. Esto es más evidente para las plantas sumergidas.

- **Estatus sucesional**

Una especie puede tener poblaciones funcionalmente distintas en hábitat diferentes, que se encuentran en diferentes etapas sucesionales. *Typha latifolia*, por ejemplo, puede formar poblaciones pioneras sobre bancos de arena en el área litoral de lagunas y también colonizar los islotes flotantes formados por embalsados, o vivir en esteros de aguas semipermanentes. Otras plantas, como *Oxycaryum cubense*, sólo se encuentran como epífitos sobre otras plantas, en la etapa incipiente de formación de embalsados.

## II.6. OBJETIVOS

Este estudio fue motivado por la preocupación de prever los posibles efectos negativos de la proliferación masiva de plantas acuáticas en el embalse de Yaciretá, en cuenta de los problemas habidos en otras represas de clima cálido. Los antecedentes documentados, justifican la preocupación, puesto que a la fecha no existen procedimientos para prever la presencia de hidrófitos en estos lagos y tampoco se han desarrollado medios eficientes para su control. Los efectos que producen las plantas en los embalses, dependen del contexto de la cuenca, de los factores del hábitat y también de la calidad y cantidad de la vegetación colonizadora.

De acuerdo a los requerimientos de las distintas bioformas de plantas y de las nuevas condiciones del medio físico y químico del embalse, se analiza la posibilidad que se desarrollen macrófitos sumergidos, arraigados emergentes y flotantes libres conociendo las características morfométricas del embalse en distintas etapas de llenado, la transparencia del agua, los nutrientes y otros factores condicionantes de la presencia y abundancia de las plantas.

Se plantea la posibilidad de prever los posibles ensambles de plantas acuáticas en distintas zonas del embalse y en distintas etapas de su evolución, conociendo la dependencia de las plantas respecto de los factores y variables de estado del ambiente.



OBJETO DE  
ESTUDIO

## CAPÍTULO III

ÁREA DE ESTUDIO

### III.1. Ubicación

El estudio específico para prever la colonización del embalse Yaciretá, comenzó en 1994, un tiempo antes que se pusiera en marcha la primera turbina, cuando ya se había alcanzado la cota de 76 m.s.n.m., al comienzo del período conocido como *crítico* en muchos embalses. La fase final del llenado del embalse ocurrirá luego que se produzca un recrecimiento del nivel del agua hasta llegar a la cota de 83 m.s.n.m. Esta fase no tiene fecha cierta aún, pues depende de factores ambientales, económicos, socio-políticos.

Se partió de la posibilidad de utilizar el conocimiento ecológico de la vegetación preexistente en el tramo del Alto Paraná, en el que se erigió el embalse de Yaciretá (Fig. 8), como medio para prever el posible desarrollo de plantas acuáticas en las etapas futuras del embalse.

El río Paraná integra con el río Paraguay y el Uruguay la denominada Cuenca del Plata, que concentra a más de 95 millones de personas, de las cuales casi el 60% vive en Brasil; menos del 4% en Paraguay; algo más del 2% en Bolivia; el 30% en Argentina y algo más del 4% en Uruguay. Los dos últimos países reciben en mayor medida las transformaciones que ocurren en la alta Cuenca del Plata, dado que el sistema tiene una marcada vectorialidad en dirección norte-sur.



**Figura 8:** Ubicación de la cuenca del río Paraná en Sudamérica. La flecha indica el embalse Yaciretá.



No es casual que casi el 30% de la población de Brasil, el 77% de la población de la Argentina, el 100% de la población del Paraguay, el 94% de la de Uruguay y el 29% de la población de Bolivia estén concentradas en la Cuenca del Plata. Los ríos han sido ejes de la colonización histórica del subcontinente y hasta hoy son los escenarios de mayores transformaciones de los recursos naturales (Morello, 1994).

El Río Paraná, el más importante de este sistema, es el segundo río de Sudamérica por la longitud y extensión de su cuenca. Se forma en Brasil, por la confluencia de los ríos Paranaíba y Grande. Su cuenca abarca  $2,8 \cdot 10^6 \text{ km}^2$  e incluye toda la parte sud-central de Sudamérica, desde los Andes hasta la Sierra do Mar, cerca del Océano Atlántico. Su longitud aproximada es de 4.000 km, desde el planalto tropical brasileño hasta la boca del estuario del Plata, con rumbo general norte - sur, conduciendo agua, minerales disueltos y suspendidos, semillas, huevos, organismos y –en sentido amplio- *información*, a través de un gradiente latitudinal de casi veinte grados. Esto constituye una situación única en Sudamérica y explica la presencia de muchos organismos de linaje amazónico hasta el Delta de este río.

Aguas arriba de la represa de Yaciretá, la cuenca del Paraná es de  $1.500.000 \text{ km}^2$ , la mayor parte de la cual se encuentra en área tropical, por lo que la temperatura del agua fluctúa anualmente entre  $16^\circ\text{C}$  y  $32^\circ\text{C}$ .

El Paraná corre inicialmente sobre el escudo brasileño cristalino, de origen precámbrico. Aguas abajo su lecho está formado por rocas basálticas del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior y de las formaciones derivadas, corriendo encajonado en un cauce único y estrecho, con profundidad media de 35 m hasta la localidad de Corpus donde alcanza 1.500 m de ancho.

En esta porción el cauce es monocanalizado, de baja sinuosidad, predominantemente pedregoso con rápidos y cascadas, como lo eran los saltos del Guayrá, que quedaron cubiertos por el embalse de Itaipú, o los Saltos de Apipé que actualmente quedaron bajo las aguas del embalse Yaciretá.

Aparecen depósitos aluviales en las márgenes y paulatinamente se definen llanuras de inundación que alternan con sectores de costa más elevados, coincidentes con afloramientos basálticos. Desde allí, el curso se ensancha llegando a 2500 metros en Posadas, donde la profundidad es sólo cinco metros.

El lecho se torna arenoso, por la sedimentación de las areniscas de Botucatú, si bien algunas rocas basálticas afloran hasta la ciudad de Corrientes. El cauce se amplía hasta 30 km en la sección donde se encontraban los rápidos de Apipé. En este tramo el curso tiene diseño anastomosado, encerrando a un complejo de islas de distinta forma y tamaño.

Las aguas del Alto Paraná son turbidas (disco de Secchi  $\cong 0,8 \text{ m}$ ) y con color rojizo durante las riadas (Bonetto, 1976 y 1986; Varela *et al.*, 1983) y más transparentes en los períodos de aguas bajas (disco de Secchi  $\cong 1,30 \text{ m}$ ). La máxima temperatura del agua ( $30\text{-}32^\circ\text{C}$ ) se alcanza generalmente en febrero, registrándose la mínima temperatura del agua ( $15^\circ\text{C}$ ) a fines de julio.

El río tiene aguas bien oxigenadas, con valores cercanos al punto de saturación y neutras a ligeramente alcalinas (pH 7-7,5). El promedio de la composición iónica indica la importancia de bicarbonatos de calcio y de magnesio. La salinidad promedio es de  $50 \text{ mg/L}$  y la conductividad oscila entorno a  $100 \mu\text{Scm}^{-1}$ .

Los ambientes lóticos del Alto Paraná tienen baja riqueza de especies y baja abundancia de plantas acuáticas (Neiff, 1986a), debido a la velocidad de la corriente, la fuerte declividad de las costas y a la profundidad de los canales de escurrimiento. Solamente las plantas de la familia Podostemaceae viven en rocas de rápidos y correderas, debido a que toleran velocidad de  $2-3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ .

La concentración de sólidos suspendidos es muy variable, frecuentemente entre 5 y 50 mg/L, compuesta fundamentalmente por materiales coloidales que le acuerdan al agua color marrón rojizo y disminuyen la transparencia del agua que, frecuentemente se encuentra entre 0,20 y 0,80 m cuando es medida con disco de Secchi.

### III.2. CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS

El clima es subtropical húmedo, sin estación seca. Durante la mayor parte del año, los registros térmicos oscilan entre los  $20^{\circ}\text{C}$  y los  $30^{\circ}\text{C}$ . En la ciudad de Posadas la temperatura media anual es de  $21,5^{\circ}\text{C}$ , con una marca mínima de  $-3,5^{\circ}\text{C}$  y máxima de  $42^{\circ}\text{C}$ ; con amplitud térmica media de  $10,6^{\circ}\text{C}$ . Las diferencias entre las temperaturas promedio del mes de enero ( $27,1^{\circ}\text{C}$ , mes más cálido) y junio ( $16,5^{\circ}\text{C}$ , mes más frío).

La ocurrencia de heladas es infrecuente, aunque pueden presentarse entre junio y fines de julio, atemperadas en las fajas ribereñas por la existencia de mayor humedad en el ambiente, dándose algunas nieblas durante el invierno.

La región se ubica en una zona de influencia de centros ciclónicos continentales, con valores medios de la presión atmosférica inferiores a los normales y sometida a la interacción de factores climáticos oceánicos y continentales que determina alta producción de lluvias, distribuidas en más de 100 días por año.

Las precipitaciones medias anuales sobrepasan los 1600 mm, con régimen próximo al isohigro. Durante años muy húmedos, relacionados con el fenómeno de "El Niño", las lluvias pueden duplicar los valores medios.

En el trimestre más cálido las lluvias llegan a 400 mm y en el más frío los 300 mm.

El elevado porcentaje de vapor de agua en el ambiente durante gran parte del año, incrementa en un 10% el agua disponible por lluvias. Las nieblas suelen ser muy torrenciales, particularmente durante el otoño e invierno.

### III.3. RÉGIMEN DEL RÍO

El Paraná es un río de régimen hidrológico complejo, debido a que sus tributarios se encuentran en regiones climáticamente distintas. La cuenca alta, hasta la desembocadura del río Iguazú, recibe afluentes situados en clima cálido, la mayor cantidad de aguas proviene de lluvias estivales intensas, que producen una riada generalmente al promediar el verano.

El Iguazú es un río caudaloso, de régimen subtropical, que tiene sus crecidas generalmente a mediados de primavera. Por este motivo, en la sección Posadas-Encarnación, en los años sin efecto del fenómeno "El Niño", se registra una creciente máxima a fines de febrero y otra secundaria por su intensidad, en octubre (Soldano, 1947).

El módulo del Alto Paraná en el área de este estudio es del orden de  $12.000 \text{ m}^3/\text{s}$ , si bien este valor es sólo indicativo, debido a que hay una gran variabilidad interanual de los caudales. Desde comienzo de la década del setenta el Paraná conduce más agua (García y Vargas, 1998), al punto que los valores medios anuales para la serie 1972-2000, se

encuentran un metro por encima de los promedios anuales de la serie 1920-1971 (Neiff *et al.*, 2000).

### III.4. Biogeografía

Por ser parte de Sudamérica, el área de estudio queda comprendida en la Región Neotropical, que tiene muchas peculiaridades respecto de la biota de otros continentes. Integra, a su vez, la Sub-región Guayano-Brasileña, en la que se encuentran los ríos más importantes de Sudamérica (Amazonas, Orinoco, San Francisco, Paraguay, Uruguay, etc.).

Fitogeográficamente la zona de Yaciretá pertenece al Dominio Amazónico, Provincia Paranaense, Distrito de los Campos, caracterizado por presentar campos o sabanas de gramíneas y selvas que acompañan la orilla de los ríos en forma de galerías o cubriendo parcialmente las islas (Cabrera, 1951).

El área de estudio está incluida en la parte norte de la denominada Sub-región Guayano – Brasileña, que se extiende hasta la desembocadura del estuario del Plata y está caracterizada por las selvas húmedas, arbustales y estepas, caracterizada por sus ríos grandes y caudalosos, por su alta biodiversidad y gran número de bioformas vegetales. Las Selvas de la Región Neotropical, se encuentran entre las de mayor diversidad de la biosfera.

El norte de la Provincia de Corrientes, pertenece a la Provincia fitogeográfica Paranaense, dentro del Dominio Amazónico (Cabrera, 1976; Carnevali, 1994).

Para el área de este estudio han sido mencionadas, entre las más conspicuas, las siguientes *comunidades vegetales* (Carnevali, 1994):

- **Selva marginal o ribereña:** situada en la ribera del curso y parte de los afluentes principales del Paraná, a manera de faja discontinua, generalmente angosta, aunque puede ocupar un centenar de metros de ancho, sobre suelos bien drenados. Está formada por cinco estratos que conforman una selva alta cerrada, con árboles de 25 metros de alto, abundantes lianas y epífitas.
- **Bosque de *Salix humboldtiana*:** conocidos como “sauzales”, sobre bancos arenosos recientes, con árboles de 12 metros de alto.
- **Palmar de *Butia paraguayensis*:** (palma enana), que se encuentra distribuida sobre una matriz de pastizales en sectores altos, localizados, en suelos arenosos.
- **Pajonales:** dentro de esta fisonomía, los pajonales de paja cortadora (*Panicum prionitis*) son los más frecuentes en las islas y planicie de inundación.
- **Pastizales hidrófilos:** comprende praderas de suelos cubiertos por el agua durante una parte del año, en las márgenes del curso o en el interior de las islas.
- **Comunidades de plantas flotantes y sumergidas:** que pueblan lagunas y el margen de los cursos de agua.
- **Juncales de *Schoenoplectus californicus*:** crecen en aguas calmas hasta un metro de profundidad, en franjas o manchas de variable extensión.
- **Pirizales o formaciones de helófitas:** dominadas por ciperáceas, marantáceas y tifáceas, en aguas quietas, o escasamente lólicas.

La presencia y extensión de estas comunidades, se encuentran estrechamente relacionadas con la frecuencia y duración del período en que el suelo está cubierto por agua.

El patrón de distribución de la vegetación depende de las fluctuaciones hidrológicas anuales e interanuales del agua, que alternan fases de suelo seco y de suelo inundado, conocidas como "pulsos".

A pesar que el río atraviesa climas y ecosistemas muy diferentes, este ensamble mantiene su continuidad e identidad, a manera de corredor. En las islas del curso fluvial son característicos los bosques dominados por *Salix humboldtiana* (sauzales).

La franja más cercana al curso, denominada planicie proximal (Orfeo, 1995), recibe inundaciones una o más veces en el año. En la planicie de desborde fluvial, que puede tener 2 a 15 km de extensión, el flujo del agua ha modelado barras arenosas (albardones e islas) vegetados por bosques de galería o bosques pluriespecíficos, cuyas plantas están distribuidas en 3 a 5 estratos.

Entre los albardones y madrejones, suelen encontrarse extensos bañados, que son planicies levemente cóncavas en las que el agua permanece la mayor parte del año. La vegetación de los bañados está formada por hierbas altas y tiernas, en su mayoría gramíneas que forman una canopia continua de hasta dos metros de alto.

Zoogeográficamente queda incluida en la Provincia Paranoplatense (López, 2001), que funciona como un extenso corredor biogeográfico.

La fauna de peces de los ríos Paraná, Uruguay, Paraguay y el Río de la Plata, están comprendidos en lo que Ringuelet (1975) llamó el "Dominio ictiográfico del Paraná".

### **III.5. EL EMBALSE DE YACIRETÁ**

Está localizado el norte de la Provincia de Corrientes, sobre el Río Paraná, cuya margen derecha baña las costas de la República de Paraguay (Fig. 9). Es un embalse de llanura, caracterizado por corto tiempo de residencia del agua menor de 20 días. En la cota actual (76 m s.n.m.) el embalse tiene superficie aproximada de 1.220 km<sup>2</sup>, con volumen estimado de 7.000 hm<sup>3</sup>, profundidad media entre 6 y 7 metros y profundidad máxima de 23 m en el muro de la presa (Tabla 5).



**Figura 9:** Vista panorámica de la represa de Yaciretá.

Fuente: Entidad Binacional Yaciretá

El área de estudio se ubica en 27° 19' y 27°28' de latitud Sur y 55° 35' y 56° 44' de longitud Oeste. En la sección Posadas (Argentina) – Encarnación (Paraguay), la cuenca de aporte es de 970.000 km<sup>2</sup> y el módulo de escurrimiento es de 12.500 m<sup>3</sup> seg<sup>-1</sup>.

**Tabla 5:** Características del sistema energético de Yaciretá.

<b>SITUACIÓN DEL PROYECTO</b>			
	<b>ACTUAL</b>	<b>FINAL</b>	<b>DIFERENCIA</b>
Cota de operación del Embalse	76.6 m.s.n.m.	83.0 m.s.n.m.	7.0 m
Potencia Producida	1.840 MW	3.200 MW	1.360 MW
Energía generada	11.385 GWh/año	19.405 GWh/año	8.020 GWh/año
Superficie del Embalse	1.220 Km <sup>2</sup>	1.600 Km <sup>2</sup>	380 Km <sup>2</sup>

Fuente: Entidad Binacional Yaciretá

El embalse produjo una importante modificación ambiental sobre el curso natural del Río Paraná, con marcada disipación del flujo hídrico, a partir que el agua llegara a la cota 76 m.s.n.m. (alcanzada a partir de setiembre de 1994, Tabla 6). Al expandirse el curso en una extensa lámina, las fluctuaciones hidrométricas estacionales se redujeron a menos de un metro. La etapa final se alcanzará cuando el embalse sea llevado a la cota definitiva (82 m.s.n.m.) como se indica en la Tabla 7.

**Tabla 6:** Línea de tiempo con los principales acontecimientos del proyecto Yaciretá.

<b>CRONOLOGÍA DEL COMPLEJO YACIRETÁ</b>	
01/02/1926	Washington (EEUU): firma protocolo Argentino - Paraguay relativo a la utilización de los Saltos de Apipé.
23/01/1958	Creación de la Comisión Mixta Técnica Argentino-Paraguaya.
03/12/1973	Asunción, Paraguay: firma del Tratado de Yaciretá y creación de la Entidad Binacional Yaciretá.
03/12/1983	Inicio de la construcción del Complejo Yaciretá.
08/06/1989	Cierre del Brazo Principal del Río Paraná.
19/05/1990	Cierre del Brazo Aña Cuá del Río Paraná.
01/06/1993	Habilitación de la Esclusa de Navegación.
02/09/1994	Inauguración Unidad N°1 de la Central Hidroeléctrica.
07/07/1998	Inauguración de la totalidad de los Unidades (20) de la Central Hidroeléctrica.

Fuente: Entidad Binacional Yaciretá

**Tabla 7:** Características de la cuenca de aporte del embalse Yaciretá.

<b>DATOS GENERALES CUENCA / RIO / EMBALSE</b>	
<b>CUENCA</b>	
Área	970.000 km <sup>2</sup>
Precipitación media	1.500 mm
Zona máximo aporte, a arriba – S Guairá	840.000 km <sup>2</sup>
Zona máxima precipitación	2.500 mm
<b>RIO – CRECIDAS</b>	
Caudal medio	12.000 m <sup>3</sup> /s
Caudal máximo diario registrado (1905)	53.000 m <sup>3</sup> /s
Caudal mínimo registrado (1944)	2.900 m <sup>3</sup> /s
Crecidas de diseño	95.000 m <sup>3</sup> /s
Crecidas de construcción (Rec. 50 años)	44.000 m <sup>3</sup> /s
<b>EMBALSE</b>	
Nivel máximo normal	83,0 m <sup>2</sup>
Superficie (a Cota definitiva)	1.600 km <sup>2</sup>
Volumen (a Cota definitiva)	21.000 hm <sup>2</sup>
Longitud (a Cota definitiva por Cauce)	342 km
Nivel máximo maximorum	84,5 m

Fuente: Entidad Binacional Yaciretá

En términos ecológicos, los embalses son sistemas retardadores de flujo que producen, además, acumulación de algunos elementos minerales y bióticos. En el tramo de río interferido por el embalse, desaparece la multiplicidad de ambientes que tenía la planicie de desborde previo al represamiento, lo que determina una fuerte restricción en el hábitat para las formas inmaduras de los peces, que requieren de la planicie para su alimentación y refugio durante las primeras etapas de vida (Bonetto, 1976).

La construcción de embalses en los ríos tiene también un fuerte impacto sobre los desplazamientos de los peces (Petts, 1984; Bonetto *et al.*, 1988) debido al efecto de barrera sobre las migraciones.

En el Alto Paraná, se han construido más de 30 embalses, aunque la información producida es poco accesible, generalmente referida al embalse y sin llegar a establecer el grado en el cual las poblaciones de peces son afectadas por estas obras.

El área en estudio está siendo sometida a presiones ambientales asociadas con la elevación del nivel del agua y a la operación de la represa Yaciretá, lo cual se traduce en cambios en los ambientes que eran utilizados por los peces como fuente de alimentos o abrigo, en la incorporación al sistema de nuevas áreas a explotar y en el agregado de especies de lagunas de inundación y de la desembocadura de los arroyos que hoy son parte del embalse.



MÉTODOS

# CAPÍTULO IV

MÉTODOS



#### IV.1. LA VEGETACIÓN ANTES DEL EMBALSE DE YACIRETÁ

Se describió la vegetación de las islas, antes que las mismas fueran desmontadas parcialmente y luego sepultadas por las aguas del embalse de Yaciretá. Los resultados se dividen en dos partes: una destinada a explicar la distribución de las unidades de vegetación y otra que explica la distribución de las poblaciones vegetales más conspicuas en los gradientes topográficos para inferir el condicionamiento de la vegetación al régimen de pulsos y aportar datos para un modelo de la posible colonización del futuro embalse.

A los fines de esta tesis, la vegetación del Alto Paraná, en territorio argentino, fue clasificada primeramente en cuatro tramos cuyos límites son difusos (especialmente en los dos últimos), en relación a la morfología fluvial y a las fisonomías vegetales:

1. Tramo Puerto Iguazú-Corpus (Misiones).
2. Tramo Corpus-Candelaria (Misiones).
3. Tramo Candelaria-Itá Ibaté.
4. Tramo Itá Ibaté-Paso de la Patria.

El área de estudio de esta tesis comprende las unidades de vegetación y ambiente del tramo tres, antes mencionado.

Las *unidades de vegetación y ambiente* son usadas aquí con el criterio propuesto por Morello y Adámoli (1968 y 1974) para el Chaco. Se corresponden en gran medida con clasificaciones más recientes, resultando equivalentes a las “ecosecciones” de la Clasificación Ecológica de Tierras (FEARO, 1978) y al nivel de “elementos” de la metodología propuesta por The Nature Conservancy (2003). Son elementos fisonómicos preponderantes del paisaje, siguiendo el criterio empleado por González-Bernaldez (1981).

El tramo Candelaria-Itá Ibaté, comprende al área de la represa de Yaciretá y es el que tiene el mayor número de islas del Alto Paraná, con la particularidad que la mayoría son islas de origen actual y de tamaño menor, en tanto que algunas (Apipé Grande, Talavera, Yaciretá) fueron formadas a fines del Plioceno o durante el Pleistoceno. En éstas el suelo se encuentra cinco a diez metros por encima del nivel topográfico de las islas menores. Tienen otro tipo de vegetación, hoy poco interferida por los pulsos fluviales. Los patrones de distribución de la vegetación y la persistencia de la misma, son los elementos preponderantes del paisaje.

Desde 1978 a 1981 se realizaron muestreos aperiódicos que comprendieron a todas las islas del área de Yaciretá, exceptuando la isla Yaciretá y algunas muy próximas a ella, por encontrarse en territorio militar paraguayo.

Utilizando fotografías aéreas del IGM en escala 1:60.000, tomadas en 1973 y, complementariamente, las cartas de navegación de la Dirección General de Construcciones Portuarias y Vías Navegables, en escala 1:50.000, se seleccionaron 161 estaciones de reconocimiento que fueron visitadas en periodos de estiaje e inundación, totalizándose 322 censos.

Para el reconocimiento del paisaje fluvial se utilizó la Clasificación Ecológica de Tierras (ELC) según los lineamientos de FEARO (1978), con la adecuación propuesta por Casco (2003).

En cada punto de reconocimiento se registraron atributos de las poblaciones vegetales como densidad, frecuencia, exposición a la corriente, cobertura, alto y diámetro

los árboles a la altura del pecho (DAP). Para el estrato arbóreo se utilizó el método de los cuartos (Cottam y Curtis, 1956).

Se determinaron los siguientes parámetros a partir de los datos de los censos:

$$\text{Frecuencia absoluta} = \frac{\text{suma de los puntos de ocurrencia de una especie}}{\text{suma total de los cuadrados analizados}}$$

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{frecuencia de una especie}}{\text{suma de las frecuencias de todas las especies}} \times 100$$

$$\text{Distancia media} = \frac{\text{suma de las distancias de todas las especies}}{\text{número de individuos}}$$

$$\text{Área media} = (\text{distancia media})^2$$

$$\text{Densidad de árboles/hectárea} = \frac{10000}{\text{Área media}}$$

Se utilizó la frecuencia para el análisis de la distribución de las poblaciones vegetales.

El estrato herbáceo y arbustivo fueron analizados mediante cuadrados consecutivos de 1 m<sup>2</sup> y de 25 m<sup>2</sup> (Matteucci y Colma, 1982). Con esta información se resumen las características de la vegetación, empleándose el índice de Oosting (1948), a fin de establecer el grado de afinidad de las unidades identificadas.

No se usaron los métodos estadísticos convencionales, porque los mismos resultan poco apropiados para la interpretación funcional del paisaje fluvial y el análisis de la vegetación de los ríos por la variabilidad espacial y temporal, como bien puntualiza Casco (2003):

*a) El hábitat y, especialmente el medio físico-químico, es remodelado constantemente por los flujos biogeoquímicos horizontales de materia (sedimentos, sustancias químicas disueltas) y de energía (caudal hídrico).*

*b) De igual manera, muchas plantas y, en especial las acuáticas herbáceas, están afectadas en su distribución espacial por los flujos horizontales desde el curso del río a la planicie y viceversa.*

*c) La configuración biótica de los elementos del paisaje (ej. poblaciones vegetales), por un proceso de selección/adaptación, está integrada por poblaciones de nicho amplio (euritípicas o anfitolerantes). Como consecuencia, la relación entre factor indicado (ej. suelos) e indicador biótico (individuo, población vegetal o especie) es muy laxa.*

*d) La tasa de cambio (turnover) poblacional de la vegetación de los ríos es generalmente alta y, a su vez, muy distinta entre distintos tipos de vegetación, como para poder utilizar métodos estadísticos que no incorporen la variable tiempo para definir la estructura del paisaje y la distribución de la vegetación.*

Como fuera señalado también en el Capítulo I de esta tesis, muchos elementos y procesos de los sistemas adaptativos siguen funciones de tipo escalonada y tienen, a su vez

procesos de amortiguación que generan un tiempo de retardo entre efectos y causas. El uso de los procedimientos de verificación *causa-efecto* con la estadística diseñada para sistemas de estructura poco variable, puede inducir a errores de interpretación, cuando no a sofismas de apariencia lógica.

Se prefirió entonces, la utilización de las representaciones gráficas y cartográficas por ser comprensibles y reflejar mejor el universo estudiado. La posibilidad de contar con información previa de campo de varias décadas, permitió, por ejemplo, elaborar matrices que valoran la posibilidad de encontrar determinadas plantas (especies) en determinado rango de condiciones del ambiente (ejemplo: pH).

Dado que la distribución de la vegetación de las islas está notoriamente relacionada con la alternancia de períodos de suelo inundado y emergente, se acotó el nivel de la isla en que crecen las poblaciones más conspicuas, refiriéndolas a la posición del hidrómetro del puerto más cercano, debido a que éste está acotado a puntos fijos en tierra, respecto del nivel del mar.

Esta información resulta difícil de obtener por los métodos topográficos, en razón de las características de las islas, los inconvenientes para el uso de aparatos convencionales (teodolitos, niveles) y el elevado costo de las transacciones a realizar, dada la numerosidad de puntos a nivelar para satisfacer con adecuada confiabilidad los objetivos del trabajo propuesto.

Ante esta perspectiva se ensayó un procedimiento simple que cumpliera con los fines establecidos.

En el momento en que el río se encontraba en su máximo nivel, se realizó un amplio reconocimiento de las islas, con un bote de cinco metros de eslora, con motor y una plomada dotada de una cuerda fina graduada a intervalos de 20 cm. En cada punto a "nivelar" en las islas se tomaba la profundidad desde el suelo de la isla al "pelo del agua" en ese momento.

En gabinete, las medidas de campo fueron referidas al cero hidrométrico de la cota de los puertos de Ituzaingó y Posadas, proporcionados por la Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables, Distrito Paraná Superior. Se consideró el cero del hidrómetro de Posadas o el de Ituzaingó para las islas cercanas a estas localidades.

Para ilustrar el procedimiento, un punto de la isla Los Patos que se encontrara a -3,20 m de profundidad respecto del nivel actual del "pelo de agua" en Itá Ibaté, le correspondería una cota de + 52,7237 m respecto del nivel del mar (cero del Riachuelo) según el siguiente procedimiento:

HIDRÓMETRO ITÁ IBATÉ, NIVEL ACTUAL: 3,50 m

MEDIDA DE CAMPO en determinado punto de registro: 3,20 m de profundidad desde la lámina de agua (= -3,20).

NIVEL DEL HIDRÓMETRO DE ITA IBATÉ (respecto del nivel del mar): 52,42 m

$$+ 52,4237 + (3,50\text{m} - 3,20\text{ m}) = + 52,72\text{ m s.n.m.}$$

En las islas situadas equidistantes de dos hidrómetros (Posadas e Ituzaingó) debió aplicarse una corrección estimada según la pendiente media del lecho del río entre ambos hidrómetros, tomada en base a datos de Soldano (1947) .

Una vez conocida la posición topográfica de cada estación de reconocimiento, se procedió a calcular el tiempo de permanencia del suelo inundado, utilizando el software PULSO (Neiff y Neiff, 2003). Los datos hidrométricos fueron previamente sistematizados con ayuda del software CONVERT (Neiff, 2003).

Las curvas de distribución para cada especie fueron encontradas a través del espectro de frecuencias en el gradiente topográfico, para todas las poblaciones de esa especie, que crecían en el área de estudio, utilizando el procedimiento de Casco (2003).

Se colectaron y herborizaron plantas que fueron depositadas en el Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE) para su identificación taxonómica y registro. Se realizaron campañas complementarias de colección de plantas para enriquecer el registro florístico en distintas unidades de paisaje y establecer la riqueza específica esperable.

## IV.2. LA VEGETACIÓN DESPUÉS DE YACIRETÁ

### IV.2.a. Área potencial de colonización por plantas arraigadas (PCAP).

La colonización potencial por plantas arraigadas (PCAP) y las áreas potenciales para la colonización por plantas flotantes libres, fue estimada durante el comienzo del llenado del embalse de Yaciretá. Para obtener la PCAP, el rango de profundidad en el que crecen las plantas arraigadas del área de Yaciretá, fue registrado en más de un centenar de ambientes, 200 km aguas arriba y aguas abajo del embalse. Las especies presentes fueron clasificadas por la bioforma a que pertenecen antes de incluirlas en el análisis.

Cada especie de planta fue colocada en planillas electrónicas, en la que se le asignaron valores de frecuencia de ocurrencia para cada uno de los factores que habitualmente condicionan a estas plantas en los humedales. Esto se realizó en base a observaciones aperiódicas realizadas en toda el área de influencia de Yaciretá, con límite sur en la ciudad de Santa Fe.

Los atributos del ambiente tomados en el sitio de crecimiento de las plantas fueron:

- **Bioforma en la que se encontró:** arraigada emergente litoral, sumergida, arraigada de hojas flotantes, flotante libre, epífita, embalsados.
- **Transparencia:** medida con disco de Secchi.
- **Color aparente del agua:** calificado en: *aguas negras*, *aguas blancas* y *aguas claras*, según el criterio de Sioli (1965) que indica si son aguas ricas o pobres en materia orgánica y en sedimentos limo-arcillosos.
- **pH:** medido con peachímetro electrónico para el rango de 4 a 14 unidades.
- **Conductividad eléctrica del agua:** medida con conductímetro electrónico para el rango de 10 a 100.000  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (como expresión de la salinidad).
- **Temperatura del agua:** con teletermómetro digital y/o con termómetro.
- **Oxígeno disuelto:** con oxímetro polarográfico para determinar luego, porcentaje de saturación.
- **Profundidad:** en que se encuentra la especie, en lagunas, bañados o esteros.

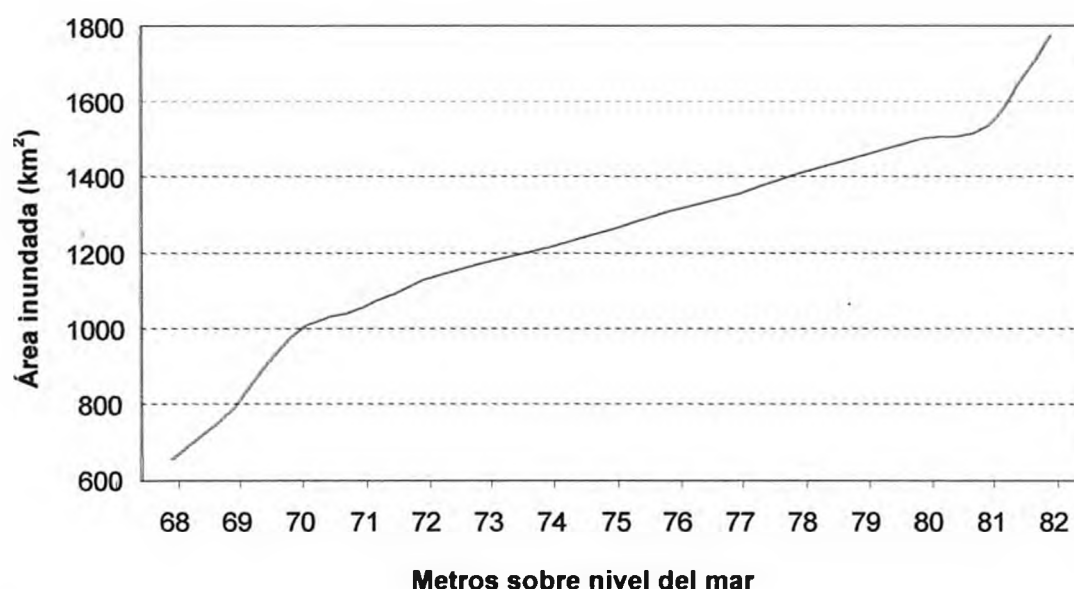
Se elaboró una hoja electrónica por cada atributo mencionado precedentemente con el listado de todas las plantas registradas en la zona de influencia del embalse.

En una segunda fase, sólo fueron consideradas aquellas especies que hubieran sido encontradas como pioneras o colonizando directamente sobre el fondo y/o, en el agua de

las lagunas. Se descartaron aquellas especies que se encuentran en las fases avanzadas de los embalsados, entendiendo que –en la gran mayoría– son plantas palustres que colonizan sobre suelos flotantes ya consolidados, incluyendo arbustos y árboles.

La extensión potencial del área de la zona litoral, en la que éstas plantas pueden colonizar depende de dos características morfométricas del lago: el *desarrollo de la línea de costa* que es la relación entre el perímetro del lago y su área, comparado con la circunferencia de un círculo que tiene el misma área que el lago y la declividad de la orilla. Ambos fueron obtenidos directamente usando un planímetro Kontron.

Las áreas inundadas en diferentes profundidades fueron estimadas usando el sistema de información geográfica IDRISI (Fig. 9).



**Figura 9:** Área inundada. Estimación para distintas cotas de embalse.

Utilizando la información planimétrica, las curvas hipsográficas de la superficie del lago fueron incorporadas en un DEM (modelo digital de elevación topográfica). Este mapa fue posteriormente ajustado con reconocimientos efectuados en campo.

Los siguientes parámetros físicos y químicos del agua fueron registrados: temperatura del agua, conductividad eléctrica (como expresión de la salinidad), oxígeno disuelto (en perfiles), transparencia (mediante disco de Secchi) y algunos parámetros químicos (pH, concentración iónica, concentración de nutrientes -nitratos+nitritos-, amonio, fósforo total). Las determinaciones químicas fueron realizadas en los laboratorios de CECOAL, siguiendo las técnicas de APHA (1995).

Las muestras de agua fueron colectadas en ocho estaciones (Figs. 10 a y b) entre 1994 y 1995 (en la primera fase de llenado del embalse).

La estación 1 fue localizada en el Alto Paraná, aguas arriba del embalse de Yaciretá. Las estaciones 2, 3, 4 y 5 corresponden a la confluencia de los principales tributarios en el embalse. La estación 6 fue ubicada sobre la antigua isla Talavera, densamente vegetada, completamente cubierta por las aguas del embalse. La estación 7 corresponde a un área con

fuerte influencia del viento y la estación 8 representa las condiciones del embalse en la proximidad del muro de la represa.

Para evaluar la posibilidad de colonización por plantas sumergidas (*máxima profundidad de colonización* o: mDC) en el embalse Yaciretá se utilizó la ecuación de Canfield *et al.* (1985), a partir de las medidas de transparencia con disco de Secchi (SD) en distintos puntos del embalse:

$$\text{Log mDC} = 0.42 \log \text{SD} + 0.41$$

También se consideró la importancia de la pendiente de los taludes del embalse, como condicionantes de la presencia de plantas sumergidas. Según Duarte y Kalf (1986), cuando la declividad alcanza a 5,33%, se tienen condiciones limitantes para estas plantas. A partir de esta premisa, basada en experiencia de campo, se desarrollaron distintas ecuaciones que permiten prever la máxima biomasa de plantas sumergidas, esperable en los lagos:

□ Pendiente < 5.33%

$$\text{MSMB} = -29.8 + 1.403 \text{ pendiente}^{-0.81}$$

□ Pendiente > 5.33%

$$\text{MSMB} = 13.2 + 3.434 \text{ pendiente}^{-0.8}$$

Donde: MSMB: máxima biomasa de plantas sumergidas, en gramos de peso fresco/m<sup>2</sup>.



**Figura 10 a:** Embalse de Yaciretá. Imagen Landsat 5, falso color compuesta. En el extremo inferior izquierdo se aprecia la isla Apipé Grande. En la parte inferior, al centro, se visualizan las nacientes de los esteros de Iberá. Gentileza de CONAE.

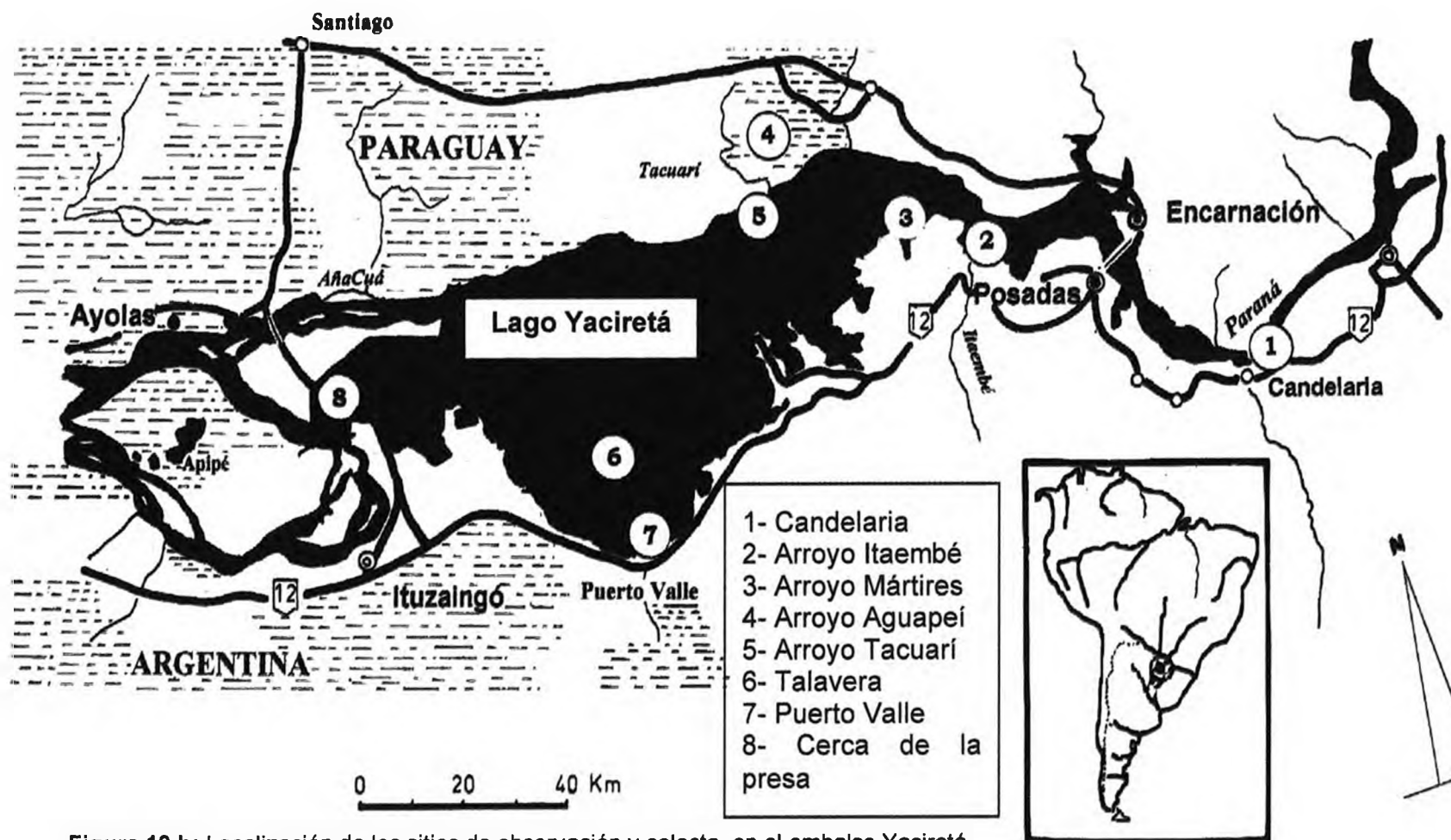


Figura 10 b: Localización de los sitios de observación y colecta, en el embalse Yaciretá.

#### IV.2.b. Área potencial para la colonización de plantas flotantes libres

Las áreas poco profundas y protegidas del viento fueron identificadas como *áreas generatrices* debido a que las plantas flotantes podrían encontrar las condiciones favorables para empezar su colonización. Estas áreas fueron calculadas mediante el SIG IDRISI para el área con profundidad menor de 2 metros y para *fetch* menor que 4 km, para los vientos predominantes (SE y NE), considerando dos situaciones: el embalse en cota de 76 m.s.n.m. (nivel actual) y para la cota de 82 m.s.n.m. utilizando la imagen digitalizada del embalse de Yaciretá. Las imágenes generadas fueron segmentadas en tres sectores (A, B y C) para facilitar su procesamiento. De acuerdo a la experiencia para lagos de planicie del río Paraná (Neiff y Poi de Neiff, 1979; Poi de Neiff y Neiff, 1984), estas áreas son puntos iniciales de la colonización y microsucesiones de plantas flotantes libres. Con *fetch* mayor que 4 km y vientos de velocidad igual o superior a  $60 \text{ km.h}^{-1}$ , el tamaño de las olas controla la colonización inicial (Neiff, 1997b).

Los sitios del embalse en los cuales el viento tiende a acumular las plantas (vivas o muertas), fueron definidos en este estudio como *áreas de acumulación*. Estas áreas son muy importantes porque allí se origina una rápida sucesión que produce verdaderas islas flotantes en los lagos próximos a Yaciretá, en periodos muy cortos (Cuadrado y Neiff, 1993; Neiff, 1982; 1986<sup>a</sup>; 1986b; Neiff y Poi de Neiff, 1978).

El viento, en los lagos es uno de los principales controladores de la colonización y persistencia de la vegetación. Para abordar el análisis se consideró la frecuencia, dirección, velocidad y duración de los vientos, como generadores de oleaje.

En base a la información publicada por el Servicio Meteorológico Nacional (SMN) para la estación Ituzaingó ( $27^{\circ}36'S$ ;  $56^{\circ}42'W$ ) de la serie 1963-1968, se determinó la frecuencia mediante la distribución de la rosa de los vientos.

Los cambios en la velocidad del viento (según el cuadrante que soplan), es otro de los parámetros que definen el sentido y la energía de las olas.

De la información producida por Harza y Consorciados (informe de diseño N° 1-10-4-016-B-R2 del 30/03/84), se considera el análisis de frecuencia para diferentes velocidades de viento y su orientación.

La variable duración del viento pudo cuantificarse mediante la gráfica Intensidad-Duración-Frecuencia del informe de Harza y Consorciados (*op. cit.*).

El crecimiento en altura de una ola y, por ende, de su energía para desplazar objetos flotantes, es una función compleja, en la cual intervienen como variables principales la duración, intensidad y dirección del viento y el tirante libre o "*fetch*" (Linsley y Franzini, 1984; Drago, 1994).

En Limnología se usa frecuentemente la ecuación propuesta por Wetzel (1981), también empleada por Margalef (1983), aunque con ligeras variaciones:

$$h = 0,105\sqrt{x}$$

de donde:

h = altura de la ola en metros

x = *fetch* en centímetros

Para el caso de Yaciretá, se compararon valores de *fetch* kilómetro a kilómetro, desde 1 a 10 km, obteniéndose una relación *fetch*-h.



Si se parte de la base de un *fetch* mínimo de 4 km para el embalse de Yaciretá, la altura de las olas debe superar 0,60 m. Con uno de 10 km, la ola significativa es mayor de 1,00 m.

Mayor precisión requiere relacionar el *fetch* con las variantes dirección-velocidad-duración del viento, desde el inicio del proceso, cuando se forman las "olas capilares", hasta que el ritmo de crecimiento tiende a cero, cuando la velocidad de la ola se acerca a la velocidad del viento (Linsley y Franzini, *op. cit.*).

Su ponderación resulta de emplear una de las fórmulas empíricas propuestas por la American Society of Civil Engineering –ASCE– (Saville *et al.*, 1962), que expresa la relación velocidad-*fetch*:

$$Z_w = 0,05 V_w^{1,06} F^{0,47} \text{ (utilizando el SI), de donde:}$$

$Z_w$  = altura significativa de la ola en metros

$V_w$  = velocidad del viento en  $\text{km.h}^{-1}$

F = *fetch* en kilómetros.

Como la duración del viento es otra variable condicionante del oleaje se utilizó una de las formulaciones gráficas propuestas por la ASCE, en la cual se integra el tiempo en la interrelación *fetch*-velocidad-altura de olas, tomando como indicador las alturas significativas de ola de 0,25-0,50-0,75-1,00 metro. De esta manera se lograron los *fetch*, velocidades y tiempo mínimo necesario para alcanzar las alturas respectivas.

Con datos topográficos entregados por Yaciretá se realizó:

- 1) “Digitalización”: de las curvas de nivel.
- 2) Interpretación: mediante el software IDRISI se obtuvo un DEM (modelo de elevación digital) de la zona, que es la representación continua de las curvas de nivel.
- 3) Clasificación: con ese DEM se clasificaron los distintos niveles de cota y se obtuvieron áreas del embalse e incrementos de áreas cada metro.
- 4) Verificación: con esos datos, se verificó en campo las distintas cotas en islas.
- 5) Corrección: se realizó la corrección del DEM, mediante cotas conocidas en terreno relevadas en campo.
- 6) Digitalización: con los anteriores valores (5), se digitalizó nuevamente y se repitió el proceso de 1 a 2.

Se obtuvieron:

- 7) Diferentes niveles y áreas para cotas cada un metro.
- 8) La superficie para valores de cota entre 68 y 82 que serían afectadas por a) 1,5 m; b) 2,5 m y c) 4 m para las diferentes bioformas de plantas.

Se realizó:

- 9) Digitalización de la inferencia del viento SE y NE para las cotas 76 y 82.

Se obtuvieron 4 mapas de riesgo clasificados según el *fetch* como:

- a) muy alto.....0-1 km
- b) alto.....1-2 km

- c) medio.....2-5 km
- d) bajo.....5-9 km
- e) nulo.....> 9 km

Con esta información se produjeron los mapas con zonas de riesgo para vientos y el mapa de zonas de acumulación de plantas acuáticas y otros flotantes (resaca).

### IV.3. TASA DE CRECIMIENTO DE PLANTAS FLOTANTES LIBRES EN CONDICIONES LIMITANTES DE NITRÓGENO

En conocimiento que la disponibilidad de nitrógeno es uno de los factores principales que determina el crecimiento de algunas plantas flotantes en el área de influencia de este estudio (Carignan y Neiff, 1992; Carignan *et al.*, 1994), se decidió realizar una experiencia en condiciones semi-naturales que permitiera medir la tasa de crecimiento de algunas plantas flotantes que son conocidas colonizadoras en lagos de embalse de clima cálido.

Los ensayos se diagramaron a cielo abierto durante el período junio-noviembre de 2000 en dos estanques de 10 m x 2 m x 1,7 m de profundidad. En el estanque 1 (ensayo 1), que contenía agua proveniente de una laguna eutrófica, con elevada concentración de algas cianofíceas (clorofila *a* promedio= 50 µg.l<sup>-1</sup>), el cociente nitrógeno-fósforo inicial fue 0.03, el contenido de materia orgánica elevado y el pH diurno alcalino. El agua del estanque 2 (ensayo 2), se obtuvo en una laguna de la planicie del río Paraná y fue enriquecida con el agregado de hojarasca con abundante lignina, contenía semejante cantidad de materia orgánica que el estanque 1, cociente N:P más bajo, pH neutro o ligeramente ácido y escaso poblamiento de algas (clorofila *a* =5 µg.l<sup>-1</sup>). La experiencia se extendió de invierno a fines de primavera por lo que la temperatura del agua varió entre 17°C y 29°C y las temperaturas del aire tuvieron una mínima absoluta de 3,8°C y una máxima absoluta de 34,8°C.

En el extremo de cada estanque se colocaron 9 cuadros (tres para cada especie) que delimitaban 2500 cm<sup>2</sup> cada uno. El número inicial de plantas jóvenes de *S. biloba* por cuadro fue 43, de *P. stratiotes* 95 y de *E. crassipes* 34.

Se contó el número de hojas y se estimó la biomasa cosechando la mitad de un cuadro a intervalos de 20-30 días cuando hubo crecimiento de las plantas. Las muestras fueron lavadas, secadas a 105°C, pesando separadamente las hojas del resto de las plantas. La tasa de crecimiento relativo (g.g<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>) y el tiempo doble se calcularon para cada mes de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$RGR = (\ln W_t - \ln W_0) / t \text{ y}$$

$$TD = \ln 2 / RGR;$$

Donde:  $W_0$  y  $W_t$  corresponden al número de hojas o al peso seco de las plantas al inicio y al final de la medición de cada mes. La RGR fue calculada para el número de días del intervalo analizado.

Las comparaciones entre el crecimiento relativo de las tres especies en cada ensayo y del crecimiento de *S. biloba* entre ensayos se realizaron utilizando análisis de varianza de una vía (ANOVA). No fue posible esta comparación para *E. crassipes* y para *P. stratiotes* debido a que no se registró crecimiento de la planta en el ensayo 2 (estanque 2).



RESULTADOS

## CAPÍTULO V

LA VEGETACIÓN, ANTES DE  
YACIRETÁ

## V.1. LA VEGETACIÓN ANTES DE YACIRETÁ

### V.1.a. La vegetación del Alto Paraná, antes del embalse de Yaciretá

Se distinguieron las siguientes unidades de vegetación y ambiente insular (Tablas 8 y 9):

- Carrizales marginales de las islas.
- Bosque bajo pionero sobre bancos de arena.
- Selva mixta de inundación.
- Bosque alto cerrado, no inundable, sobre terrazas o islas muy altas. Islas no anegables.
- Campos altos con fisonomía de pastizales psamófilos con "pasto amargo". Ambientes de anegabilidad temporaria aperiódica con fisonomía de pastizales hidrófilos y facies de pajonal y carrizal.
- Ambientes estacionalmente anegados con fisonomía de esteros o bañados.
- Cuerpos acuáticos leníticos permanentes.
- Terrenos sometidos a laboreo.

#### *Carrizales marginales de las islas (B<sub>2</sub>)*

FORMACIONES DE PLANTAS HERBÁCEAS ALTAS Y TIERNAS, CONTINUAS, QUE SE ELEVAN HASTA DOS METROS SOBRE EL SUELO Y QUE CRECEN TENDIDAS SOBRE EL AGUA DURANTE LA FASE DE AGUAS ALTAS –POTAMOFASE– (Fig. 11).

Constituyen formaciones herbáceas pioneras, ubicadas en el contorno de las islas de reciente formación y en caletas u otros sectores que permanecen inundados gran parte del año en las islas más antiguas. En sectores deprimidos de la isla Talavera y Apipé Chica, ocupan grandes extensiones.



**Figura 11:** Canutillal de *Panicum elephantipes* en la margen derecha de la isla San Martín. Formación cerrada, compartida por pocas poblaciones, que levantan sus cañas un metro sobre la superficie del agua.

El "carrizo" (*Panicum grumosum*) es una planta muy agresiva que habitualmente crece en suelos arenosos, si bien se la puede encontrar en los de textura areno-limosa hasta limo-arcillosa. Su éxito en la colonización de áreas anegables periódicamente reside en el desarrollo de ecofenos adaptados a situaciones de suelo seco y suelo inundados (Neiff, 1979). Sus poblaciones no experimentan un comportamiento estacional tan marcado como otras especies herbáceas y tienen alta densidad durante todo el año (hasta 400 plantas por m<sup>2</sup>).

En el período de aguas altas, sus cañas crecen tendidas sobre el agua, arraigadas en profundidad, hasta 3,5 m a nivel del agua. Durante los estiajes prolongados, estos tallos son reemplazados por otros de distinta textura, que se yerguen sobre el suelo hasta 2 ó 2,5 m de altura, formando las denominadas "maciegas" que proveen hábitat a una variada fauna silvestre, a la vez que constituyen excelentes sitios para la cría de ganado en invernada, en función del alto valor forrajero de esta gramínea. Habitualmente los carrizales tienen baja riqueza específica apareciendo como dominante absoluta la especie citada.

Cuando el río se mantiene por un lapso prolongado en condiciones de estiaje o en aguas altas, los carrizales enriquecen su integración florística con poblaciones de *Polygonum stelligerum*, *P. acuminatum*, *P. ferrugineum*, *Ludwigia peploides*, *Gymnocroronis spilanthisoides*, *Eichhornia crassipes*, *Salvinia* spp. y otras especies que generalmente no alcanzan a ser codominantes de *P. grumosum*.

Además de las peculiaridades mencionadas para los "carrizales", cabe destacar su importancia en la evolución de las islas. Su influencia se manifiesta principalmente en la deposición de importantes cantidades de materia orgánica en los horizontes superiores del suelo pero, fundamentalmente, por acrecentar los procesos de deposición de sedimentos merced a la acción atenuadora de la velocidad de la corriente que encuentra una red densa de tallos. Cuando los "carrizales" se afianzan en las islas, el medio que ellos generan posibilita el asentamiento de especies arbóreas pioneras que contribuyen a consolidar las partes bajas (*Salix humboldtiana*, *Croton urucurana*, *Sapium haematospermum*, entre otras) y a elevar los bancos de arena.

Por su posición en las islas, los "carrizales" determinan el anclaje de vegetación flotante libre ("camalotes"), lo que les confiere especial interés luego de la formación del embalse.

Los "carrizales" pueden extender su cobertura a los sectores más elevados de las islas durante las crecientes prolongadas. Sin embargo, por tratarse de una especie heliófila, no llegan a formar un estrato continuo en el interior de los bosques fluviales. Sólo en los "sauzales" (*Salix humboldtiana*) persisten tiempo prolongado.

Por la escala de trabajo escogida, no fue posible su ubicación en el mapa, circunstancia que se justifica además, por el constante desplazamiento de los "carrizales" en el gradiente topográfico de las islas (procesos de colonización y retracción ya comentados).

### ***Vegetación acuática de las aguas quietas (A<sub>2</sub>).***

FORMACIONES VEGETALES HERBÁCEAS DE LOS LAGOS Y LAGUNAS PERMANENTES, FLOTANTES LIBRES, ARRAIGADAS DE HOJAS FLOTANTES, SUMERGIDAS ARRAIGADAS O LIBRES.

La presencia, cobertura, continuidad y heterogeneidad de estas formaciones depende principalmente de la geomorfología de los cuerpos de agua y de su posición respecto de las

fluctuaciones de la lámina de agua. Por ser colectividades efímeras y por la variabilidad de la superficie ocupada, no fueron consideradas en el mapa.

### ***Bosques bajos pioneros sobre bancos de arena (F<sub>1</sub>)***

BOSQUES DE BARRAS, DE RECIENTE FORMACIÓN, DOMINADOS POR UNA ESPECIE, QUE OCUPAN FRANJAS CONTINUAS Y DENSAS, GENERALMENTE PARALELAS A LA DIRECCIÓN DEL ESCURRIMIENTO. TIENE N POBLACIONES DE PLANTAS COETÁNEAS, POR LO QUE LA CANOPIA ES HOMOGÉNEA.

Se encuentran en islas pequeñas, de reciente formación, sustentado en bancos de arena que permanecen inundados buena parte del año (Fig. 12).



**Figura 12:** Isla Santa María, próxima a Posadas. Sauzal de *Salix humboldtiana*, que en los bordes tiene un carrizal de *Panicum grumosum*. Ambas especies tienen requerimientos de sitio semejantes.

Las especies más frecuentes en el estrato arbóreo son *Salix humboldtiana*, *Croton urucurana* y *Sapium haematospermum*, si bien pueden registrarse en bosques más maduros: *Cecropia pachystachya*, *Inga verna*. Ocupan una zona más elevada que la de los "carrizales" y por lo tanto la anegabilidad del suelo es menor. Son bosquecillos bajos, generalmente menores de 6 m y que tienen por lo común un sólo estrato. El sotobosque es inexistente en razón de las fases periódicas de inundación. Pueden encontrarse enredaderas como *Mikania periplocifolia*, *Smilax campestris*, *Muehlenbeckia sagittifolia*, *Urera aurantiaca*, *Cissus palmata*.

No son frecuentes los líquenes ni las epífitas, verificándose una notable simplicidad del espectro biológico.

Las poblaciones arbóreas que integran estos bosques se comportan como eurioicas respecto de las pulsaciones hidrológicas del río. La mayoría, como *S. humboldtiana* presentan sistemas radiculares adventicios y condiciones para la translocación del oxígeno desde las partes emergentes de las plantas hacia la rizósfera. En general, las raíces se disponen a manera de plato con mayor densidad en los primeros 50 cm de profundidad, lo

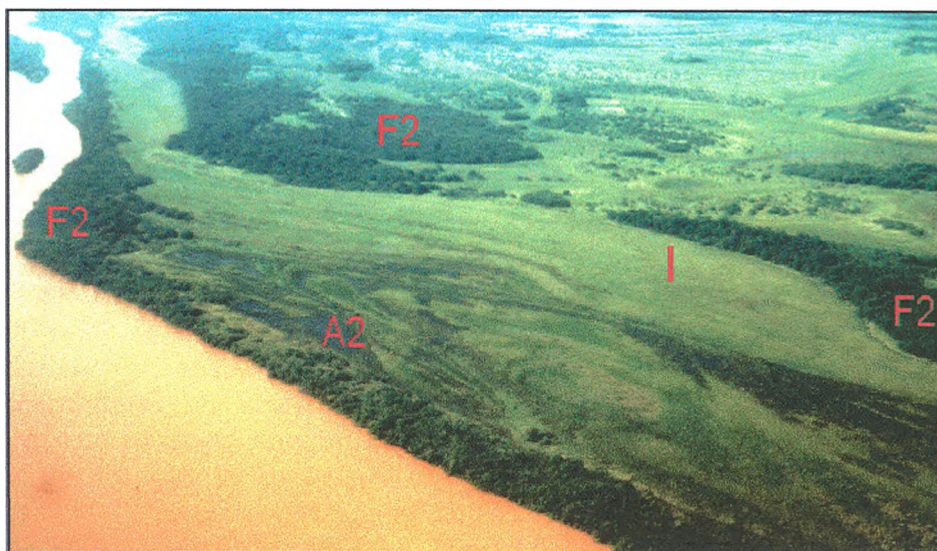
que aumenta la sustentación de los árboles ante la presión de la corriente del agua en períodos de aguas altas.

Los sauzales permanecen anegados por lo común entre 75 y 210 días al año pudiendo superar los ocho meses de inundación continuada del suelo sin pérdidas notorias de plantas. Colonizan los bancos de arena inmediatamente luego del descenso del agua y llegan a formar renovales de hasta 250.000 plantas/ha, alcanzando a 2 m de alto en menos de 5 meses. Sin embargo, los sauzales más maduros, por lo común no pasan los 20-30 cm de DAP. Este hecho se relaciona con el corte de árboles para distintos usos, pero también con la dinámica de los procesos erosivos que influyen notablemente en la permanencia de los sauzales.

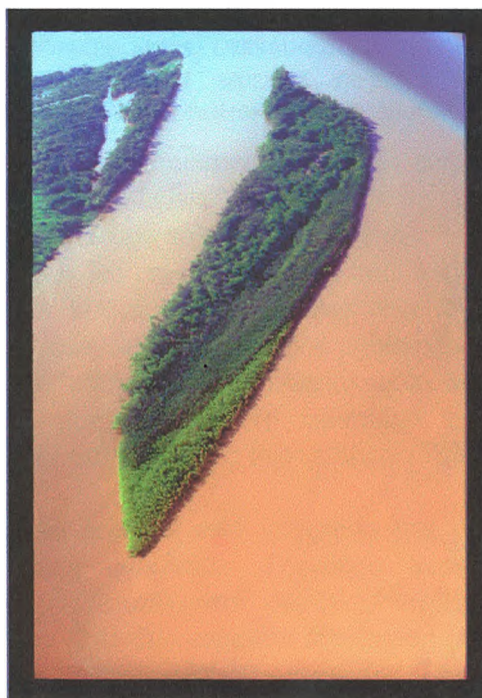
### ***Selvas mixtas de inundación (F<sub>2</sub>).***

BOSQUES FLUVIALES, ALTOS, CERRADOS, CONTINUOS, FORMADOS POR VARIAS ESPECIES DE ÁRBOLES, DE VARIOS ESTRATOS, GENERALMENTE DE COPA GLOBOSA. SITUADOS EN BARRAS ARENOSAS A ARENOLIMOSAS SITUADAS EN LA PARTE MÁS ELEVADA DE LAS ISLAS. SE LOS LLAMA TAMBIÉN "MONTE NEGRO" O "BOSQUES DE GALERÍA" ALUDIENDO AL VERDE OSCURO DOMINANTE EN LA CANOPIA Y A LA FORMA DE DISTRIBUCIÓN DE LOS ELEMENTOS.

Son formaciones arbóreas continuas, pluriestratificadas, con presencia de sotobosque y mayor abundancia de bioformas (líquenes, helechos, epífitos, parásitos, enredaderas, terófitos), respecto de los bosques del tipo F<sub>1</sub> (Figs. 13 y 14).



**Figura 13:** Extremo Sur de la Isla Apipé Grande. El patrón de paisaje combina bosques pluriespecíficos (F<sub>2</sub>), pastizales (I) y, en las depresiones, pequeñas lagunas (A<sub>2</sub>)



**Figura 14:** Isla Nueva, adyacente a la isla Durán, hoy bajo las aguas del embalse Yaciretá. En el extremo inferior un brinzal de *Salix humboldtiana* (F<sub>1</sub>). En la parte central y en la derecha de la imagen, se puede ver un brinzal de *Croton urucurana* (F<sub>1</sub>). En la margen izquierda y superior de la isla, se observa un bosque pluriespecífico, más antiguo compuesto por varias especies. En el momento de la foto, la antigüedad de la isla era menor de 50 años. La diferencia en la biodiversidad, se relaciona más con diferencias en el nivel topográfico de los bancos que forman la isla, que con un proceso sucesional *sensu strictu*

La fisonomía corresponde a un bosque alto cerrado, con árboles cuyo DAP puede ser de hasta 90 cm y cuyas copas se tocan llegando hasta los 15 m de altura. Este bosque aparece dominado por los laureles (*Nectandra angustifolia*, *Ocotea acutifolia* y *O. diospyrifolia*).

*N. angustifolia* es una de las especies más frecuentes y alcanza valores de importancia próximos a 70% en los bosques analizados.

Si bien estos bosques se encuentran posicionalmente en puntos más elevados del gradiente topográfico respecto a los de *Salix*, están afectados por las aguas de inundación, aunque con recurrencia anual o menor. Esto determina la posibilidad que se desarrolle un tapiz cespitoso herbáceo compuesto por *Oplismenus hirtellus*, *O. hirtellus* subsp. *setarius*, *Setaria vulpiseta* var. *vulpiseta*, *Eriochloa punctata*, *Digitaria ciliaris* y otras especies, pudiendo encontrarse en sitios esporádicamente anegados plantas de *Pseudoananas sagenarius* que no alcanzan cobertura continua.

En el sotobosque la integración florística fluctúa en estrecha relación con los períodos de estiaje e inundaciones, advirtiéndose una mayor riqueza específica en la época en que el suelo está descubierto de agua. Pueden encontrarse con frecuencia *Lippia alba*, *Commelina diffusa*, *Setaria parviflora* var. *parviflora*, *Panicum trichanthum*, *Psidium kennedyanum*, entre más de 20 especies registradas.

En el estrato arbóreo pueden encontrarse elementos propios del bosque pionero ("sauces", "sangre de drago") aunque con baja densidad respecto de los laureles. En estos ambientes el suelo es más evolucionado presentando un mantillo que puede alcanzar unos 2 - 4 cm de espesor en algunos sitios.



### ***Bosque alto cerrado, no inundable, sobre terrazas o islas muy altas (F<sub>3</sub>)***

BOSQUES HIDRÓFILOS, ALTOS, CERRADOS, SITUADOS EN TERRAZAS O ISLAS ANTIGUAS, ARENOSAS, RARAMENTE INUNDABLES, QUE POSEEN MUCHAS ESPECIES PROPIAS DE LA SELVA TROPICAL LLUVIOSA. SON PLURIESTATIFICADOS. POR SU CONTINUIDAD EN FRANJAS ESTRECHAS SE LOS DENOMINA "galerías"

Esta unidad se encuentra en dos amplios sectores de la isla Apipé Grande y con menor extensión en la isla Talavera.

Ocupa terrenos sobreelevados entre 5 y 15 m sobre el río en aguas medias y no son alcanzados por las crecientes. Esta condición del ambiente, le confiere menor variabilidad temporal, por lo que las poblaciones vegetales que allí moran tienen nichos ecológicos más estrechos y menores fluctuaciones poblacionales. Estas características permitirían asignarle la condición "climax". Sin embargo, sólo se trata de una discontinuidad en el gradiente topográfico que le confiere identidad propia, con pocas especies afines a otras localizaciones del gradiente topográfico (Tabla 10), es decir, respecto de otras etapas de la hidrosere.

El dosel arbóreo está integrado por unas 18 especies. Las más características son: *Anadenanthera colubrina*, *Tabebuia impetiginosa*, *Syagrus romanzoffiana*, *Pouteria gardneriana*, *Hexachlamis edulis*, *Peltophorum dubium*, *Albizia nipoides* y *Eugenia uruguayensis*. Las dos especies citadas en primer término, sumadas sus densidades, llegan a 60% del total de los árboles censados. Los valores oscilan generalmente entre 110 y 190 árboles por hectárea. Las copas llegan a 12-15 m de altura, contactándose, lo que le confiere al "techo" del bosque gran continuidad. Estos bosques tenían árboles de hasta 80 cm de diámetro según se aprecia en ejemplares enfermos que han sido desechados por los hacheros. Actualmente el diámetro más frecuente es de 20 a 40 cm, con fuste próximo a los 8 m.

Espacialmente el bosque tiene baja variabilidad y la heterogeneidad está dada por las actividades humanas.

El sotobosque es muy laxo y se compone de renovales de las especies arbóreas, encontrándose un halo marginal, recubierto de *Bromelia balansae*, que forman barreras continuas impenetrables. El tapiz cespitoso es poco denso, poblado frecuentemente por *Oplismenus hirtellus* subsp. *setarius* con cobertura menor que 25% y deja ver el suelo arenoso, formado por arenas gruesas y medias en superficie, con muy bajo contenido de materia orgánica.

Son frecuentes las formas epífitas del género *Tillandsia*. Las enredaderas no alcanzan el desarrollo que logran los bosques de inundación (F<sub>2</sub>) descritos anteriormente. En los sitios más umbríos son frecuentes *Rhipsalis aculeata* y *Microgramma vacciniifolia*, al igual que algunos líquenes y musgos, aunque sin formar una cubierta continua.

### ***Campos altos con pastizales (flechillares) en islas no inundables ("I")***

PRADERAS DE PASTOS CORTOS, DISTRIBUIDOS EN UNA MATRIZ HERBÁCEA CONTINUA O EN COJINES SEPARADOS POR NO MÁS DE UN METRO, DE RAÍCES SUPERFICIALES O PROFUNDAS, EN ESTE CASO FASCICULADAS. INCLUYE PASTOS TIERNOS O NO, DE HASTA MEDIO METRO DE ALTO.

Crece a manera de abras del bosque, circundándolo en algunos sectores de las islas. Alcanzan su fisonomía más típica en los dos núcleos elevados de la isla Apipé Grande. Están integrados por *Aristida jubata*, *Cynodon dactylon*, *Axonopus jesuiticus*, *Paspalum vaginatum*, *Plantago myosuroides*, entre las especies más frecuentes. Sufren déficit hídrico

algunos meses del año, por lo que su potencialidad y rendimiento productivo son moderados.

En algunos sectores con suelos de textura más fina en superficie, *Elionurus muticus* ("pasto amargo") es la especie dominante.

La presencia de *Butia yatay* configura una variante fisonómica-florística del paisaje que señala la afinidad ecológica de estas islas antiguas del Paraná y el macrosistema Iberá. Esta unidad fisonómica-florística se continúa en el borde de los Esteros de Ñeembucú (Paraguay) hasta cerca del río Tebicuarí. Constituye un ambiente endémico de gran valor para la vida silvestre. Estos pastizales son manejados actualmente con fuego a efectos de lograr la utilización del rebrote para el ganado.

### ***Pajonales anegados o inundados en forma aperiódica (B<sub>3</sub>)***

FORMACIÓN DE PASTOS ALTOS Y DUROS, DISTRIBUIDOS EN COJINES EN LOS SUELOS ALTOS DE LAS ISLAS MÁS ANTIGUAS, DONDE EL SUELO SE INUNDA O ANEGA SÓLO EN PERÍODOS MUY HÚMEDOS Y POR PERÍODOS MENORES DE SEIS MESES. FORMAN UNA CANOPIA SEMI-CONTINUA DE UNO A DOS METROS DE ALTO. TIENEN RAÍCES FASCICULADAS Y SON FAVORECIDOS POR LOS INCENDIOS FRECUENTES (Fig. 15).

Esta unidad ambiental ocupa sectores próximos al centro de las islas más grandes (San Martín, Apipé Chico, Apipé Grande, Durán, etc.) y es particularmente importante aguas abajo de Puerto Valle..

Las islas en las que crecen estos pajonales, presentan albardones prominentes que las marginan. Cruzándolos se aprecia una suave pendiente hacia el centro de las islas, con un gradiente topográfico de un metro o más. Como consecuencia de este relieve suavemente cóncavo, la permanencia del agua de lluvia es mayor.

Durante las crecientes extraordinarias del río (y aún en las anuales) esta zona permanece ocupada por sus aguas, advirtiéndose en tal circunstancia que el suelo no es liso, sino que aparece surcado por espiras de escasa magnitud, determinando un bajorrelieve ondulado, de poca energía y conformación semilunar (ej. isla Apipé Grande). La vegetación se adapta en su integración a las diferencias espaciales del terreno. En los sitios más elevados (que ocupan la mayor extensión), domina generalmente una colectividad integrada por *Andropogon lateralis* con *Sorghastrum setosum*, *Vernonia chamaedrys*, *Crotalaria micans*, *Turnera grandiflora* y *Pterocaulon alopecuroides*, entre otras.



**Figura 15:** Pajonal de *Panicum prionitis* (B<sub>3</sub>) en el borde de la isla Mborebí. El pajonal puede quedar completamente cubierto de agua por varias semanas, luego de lo cual completa su ciclo biológico normalmente. Detrás del pajonal se ve un bosque cerrado, pluriespecífico.

En las áreas cóncavas del relieve, con mayor permanencia del agua, la fisonomía es más heterogénea, pudiendo encontrarse "cardales" de *Eryngium eburneum*, "pajonales" con dominancia absoluta de *Panicum prionitis* o en los sitios más bajos, carrizales de *Panicum grumosum*.

Los carrizales de estas espiras interiores de las islas presentan rasgos diferenciales respecto de las formaciones homónimas situadas en relación directa con el flujo de la corriente del río. En el interior de las islas *P. grumosum* comparte su hábitat con un mayor número de poblaciones de hidrófitas y anfibias. El cuerpo de las plantas presenta adaptaciones que le permiten soportar un período más prolongado de suelo seco (sistemas radiculares más densos y profundos, menor número de tallos por plantas).

Estos carecen de árboles, a excepción de ejemplares aislados de *Cecropia pachystachya*, *Croton urucurana* o, más raramente, *Inga verna*. En las caletas anegables se han localizado renovales importantes de *Psidium kennedyanum* cuya amplia distribución alcanza, incluso, al bosque de los albardones marginales, encontrándose frecuentemente en las lomadas arenosas de los esteros de Iberá y de Ñeembucú.

No se puede explicar la ausencia de árboles en estos pastizales ya que, al parecer, muchas características edáficas de los mismos guardan similitud con algunos suelos de albardones marginales donde la selva de inundación cobra importancia. Probablemente la ausencia de árboles en estos sitios se relacione con la escasa regularidad en la alternancia y modalidad de los pulsos de sequía-inundación sobre el suelo; el rol del fuego como factor relacionado y la acentuada deficiencia de oxígeno en la fase de anegamiento, por encontrarse en sitios en los que el agua no corre.

La presencia de ganado en estos ambientes actúa como un poderoso factor de selección que, en ciertos sectores, contribuye a generar fisonomías semejantes a las de algunos "malezales" de tierra firme de la margen izquierda del río.

### ***Esteros (C)***

PAISAJES DENSAMENTE VEGETADOS CON DOMINANCIA DE PLANTAS PALUSTRES (GEÓFITOS), DE PENDIENTE MUY ESCASA, CON DEPRESIONES DE AGUA ESTANCADA EN FORMA PERMANENTE O SEMI-PERMANENTE Y HASTA LAGUNAS DENSAMENTE VEGETADAS, CON ALTA PRODUCCIÓN DE PLANTAS ACUÁTICAS, QUE SE DESCOMPONEN LENTAMENTE, DANDO ORIGEN A LA FORMACIÓN DE SUELOS CON HORIZONTE ORGÁNICO SUPERFICIAL (Fig. 16). EN LOS SITIOS DEPRIMIDOS DEL PAISAJE HAY TENDENCIA A LA FORMACIÓN DE TURBA CON LA PECULIARIDAD DE ESTAR ORIGINADA EN LA SENESCENCIA DE PLANTAS VASCULARES (Y NO MUSGOS). HAY PERMANENTE DEFICIENCIA DE OXÍGENO DISUELTO Y ABUNDANTE MATERIA ORGÁNICA. EL AGUA ES ÁCIDA, TRANSPARENTE, CON COLOR CASTAÑO Y CARECE DE SÓLIDOS INORGÁNICOS SUSPENDIDOS (NEIFF, 1997).

Ocupan sitios posicionalmente más bajos que los ambientes descritos anteriormente en el interior de las islas grandes (Apipé, Talavera, Durán, etc.), conectados al río a través de canales naturales en las grandes crecientes. La dinámica de las poblaciones vegetales se relaciona estrechamente con la estacionalidad climática.

De acuerdo a observaciones realizadas en las islas Apipé Grande, Durán y Talavera, los "esteros" se asemejan con los descritos por Carter y Beadle (1932) para el chaco paraguayo.



**Figura 16:** Estero perimetral de la laguna La Hermosa, Islas Apipé Grande. Formación palustre densa, cerrada, sobre suelos orgánicos, de dos metros de alto. En posición más elevada del relieve, bosque alto cerrado (extremo superior derecho).

A pesar de lo expresado, estos "esteros" ofrecen un comportamiento diferente a los esteros alimentados exclusivamente por aguas de lluvia (Neiff, 2001; Ringuelet, 1962).

Esteros fisonómicamente homólogos, pueden tener funcionamiento ecológico muy distinto (especialmente en lo relativo a la producción, descomposición y mineralización de la materia orgánica) debido a la fuente de alimentación del agua y a la renovación de la misma. Esta diferencia respecto del origen de las aguas, ya fue señalada por Cordini (1947)

para los esteros del Pilcomayo, señalando que los esteros conexos al río tienen mayor variabilidad ambiental respecto de los que son alimentados cíclicamente por aguas de lluvia. En ellos, el agua inunda el suelo por un período aproximado de 8-11 meses, que comprende generalmente desde mediados de verano a mediados de otoño, aunque con una amplitud considerable.

El rasgo más característico lo constituye el tipo de vegetación que sustentan, con predominancia de plantas anfibas tales como *Cyperus giganteus*, *Panicum grumosum*, *Typha latifolia*, *T. domingensis*, *Thalia geniculata*, *T. multiflora*, *Fuirena robusta* y bioformas similares, que se comportan como eurihídricas creciendo en formaciones con alta dominancia de una de las especies citadas y ocupando extensiones superiores a 100 hectáreas, con diferencias zonales en la dominancia específica, que se relacionan con el espesor y permanencia de la lámina de agua sobre el suelo.

Se han colectado más de 40 especies coexistentes, si bien gran parte presentan ocurrencia estacional, o relacionadas a las quemadas frecuentes. En la flora de los ambientes de estero, en el Iberá, se han registrado más de 400 especies (Carnevali, 1994; Arbo y Tressens, 2003).

Como resultante de la deficiente circulación de la energía desde los productores a otros niveles tróficos, se generan condiciones de distrofia (o saprotrofia, al decir de Ringuelet, 1962) que conducen a la acumulación progresiva de materia orgánica sobre el sustrato arenoso de los esteros. Formándose suelos orgánicos, cuyo espesor puede llegar a algo más de un metro en ciertos puntos de la isla Apipé Grande y hasta cuatro metros en la isla Yaciretá.

Los restos vegetales forman la matriz del suelo, que puede tener más de 70% de materia orgánica (Neiff, 2004). La desintegración de estos materiales permite conocer la antigüedad de los suelos (que pertenecen a los llamados histosoles). Los suelos orgánicos de la isla Apipé Grande pertenecen a los histosoles fibríticos o sápricos, es decir, suelos muy nuevos, en los que todavía se reconocen los tejidos vegetales. En la isla Yaciretá los suelos son más antiguos, con mayor grado de humificación, encontrándose además de los nombrados, los histosoles hémicos, también presentes en los lagos del Iberá (Neiff, 2004).

El estudio de perfiles polínicos tomados en estos esteros y los que se encuentran en el Iberá, permitieron establecer que los mismos son parte de un paisaje que comprende el paleoabánico fluvial, con vértice aguas debajo de la ciudad de Posadas. No se encontraron rastros de floras fósiles y no hubo diferencias zonales significativas entre los perfiles de estas islas antiguas y los de Iberá (Cuadrado y Neiff, 1993).

### **Bañados fluviales (B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>)**

AGUAS TEMPORARIAS QUE OCUPAN TERRENOS BAJOS, PLANOS O LIGERAMENTE CÓNCAVOS SIN HORIZONTE ORGÁNICO TURBOSO SUPERFICIAL. CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA EN LOS CINCO PRIMEROS CENTÍMETROS DEL SUELO MENOR QUE 10%. DENSA Y CONTINUA VEGETACIÓN CUYA DESCOMPOSICIÓN SE ENCUENTRA RELACIONADA CON LA PERMANENCIA DEL AGUA EN EL SUELO Y CON LA REGULARIDAD DE LOS PERÍODOS DE SEQUÍA E INUNDACIÓN ALTERNANTES.

Los bañados fluviales comprenden uno de los tres complejos de ambientes temporarios incluidos dentro de “bañados” (Neiff, 2001). En el área de este estudio ocupan extensión aún mayor que los esteros y su ubicación no se limita a las islas más antiguas, pudiéndose los encontrar en la periferia de los esteros de aquellas, pero también en las islas nuevas, marginados generalmente por bosques del tipo F<sub>2</sub>.

Ocupan lugares bajos y, de acuerdo a su posición respecto del nivel de aguas medias del río, tienen diferencias en la duración de la inundación del suelo. Al no tener cubeta definida (como las lagunas), no poseen capacidad de retención de agua, por lo que el suelo permanece anegado solamente cuando el río se halla en aguas altas, o luego de lluvias torrenciales. Son entonces, cuerpos leníticos temporarios de mayor variabilidad en el tiempo. Las colectividades de la vegetación se encuentran en constante "rejuvenecimiento" por la alternancia de formas acuáticas, palustres y terrestres según el comportamiento hidrológico del río.

Entre las plantas acuáticas de mayor ocurrencia en estos bañados pueden citarse a *Pontederia cordata*, *P. rotundifolia*, *Gymnocoronis spilanthoides*, *Eichhornia* spp., entre otras.

*Panicum grumosum* por la plasticidad ecológica comentada, suele cubrir extensas áreas en formaciones homogéneas, con alta dominancia como se registró en el sector central de la isla Talavera.

Con la bajante de las aguas, se produce un reemplazo parcial de las bioformas acuáticas por plantas anfibias, tales como *Polygonum acuminatum*, *P. punctatum*, *P. ferrugineum*, *Ludwigia peploides* y otras.

### **Lagunas (A<sub>2</sub>)**

LAGOS SOMEROS, DE RÉGIMEN POLIMÍCTICO ALIMENTADOS POR DESBORDE FLUVIAL Y POR LLUVIAS. SE HAN FORMADO POR ADOSAMIENTO DE BANCOS Y POR DERRAMES LATERALES DEL CURSO PRINCIPAL. TIENEN FORMA ELONGADA, REDONDEADA HASTA IRREGULAR. EL TAMAÑO ES GENERALMENTE MENOR DE CIENTO HECTÁREAS. TIENEN AGUAS DE PH NEUTRO A LIGERAMENTE ÁCIDO (Fig. 17).

Dentro de esta unidad ambiental pueden discernirse las lagunas interiores de las islas, los madrejones y caletas.

La distinción se basa en que las primeras se hallan conectadas sólo indirectamente al río (a través de canales) en períodos de crecientes extraordinarias. Generalmente se encuentran ubicadas en la zona más baja del gradiente topográfico, en medio de extensos esteros (isla Apipé Grande) por lo cual, en el período lluvioso, reciben aguas pluviales a través del sistema colector de los esteros. En razón de su estrecha relación con aquellos, las características químicas de sus aguas y algunas poblaciones guardan semejanzas con tales ambientes.



**Figura 17:** Camalotal de *Eichhornia azurea* en Santa Tecla (embalse Yaciretá). Las plantas están arraigadas al fondo llegando hasta tres metros de profundidad. Los tallos pueden tener más de cinco metros y permanecen tendidos sobre el agua, en sitios con poco movimiento del agua.

Tienen buena transparencia y ello determina la presencia de vegetación acuática sumergida como *Najas marina*, *Utricularia foliosa* y, más raramente, *Cabomba caroliniana*.

La vegetación flotante (*Salvinia biloba*, *Eichhornia* spp., *Ricciocarpus natans*, etc.) llega a 10 ó 20% de cobertura, aunque restringida a una faja marginal. Estos camalotales evolucionan hacia formas más complejas, cuales son los *embalsados* o islotes flotantes con suelo subyacente.

En algunos sectores se localizan "canutillares" de *Panicum elephantipes* o *Paspalum repens*, con baja cobertura, siempre menor que en las caletas y madrejones. Estos últimos constituyen cuerpos de agua alargados, a veces curvados en forma de herradura, que se encuentran en la unión de dos bancos de arena en las islas, presentando cubetas con perfil en "V" o en "U".

Se hallan conectados en forma directa o indirecta con el río. Las características físicas y químicas de sus aguas no se apartan demasiado de las del ambiente lótico, si bien con frecuencia puede constatarse mayor transparencia, tenores algo más bajos de oxígeno en disolución y pH de tendencia ácida. Por las características anotadas, la vegetación de los madrejones guarda gran afinidad con la que crece en bancos de arena al resguardo de la corriente del río. Con mayor frecuencia las poblaciones de *Panicum grumosum* alcanzan cobertura absoluta, si bien pueden registrarse otras especies como *Polygonum stelligerum*, *P. acuminatum*, *P. ferrugineum*, *Ludwigia peploides*, que tienen poca cobertura.

Los camalotales de *E. crassipes* pueden desarrollarse a expensas de la matriz vegetal de *P. grumosum* que le brinda resguardo adecuado del viento y del flujo de la corriente. Esta especie tienen elevada frecuencia y constancia en estos ambientes y también en aguas lóxicas marginales. Con gran probabilidad, la planta puede desarrollarse en el embalse de Yaciretá. Por lo tanto, aún cuando los camalotales de plantas acuáticas flotantes libres

ocupen actualmente valores de cobertura de moderados a bajos, en las circunstancias futuras, la presencia de estos "carrizales" podría coadyuvar notablemente el desarrollo de los hidrófitos flotantes libres antes mencionados.

La vegetación de las caletas presenta gran semejanza con los madrejones; se encuentran directamente conectadas al flujo del río a manera de bolsones alargados de hasta 3 km de largo. La dinámica de transporte de sólidos suspendidos por el río y otros factores (como acumulación de biomasa) pueden determinar que las caletas se obturen en la boca y se transformen en madrejones.

### **Terrenos sometidos a laboreo (J)**

Estas islas desde muy antiguo sustentan variadas actividades humanas. Las islas más densamente pobladas son las ubicadas en las proximidades de las ciudades de Posadas (Fig. 18) y Encarnación. Son islas pequeñas y sus asentamientos humanos están constituidos por viviendas precarias de pobladores dedicados a la pesca o al tránsito en canoas desde ambos márgenes del río. Existen pequeñas quintas destinadas a plantaciones de hortalizas, bananas, porotos y otros productos de consumo familiar.

Las islas grandes y anegadas periódicamente en algunos sectores (Apipé Grande, Talavera, Apipé Chico, San Martín, Durán, Pucú -Figs. 19, 20 y 21-) sustentan explotaciones ganaderas, constituyendo sitios de excelentes rendimientos para invernada. La presencia del ganado controla en muchos casos el avance del "cardal" de *Eryngium eburneum* o el "pajonal" de *Panicum prionitis*. La actividad ganadera se asocia al uso del fuego, que coadyuva a mantener la fisonomía herbácea.

Algunos pobladores se dedican como actividad complementaria a la cacería de animales que viven en los esteros y bañados (guazunchos, carpinchos, nutrias, etc.).

La agricultura sólo se realiza a nivel de pequeñas parcelas en los sectores más elevados de las islas. Los productos que habitualmente se extraen son: mandioca, poroto, tomate, banana, tabaco, maíz, pimiento, mango y algunos cítricos. La cría de ganado resulta en estos casos una actividad complementaria.

En las islas con amplios sectores de bañados, es frecuente encontrar fábricas de ladrillos de adobe. Esta actividad ha producido modificaciones importantes vinculadas con el movimiento de suelos, talado de bosques aledaños para combustible, etc. De las actividades humanas podría considerarse una de las que más comprometen el ambiente insular que se describe. Sin embargo, los aportes de sedimentos por las crecientes y la rápida regeneración del bosque determinan la "cicatrización" de estos daños en corto tiempo.

La explotación maderera no tiene asentamientos locales como actividad organizada y los árboles apeados y trozados son procesados en los centros poblados más próximos.

Las islas afectadas por asentamientos humanos permanentes son las que tienen sectores que superan el nivel de las crecientes anuales ordinarias. La formación de agrupaciones humanas o villas, ocurre en los sitios que no son alcanzados por las crecientes del Paraná. Tanto los asentamientos humanos "familiares" como aquellos que revisten carácter de "villas" ejercen su influencia en un radio de acción muy cercano.

Las unidades ambientales más comprometidas son las que corresponden a los sitios más altos, en tanto que las islas más nuevas (con fisonomías de sauzales, carrizales y, aún, la selva mixta en muchos sitios) se mantienen en estado prístino. Estas islas nuevas son



constantemente remodeladas por lo que la vegetación tiene cambios constantes en su estructura.

**Tabla 8:** Algunas poblaciones vegetales características de las principales unidades de ambiente insular y condiciones del hábitat en que crecen.

<b>Especie</b>	<b>Nivel de la isla en que crece (*)</b>	<b>Densidad/ha (**)</b>	<b>DAP (***)</b>	<b>Alto máximo (*)</b>	<b>Frecuencia por estación (%)</b>
<i>Guadua chacoensis</i>	+0,10 +0,90	70 - 105	5 - 12	7 - 12	4,33
<i>Butia yatay</i>	+12,00	100	13 - 20	1,5	0,24
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	+1,80 +0,10	0,8 - 4	20 - 25	10 - 15	5,30
<i>Acrocomia totai</i>	+1,80 +0,40	0,5 - 2,5	20 - 25	10 - 15	0,51
<i>Salix humboldtiana</i>	-0,20 -3,00	66 - 252	8 - 25	6 - 10	8,67
<i>Celtis iguanaea</i>	+0,10 -1,80	18 - 97	9 - 25	7 - 10	7,46
<i>Ficus luschnathiana</i>	+0,10 -1,40	0,5 - 4,0	35 - 65	10 - 15	0,72
<i>Cecropia pachystachya</i>	+1,20 -2,20	25 - 176	10 - 23	8 - 14	13,73
<i>Nectandra angustifolia</i>	+0,90 -1,70	41 - 130	10 - 30	9 - 15	11,80
<i>Ocotea acutifolia</i>	+1,00 -0,40	9 - 27	20 - 38	9 - 15	3,37
<i>Albizia niopoides</i>	+1,80 +50	9 - 25	23 - 31	12 - 15	0,10
<i>Croton urucurana</i>	+1,00 -2,40	41 - 237	7 - 22	7 - 13	14,69
<i>Anadenanthera colubrina</i>	+1,70 +0,50	8 - 55	30 - 75	18 - 25	0,96
<i>Inga verna</i>	+0,40 -2,00	46 - 123	28 - 60	10 - 15	11,80
<i>Sapium haemospermum</i>	+0,50 -1,60	13 - 115	14 - 26	6 - 10	3,03
<i>Psidium kennedyanum</i>	+90 -0,60	18 - 180	8 - 15	4 - 8	1,68
<i>Albizia inundata</i>	+0,80 -1,20	1 - 6	20 - 30	8 - 15	3,85
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	+0,90 +0,60	1,5 - 7	30 - 80	11 - 15	0,72
<i>Peltophorum dubium</i>	+1,30 +0,05	5 - 22	30 - 64	15 - 22	4,33

**Tabla 8 (continuación):** Algunas poblaciones vegetales características de las principales unidades de ambiente insular y condiciones del hábitat en que crecen

<b>Especie</b>	<b>Nivel de la isla en que crece (*)</b>	<b>Densidad/ha (**)</b>	<b>DAP (***)</b>	<b>Alto máximo (*)</b>	<b>Frecuencia por estación (%)</b>
<i>Pouteria gardneriana</i>	+1,00 +0,30	0,5 - 2,0	40 - 80	15 - 20	0,48
<i>Pouteria salicifolia</i>	+1,00 -0,40	2 - 11	15 - 25	6 - 9	0,41
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	+1,10 -0,20	0,5 - 2,3	7 - 20	5 - 7	1,00
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	+1,50 +0,40	11 - 38	35 - 70	15 - 20	0,72

**Referencias:** (\*): rango más frecuente en m; (\*\*): rango más frecuente; (\*\*\*): DAP: diámetro a la altura del pecho. Rango más frecuente en cm

**Tabla 9:** Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	ZONAS					AMBIENTES						
	Exposición a la corriente	Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación
<i>Ricciocarpus natans</i>	R	-	+	+	-	++	-	++	-	-	-	-
<i>Blechnum brasiliense</i>	R	-	++	++	+	++	-	+	-	-	-	-
<i>Salvinia biloba</i>	R	-	+	+	+	++	-	++	-	-	-	-
<i>Azolla caroliniana</i>	R	-	+	+	++	++	-	+++	-	-	-	-
<i>Typha latifolia</i>	R	+	+++	+++	+	+	-	+++	-	-	-	-
<i>Typha domingensis</i>	R-PE	+	++	++	+	+	-	+++	-	-	-	-
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	R	-	++	+	-	++	-	++	-	-	-	-
<i>Guadua chacoensis</i>	PE	-	++	+++	+++	-	-	-	-	+++	++	++
<i>Gynerium sagittatum</i>	PE	-	++	+++	+++	-	-	-	-	++	+++	+
<i>Paspalum conjugatum</i>	R	+	+	+++	+++	-	++	-	-	-	++	-
<i>Paspalum intermedium</i>	R	-	++	++	++	+++	++	+++	+	-	-	-
<i>Paspalum vaginatum</i>	PE	+	++	++	+	-	++	-	+++	-	-	-
<i>Axonopus jesuiticus</i>	R	+	+++	+++	++	++	+++	++	-	-	++	++
<i>Oplismenus hirtellus</i> subsp. <i>setarius</i>	R	++	++	++	++	-	-	-	-	+++	++++	+++
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	R	-	++	++	++	++	+	++	-	-	-	-

**Tabla 9 (continuación):** Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	Exposición a la corriente	ZONAS				AMBIENTES						
		Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación
<i>Cynodon dactylon</i>	R	++	++	++	++	-	++	-	+++	-	-	-
<i>Digitaria ciliaris</i>	R	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Panicum grumosum</i>	PE	+++	+	+	+	+	++	++	-	-	+	+
<i>Panicum prionitis</i>	R	-	++	+++	+	+++	+++	+++	-	-	-	+
<i>Panicum elephantipes</i>	R	-	++	++	+++	+++	++	++++	-	-	-	+
<i>Panicum laxum</i>	R	+	++	++	++	+	+++	+	-	-	++++	+++
<i>Panicum trichanthun</i>	R	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Eriochloa punctata</i>	R	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Setaria vulpiseta</i> var. <i>vulpiseta</i>	R	-	++	++	++	+	+++	+	-	-	+++	+
<i>Setaria parviflora</i>	R	++	++	++	++	-	-	-	-	-	++	++
<i>Elionurus muticus</i>	R	-	+++	+++	++	-	-	-	+	-	-	-
<i>Andropogon lateralis</i>	R	+	++	++++	+++	+	+	++	+++	-	-	-
<i>Sorghastrum setosum</i>	R	+	++	++++	+++	+	+	++	+++	-	-	-
<i>Cyperus giganteus</i>	R-PE	-	+++	++++	+	+	+	+++	-	-	-	-
<i>Cyperus haspan</i>	R	-	+	+	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Cyperus</i> sp.	PE	+	++	+++	+++	+	-	+	-	-	-	-

**Tabla 9 (continuación):** Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	Exposición a la corriente	ZONAS					AMBIENTES					
		Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación
<i>Asclepis brasiliensis</i>	R	-	++	++	++	++	++++	++	-	-	-	-
<i>Butia yatay</i>	R	-	++	++	-	-	-	-	+++	-	-	-
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	PE	-	++	++	++	-	-	-	-	+++	+	-
<i>Acrocomia totai</i>	R	-	++	++	++	-	-	-	-	+++	+	-
<i>Pistia stratiotes</i>	R	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Eichhornia crassipes</i>	PE	-	++	+++	+++	+++	-	+++	-	-	-	+
<i>Eichhornia azurea</i>	R	-	++	+++	+++	+++	-	+++	-	-	-	+
<i>Pontederia cordata</i>	R	-	+	+	-	+	-	++	-	-	-	-
<i>Pontederia rotundifolia</i>	PE	-	+	+	+	++	-	++	-	-	-	-
<i>Smilax campestris</i>	PE	++	+++	+++	+++	+++	+	++	-	-	-	+++
<i>Thalia multiflora</i>		-	+++	++++	+	+	+	+++	-	-	-	-
<i>Salix humboldtiana</i>	PE	++++	++++	++++	++++	+	+	-	-	-	++++	++
<i>Celtis iguanaea</i>	R	-	+++	++++	++++	-	-	-	-	-	+++	++
<i>Ficus luschnathiana</i>	PE	-	+++	+++	++	-	-	-	-	++	+++	++
<i>Cecropia pachystachya</i>	PE	++	++++	++++	++++	++	+	-	-	++	++++	+++
<i>Polygonum ferrugineum</i>	ED	+	++	+++	+++	+	-	+++	-	-	-	+

Tabla 9 (continuación): Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	Exposición a la corriente	ZONAS				AMBIENTES						
		Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación
<i>Polygonum acuminatum</i>	ED	+	++	+++	+++	++	-	+++	-	-	-	+
<i>Polygonum stelligerum</i>	ED	+	++	+++	+++	+	-	++	-	-	-	+
<i>Polygonum punctatum</i>	PE	+	++	+++	+++	+	++	++++	-	-	-	+
<i>Alternanthera phyloxerooides</i>	R	-	++	++	+	+++	-	+++	-	-	-	-
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	R	++	+++	+++	+++	+++	+	++	-	-	-	++
<i>Rollinia emarginata</i>	R	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Nectandra angustifolia</i>	PE	++	++++	+	+	-	-	-	-	+	+	++++
<i>Nectandra lanceolata</i>	PE	-	++	++	+	-	-	-	-	++	+	++++
<i>Ocotea acutifolia</i>	R	+	+++	+++	+++	-	-	-	-	++	++	++
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	PE	+	++	+++	++	-	-	-	-	+	++	+++
<i>Albizia niopoides</i>	PE-R	-	-	++	-	-	-	-	-	++	-	+
<i>Phyllanthus sellowianus</i>	R	++	+++	+++	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton urucurana</i>	ED	++++	++++	++++	++++	++	+	-	-	+	++++	+++
<i>Anadenanthera colubrina</i>	R	+	++	++	++	-	-	-	-	+++	-	-
<i>Inga verna</i>	R-PE	++	++++	++++	++++	-	-	-	-	++	++++	++++
<i>Mimosa pigra</i>	PE	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-	+

**Tabla 9 (continuación):** Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	Exposición a la corriente	ZONAS				AMBIENTES						
		Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación
<i>Albizia inundata</i>	R-PE	+	++	+++	+++	-	-	-	-	+++	++	+++
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	PE	+	++	+++	+++	-	-	-	-	++	+	+
<i>Peltophorum dubium</i>	R	+	+++	+++	++	-	-	-	-	+++	+	+
<i>Erythrina crista-galli</i>	PE	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+
<i>Sesbania virgata</i>	R	-	-	++	++	++++	++	++	-	-	-	-
<i>Sesbania punicea</i>	R	-	-	++	+++	+++	+	++	-	-	-	-
<i>Aeschynomene montevidensis</i>	R	-	+++	++++	+	+	+	+++	-	-	-	-
<i>Vigna adenantha</i>	R	-	+	++	++	++	+	+	-	-	+	-
<i>Sapium haematospermum</i>	ED-PE	+	++	+++	+++	-	-	-	-	+	+++	+
<i>Cissus palmata</i>	R-PE	+	+++	+++	+++	-	-	-	-	++	+++	+++
<i>Casearia sylvestris</i>	R	++	++	++	+	-	-	-	-	-	++	++
<i>Passiflora caerulea</i>	R	+	++	+++	+++	-	-	-	-	+	++	+
<i>Psidium kennedyanum</i>	R	-	+++	+++	+++	-	++	-	+	++	++	++
<i>Eugenia uruguayensis</i>	R	-	++	++	+	-	-	-	-	++	+	++
<i>Hexachlamis edulis</i>	R	-	++	++	+	-	-	-	-	+++	+	+
<i>Ludwigia peploides</i>	R-PE	+	++	+++	+++	+++	+	+++	-	-	-	+

**Tabla 9 (continuación):** Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	Exposición a la corriente	ZONAS					AMBIENTES					
		Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación
<i>Ludwigia peruviana</i>	R	-	++	++	++	+++	-	+++	-	-	-	-
<i>Ludwigia grandiflora</i>	R	-	++	++	++	+++	-	+++	-	-	-	-
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	R-PE	-	++	+	-	++	-	+++	-	-	-	-
<i>Pouteria gardneriana</i>	R	+	++	++	+	-	-	-	-	++	-	++
<i>Pouteria salicifolia</i>	R	-	++	++	+	-	-	-	-	++	+	++
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	R-PE	-	+++	+++	+++	-	-	-	-	++	++	+++
<i>Ipomea cairica</i>	R	+	++	+++	+++	+	-	-	-	+	++	++
<i>Patagonula americana</i>	R	-	++	++	+	-	-	-	-	++	+	++
<i>Glandularia peruviana</i>	R	-	++	++	-	-	+	-	+++	-	-	-
<i>Solanum amygdalifolium</i>	ED-PE	+++	+	+	++++	+	-	++	-	-	-	-
<i>Solanum glaucophyllum</i>	R	-	+	-	++	++++	++	+++	-	-	-	-
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	R	++	+++	+++	+++	-	-	-	-	+++	-	+
<i>Diodia kuntzei</i>	R	++	++	++	+	-	-	-	-	-	++	-
<i>Vernonia chamaedryx</i>	R	-	+	+	-	++	+++	-	++	-	-	-
<i>Senecio bonariensis</i>	R	-	++	++	-	+++	-	++	-	-	-	-



**Tabla 9 (continuación):** Frecuencia de especies vegetales de las islas del río Alto Paraná (tramo Candelaria – Itá Ibaté)

Especies	Exposición a la corriente	ZONAS					AMBIENTES						
		Posadas	Pto. Valle	Ituzaingó	Islas Las Palmas	Esteros y bañados	Pastizales hidrófilos	Lagunas	Campos altos	Bosque alto cerrado	Bosque bajo pionero	Selva mixta de inundación	
<i>Eupatorium laevigatum</i>	R	-	-	++	+	-	++	-	-	-	-	-	
<i>Blainvillea</i> sp.	R	-	++	++	++	++	-	++	-	-	-	-	
<i>Gymnocoronis spilanthoides</i>	R	-	+	+	+	++	-	+	-	-	-	-	
<i>Mikania periplocifolia</i>	R-PE	++	+++	+++	+++	+++	+	++	-	-	-	++	
<i>Bidens laevis</i>	R	-	+	++	+	++	-	++	-	-	-	-	
<i>Pterocaulon alopecuroides</i>	R	-	+	++	+	-	+	-	+++	-	-	-	

**Referencias:**

- = ausente
- + = menos del 5% de frecuencia
- ++ = del 6 al 20%
- +++ = del 21 al 60%
- ++++ = más del 60%

- ED = exposición directa
- PE = poco expuesto
- R = resguardada

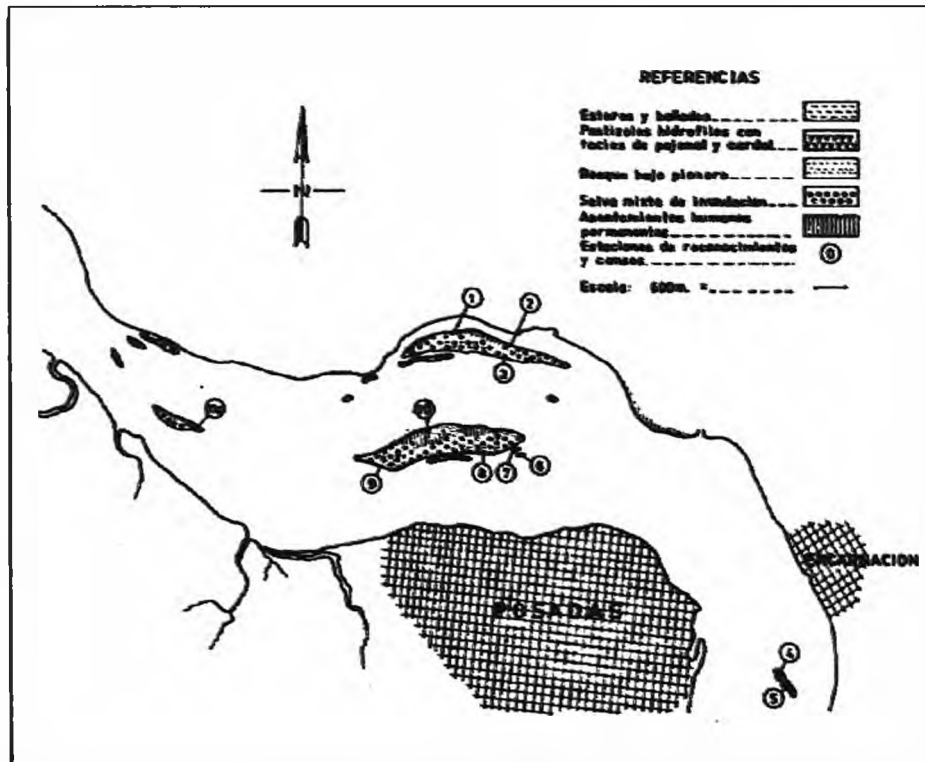


Figura 18: Grandes Unidades de vegetación y ambiente de las islas próximas a Posadas. Estaciones de reconocimiento.

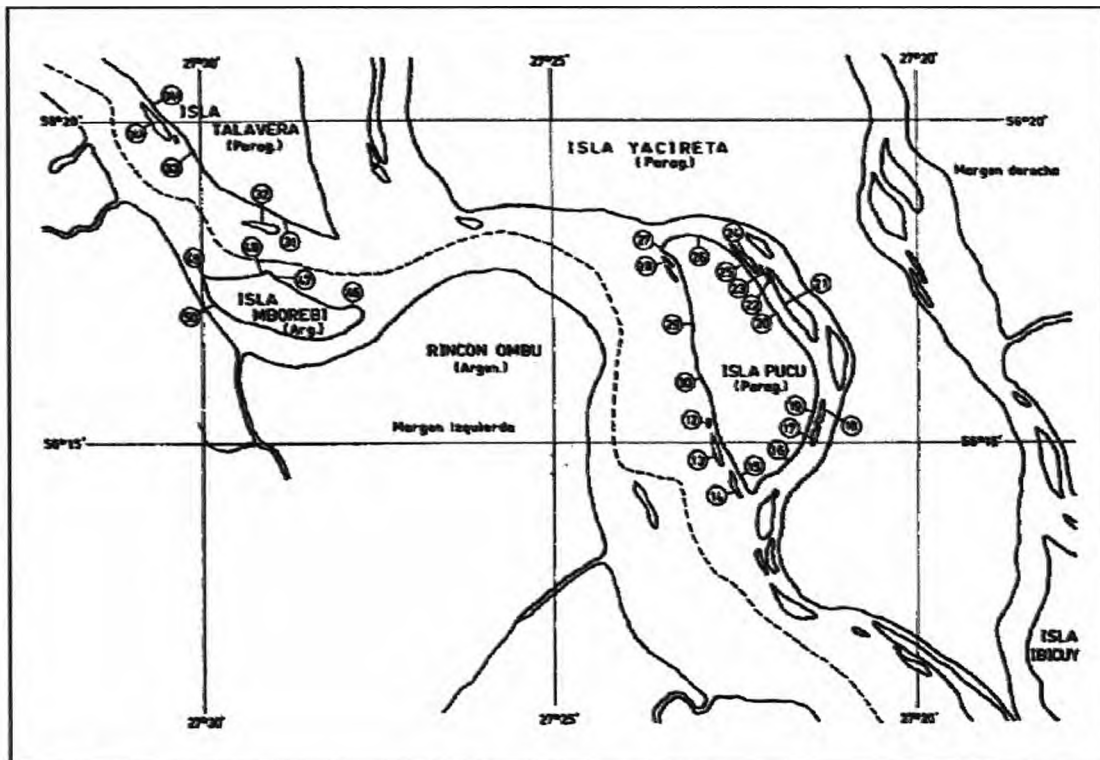


Figura 19: Estaciones de reconocimiento del área de Isla Pucú

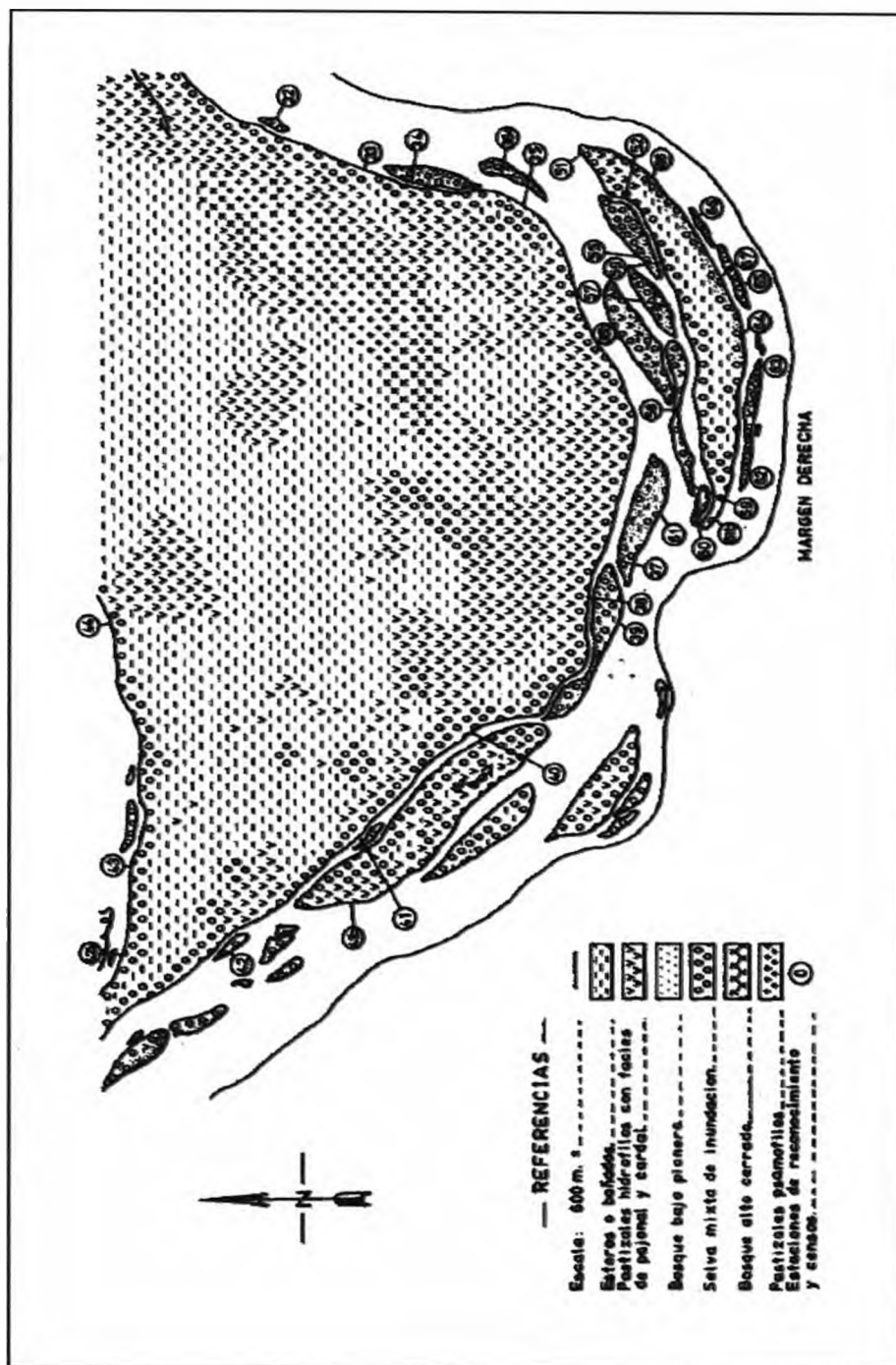


Figura 20: Complejo de Islas Talavera y Durán

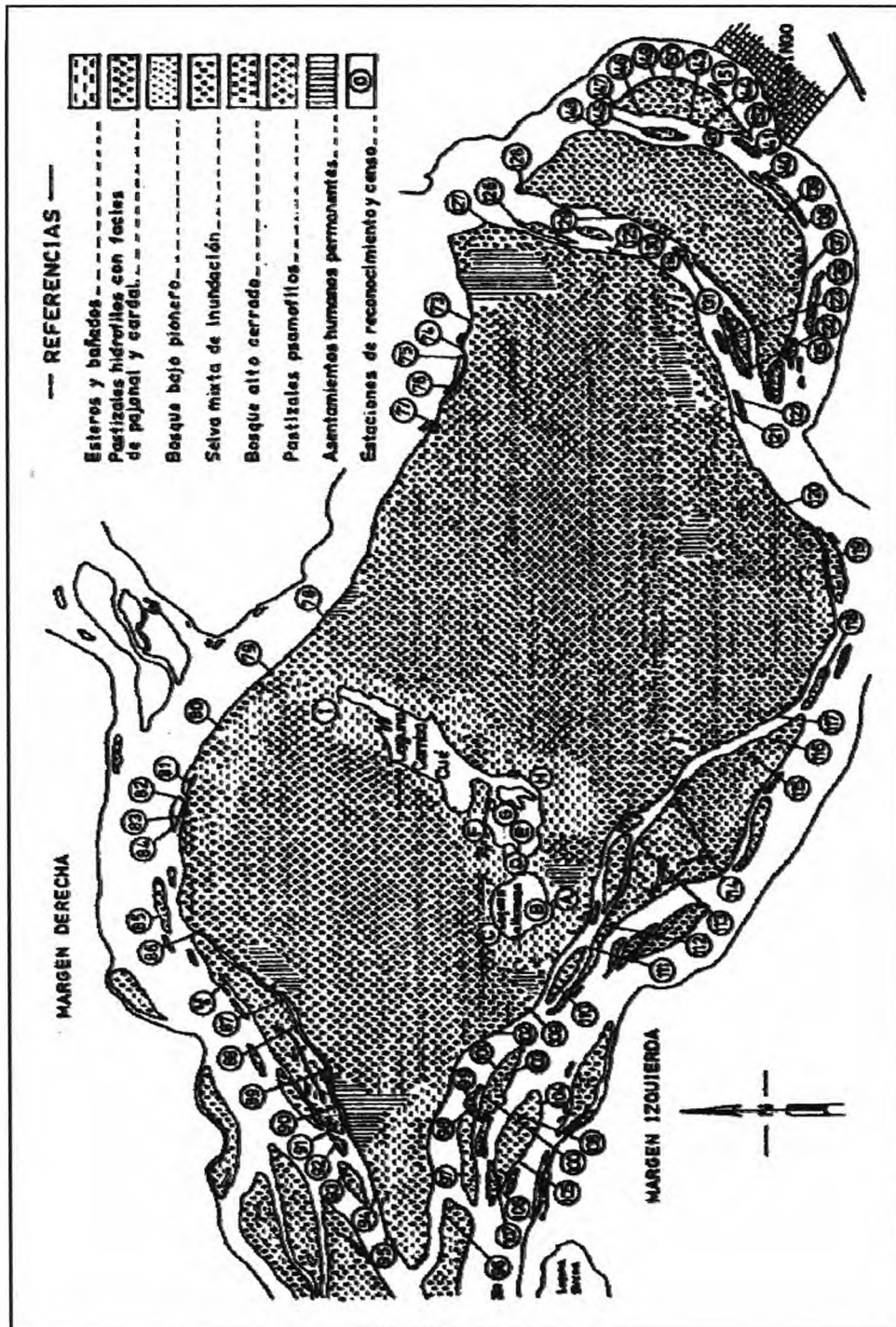


Figura 21: Isla Apiapé

	<i>Panicum grumosum</i>	<i>Solanum amygdalifolium</i>	<i>Polygonum ferrugineum</i>	<i>Polygonum acuminatum</i>	<i>Polygonum stelligerum</i>	<i>Mimosa pigra</i>	<i>Panicum prionitis</i>	<i>Polygonum punctatum</i>	<i>Mikania periplocifolia</i>	<i>Smilax campestris</i>	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	<i>Cissus palmata</i>	<i>Guadua chacoensis</i>	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	<i>Acrocomia totai</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	<i>Nectandra angustifolia</i>	<i>Ocotea acutifolia</i>	<i>Hexachlamis edulis</i>	<i>Albizia inundata</i>	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	<i>Celtis iguanaea</i>	<i>Patagonula americana</i>	<i>Sapium haematospermum</i>	<i>Inga verna</i>	<i>Cecropia pachystachya</i>	<i>Croton urucurana</i>	<i>Salix humboldtiana</i>	<i>Phyllanthus selowianus</i>					
<i>Panicum grumosum</i>	0,02	0,52	0,27	0,47	0,52	0,41	0,00	0,29	0,06	0,18	0	0,25	0,03	0,24	0,49	0,03	0,03	0,30	0,26	0,39	0,03	0,07	0,10	0,10	0,25	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03				
<i>Solanum amygdalifolium</i>	0,08	0,44	0,09	0,06	0,13	0,10	0,00	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Polygonum ferrugineum</i>	0,01	0,39	0,32	0,30	0,20	0,15	0,00	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Polygonum acuminatum</i>	0,01	0,28	0,29	0,27	0,17	0,21	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Polygonum stelligerum</i>	0,02	0,41	0,46	0,41	0,07	0,09	0,00	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Mimosa pigra</i>	0	0,19	0,16	0,13	0,10	0,19	0,00	0,09	0	0	0,15	0,14	0,15	0,08	0,07	0	0	0,13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Panicum prionitis</i>	0	0,10	0,01	0,01	0,06	0,09	0,22	0,03	0	0,07	0	0,11	0,25	0,05	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Polygonum punctatum</i>	0,01	0,01	0,31	0,33	0,19	0,24	0,00	0	0	0	0	0,05	0	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Mikania periplocifolia</i>	0	0,07	0,05	0,05	0,04	0,15	0,00	0,07	0,12	0,06	0	0,05	0	0,05	0,04	0	0	0	0,07	0,08	0,06	0,28	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Smilax campestris</i>	0	0,01	0,05	0,05	0,02	0,11	0,00	0,07	0,12	0,06	0	0,05	0	0	0,04	0	0	0	0,07	0,08	0,05	0,57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	0	0,10	0,03	0,03	0	0	0	0,03	0,26	0	0	0,05	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cissus palmata</i>	0	0,01	0,01	0,04	0,07	0,04	0,08	0,02	0,02	0,05	0,01	0,01	0,05	0	0,15	0,20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Guadua chacoensis</i>	0,08	0,08	0,20	0,27	0,26	0,14	0,21	0,16	0,17	0,46	0	0,29	0,14	0,37	0,29	0,08	0	0,07	0,86	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	0,07	0,10	0,22	0,29	0,27	0,20	0,12	0,27	0,05	0,58	0	0,27	0,19	0,29	0,26	0,14	0,14	0,18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acrocomia totai</i>	0	0	0,03	0,07	0,02	0,05	0,00	0,07	0,00	0,32	0,20	0,10	0,36	0,15	0,01	0,44	0,44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0	0	0,03	0,03	0,02	0,05	0	0,03	0	0,21	0	0	0,05	0,05	0,02	0,66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0,21	0	0,05	0,75	0,10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Nectandra angustifolia</i>	0,02	0,53	0,82	0,76	0,78	0,41	0,05	0,59	0,16	0,22	0,02	0,34	0,02	0,37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ocotea acutifolia</i>	0,02	0,18	0,35	0,38	0,46	0,28	0,14	0,33	0,16	0,36	0,10	0,43	0,14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hexachlamis edulis</i>	0	0,17	0,01	0,03	0,04	0	0,18	0,03	0	0,25	0	0,15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Albizia inundata</i>	0	0,21	0,34	0,41	0,39	0,15	0,20	0,42	0,22	0,34	0,16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	0	0	0,07	0,05	0,04	0,10	0,20	0,03	0,12	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Peltophorum dubium</i>	0,07	0,07	0,18	0,25	0,26	0,13	0,19	0,28	0,27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	0	0,15	0,13	0,19	0,12	0,04	0,12	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Celtis iguanaea</i>	0	0,30	0,57	0,60	0,49	0,29	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Patagonula americana</i>	0	0,06	0,05	0,09	0,10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sapium haematospermum</i>	0	0,32	0,46	0,35	0,32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Inga verna</i>	0,02	0,42	0,75	0,70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cecropia pachystachya</i>	0	0,46	0,80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Croton urucurana</i>	0,01	0,54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salix humboldtiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 10: Matriz de afinidad poblacional, según Oosting (1948)

## V.1.b. Diagnóstico de los factores controlantes

### V.1.b.1. El régimen de pulsos

Recientemente (Casco, 2003) se demostró que la mayoría de las poblaciones de la planicie inundable son anfitolerantes (*euritípicas*), lo que les permite persistir en sitios cuyo régimen de pulsos hidrológicos varía de año en año, en un entorno amplio de fluctuación (*tensión de pulsos*). La frecuencia de las plantas en el gradiente topográfico, tiene curvas platicúrticas que indican la posibilidad de encontrar la misma planta desde ambientes cuyo suelo permanece habitualmente inundado, hasta barrancas raramente inundables, es decir, nichos amplios.

Las plantas tienen estrategias de germinación, de crecimiento, distribución de las raíces y adaptaciones morfoanatómicas y fisiológicas que les permiten compensar las situaciones adversas (Neiff, 1979; 1990; Neiff *et al.*, 1985; Casco, 2003). Muchos procesos fisiológicos pueden ocurrir en tanto el suelo esté inundado o seco (Tablas 11 y 12).

En consecuencia, el paisaje fluvial está formado por parches que varían muy poco en posición y extensión a pesar que se produzcan grandes crecientes y grandes bajantes, a menos que, localmente, se modifique mucho el nivel topográfico del piso por efectos de erosión o de sedimentación.

**Tabla 11:** Funciones ecológicas reguladas por los periodos de suelo seco (limnofase) en bosques fluviales (tomada de Neiff, 2004b)

<b>Proceso o atributo controlado por el río</b>	<b>Atributo fitras modificador del proceso o atributo</b>	<b>Explicación</b>
Incremento de concentración de nutrientes en el piso de la planicie.	Frecuencia (+) Amplitud (+)	Durante las limnofases, el suelo es rápidamente colonizado por vegetación herbácea y leñosa que extrae nutrientes desde la profundidad del suelo y los transloca primeramente a las plantas y luego los incorpora a los horizontes superiores del suelo como hojarasca. Mayor frecuencia y duración de las limnofases favorece la acumulación de hojarasca.
Colonización de sedimentos expuestos por vegetación leñosa	Amplitud (+) Tensión (+)	La ecesis de los bancos de arena depende de la duración de las limnofases. Los brinzales deben crecer lo suficiente para que las plantas no sean totalmente sumergidas en la próxima inundación. Cuando las limnofases difieren de año en año (tensión) pueden ser colonizados bancos en distinta posición topográfica.
Riqueza de especies	Frecuencia (+) Amplitud (-) Tensión (+)	Cuando la frecuencia y la tensión son mayores, el número de especies también lo es, pues es mayor el número de nichos y porque hay áreas transicionales tierra-agua en las que el N° de spp. es mayor.
Superficie ocupada por leñosas en la planicie	Frecuencia (+) Amplitud (+) Tensión (+)	Mayor frecuencia y duración de las fases de suelo descubierto determinan condiciones favorables para la colonización y permanencia de arbustos y árboles en albardones y bañados.
Abscisión foliar	Amplitud (+)	Cuando las sequías son más duraderas, muchos árboles sufren la caída de las hojas (Neiff y Poi de Neiff, 1990) y llegan a abortar sus frutos.
Acumulación de hojarasca	Frecuencia (+) Amplitud (+) Intensidad (+)	La acumulación de hojarasca es proporcional a la duración de la limnofase y a la frecuencia de las mismas. En alguna medida se asocia positivamente con los valores bajos extremos (Neiff, 1990a y 1990b).
Producción de biomasa radicular	Frecuencia (+) Amplitud (#) Intensidad (-)	Durante las limnofases los árboles, especialmente los más jóvenes, invierten mayor energía en producir raíces en los horizontes del suelo por debajo de los 50 cm de profundidad.

**Tabla 11 (continuación):** Funciones ecológicas reguladas por los períodos de suelo seco (limnofase) en bosques fluviales (tomada de Neiff, 2004b)

<b>Proceso o atributo controlado por el río</b>	<b>Atributo fitras modificador del proceso o atributo</b>	<b>Explicación</b>
Producción de raíces gemíferas	Amplitud (+) Intensidad (-) Tensión (+)	<i>Tessaria integrifolia</i> y otras, pueden producir nuevas plantas a partir de yemas que se encuentran en raíces subsuperficiales. Esto ocurre cuando las limnofases son extensas y cuando tienen diferente magnitud.
Producción de frutos	Frecuencia (+) Amplitud (+) Intensidad (-)	<i>Prosopis alba</i> y otras, tienen mayor fructificación en limnofases prolongadas, cuando el suelo conserva aún humedad suficiente para el crecimiento de las plantas. Con intensidad extrema, pueden abortar los frutos.
Diferenciación de paisajes (=>ecodiversidad)	Frecuencia (+) Amplitud (+) Tensión (+)	Con suelo descubierto de agua, aumenta la heterogeneidad del paisaje en general y de cada paisaje. Aumentan la riqueza de especies y de bioformas hacia el final de la limnofase.
Desarrollo de tapiz cespitoso herbáceo	Frecuencia (+) Amplitud (+) Intensidad (-)	El estrato herbáceo (incluye plántulas forestales) sólo existe cuando la frecuencia y amplitud de las limnofases aumenta. Pero se encuentra controlado por la sequía extrema del suelo (intensidad extraordinaria).
Riqueza de la fauna edáfica	Frecuencia (+) Amplitud (+) Intensidad (#) Tensión (-) Estacionalidad (+)	La mayor parte de la fauna edáfica está restringida a las limnofases. Su abundancia y complejidad (número de especies, bioformas) se relaciona con la duración de la limnofase. Algunas especies están controladas por la época en que ocurre la fase (estacionalidad)
Riqueza de la fauna de primates	Frecuencia (+) Amplitud (+) Intensidad (-) Estacionalidad (+)	La distribución de las familias de monos se ve condicionada por la disponibilidad de hábitat y de alimento (muchos son folívoros y frugívoros). Se ha comprobado que los primates favorecen la distribución y germinación de semillas de muchas especies arbóreas (Bravo <i>et al.</i> , 1995).
Riqueza de la avifauna del bosque	Frecuencia (+) Amplitud (+) Intensidad (-) Estacionalidad (+)	Las aves son condicionadas por la oferta de hábitat y de alimentos en el bosque. Las mejores condiciones se dan durante las limnofases frecuentes, prolongadas y que ocurren en la misma época
Cambios en la distribución de mastofauna	Frecuencia (+) Intensidad (-) Estacionalidad (+) Tensión (+)	Son sensibles a los mismos factores que la avifauna. La mayoría de las especies requieren obligadamente del suelo descubierto de agua.



**Tabla 12:** Procesos favorecidos/interferidos en bosques por el estado de suelo inundado (Neiff, 2004b).

<b>Proceso o atributo controlado por el río</b>	<b>Atributo fitras modificador del proceso o atributo</b>	<b>Explicación</b>
Producción de semillas y frutos	Intensidad (-) Amplitud (-)	La producción de unidades dispersantes se reduce o inhibe durante las inundaciones de extrema intensidad y duración. Algunas especies ( <i>Geoffroea striata</i> , <i>Peltophorum vogelianum</i> ) resultan muy afectadas.
Dispersión de semillas y frutos	Frecuencia (+) Intensidad (+)	La dispersión de semillas y frutos se realiza principalmente por el agua (tal como se puede ver en la forma de las barras de aliso ó de sauce en bancos formando barras, donde el oleaje amontona las semillas).
Germinación	Frecuencia (-) Intensidad (-) Amplitud (-) Estacionalidad (+)	La germinación es impedida por la inundación del suelo. Se relaciona positivamente con la estacionalidad. Cuando las inundaciones ocurren siempre en la misma época del año, las plantas encuentran condiciones más "predecibles".
Crecimiento de brinzales	Frecuencia (+) Intensidad (-) Amplitud (-)	El crecimiento de los brinzales es más activo cuando las inundaciones son más frecuentes. Aunque si llegan a tapar completamente a las plantas por varios días, puede que mueran.
Crecimiento de árboles grandes	Frecuencia (+) Intensidad (-) Amplitud (#)	El crecimiento de los árboles maduros es favorecido por la mayor frecuencia de inundaciones debido a que se recarga el suelo con agua, y con nutrientes. La duración exagerada de suelo inundado interfiere con la fisiología.
Producción de raíces adventicias	Amplitud (+) Intensidad (+)	La generación de raíces adventicias está asociada a las potamofases de mayor duración e intensidad. Se encuentran en la superficie del agua, hasta 50 cm de profundidad, durante el "pico" de las inundaciones.
Desarrollo de raíces tabulares	Amplitud (+) Tensión (+)	Se desarrollan cuando los árboles crecen en sitios de suelos flojos, sometidos a inundaciones de muy diferente intensidad. Pueden verse en <i>Cecropia pachystachya</i> , <i>Inga verna</i> , <i>Cephalantus glabratus</i> y otras.
Defoliación por parásitos	Amplitud (+) Intensidad (+)	La defoliación, principalmente por orugas ( <i>Oiketicus</i> spp, <i>Psychidae</i> ), ocurre masivamente en las inundaciones extraordinarias, en <i>S. humboldtiana</i> y <i>T. integrifolia</i> , al quedar las larvas libres de los predadores edáficos.

**Tabla 12 (continuación):** Procesos favorecidos/interferidos en bosques por el estado de suelo inundado (Neiff, 2004b).

<b>Proceso o atributo controlado por el río</b>	<b>Atributo <i>fitras</i> modificador del proceso o atributo</b>	<b>Explicación</b>
Abscisión foliar	Intensidad (#) Amplitud (+)	Es el primer síntoma de stress durante las inundaciones extraordinarias, en la mayoría de los árboles.
Aumento en el número de brinzales	Frecuencia (#) Intensidad (-)	La excesiva de los bancos es controlada fuertemente por la inundación del suelo. Hay poca renovación de los bosques cuando ocurren varias décadas de aguas muy altas, como en el período 1970-2000 (Neiff, en prep.).
Espesor del mantillo de hojarasca	Frecuencia (-) Intensidad (-)	La acumulación de hojarasca es muy pobre durante las potamofases, debido a que las hojas son llevadas en suspensión, en el agua.
Número de estratos	Intensidad (-) Amplitud (-)	Es controlado por la intensidad y duración de las inundaciones. El suelo queda "desnudo" de plantas al final de una creciente extraordinaria (Neiff <i>et al.</i> , 1985)
Desarrollo de enredaderas envolventes	Intensidad (+) Amplitud (+)	Las enredaderas crecen sobre los árboles cubriéndolos totalmente y terminan por matarlos durante las inundaciones prolongadas
Aparición de "gaps"	Intensidad (+) Tensión (+) Amplitud (+)	La caída de los árboles se produce como consecuencia del ablandamiento del suelo y por efecto del viento y del oleaje durante las inundaciones extraordinarias. El efecto es mayor cuando la magnitud es diferente de año en año.
Atenuación de la velocidad del escurrimiento	Intensidad (-) Tensión (+) Amplitud (#)	El efecto barrera de la vegetación se ve favorecido por la diferencia interanual de la magnitud de inundaciones. Es menos manifiesto cuando las inundaciones son poco importantes.
Cambios en la distribución de mastofauna	Frecuencia (+) Intensidad (-) Estacionalidad (+) Tensión (+)	La mastofauna tiende a agregarse en las islas y bancos altos cuando las inundaciones son frecuentes. No hay desplazamientos importantes cuando las inundaciones son de igual magnitud y duración en una serie de tiempo.

Cada sector del paisaje fluvial tiene un ensamble característico de poblaciones presentes y de especies expectables en cada fase (potamofase, limnofase) a lo largo de una serie de tiempo (Anexo, Tabla 8).

En conjunto, la vegetación fluvial es claramente diferenciable respecto de los territorios fitogeográficos colindantes (Morello, 1949; Cabrera, 1951; Burkart, 1957; Malvárez, 1997; Basterra, 1999; Casco, 2003). Los autores mencionados coinciden en señalar que, de todos los factores del ambiente, el régimen de pulsos es el mayor determinante de la continuidad del corredor fluvial.

En la Tabla 3 del Anexo se consigna la frecuencia esperable para algunas especies conspicuas, destacándose que tienen distinta tolerancia a las fluctuaciones hidrométricas.

En la nueva situación en la que la lámina del embalse fluctúa sólo unos pocos centímetros, se verán favorecidas aquellas especies que forman embalsados, es decir, que colonizan la lámina de agua como epífitos y terminan formando suelos orgánicos compactos.

#### **V.1.b.2. Las poblaciones vegetales y el régimen de pulsos.**

El Alto Paraná, en el área de estudio, por su diseño anastomosado con escaso desarrollo de la planicie de inundación tiene fluctuaciones poco graduales, aunque con bastante recurrencia en el tiempo.

En la Figura 22 se presentan los hidrogramas correspondientes a los puertos de Posadas (a) y de Ituzaingó (b), representativos del área en la que se estudió la distribución de la vegetación en relación a los gradientes topográficos, antes que el río fuera represado.

A pesar que, en términos generales, el tramo puede considerarse hidrológicamente homogéneo, por no ingresar al mismo afluentes de gran magnitud, que modifiquen sustancialmente el régimen y en razón de no existir modificaciones importantes de la pendiente hidráulica (Soldano, 1947) el análisis más detallado de ambos hidrogramas, acusa diferencias significativas para la vegetación de las islas.

En ambos hidrogramas de la Figura 22, se han marcado cuatro líneas horizontales que representan las posiciones topográficas correspondientes a las cotas de 74,4 m.s.n.m., de 76,4 m.s.n.m., de 77,65 m.s.n.m. y de 78,4 m.s.n.m., a manera que representarían distintos niveles de desborde en las islas próximas a cada uno de estos puertos.

En las Tablas 13 y 14, se presenta el análisis de pulsos para los puertos de Posadas y de Ituzaingó, respectivamente, utilizando el software PULSO. Debajo de cada una de las columnas que representan en las tablas a cada nivel de desborde tomado en el ejemplo anterior, se han colocado los valores correspondientes a: frecuencia, intensidad, tensión, regularidad, amplitud de las fases de inundación (potamofase) y de suelo emergente (limnofase) y también, la época del año (estacionalidad) en que una u otra fase de pulso, ocurrió en la serie de tiempo analizada.

Se aprecia que hay mucha diferencia para un árbol que, en las islas próximas a Posadas, crezca en el suelo de una isla, que se encuentre en 74,4 m.s.n.m. respecto de otro árbol –de la misma especie (ejemplo: sauce)- que crezca en una isla de la misma zona, cuyo piso se encuentre en 78,4 m.s.n.m. En el primer caso, el curso del río habría desbordado en 17 oportunidades, en tanto que en el segundo, sólo un par de veces. En las islas cuyo suelo se encuentra en 74,4 m.s.n.m., el agua habría inundado el piso durante

5431 días, en tanto para una isla con el piso a 78,4 m.s.n.m. solamente durante ochenta y dos días.

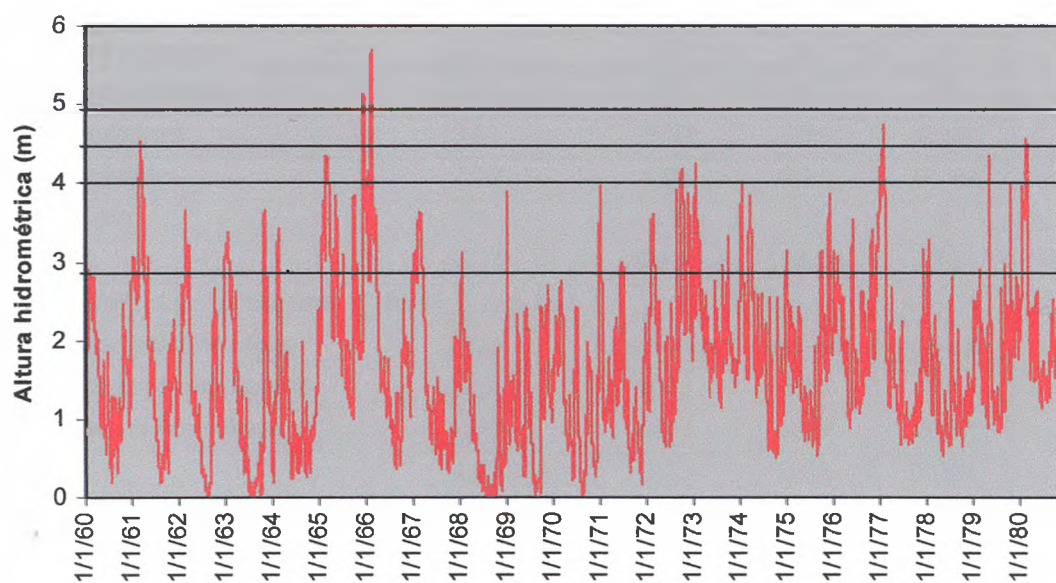


Figura 22 a. Hidrograma del río Paraná en el Puerto de Posadas

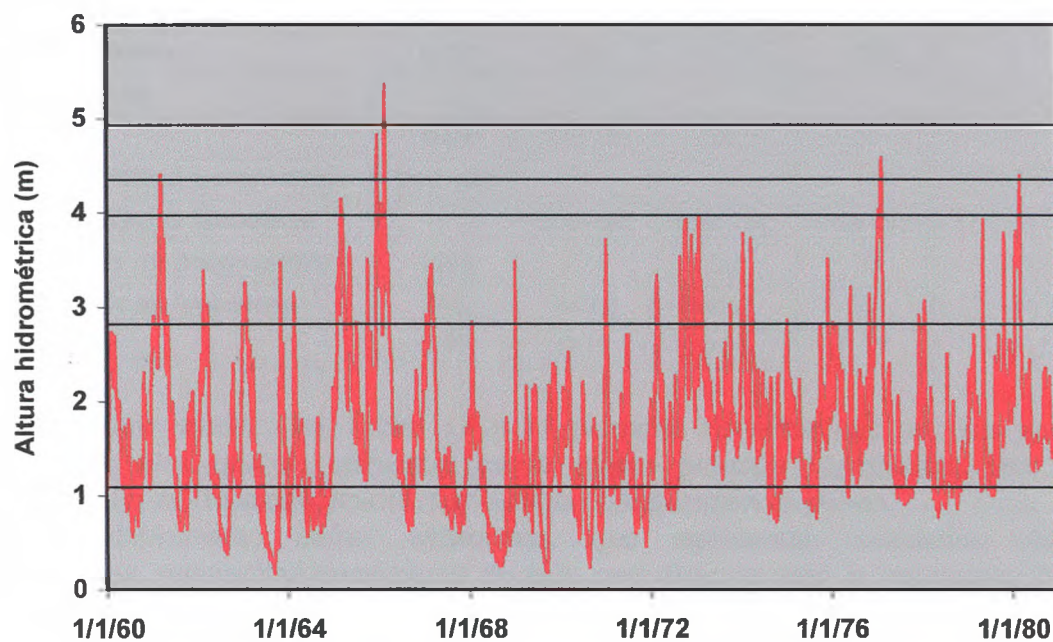


Figura 22 b: Hidrograma del Alto Paraná en el Puerto de Ituzaingó.

**Tabla 13:** Atributos del pulso hidrosedimentológico en las islas cercanas al Puerto de Posadas.

	<b>m.s.n.m.</b>	<b>74.4</b>	<b>76.4</b>	<b>77.65</b>	<b>78.4</b>
<b>Frecuencia</b>		82	67	13	2
<b>Intensidad máxima</b>		5,7	5,7	5,7	5,7
<b>Intensidad mínima</b>		0	0	0	0
<b>Tensión máxima</b>		3,61	5,50	5,96	8,18
<b>Tensión mínima</b>		7,12	9,06	9,54	11,48
<b>Recurrencia</b>		36	13	13	4
<b>Amplitud</b>		81,79	109,75	524,23	35
<b>Estacionalidad potamofase</b>		ene-jul; sep-dic	-	-	-
<b>Estacionalidad limnofase</b>		ago	ene-dic	ene-dic	ene-dic
<b>Nº de días en potamofase</b>		5431	1014	136	17
<b>Nº de días en limnofase</b>		1277	6617	6809	4059
<b>FQC</b>		4,25	0,15	0,02	0,004

**Tabla 14:** Atributos del pulso hidrosedimentológico en las islas cercanas al Puerto de Ituzaingó.

	<b>m.s.n.m.</b>	<b>61,00</b>	<b>61,9</b>	<b>62,7</b>	<b>63,1</b>
<b>Frecuencia</b>		37	47	8	1
<b>Intensidad máxima</b>		5,36	5,36	5,36	5,36
<b>Intensidad mínima</b>		0,17	0,17	0,17	2,7
<b>Tensión máxima</b>		5,16	3,74	10,73	2,39
<b>Tensión mínima</b>		8,28	0,68	13,83	4,88
<b>Recurrencia</b>		17	10	1	0
<b>Amplitud</b>		140,81	149,09	728,5	3
<b>Estacionalidad potamofase</b>		ene-dic	-	-	-
<b>Estacionalidad limnofase</b>		-	ene-dic	ene-dic	ene-dic
<b>Nº de días en potamofase</b>		4465	794	80	10
<b>Nº de días en limnofase</b>		746	6492	6862	57
<b>FQC</b>		5,99	0,12	0,01	0,17

En otro sentido, las Tablas 13 y 14 permiten visualizar que una isla próxima a Posadas y otra que se encuentre en la misma posición topográfica, pero en las proximidades de Ituzaingó, tendrá muy distinta configuración de pulsos.

Indudablemente, ambas situaciones, que representan escenarios ecológicos contrastados, representan condiciones de vida muy distintas para la vegetación. El índice de conectividad (FQC) propuesto por Neiff y Poi de Neiff (2003) como indicador sintético de pulsos, puede ser útil en el ejemplo presentado. Para 74,4 m.s.n.m. el índice habría sido de 4,25 en Posadas y de 5,99 en islas de la misma posición topográfica, que se encuentren en Ituzaingó. Ésto implica que la cantidad de días en que el curso del río y el suelo de esas islas permanecieron conectados fue mucho mayor en Ituzaingó que en Posadas.

Se advierte también en la primera columna de valores de ambas tablas que, en Posadas para islas de 74,4 m.s.n.m. el curso del río desbordó en 82 oportunidades, en tanto lo hizo sólo 37 veces, en las islas de Ituzaingó, lo que implica diferente número de flujos horizontales entre el curso y la planicie (intercambio de nutrientes, semillas, etc).

### V.1.b.3. Las poblaciones vegetales en el gradiente topográfico

Queda por determinar la respuesta de la vegetación, a nivel de poblaciones, para distintas condiciones de inundación, es decir, para distintas posiciones topográficas. En la práctica, es muy conveniente trabajar con la posición en que se encuentran las plantas en las islas, respecto de la lámina de agua (tarea de campo) y, luego convertir –si fuera necesario- estos valores de frecuencia, a valores topográficos convencionales, o sea, a metros sobre el nivel del mar (Capítulo IV de esta tesis).

Anteriormente se demostró que, en el mismo tramo del río, los puertos de Posadas e Ituzaingó tienen pulsogramas diferentes, por lo que podrían existir diferencias en la distribución de las poblaciones de una misma especie (Ej. *Salix humboldtiana*). Por este motivo, se analiza primeramente un bloque de información referida a Posadas y luego otro a las islas de Ituzaingó.

Al representar gráficamente la distribución de las poblaciones vegetales en Posadas se obtuvo la Figura 23.

Se advierte que las plantas se distribuyen en todo el gradiente topográfico de la planicie inundable, desde las posiciones más bajas (74 m.s.n.m.) hasta las islas más altas (80 m.s.n.m.).

Si bien, no todas las especies ocupan tan extenso rango de condiciones de inundación del suelo, la gran mayoría, tiene poblaciones distribuidas en la mayor parte del gradiente topográfico, originando entonces curvas de tipo platicúrtico. Puede decirse que estas especies son anfítolerantes o euritípicas, tal el caso de *Salix humboldtiana*, *Croton urucurana*, *Albizia inundata*, *Inga verna*, *Panicum grumosum*, *Panicum prionitis* y otras. Sólo unas pocas especies tienen poblaciones en un estrecho rango de condiciones de suelo inundado, tal el caso de *Peltophorum dubium*, *Anadenanthera macrocarpa*, *Tabebuia impetiginosa* o *Arecastrum romanzoffianum* que sólo son encontradas en las islas más altas.

La mayor parte de las especies tienen poblaciones en el rango de 76,5 m.s.n.m. a 78,5 m.s.n.m. donde el periodo de suelo inundado es aproximadamente de 5:1 y de 0,1:7 respectivamente, lo cual permite calificarlas como especies eurihídricas. El tiempo de conexión de la planicie inundable con el curso fluvial en ambos casos varía en un amplio rango (FCQ =0,18 y 0,01 respectivamente, para ambas posiciones topográficas).

En la Figura 24, se presenta la distribución de frecuencias de todas las especies registradas considerando la suma de frecuencias en cada posición topográfica como 100%.

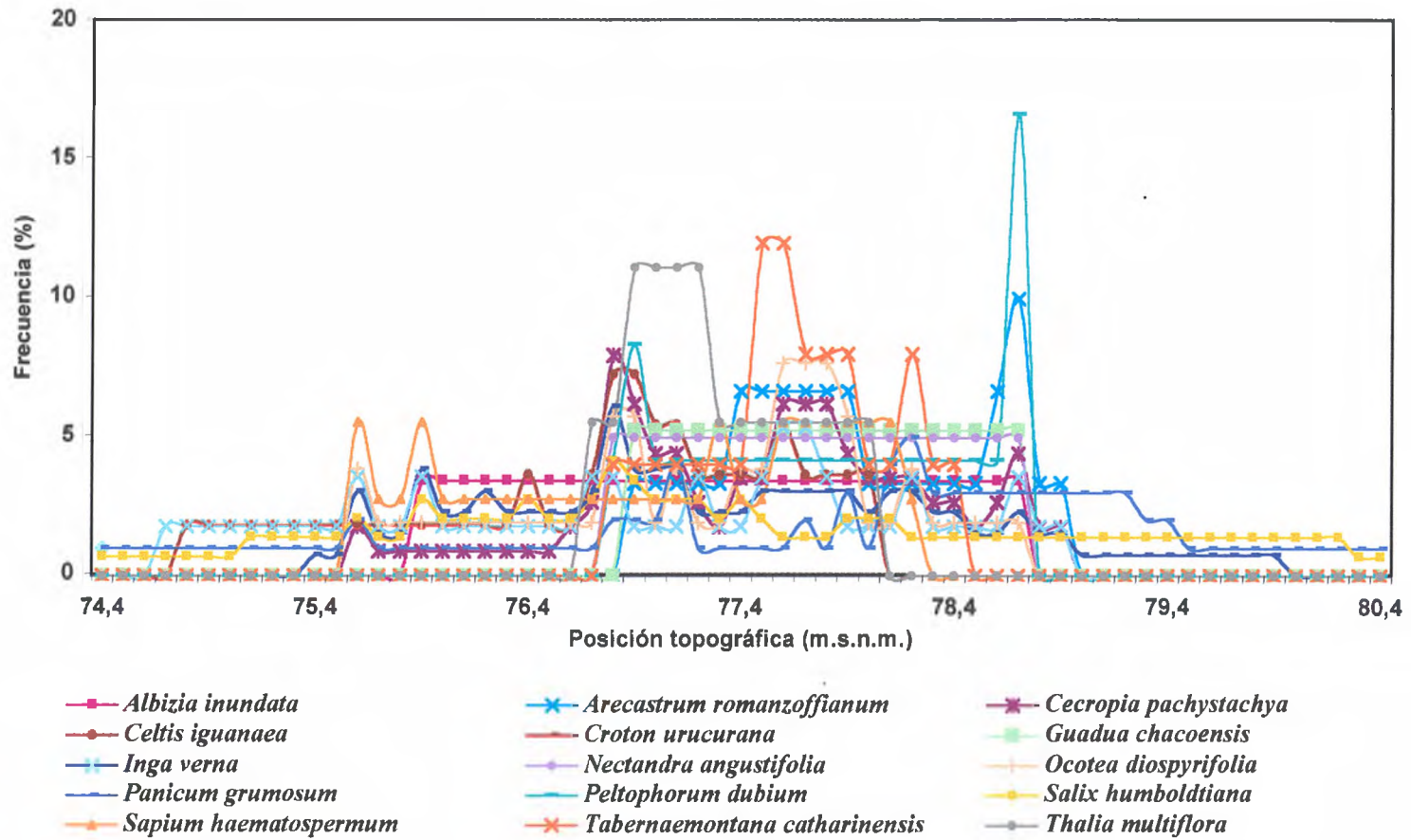


Figura 23: Frecuencias absolutas de las especies más representativas en el Alto Paraná, Puerto de Posadas.

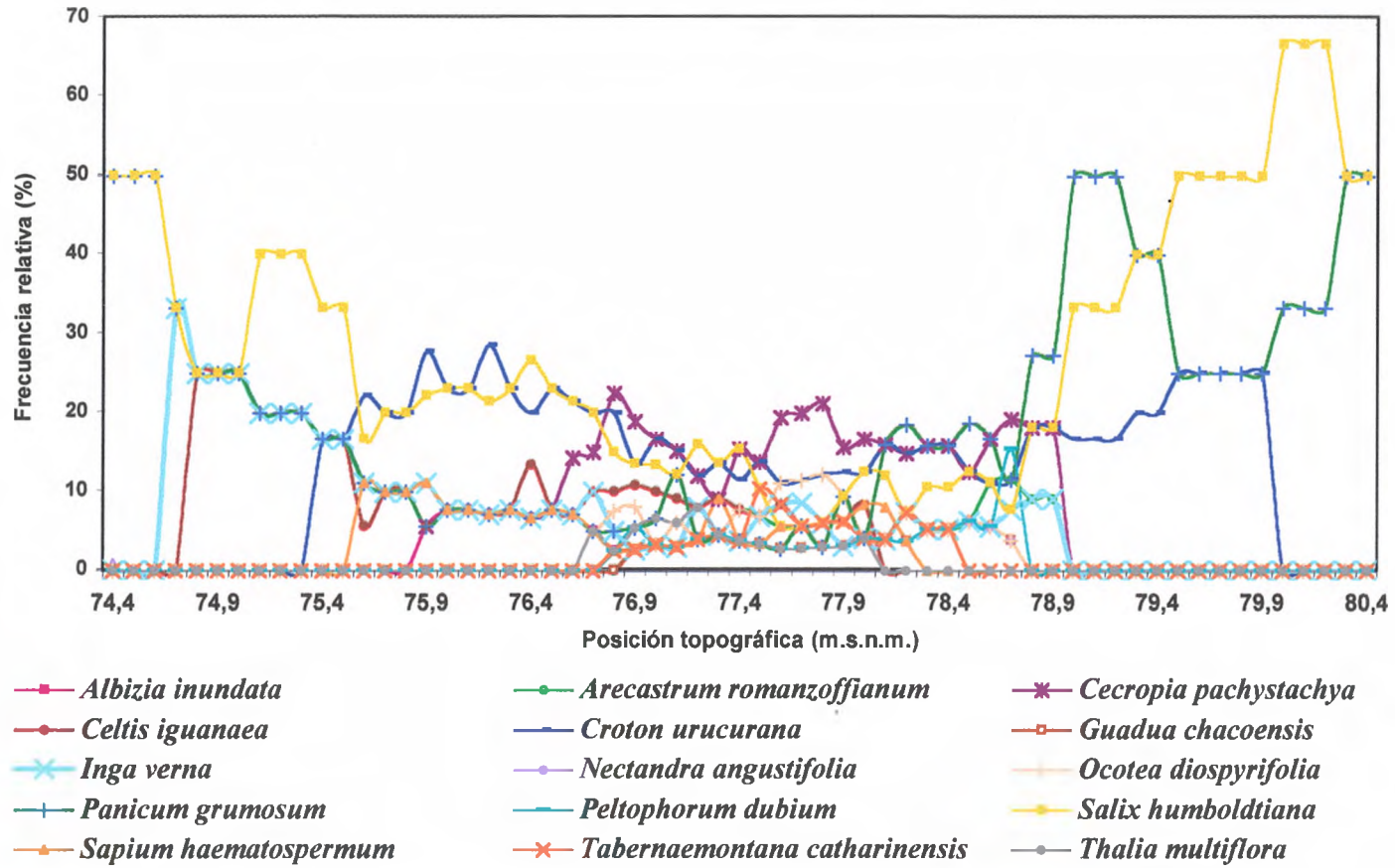


Figura 24: Frecuencia relativa de las especies en el Alto Paraná, Puerto de Posadas



En la Figura 24 se ha representado la distribución de las especies centrales, utilizando los valores de frecuencia relativa en cada posición del gradiente topográfico. Se aprecia que muy pocas poblaciones comparten los sitios ubicados en lugares muy bajos o muy altos, que tienen condiciones extremas de inundación o de suelo seco durante muchos días del año. Sólo *Panicum grumosum* y *Salix humboldtiana* ocupan con igual éxito todos los sitios de las islas con independencia de su posición topográfica. A pesar de esto, en la parte media del rango, tienen menor frecuencia, debido a que son especies fuertemente heliófilas y, por esto, no pueden compartir el hábitat con otras, al punto de ser desplazadas competitivamente.

En la Figura 25 se representa la distribución de las mismas especies, para las islas próximas a Ituzaingó. Se aprecian algunas diferencias, en el rango de distribución de las especies. La mayoría tiene curvas más amplias de distribución. Es más notorio en la curva de *Peltophorum dubium* que extiende la distribución hacia la parte media del gradiente, al igual que *Celtis iguanaea*.

Otras, como *Tabernaemontana catharinensis*, no evidencian modificaciones notables en su distribución.

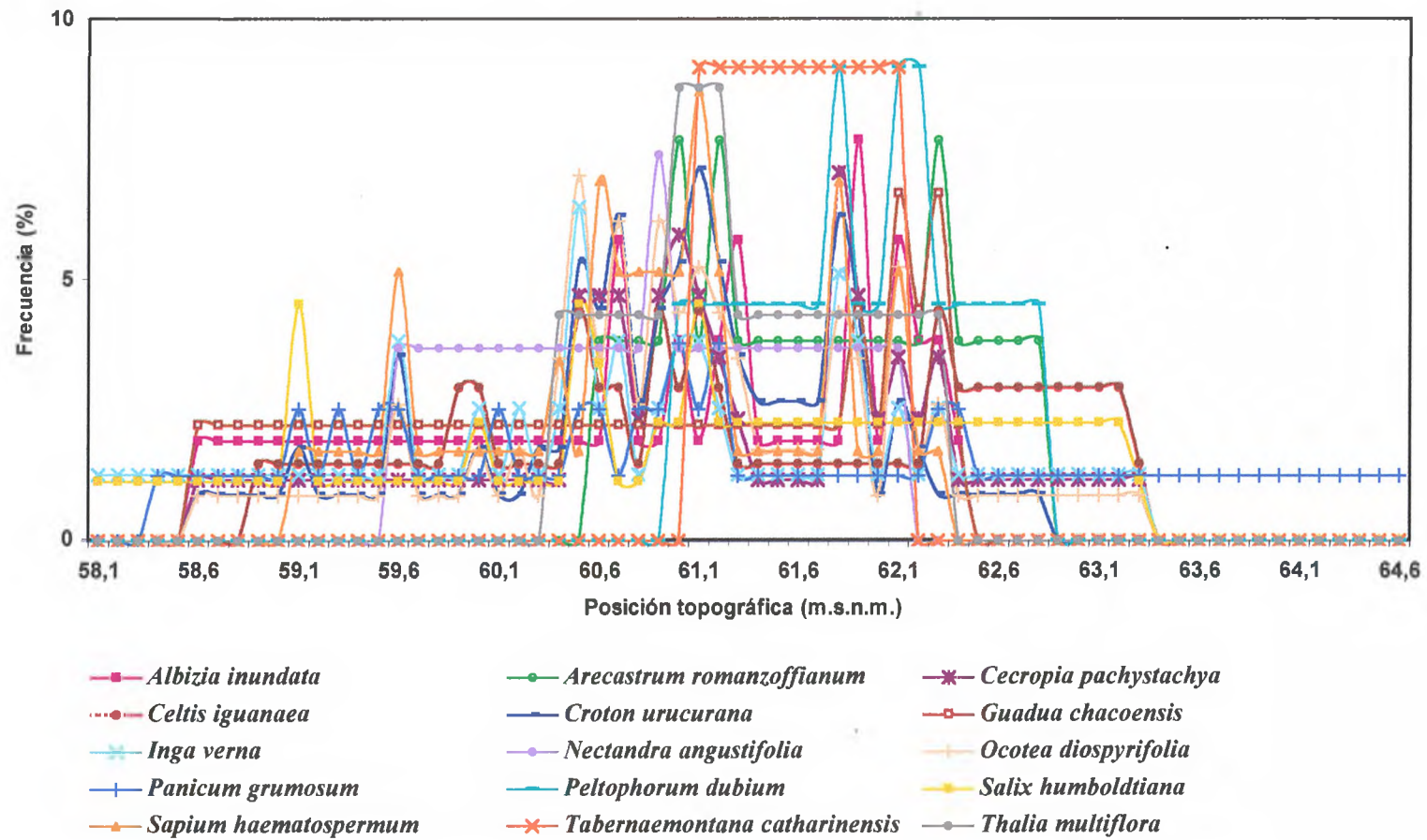


Figura 25: Frecuencias (%) de cada especie en todo el gradiente topográfico en el Hidrómetro de Ituzaingó

En la Figura 26, las curvas de abundancia relativa de las especies, se corresponden con el cociente FQC, es decir, con el número de días en que el sitio de la planicie, se mantuvo conectado con el curso del río Paraná. El hábitat más propicio para la vegetación se encuentra en sitios que se encuentran en el rango de 59 m.s.n.m. a 62 m.s.n.m., lo que se corresponde con las alturas de 1,02 m y 4,02 m en el hidrómetro de Ituzaingó.

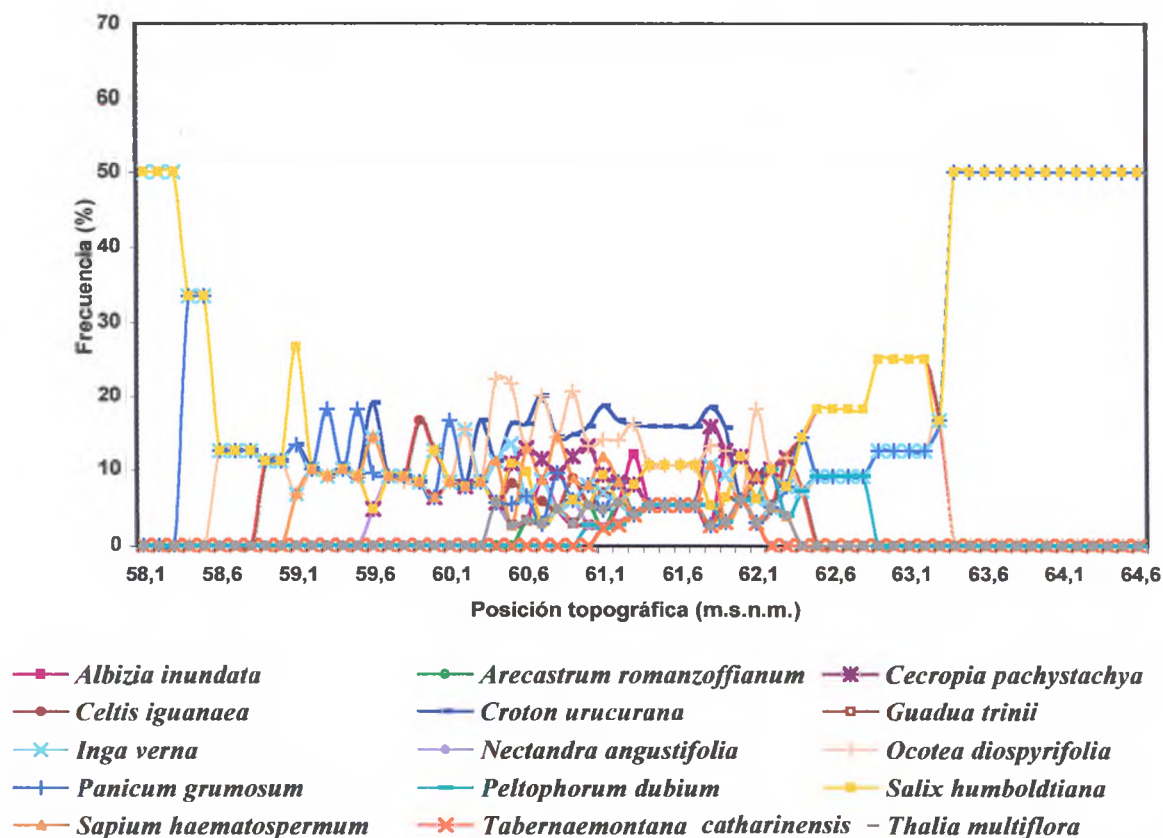


Figura 26: Frecuencia relativa de las especies en cada posición topográfica en el Alto Paraná, Puerto de Ituzaingó.

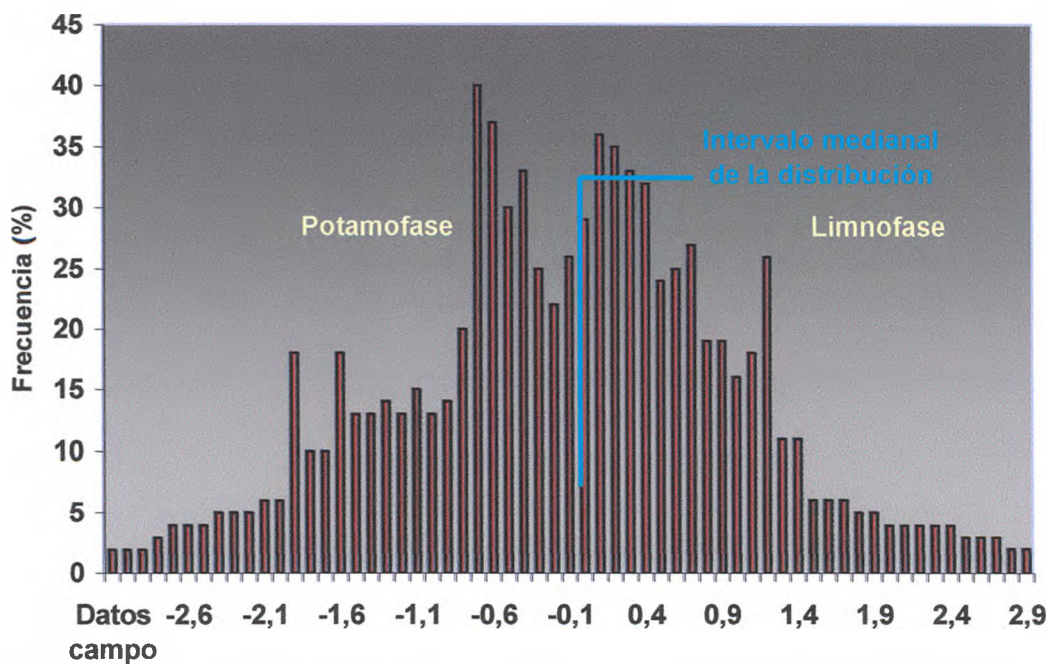
En la Figura 27 se presenta la distribución de frecuencias acumuladas para todas las especies consideradas, en todo el gradiente topográfico. En la ordenada se ha colocado la posición topográfica respecto de la lámina de agua. Cada barra roja representa la suma de frecuencias (todas las especies) en esa posición topográfica.

Una porción de los datos se encuentra debajo de la abscisa central, que representa al valor cero, es decir aquella posición topográfica que se corresponde con la de la lámina del agua. Esto se debe a que los valores de las frecuencias por debajo de la que corresponde a la lámina de agua, son valores negativos, corresponden a potamofase.

Lo llamativo es que el porcentaje correspondiente a las frecuencias sumadas por encima del nivel de inundación (limnofase) es equivalente.

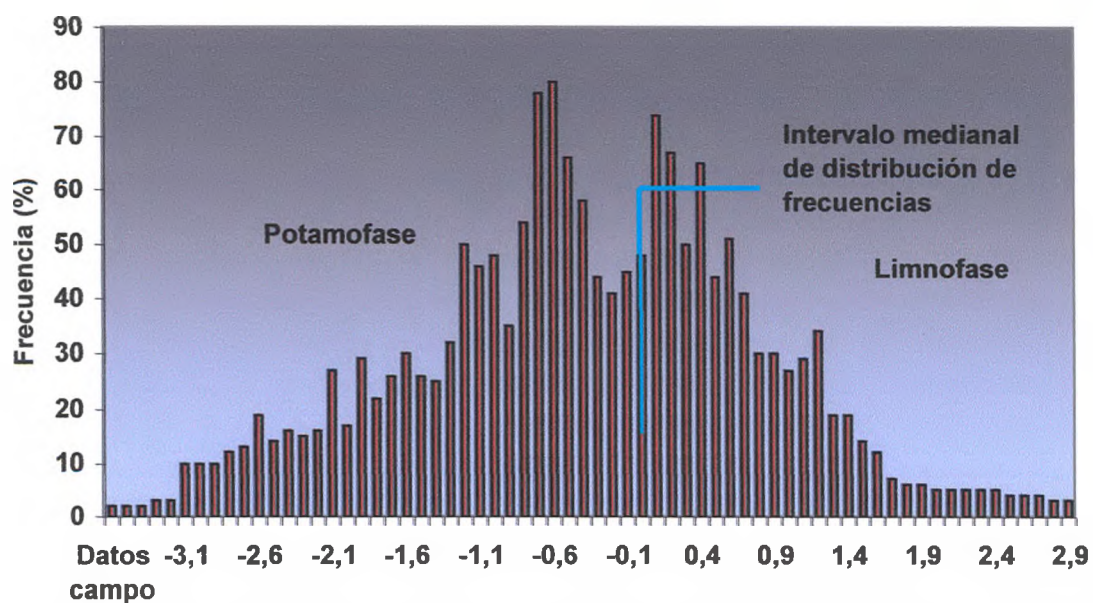
Esta distribución equilibrada de frecuencias indica que el ensamble biótico se encuentra igualmente habilitado para persistir en ambas fases de los pulsos.

A pesar de tratarse de sistemas muy dinámicos, las variables del sistema presentan un entorno de constricciones ambientales, al cual los elementos bióticos (especies, individuos) ajustan sus valores de frecuencia.



**Figura 27:** Frecuencias acumuladas para todas las especies en el gradiente topográfico en las islas próximas a Posadas.

Este patrón de distribución de frecuencias, al considerar todas las especies centrales, parece confirmarse al procesar los datos procedentes de islas situadas en Ituzaingó, como se aprecia en la Figura 28.



**Figura 28:** Distribución de la frecuencia acumulada, para todas las especies, en cada nivel topográfico en las islas próximas a Ituzaingó.

La corroboración de esta tendencia, requiere el análisis de mayor cantidad de localidades, pero abre una nueva perspectiva para la comprensión de sistemas regulados por pulsos.



RESULTADOS

## CAPÍTULO V

LA VEGETACIÓN, DESPUÉS DE  
YACIRETÁ

## V.2. LA VEGETACIÓN DESPUÉS DE YACIRETÁ

### V.2.a. Plasticidad ecológica de las plantas y resiliencia del paisaje de Yaciretá.

Tanto las islas mayores (Talavera y Yaciretá) como también las menores (Mborebí, Cañete, Durán) quedaron bajo el agua con el llenado del embalse. Sólo un pequeño núcleo de la isla Yaciretá permanece emergente.

Las operaciones de desmonte del terreno, sólo pudieron cubrir una parte del embalse. No pudieron realizarse en toda la superficie a inundar, debido a que las características del terreno, impedían la operación de maquinaria pesada.

El sector central de las islas Talavera y Yaciretá, se encontraba ocupado por extensos esteros, con suelos turbosos de tres a cuatro metros de espesor, que quedaron cubiertos por una capa de agua de ocho metros luego que el embalse alcanzara la cota de 75,5 m.s.n.m.

Estos esteros formaban parte de un paisaje más extenso, que comprende a los esteros del macrosistema Iberá (Cuadrado y Neiff, 1993). Allí, los resultados del análisis geoisotópico indican una antigüedad de 2376 años AP (con una desviación de 122 años) para los suelos orgánicos de las grandes lagunas del Este. Los suelos tienen, generalmente, una granometría más fina hacia la base. Sin embargo, se encuentran sectores de texturas más gruesas intercalados en el perfil (Neiff, 2004). Pueden ser categorizados de acuerdo a la degradación de los tejidos orgánicos originarios, siendo los de particulometría más fina los más antiguos correspondiendo al tipo *Hemist* (o hémicos), en tanto que los de formación más reciente permiten distinguir aún los tejidos vegetales y se los llama *Fibríst* (o fibricos, Fig. 29). Una condición intermedia entre ambos es la que corresponde a los *Saprist* (o sápricos, Fig. 30).



**Figura 29:** Estero perimetral de laguna Iberá (margen Oeste). Sección de suelo orgánico de tipo fíbrico, a la profundidad de un metro. Se observan restos de tejidos vegetales. Materiales homólogos se encontraron en las islas Talavera y Apipé Grande.

En estos suelos de origen vegetal no existe la típica estratificación vertical de las turberas muy antiguas situadas en clima templado, debido a los movimientos horizontales de los materiales orgánicos (erosión y depositación).



**Figura 30:** Sección de suelo orgánico de tipo sáprico, típico de las lagunas Luna, Iberá, La Hermosa, Cambá Cué y de los esteros de la isla Yaciretá. Se observan tejidos vegetales semi-descompuestos, de color castaño oscuro, con predominancia de sustancias húmicas y escasa cantidad de arena y limo. En esta etapa, los suelos tienen más de dos metros y medio de espesor y se encuentran generalmente anclados en el fondo arenoso. Ni aún, en inundaciones extraordinarias como la de 1982, se los registró en flotación.

Más de cien especies de plantas fueron registradas en estos suelos orgánicos (Arbo y Tressens, 2002). La vegetación dominante corresponde a geófitos que poseen raíces y rizomas subterráneos.

Es conocido también que, algunas especies palustres como *Typha* spp., *Zizaniopsis bonariensis*, *Thalia multiflora* y, la mayoría de los geófitos, pueden vivir parcialmente sumergidos en la zona litoral de los lagos, a condición que sus hojas estén parcialmente emergentes. Sin embargo, la inmersión total de las plantas por períodos superiores a un mes, puede causar importantes bajas poblacionales. Es así que se utiliza la quema e inundación inmediata del suelo de los esteros, como medio de control de muchos geófitos.

En Yaciretá, exactamente siete meses después del llenado del embalse, estos suelos orgánicos que habían permanecido sumergidos (por una masa de agua de ocho metros de espesor), ascendieron a la superficie del lago, a manera de islotes flotantes de 5-10 km de largo, causando preocupación de los técnicos que manejaban la central hidroeléctrica.

Sólo un mes después de la flotación de los islotes, se registró el rebrote de las plantas que habían permanecido sumergidas, a partir de las raíces y rizomas de las mismas (Fig. 31) es decir, que la vegetación del estero, no había muerto por la inmersión.





**Figura 31:** Isla flotante, en el embalse de Yaciretá. La foto muestra el rebrote incipiente de especies como *Cephalantus glabratus*, *Blechnum serrulatum* y *Osmunda regalis*, a partir de yemas existentes antes del llenado del embalse.

#### **V.2.b. Predicción de la colonización del embalse de Yaciretá por vegetación acuática y palustre.**

En el embalse de Yaciretá, por su forma elongada y por la geomorfología de la cubeta, el flujo del río se dirige hasta la presa, siguiendo la dirección de la línea de *talweg*. Las ocho estaciones de observación y colecta fueron posicionadas en cuenta de esta característica y tratando de considerar el área de la desembocadura de los principales efluentes (Capítulo IV, Fig. 10 b).

La morfología del embalse en cota de 82 m.s.n.m. tendrá un índice de forma (cociente entre el perímetro del embalse y su área) similar al de la fase de llenado en cota 76 m.s.n.m. (0,2).

Las principales características físicas y químicas del agua durante el período de llenado del embalse resultan favorables para todas las especies que crecen en el área de influencia de Yaciretá (Tablas 15 a y b).

La turbidez del río fue más pronunciada durante la creciente (Tabla 15 b), cuando la medida de disco de Secchi fue de sólo 0,35 m. En aguas bajas, la transparencia se mantuvo en el rango de 0,7 a 1,9 m.

La desoxigenación inicial del lago fue mucho menos pronunciada que la que se diera en otros embalses (Van der Lingen, 1973; Van der Heide, 1982; Barrow, 1987; Junk y de Mello, 1987; Tundisi *et al.*, 1993). La concentración de oxígeno nunca fue menor de 63% de saturación (Tabla 15).

El contenido de minerales de las aguas también fue bajo. En los sitios de colecta la conductividad eléctrica varió entre 39 a 75  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ . La tipología iónica correspondió a las aguas bicarbonatadas cálcicas. El orden para los iones dominantes fue similar al del río

antes del embalse de Yaciretá. Sin embargo, el potasio fue la excepción, puesto que alcanzó concentraciones altas en las estaciones 2, 3 y 6 (Fig. 10 b) en setiembre. Las concentraciones de nitrógeno (nitrato+nitrato) y de fósforo total en el agua, también fueron bajas (Tabla 15).

La temperatura del agua del lago, en diferentes estaciones de observación, varió entre 17,7°C en invierno y 29,5°C en verano (Tabla 15).

**Tabla 15:** Características físicas y químicas del agua superficial en las ocho estaciones de muestreo en la primera fase de llenado. E: estación. a: Alto Paraná en aguas bajas; b: Alto Paraná en aguas altas.

a

	<b>E 1</b> <b>(Jul.-94)</b>	<b>E 2</b> <b>(Sep.-94)</b>	<b>E 3</b> <b>(Sep.-94)</b>	<b>E 4</b> <b>(Jul.-94)</b>	<b>E 6</b> <b>(Sep.-94)</b>	<b>E 7</b> <b>(Jul.-94)</b>	<b>E 8</b> <b>(Jul.-94)</b>
Temperatura del agua (°C)	18	18.2	20	19	20	18	17.7
Oxígeno disuelto (mg.l <sup>-1</sup> )	9.8	6.5	7.2	9.2	6.2	8.8	8.2
Conductividad (µS.cm <sup>-1</sup> )	45	42	70	53	39	40	45
pH	7.1	6.5	7	5.6	7.1	7.2	7
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	21.5	18	20	20	19	21	21
Ca <sup>2+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	4	1.8	2.1	1.8	1.9	3.9	4.4
Mg <sup>2+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	1.5	1.5	1.5	1.4	1.5	1.2	1.9
Cl <sup>-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	1.9	1.8	2	2.5	1.8	2	2.2
Na <sup>+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0.87	1.9	2,2	--	2	0.83	0.87
K <sup>+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0.5	3.5	3.5	--	3.5	0.5	0.6
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0.3	3.5	3.5	0.3	3.5	0.3	0.3
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (µg.l <sup>-1</sup> )	405	75	165	75	215	405	390
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg.l <sup>-1</sup> )	No det.	20	20	33	10	14	14
P Total (µg.l <sup>-1</sup> )	44	20	18	20	16	44	44
Disco de Secchi (cm)	98	70	70	--	70	90	92

**Tabla 15 (continuación):** Características físicas y químicas del agua superficial en las ocho estaciones de muestreo en la primera fase de llenado. E: estación. a: Alto Paraná en aguas bajas; b: Alto Paraná en aguas altas.

**b**

Enero de 1995							
	E 1	E 2	E 3	E 4	E 5	E 6	E 7
Temperatura del agua (°C)	27	29.5	26.5	27	28.5	28	28
Oxígeno disuelto (mg.l <sup>-1</sup> )	8.7	4.8	8.5	8.2	7.4	7.7	7.9
Conductividad (µS.cm <sup>-1</sup> )	54	60	50	50	59	47	49
pH	7.4	6,5	6	6	7,3	7	7.2
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	23	--	--	--	--	20	20
Ca <sup>2+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	4.28	--	--	--	--	4.06	4.28
Mg <sup>2+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	1.56	--	--	--	--	1.43	1.30
Cl (mg.l <sup>-1</sup> )	2.5	--	--	--	--	2.5	2.4
Na <sup>+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0.8	--	--	--	--	0.8	0.8
K <sup>+</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0.5	--	--	--	--	0.6	0.6
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> (mg.l <sup>-1</sup> )	0.3	--	--	--	--	0.3	0.3
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (µg.l <sup>-1</sup> )	196	--	315	358	352	114	103
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg.l <sup>-1</sup> )	58	10	8	8	10	39	52
P Total (µg.l <sup>-1</sup> )	48	47	47	46	43	46	40
Disco de Secchi (cm)	35	35	30	30	35	--	--

### V.2.c. Alteración del régimen de pulsos

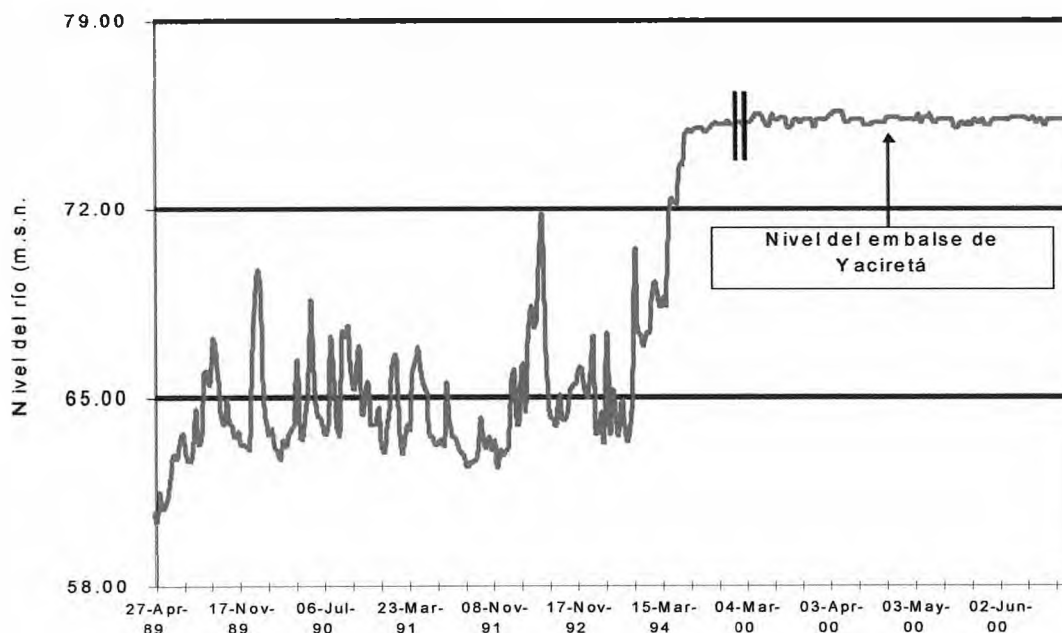
Las fluctuaciones en el nivel del agua del embalse son muy pequeñas (< 1.0 m), comparadas con las que experimentaba el curso del río antes de ser regulado. Durante el período de estudio, el régimen hidrológico del Alto Paraná se caracterizó por riadas entre julio y setiembre, con una limnofase (fase de aguas bajas) desde enero. Hubo una creciente muy importante en el ciclo hidrológico 1997-1998, que no fue acusada en los registros hidrométricos del embalse (Fig. 32).

En el Capítulo V.1.a y V.1.b, se demuestra que el paisaje fluvial y, también las poblaciones vegetales que lo integran, se encuentran condicionados en su distribución y abundancia por la fluctuación de la lámina de agua.

Recientemente, Casco (2003), demostró que la mayoría de las poblaciones de la planicie inundable son anfítolerantes (*euritípicas*), lo que les permite persistir en sitios cuyo régimen de pulso varía de año en año, en un entorno amplio de fluctuación (*tensión de pulso*). La frecuencia de las plantas en el gradiente topográfico, tiene curvas platicúrticas que indican la posibilidad de encontrar la misma planta desde ambientes cuyo suelo permanece habitualmente inundado, hasta barrancas raramente inundables, es decir, nichos amplios.

Las plantas tienen estrategias de germinación, de crecimiento, distribución de las raíces y adaptaciones morfoanatómicas y fisiológicas que les permiten compensar las situaciones adversas (Capítulo I). Muchos procesos fisiológicos pueden ocurrir tanto en el suelo inundado o seco.

En consecuencia, el paisaje fluvial está formado por parches que varían muy poco en posición y extensión a pesar de estados extremos de crecientes y de bajantes, a menos que, localmente, se modifique mucho el nivel topográfico del piso por efectos de erosión o de sedimentación.



**Figura 32:** Alteración del régimen de pulsos, en el embalse de Yaciretá.  
(Gentileza de Rosana Ferrati, UNICIEN)

#### V.2.d. Morfología del embalse. Área potencial de colonización por plantas arraigadas (PCAP)

En las lagunas del área antes de Yaciretá no había geófitos (*Typha* spp., *Schoenoplectus californicus*) a mayor profundidad que 1,5 m de profundidad y, las plantas arraigadas de hojas flotantes (*Victoria cruziana*, *Nymphaea* spp., *Nymphoides indica*) se encontraban en la zona litoral hasta 3,5 m de profundidad. Estos dos valores fueron considerados como referencia para delimitar el área colonizable por ambas bioformas de plantas.

Para incluir en la estimación la fluctuación anual del nivel del agua (Tabla 16), se consideró como *área potencial de geófitos* a la faja comprendida entre 0 y 2 metros de profundidad y como *zona potencial de plantas arraigadas de hojas flotantes* al área litoral comprendida entre 0,5 m y 4,0 m de profundidad (Tabla 17). Se utilizó la información previa al embalse para encontrar los valores de frecuencia de las plantas en distintas condiciones ambientales (Anexo, Tablas 1-7).

**Tabla 16:** Estimación de la fluctuación anual del nivel del agua

Bioformas	Rango de profundidad (m)	76 m.s.n.m. (km <sup>2</sup> )	82 m m.s.n.m. (km <sup>2</sup> )	Área 82-76
<b>Geófitos</b>	0.2 - 2.0	99	271	+172
<b>Arraigadas de hojas flotantes</b>	1.0 - 4.0	131	134	+3
<b>Sumergidas</b>	1.5 - 4.0	120	105	-15
<b>PCAP</b>	0 - 4.0	275	350	+75

En los lagos de las islas del área de Yaciretá (lagunas La Hermosa, Camba Cué y otras), las plantas sumergidas (*Egeria najas*, *Cabomba caroliniana*) no colonizan a más de cuatro metros de profundidad, por lo que fue tomada la línea hipsográfica de 4 m como límite de la posible expansión de plantas sumergidas en el embalse.

Por consiguiente, la zona potencial de plantas acuáticas arraigadas (PCAP) fue incluida en la zona litoral del embalse entre 0 y 4 metros de profundidad.

La extensión de ésta llega a 275 km<sup>2</sup> y 350 km<sup>2</sup> en las cotas 76 m y de 82 m respectivamente. El área potencial para el crecimiento de geófitos fue estimada en 99 km<sup>2</sup> (embalse en cota de 76 metros) y 271 km<sup>2</sup> (cota de 82 m). Para plantas arraigadas de hojas flotantes la superficie potencial es de 131 km<sup>2</sup> y, para plantas sumergidas, de 120 km<sup>2</sup>, considerando la cota de 76 m. El fondo del lago tiene sedimentos limo-arcillosos, con 8% de materia orgánica (Paggi *et al.*, 1998), exceptuando la estación 8, que tiene rocas basálticas emergentes como sustrato y donde no hay restricciones para el enraizamiento de macrófitos en la línea de costa del embalse.

Tabla 17: Área potencial de las bioformas en la zona litoral del embalse.

Bioformas	Profundidad (en metros)				>Frecuencia en la zona de:	Sitios
	0.0-0.5-1	1.0-1.5-2.0	2.-2...5-3.0	3.5-4.0-4.5		
<b>A- Plantas arraigadas</b>						
<b>A-1: Geófitos</b>						
<i>Typha latifolia</i> (*)	-----	-----	--		0.5-1.5	2, 4
<i>Schoenoplectus californicus</i> subsp. <i>californicus</i>	-----	-----	-		0.0-1.2	5
<i>Cyperus giganteus</i>	-----	--			0.5-1.0	4, 5
<i>Thalia geniculata</i>	-----	--			0.2-0.9	4
<i>Thalia multiflora</i>	-----	---			0.3-0.9	4
<i>Sagittaria montevidensis</i>	-----	--			0.0-0.8	2, 3, 7
<i>Pontederia cordata</i>	-----				0.1-0.5	2, 3, 7
<i>Bacopa</i> sp.	--				0.0-0.1	7
<i>Enhydra anagallis</i>	-----	--			0.3-1.0	4, 5
<i>Echinochloa chacoensis</i> (*)	-----				0.5-1.0	2
<i>Panicum grumosum</i>					0.5-1.5	2, 5
<i>Paspalum repens</i> (*)	-----	-----			1.0-2.0	1, 2, 3, 7
<i>Polygonum punctatum</i>	-----	-----			0.1-1.0	2, 3, 5, 7
<i>Polygonum acuminatum</i>	-----	-----	----		0.5-1.2	4, 5, 7
<i>Althernanthera phyloxeroides</i>	-----	--			0.3-1.0	2, 7
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>					0.1-0.5	4, 5
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>						
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>	---	-----	-----	--	1.0-2.5	2, 3
<i>Nymphoides indica</i>	----	-----	-----	--	1.5-2.8	3, 5

Tabla 17 (continuación): Área potencial de las bioformas en la zona litoral del embalse.

Bioformas	Profundidad (en metros)				>Frecuencia en la zona de:	Sitios
<i>Hydrocleis nymphoides</i>	- - - - -				0.2-0.6	2
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	- - - - -	- - - - -			0.6-1.3	3, 4
<i>Eichhornia azurea</i>	- - - - -	- - - - - - - - -	- - - - -	-		2,3,4,5,7
<i>Ludwigia peploides</i>	- - - - - - - - -	- - - - - - - - -	- - - - -	- -	1.0-2.5	2,3,4,5,7
<b>A-3: plantas sumergidas</b>						
<i>Potamogeton berteroanus</i>	-	- - - - -	- - - - -		1.3-2.5	2,3,4,5,7
<i>Cabomba caroliniana</i>		- - - - -	- - - - - - - - -	- - - - - -	1.5-3.0	5
<i>Egeria najas</i>		- -	- - - - - - - - -	- - - - - - - - -	2.0-4.0	5
<i>Nitella</i> sp.		- -	- - - - - - - - -	- - - - -	1.2-2.1	5
<b>B- Plantas flotantes libres</b>						
<b>B-1: Plantas flotantes</b>						
<i>Spirodela intermedia</i> <i>Lemna</i> spp.					Amplio rango	4, 5, 7
<i>Ricciocarpus natans</i>					"	4, 5, 7
<i>Azolla caroliniana</i>					"	4, 5
<i>Salvinia biloba</i>					"	3, 7
<i>Pistia stratiotes</i>					"	2, 3, 4, 7
<i>Limnobium spongia</i>					"	2, 4
<i>Eichhornia crassipes</i>					"	2, 3, 4, 5
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>						
<i>Utricularia foliosa</i>		- - -	- - - - - - -	- -	2.0-3.0	4

**Tabla 17 (continuación):** Área potencial de las bioformas en la zona litoral del embalse.

Bioformas	Profundidad (en metros)				>Frecuencia en la zona de:	Sitios
<b>C- Epífitos (crecen sobre otras plantas)</b>					No relacionadas con la profundidad	
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)					"	
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>					"	3, 4, 5 7
<i>Ludwigia repens</i>					"	3, 5
<i>Bidens laevis</i>					"	4, 5
<i>Senecio bonariensis</i>					"	5



## V.2.e. Colonización por plantas flotantes libres.

### V.2.e.1. El viento y la formación de olas

Se constató predominancia de los vientos provenientes del sector oriental (NE-E-SE), con frecuencia relativa anual próxima al 60% (Tabla 18).

Esta situación se mantiene con ligeras modificaciones, si se discrimina esta variable en cada una de las cuatro estaciones (Figs. 33, 34 y 35). La sumatoria de las frecuencias medias de los vientos del este y sudeste varían en un entorno del 40,7% en otoño y del 51% en primavera.

Los vientos del oeste son muy poco significativos y representan menos del 10% de la frecuencia media anual.

Los momentos de calma, durante los cuales no se produce oleaje, también son muy breves. En más del 90% del tiempo, se registra la actividad de vientos.

Los cambios en la velocidad del viento, según el cuadrante que soplan, es otro de los parámetros que definen el sentido y la energía de las olas. Los vientos más frecuentes corresponden al rango entre 40-60 km.h<sup>-1</sup>; disminuyendo abruptamente para vientos mayores de 70 km.h<sup>-1</sup> (Tabla 18).

Según la escala de Beaufort (Torres Ruiz, 1983), usada comúnmente en agrometeorología, estas intensidades de vientos corresponden a las categorías: **viento fuerte** (50-61 km.h<sup>-1</sup>), **viento duro** (61-72 km.h<sup>-1</sup>) y **viento muy duro** (72-85 km.h<sup>-1</sup>).

Las situaciones extraordinarias se insertan en las categorías: **temporal** (86-101 km.h<sup>-1</sup>) y **borrasca** (101-117 km.h<sup>-1</sup>).

Con vientos duros y muy duros, es razonable prever grandes destrozos y la desaparición de las formaciones de flotantes libres o arraigadas.

Velocidades superiores a 90 km.h<sup>-1</sup>, pueden considerarse extraordinarias, con extremos de 110 y 120 km.h<sup>-1</sup>, especialmente desde los octantes sur y sureste (Tabla 18).

Los eventos de hasta 20 km.h<sup>-1</sup>, además de ser los más comunes, tienen la máxima duración: entre 7-8 horas; los vientos con velocidades iguales a 40 km.h<sup>-1</sup> pueden soplar durante 2 a 3 horas. Ambos pueden ser considerados vientos semipermanentes. Los vientos de 60 km.h<sup>-1</sup> duran de 50-60 minutos; sin embargo, su papel condicionante de la vegetación es importante por su mayor energía cinética.

Los resultados de la Tabla 18 y permiten prever que para una de las velocidades más frecuentes: 40 km.h<sup>-1</sup> (Tabla 19a) y un *fetch* mínimo de 2 km, la altura de ola esta próxima a 0,35 m.

Para el mismo *fetch* y considerando la máxima velocidad relativa frecuente en el área -70 km.h<sup>-1</sup>-, la altura supera ligeramente los 0,60 m. Con los máximos *fetch* (10 km) y velocidad (70 km.h<sup>-1</sup>), la altura posible es de 1,35 m.

Olas de 0,75-1,00 m de alto, a las que puede asignarse un potencial tractivo apto para movilizar "embalsados" (islas flotantes) mayores, requieren un *fetch* de 1.000 a 2.000 m, cifra que para los vientos dominantes NE, E y SE e inclusive S, prácticamente se logra considerando cualquier perfil transversal al embalse.

Para este ejemplo, las velocidades de empuje fluctúan entre 65-80 km.h<sup>-1</sup> y pueden considerarse frecuentes. La duración del meteoro en la región es de más de 30 minutos.

Se han registrado vientos con velocidades entre 50-60 km.h<sup>-1</sup>, con alta probabilidad de ocurrencia y con suficiente energía para traccionar la vegetación de deriva.

Excepto en la cola del embalse de Yaciretá y en parte de los arroyos afluentes, donde el *fetch* es mínimo, en la mayor parte del embalse, el tirante libre para el viento alcanza o supera 5 km, excepto en los “paliteros” donde es obstaculizado por troncos emergentes.

Aualmente o cada 2-3 años, pueden desarrollarse meteoros que superen 100 y 110  $\text{km.h}^{-1}$ , respectivamente, generando estados de máxima tensión para la vegetación dentro del embalse y en su periferia.

Hay predominio de los vientos del NE-E-SE, coincidentes, en mayor o menor medida, con las líneas de flujo de la corriente del río y el eje principal Este-Oeste del embalse.

**Tabla 18:** Vientos en Posadas. Número de eventos registrados, ordenados por rumbo y por velocidad de pico. Período 1966-80 (Base: Información del Servicio Meteorológico Nacional)

<b>VP</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>100</b>	<b>110</b>	<b>120</b>
<b><math>\alpha</math></b>									
NW	66	22	8	6	4	1			
N	196	95	41	24	8	2			
NE	237	95	36	18	5	2	1		
E	106	45	22	11	3	1	1	1	
SE	238	89	36	24	17	7	4	1	
S	254	126	52	30	13	6	3	2	1
SW	90	39	22	11	5	4	2	2	1
W	31	19	5	4	2	1			
<b>Suma</b>	1218	530	222	128	57	24	11	6	2
<b>%</b>	100	44	18	10,5	4,7	2,0	0,9	0,5	0,16

VP = Velocidad de pico en  $\text{km.h}^{-1}$

$\alpha$  = Orientación

**Tabla 19a:** Altura significativa de ola en función de la velocidad del viento y del *fetch*.

	<b>Velocidad del viento (<math>\text{km.h}^{-1}</math>)</b>	<b>Altura de olas (<math>Z_w</math>) (m)</b>
<b>1) fetch= 2 km</b>	40	0,34
	50	0,44
	60	0,53
	70	0,62
	40	0,48
<b>2) fetch= 4 km</b>	50	0,61
	60	0,74
	70	0,87
	40	0,60
<b>3) fetch= 6 km</b>	50	0,76
	60	0,92
	70	1,08

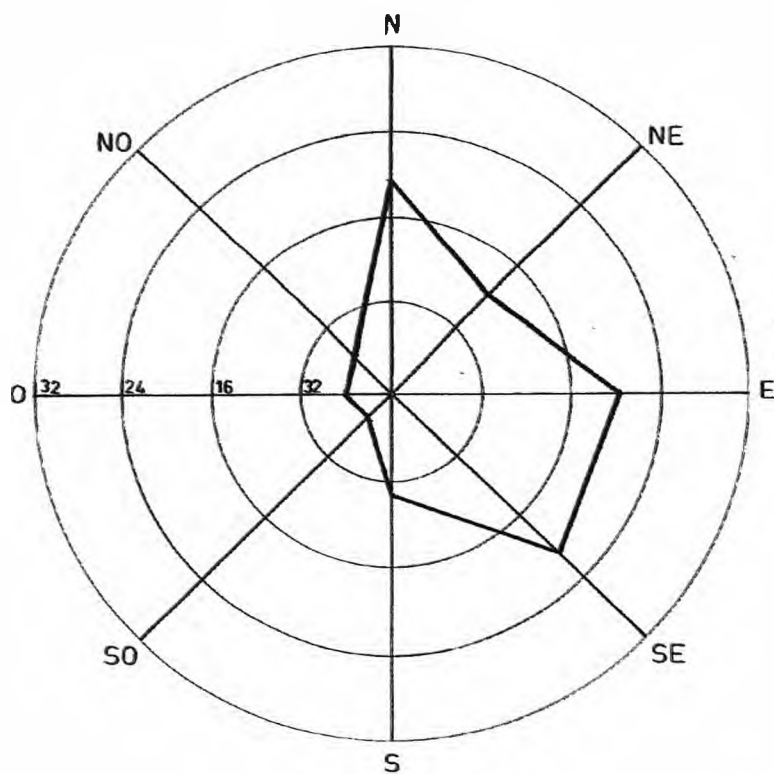
**Tabla 19a (continuación):** Altura significativa de ola en función de la velocidad del viento y del *fetch*.

	Velocidad del viento ( $\text{km.h}^{-1}$ )	Altura de olas ( $Z_w$ ) (m)
	40	0,65
4) <i>fetch</i> = 8 km	50	0,82
	60	0,49
	70	1,17
	40	0,75
5) <i>fetch</i> = 10 km	50	0,94
	60	1,15
	70	1,35

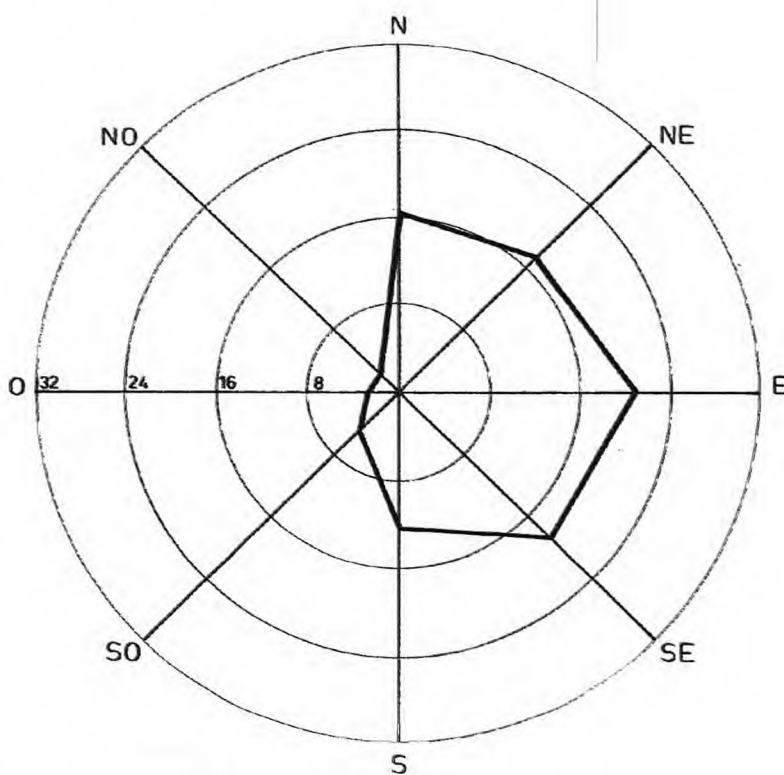
**Tabla 19b:** Altura significativa de olas ( $Z_w$ ) en función del tiempo

Altura de ola (m)	Tiempo (minutos)	Velocidad mínima ( $\text{km.h}^{-1}$ )	<i>fetch</i> (Rango) (m)
1) 0,25	$t_1 = 10$	$V_w \cong 55$	500 / 1000
	$t_2 = 30$	$V_w \cong 30$	
2) 0,50	$t_1 = 10$	$V_w \cong 90$	700 / 2500
	$t_2 = 30$	$V_w \cong 50$	
3) 0,75	$t_1 = 10$	$V_w \cong 120$	1000 / 3000
	$t_2 = 30$	$V_w \cong 65-70$	
4) 1,00	$t_1 = 20$	$V_w \cong 95$	2000 / 4000
	$t_1 = 30$	$V_w \cong 80$	

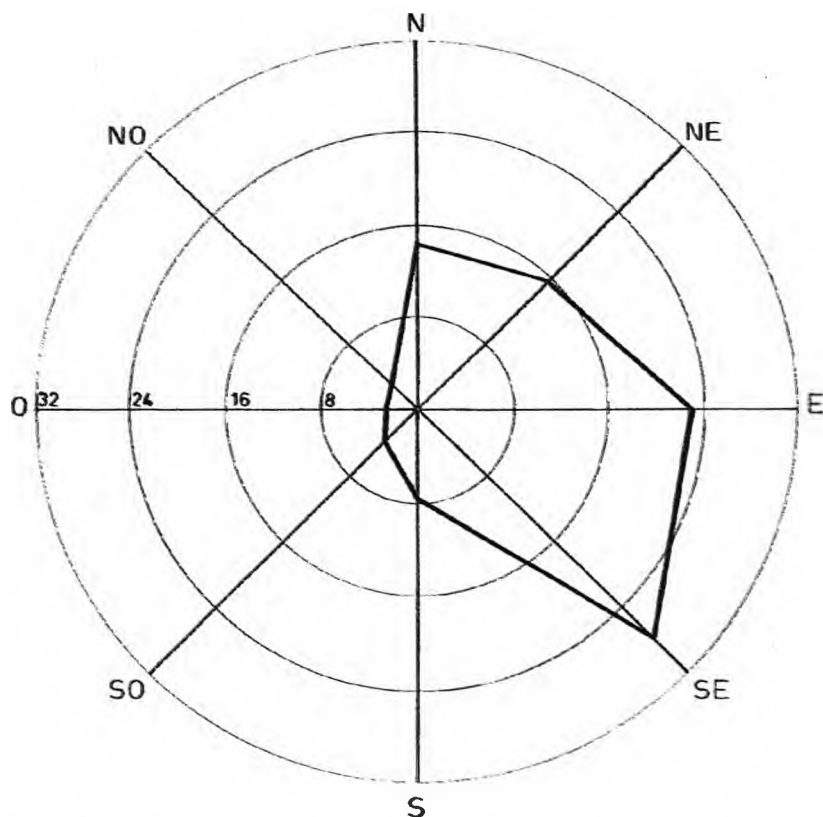
**Referencias:**  $V_w$ : Velocidad del viento;  $h = 0,105\sqrt{x}^{(1)}$ ; Donde:  $h$  = altura de la ola;  $x$  = *fetch* en cm, Wetzel (1975)



**Figura 33:** Frecuencia media de vientos en verano en Itzaingó.  
**Fuente:** Servicio Meteorológico Nacional



**Figura 34:** Frecuencia media de vientos en otoño en Itzaingó.  
**Fuente:** Servicio Meteorológico Nacional



**Figura 35:** Frecuencia media de vientos en primavera en Ituzaingó.  
Fuente: Servicio Meteorológico Nacional

Los vientos prevalentes son de mucha importancia para calcular la extensión y posición de estas áreas. Considerando la velocidad y duración de los vientos más frecuentes y la coincidencia entre aquellos y la circulación del agua en el embalse (E-O), el desplazamiento de todo cuerpo flotante tenderá a concentrarse en los sectores comprendidos entre las estaciones 7 y 8, consideradas como áreas de acumulación (Fig. 36 a y b).

Con valores de *fetch* menores que cuatro kilómetros y profundidad menor que dos metros, se estimaron las áreas comprendidas en las Figs. 37a, 37b, 38 y 39.

Estas áreas llegan a 25,12 km<sup>2</sup> para vientos predominantes del sudeste y 18,34 km<sup>2</sup> para vientos del noreste con el embalse en cota de 76 metros. Con el embalse en cota de 82 m.s.n.m. las áreas para la colonización inicial de plantas flotantes fue estimada en 54,5 km<sup>2</sup> para vientos del SE y 79,7 km<sup>2</sup> para vientos del NE.

No se espera un ingreso importante de plantas flotantes libres desde los tributarios de Yaciretá, debido a la fisiografía de su cuenca (incluyendo al Alto Paraná). Sin embargo estos aportes son importantes como propágulos para la colonización inicial de nuevas áreas.

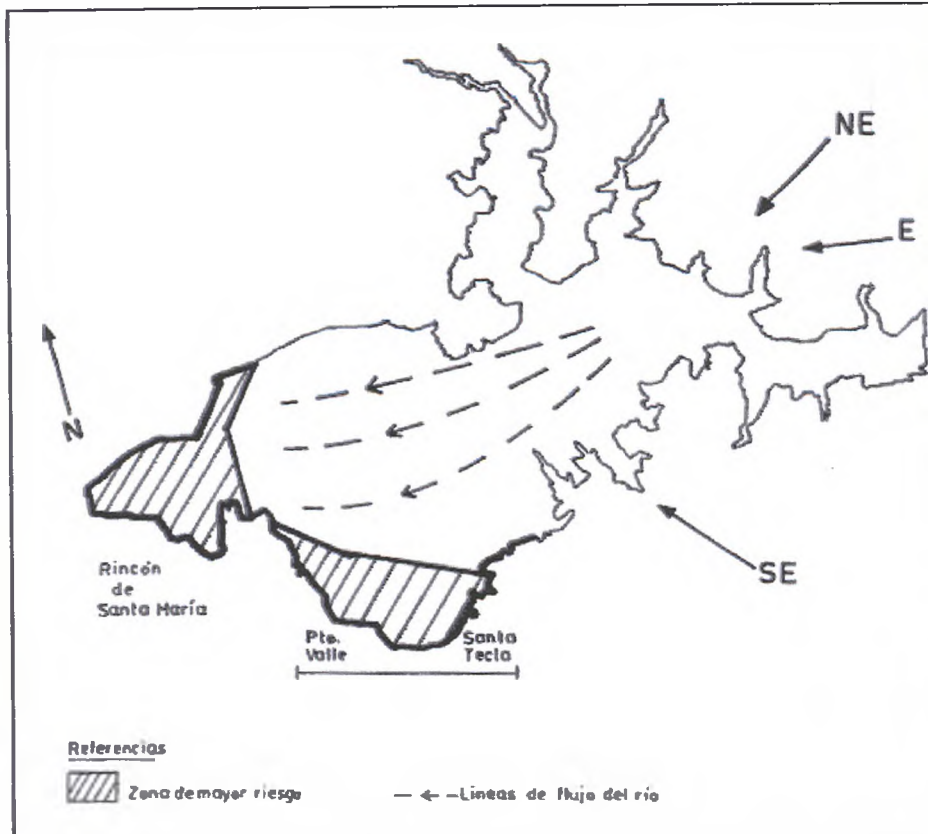


Figura 36 a: Zonas de riesgo de acumulación de plantas acuáticas y otras flotantes.

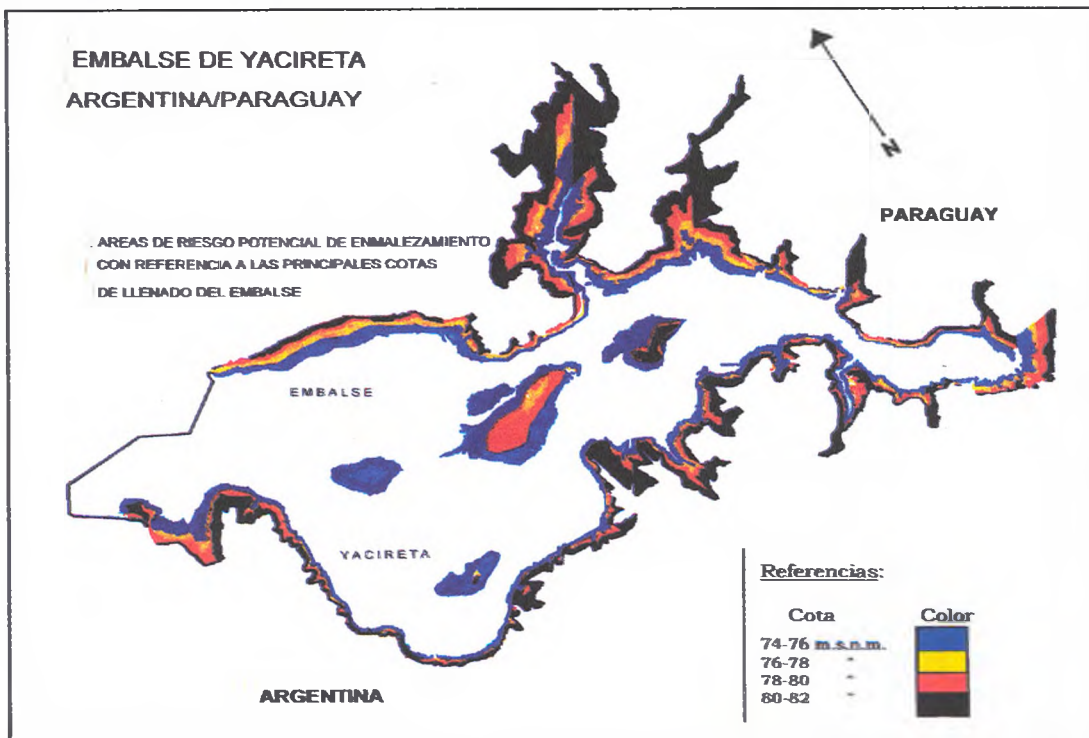
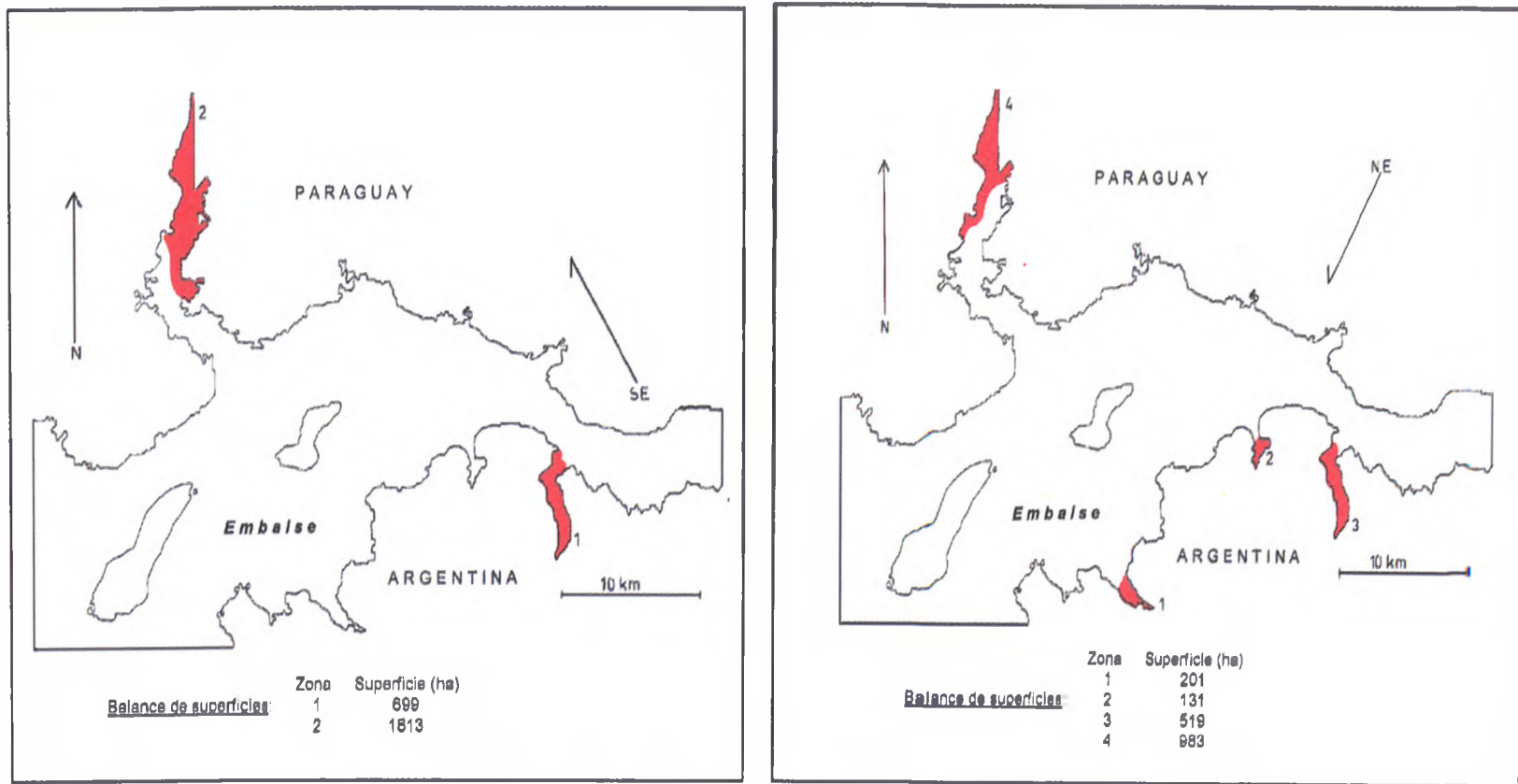


Figura 36 b: Área máxima probable de colonización del embalse de Yaciretá por plantas acuáticas y palustres para las distintas fases de llenado.



**Figura 37:** Áreas generatrices de desarrollo de plantas acuáticas. Embalse a cota 76 m.s.n.m. a. Para vientos provenientes del SE. b. Para vientos provenientes del NE

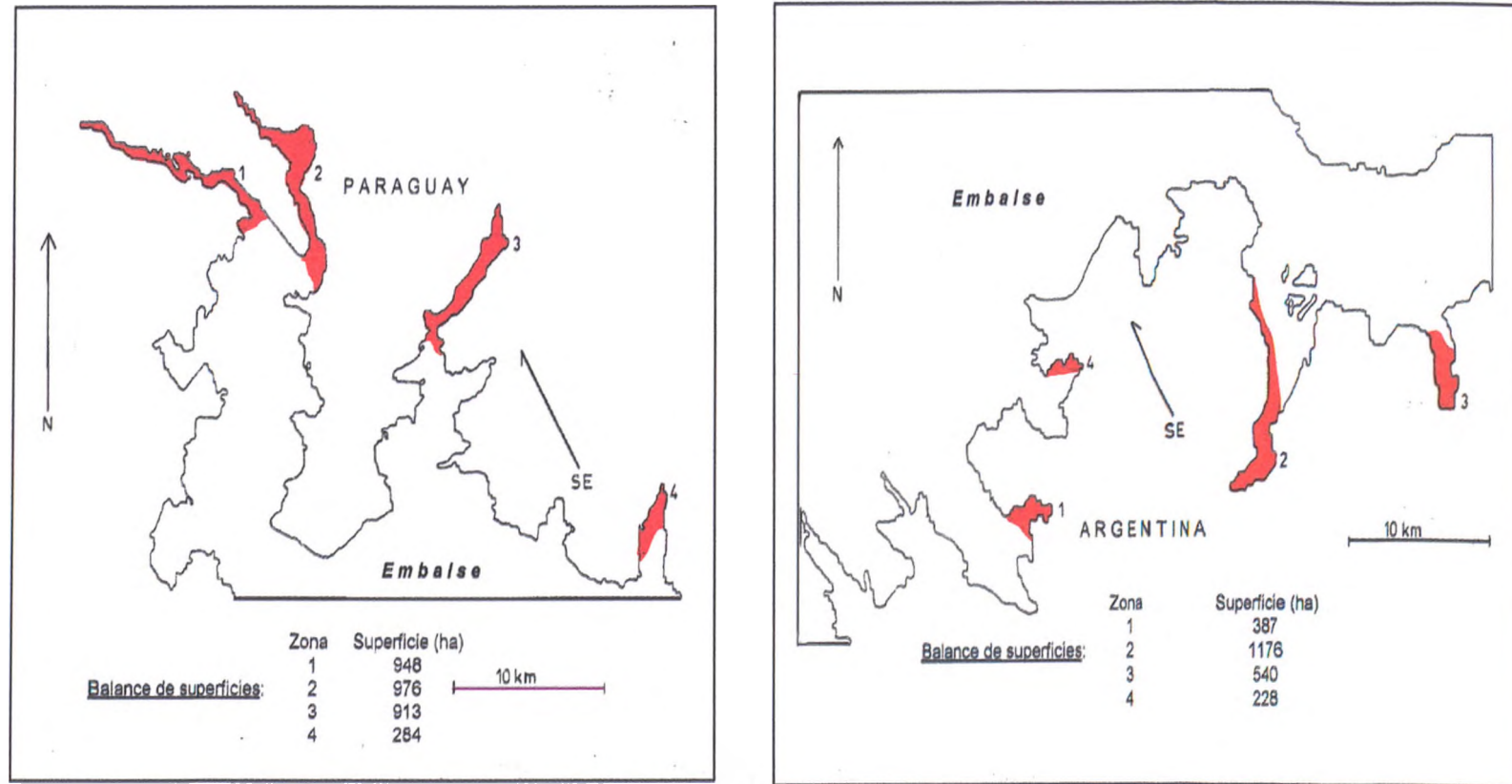


Figura 38: Áreas generatrices de desarrollo de plantas acuáticas para vientos provenientes del SE. Embalse a cota 82 m.s.n.m.



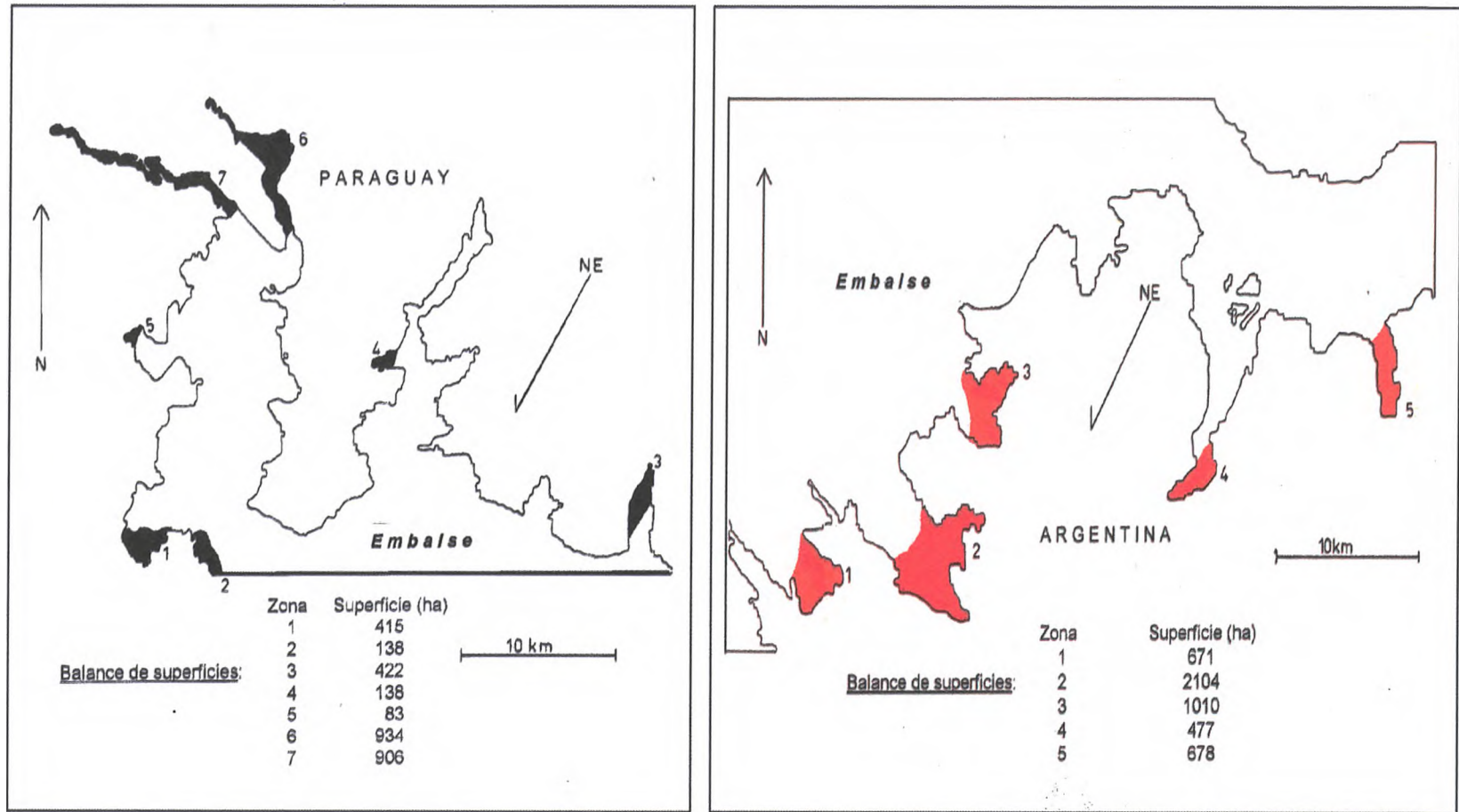


Figura 39: Áreas generatrices de desarrollo de plantas acuáticas para vientos provenientes del NE. Embalse a cota 82 m.s.n.m.

### V.2.e.2. El nitrógeno como factor limitante

Ante las dificultades que implica el estudio del crecimiento de plantas flotantes libres en campo, debido a su movilidad y a la necesidad de medir el crecimiento para el mismo lote de plantas en distintas fechas, se decidió estudiar el crecimiento de poblaciones de tres especies que han colonizado masivamente embalses tropicales. Las condiciones experimentales se describen en el Capítulo IV de esta tesis.

El objetivo fue establecer la potencialidad de *Pistia stratiotes*, *S. biloba* y *E. crassipes* para ocupar lagos en condiciones limitantes de nitrógeno y diferente calidad de materia orgánica presente en el agua.

En la Tabla 20 se muestran los valores de las variables físicas y químicas obtenidas en cada ensayo. La concentración media de clorofila *a* en el agua, oxígeno disuelto y pH, presentaron mayores valores en el ensayo 1 y los valores de conductividad eléctrica y de fósforo fueron mayores en el ensayo 2. Las temperaturas más elevadas del agua ocurrieron en primavera y las menores en invierno (Tabla 20).

En el ensayo 1, las cianobacterias (*Microcystis aeruginosa* Kützing) se localizan en los estratos superficiales de la columna de agua, produciendo una disminución de la transparencia del agua al final del experimento (noviembre). Los valores de oxígeno disuelto y de pH fueron obtenidos durante el día, cuando las poblaciones de fitoplancton tienen alta tasa de fotosíntesis. La descomposición microbiana de la materia orgánica agregada al ensayo dos, consume gran parte del oxígeno disuelto (oxidación) y contribuye a la acidificación del agua.

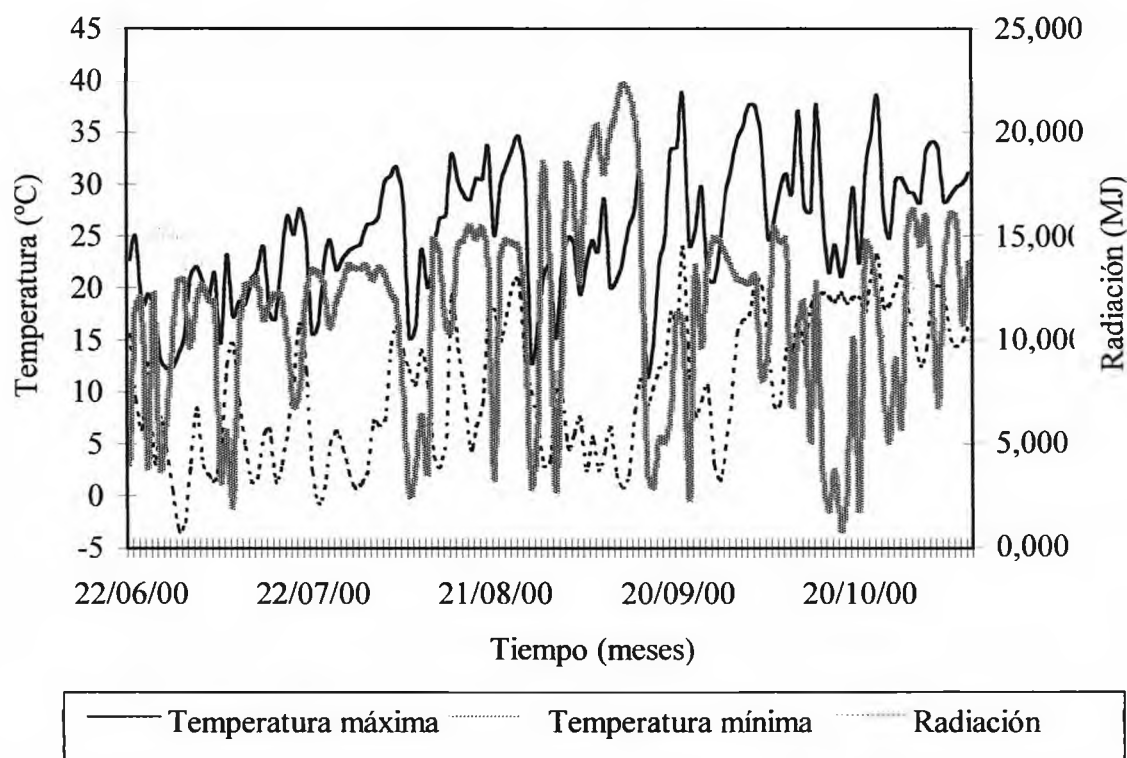
En el inicio del ensayo 2, el nitrógeno inorgánico se encontraba en la forma de amonio por la poca eficiencia del proceso de nitrificación en estas condiciones.

En estos ensayos, los valores del cociente N:P indican que el crecimiento de macrófitos está limitado por la disponibilidad de nitrógeno.

**Tabla 20:** Características físicas y químicas del agua en los dos ensayos.

Variables	Ensayos	Ensayo 1			Ensayo 2		
	Fechas	23/06	30/08	13/11	23/06	30/08	13/11
Temperatura del agua (°C)		17,4	17,2	28,5	17,5	18,5	29,2
pH		8,98	8,43	8,73	7,63	6,96	6,65
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )		218	228	139	420	400	396
Oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )		7,85	6,67	7,23	4,45	0,52	0,2
Nitratos + nitritos ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ )		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Amonio ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ )		10	0,01	<5	120	0,01	20
Fósforo total ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ )		300	10	10	700	1.850	995
Fósforo total disuelto ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ )		140	< 5	0,01	450	1.000	500
Fosfato ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ )		130	< 5	0,01	440	995	485
Demanda Química de Oxígeno ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )		65	72	66	40	78	52
Cociente N:P		0,033	0,02	0,501	0,171	0,00001	0,020
Transparencia (cm)		65	16	9	66	32	22
Clorofila <i>a</i> en agua ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ )		55	50	60	<5	5	5

Los datos de temperatura del aire y de radiación solar presentaron grandes variaciones durante los días de evaluación de crecimiento (Fig. 40).



**Figura 40:** Variaciones diarias de la temperatura del aire y radiación solar (MJ).

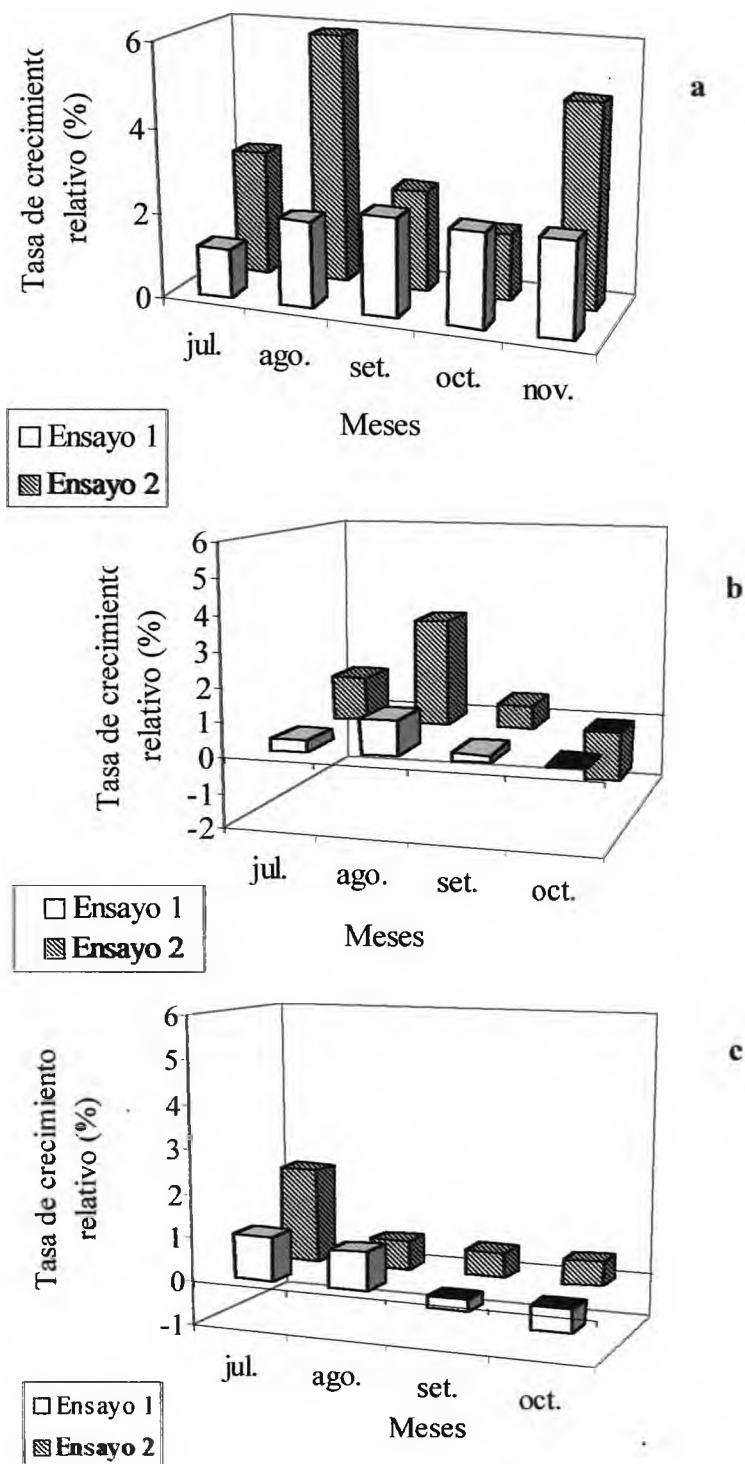
En la Tabla 21 se presentan los valores medios y el desvío estándar obtenido para el número de individuos y de hojas de las especies estudiadas. A partir de estos datos fue calculada la tasa de crecimiento (RGR) en los dos ensayos (Fig. 41).

En el ensayo 1 no hubo diferencias significativas (ANOVA  $F_{2,36} = 1,39$ ,  $p < 0,01$ ) entre la RGR para el número de hojas, al comparar las tres especies. *E. crassipes* tuvo valores negativos de RGR en setiembre y octubre y *P. stratiotes* en octubre (Fig. 41), cuando las concentraciones de fósforo en agua fueron menores (Tabla 20). El período de crecimiento exponencial, con base en el número de hojas, para *S. biloba* fue julio-setiembre y, a partir de este período, el tiempo de duplicación se mantuvo entre  $30 \pm 2$  y  $35 \pm 4$  días (Fig. 41 a). Para las otras dos especies, no se verificó este comportamiento (Fig. 41 b y c). El tiempo para duplicar el número de hojas de *E. crassipes* varió entre 69 y 86 días y el de *P. stratiotes* fue muy alto.

En el ensayo dos, la RGR para el número de hojas de *S. biloba* fue significativamente mayor que la de *P. stratiotes* y de *E. crassipes* (ANOVA,  $F_{2,36} = 13,14$ ,  $p < 0,01$ ). Los valores más altos para *S. biloba* fueron obtenidos en agosto (Fig. 41 a) estimándose en 12 días el tiempo para duplicar el número de hojas; a partir de esta fecha, el tiempo de duplicación requerido para esta variable aumentó.

**Tabla 21:** Variaciones en el número de individuos (Ind.), hojas, largo inicial de las hojas y largo de las raíces o lacinias (cm) de las tres especies estudiadas en los ensayos 1 y 2 (\*p< 0,01; n. s. no significativo).

<b><i>Salvinia biloba</i>: largo inicial de las hojas: 2,3 cm ± 0,57</b>								
<b>Mes</b>	<b>Ensayo 1</b>			<b>Ensayo 2</b>			<b>ANOVA</b>	
	<b>Hojas</b>	<b>Ind.</b>	<b>Lacinias o raíces (cm)</b>	<b>Hojas</b>	<b>Ind.</b>	<b>Lacinias o raíces (cm)</b>	<b>Hojas</b>	<b>Lacinias o raíces (cm)</b>
jun.	264 ± 9	43 ± 2	9,69 ± 2,74	331 ± 45	43 ± 2	10,64 ± 2,50		
jul.	392 ± 19	42 ± 2	9,29 ± 1,67	878 ± 152	91 ± 9	9,420 ± 3,04	n. s.	n. s.
ago.	747 ± 36	46 ± 2	9,75 ± 2,48	6051 ± 1993	268 ± 77	5,690 ± 2,82	F <sub>1, 939</sub> = 6,91*	F <sub>1, 939</sub> = 34,92*
set.	1680 ± 26	88 ± 3	7,52 ± 2,33	6346 ± 559	385 ± 13	5,110 ± 1,81	F <sub>1, 1425</sub> = 22,21*	F <sub>1, 262</sub> = 84,35*
oct.	2655 ± 145	241 ± 38	5,25 ± 2,38	4827 ± 1331	346 ± 128	5,830 ± 2,50	F <sub>1, 1019</sub> = 38,6*	F <sub>1, 160</sub> = 4,62*
nov.	2153 ± 183	126 ± 11	5,50 ± 1,56	4151 ± 252	179 ± 28	10,07 ± 2,36	F <sub>1, 456</sub> = 33,51*	F <sub>1, 74</sub> = 101,31
<b><i>Pistia stratiotes</i>: largo inicial de las hojas: 1,7 cm ± 0,63</b>								
jun.	582 ± 68	101 ± 13	9,82 ± 7,7	528 ± 30	88 ± 6	10,07 ± 6,58		
jul.	647 ± 24	95 ± 2	12,21 ± 6,74	814 ± 58	92 ± 2	11,99 ± 7,47	F <sub>1, 565</sub> = 52,91*	n. s.
ago.	899 ± 58	99 ± 9	12,28 ± 7,55	2499 ± 318	487 ± 58	15,77 ± 10,5	F <sub>1, 823</sub> = 296,05*	n. s.
set.	975 ± 61	122 ± 13	7,63 ± 4,4	1762 ± 618	215 ± 31	29,78 ± 18,0	F <sub>1, 1020</sub> = 32,09*	F <sub>1, 127</sub> = 64,44
oct.	979 ± 102	118 ± 11	6,04 ± 3,9	760 ± 367	135 ± 79	30,70 ± 16,8	F <sub>1, 554</sub> = 133,15*	F <sub>1, 72</sub> = 90,17
<b><i>Eichhornia crassipes</i>: largo inicial de las hojas: 4,66 cm ± 0,97</b>								
jun.	156 ± 15	33 ± 3	28,40 ± 11,61	164 ± 10	34 ± 2	26,53 ± 10,0		
jul.	219 ± 7	37 ± 2	30,40 ± 13,39	308 ± 42	50 ± 10	24,48 ± 12,5	n. s.	n. s.
ago.	286 ± 10	40 ± 1	29,50 ± 12,84	325 ± 52	85 ± 8	23,70 ± 10,9	F <sub>1, 373</sub> = 343,88*	n. s.
set.	202 ± 10	42 ± 3	28,3 ± 7,64	223 ± 25	50 ± 7	37,74 ± 15,1	n. s.	F <sub>1, 58</sub> = 8,65*
oct.	133 ± 17	41 ± 1	23,7 ± 6,86	137 ± 10	45 ± 5	48,27 ± 14,6	n. s.	F <sub>1, 136</sub> = 124,67*



**Figura 41:** Tasa de crecimiento relativo (RGR) de *Salvinia biloba* (a), *Pistia stratiotes* (b) y *Eichhornia crassipes* (c) considerando el número de hojas en los dos ensayos.

El crecimiento más rápido de *S. biloba* ( $RGR = 0,070 \pm 0,01$ ,  $TD = 10 \pm 2$  días) fue registrado al medir los cambios en biomasa entre octubre y noviembre, cuando la

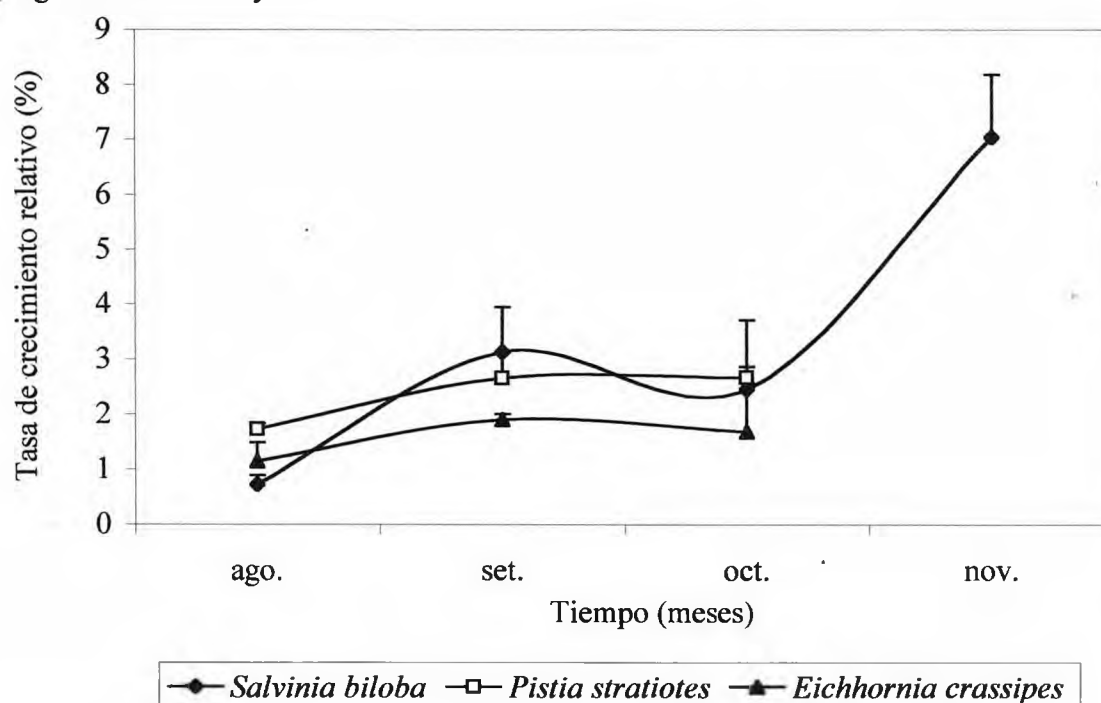
temperatura del agua alcanzó 27,8° C y la temperatura del aire doblaba los valores registrados en invierno al comienzo de la experiencia (Fig. 40, 42).

Los resultados obtenidos de las RGR de biomasa, en el ensayo 1 para *S. biloba* fueron de  $0,0079 \pm 0,0008 \text{ g.g}^{-1}\text{día}^{-1}$  en junio-octubre y  $0,020 \pm 0,012 \text{ g.g}^{-1}\text{día}^{-1}$  en octubre-noviembre, siendo necesarios 97 y 34 días respectivamente, para duplicar la biomasa.

Cuando se compara el número de hojas por cuadrado entre ensayos, las diferencias son significativas a partir de agosto para *S. biloba* y *P. stratiotes* pero no se registra una respuesta semejante para *E. crassipes* (Tabla 21). En el ensayo 2, el valor medio máximo para *S. biloba* fue registrado en setiembre con 6346 hojas por cuadrado, lo que representa 25.384 hojas por metro cuadrado. Valores elevados también fueron registrados en agosto.

El número de plantas de esta especie también aumentó hasta alcanzar su máximo en setiembre. En el inicio de la experiencia el largo de las raíces de las tres especies estudiadas no tuvo diferencias significativas entre ensayos (Tabla 21). A partir de agosto (en los cuadrados con *S. biloba*) y, en setiembre (en los cuadrados con *P. stratiotes* y *E. crassipes*), el largo de las raíces presentó diferencias significativas en los tres ensayos (Tabla 21). En el ensayo 2 las raíces de *E. crassipes* medían 48,2 cm en octubre.

La biomasa media de *Salvinia biloba* alcanzó valor máximo ( $36,7\% \pm 5 \text{ g}$ ) en el ensayo 2 durante el período octubre-noviembre. De este valor máximo,  $35,5\% \pm 3 \text{ g}$  correspondió a lacinias. Una relación semejante se registró con *P. stratiotes* cuyas raíces al finalizar el mes de octubre, representaban  $37,4\% \pm 2,5 \text{ g}$  de la biomasa media ( $32,3\% \pm 12 \text{ g}$ ). En los cuadrados con *E. crassipes* la biomasa fue comparativamente baja en relación con el tamaño final de las plantas ( $67,4\% \pm 4,5 \text{ g}$ ) y en el sistema radicular representó  $63\% \pm 5 \text{ g}$  al final del ensayo 2.



**Figura 42:** Variaciones en las tasas de crecimiento relativo (RGR) para biomasa durante el período agosto-noviembre de las especies estudiadas en el ensayo 2.

### V.2.f. La vegetación en la próxima fase del embalse Yaciretá

Por la forma y posición del embalse respecto de los vientos predominantes, la mayor parte de la superficie está exenta de condiciones favorables para el desarrollo de hidrófitos (Figs. 36 a y b, 37 a y b, 38 y 39).

Sin embargo, quedan núcleos de alto riesgo permanente de desarrollo de plantas en la desembocadura de los arroyos que llegan al embalse en ambas márgenes.

Las plantas acuáticas en la región tienen alta tasa de crecimiento, especialmente las flotantes pueden llegar a duplicar la superficie ocupada en 10 días durante el período estival, según la disponibilidad de nitrógeno.

El desplazamiento de todo cuerpo flotante libre se acumulará en el tercio final del embalse y en la curva sur del río sobre Puerto Valle y Santa Tecla (Fig. 43) pudiendo considerarse a esta zona como la de mayor riesgo de acumulación.

La máxima profundidad de colonización observada para las plantas en el período previo al embalse, provee una razonable estimación de la extensión de la zona en que diferentes bioformas de macrófitos pueden colonizar.

Los resultados de este estudio permiten concluir que el área ocupada por la zona litoral incrementaría un 21,5% al final del llenado del embalse (cota de 82 m.s.n.m.). En este sentido, los geófitos ocupan un área proporcionalmente más extensa que otras bioformas de plantas, debido al incremento de áreas someras y poco fluctuantes.

La colonización por plantas sumergidas se ajustará a la transparencia del agua, según la ecuación propuesta en el modelo predictivo de Canfield *et al.* (1985) para estimar la mayor profundidad de colonización, a partir de la lectura de Secchi. Con los valores de transparencia obtenidos en esta fase del embalse, la colonización de las plantas podría llegar a 2,5 metros.

Si la transparencia permaneciera baja durante algunos años, el área colonizada por plantas sumergidas podría ser menor que la prevista para la máxima profundidad. Si la transparencia incrementa, por ejemplo a 1,9 m de Secchi, la máxima profundidad de colonización estimada por la ecuación de Canfield podría llegar a 3,36 metros, valor muy cercano al valor estimado para la predicción de la PCAP.

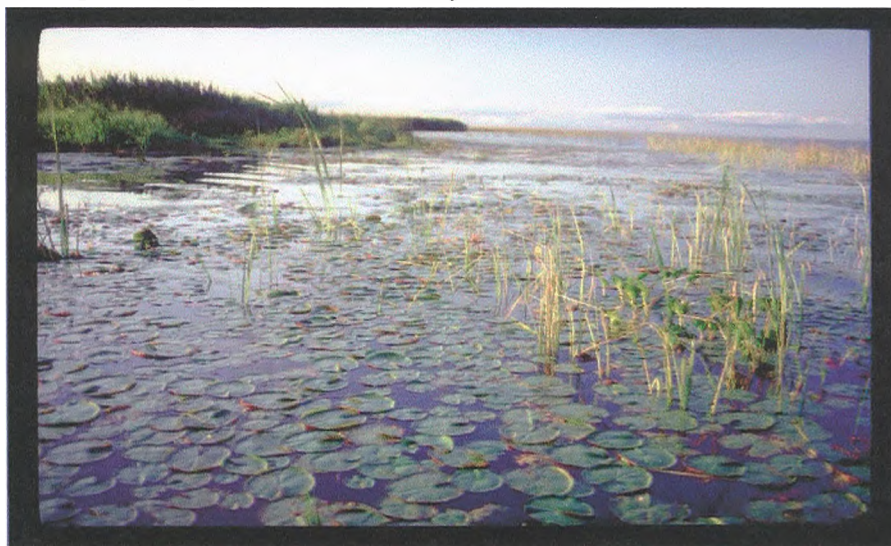
La colonización de las plantas flotantes libres en lagos de represa se relaciona con muchas variables. Entre ellas, la luz, el contenido de nutrientes, la morfometría, la velocidad y duración del viento. En el caso del embalse de Yaciretá, la luz y la temperatura son adecuadas para el desarrollo de plantas de acuerdo a la información producida para los embalses africanos (Bond y Roberts, 1978; Allanson *et al.*, 1990).

La experiencia en algunos lagos tropicales (Thornton, 1987; Bond y Roberts, 1978) indica una pobre correlación entre el crecimiento de las plantas y el contenido de nutrientes en el agua. No es posible descartar un crecimiento explosivo de las poblaciones de plantas flotantes, especialmente que *Eichhornia crassipes*, *Salvinia biloba*, *Pistia stratiotes* se encuentran en algunos sectores del embalse y en los tributarios, en la zona litoral.

Las experiencias con enriquecimiento de nutrientes en la planicie del Bajo Paraná, demostraron que *Eichhornia crassipes* se encuentra limitada por la disponibilidad de nitrógeno en el agua (Carignan *et al.*, 1994). Estas experiencias realizadas en limnocorrales de 20 m<sup>2</sup>, ubicados en lagunas de la planicie de inundación del Paraná (Fig. 44) demostraron que la RGR varía entre 0,011 y 0,09 lo que implica un TD, promedio, de 72 días en los limnocorrales no fertilizados, en tanto que fue de 15,7 días en los limnocorrales

fertilizados con  $34,6 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$  de  $\text{Cl-NH}_4$ . La fertilización con  $4,3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$  de  $\text{PO}_4\text{H}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$  produjo tasas de crecimiento relativo (RGR) entre  $0,038$  y  $0,041 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$  y TD de 17,47 días. En las plantas se produjo un incremento de 116% en la concentración de clorofila *a* en condiciones de fertilización con nitrógeno y el porcentaje de nitrógeno en las hojas pasó de 1,33% a 2,53%.

Carignan y Neiff (1992) estimaron que el requerimiento de nitrógeno por *E. crassipes* es de  $1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}$  durante los seis meses del período de crecimiento de las plantas. En tanto, la demanda anual de fósforo es inferior a la cantidad de fósforo potencialmente aportado por el Paraná en las grandes crecientes.

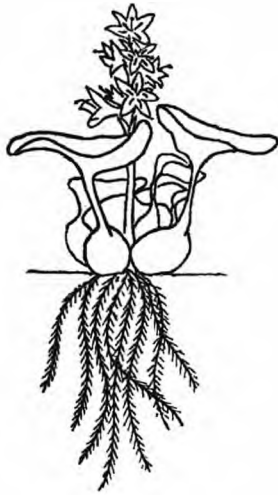


**Figura 43:** Pradera de *Nymphaea coerulea* en el embalse Tupicúa (Wanda, Misiones), en el arroyo homónimo. La morfología de los taludes de este embalse es semejante a la porción norte del embalse Yaciretá. Las plantas crecen en la zona litoral (PCAP) hasta tres metros de profundidad en los sitios resguardados por el viento. Se pueden ver algunas plantas aisladas de *Typha latifolia* en el sector más próximo a la costa.



**Figura 44:** Experiencia de crecimiento de *Eichhornia crassipes* en condiciones de enriquecimiento con nitrógeno y fósforo.





## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

# CAPÍTULO VI

APORTE DE ESTA TESIS

La creación de un embalse, implica la atenuación casi absoluta de la variabilidad hidrológica del río en el área embalsada y una distorsión importante del régimen de pulsos, aguas abajo del mismo. Un río con régimen de nivel fluctuante, pasa a ser un río con régimen de embalse, como describiera Welcomme (1979) y Petr (1978).

La variabilidad hidrométrica intra anual e interanual, constituye un macrofactor que condiciona la diversidad específica y define la dominancia de muchas bioformas de plantas (Nilsson y Keddy, 1988; Neiff, 1990; Nilsson y Berggren, 2000; Riis y Hawe, 2002; Casco, 2003).

En el caso de Yaciretá, la diferencia absoluta de nivel hidrométrico (mayor diferencia entre aguas bajas y altas extremas) en los cinco años previos al embalse fue de 11,31 metros. En el el embalse, durante cinco años posteriores fue de 0,62 metros, aunque la mayor parte de este período tuvo una variación mensual de sólo 0,32 metros.

La escasa variabilidad hidrométrica determina que la mayor parte de las especies vegetales de ese tramo, que son de nicho amplio, no encontrarán condiciones propicias para colonizar y persistir en el embalse.

La modificación de la variabilidad hidrométrica implica la no alternancia de fases de suelo seco e inundado y el escaso movimiento horizontal del agua en el embalse.

La reducción sustancial de los flujos horizontales del agua, determinan menores aportes de *información* (nutrientes, sólidos suspendidos, semillas, etc.) entre el eje principal del flujo en el embalse y la zona litoral del mismo, que es el área propicia para la colonización por plantas.

Esta tesis concluye que el régimen de pulsos, además de un condicionante ecológico, es una función indispensable para el paisaje del río y, especialmente, para la bioformas que allí crecen. Este condicionante también fue documentado para las colectividades de invertebrados asociadas a la vegetación (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Poi de Neiff y Carignan, 1997; Poi de Neiff, 2003).

Los resultados obtenidos indican gran estabilidad del paisaje y que el equilibrio entre el medio físico-químico y el subsistema biótico debe entenderse como un entorno dinámico en el cual las poblaciones desplazan su distribución y abundancia en el tiempo (posición en el gradiente topográfico, proporcionalidad de tamaños, abundancia, etc).

Tal equilibrio no puede ser asimilado literalmente al concepto de *equilibrio dinámico* de la Física, sino como el área virtual de desplazamiento de la estabilidad del sistema, es decir, la *tensión del sistema* (Neiff, 1990).

El embalse, instala un nuevo régimen de fluctuación y crea un impedimento para aquellas poblaciones que requieren alta intensidad de fluctuación, como los bosques pioneros.

El menor aporte de nutrientes al área litoral en que viven las plantas en el embalse, determinará que algunas que son altamente dependientes de los flujos horizontales del río (como *Eichhornia crassipes*) no puedan sostener alta tasa de crecimiento como ocurre en lagos de la planicie inundable del Bajo Paraná (Neiff y Poi de Neiff, 1984; Neiff *et al.*, 2001).

No es casual que la mayoría de los embalses situados en clima cálido hayan sido colonizados por plantas flotantes (Leentvaar, 1967 y 1973; Little, 1975; Mitchell y

Thomas, 1972; Mitchell y Marshall, 1974;) durante la etapa de llenado porque éstas, son propias de un régimen de baja fluctuación hidrológica.

Gran parte de la literatura existente tiene resultados contradictorios en cuanto a las demandas de nutrientes, como factor principal para la instalación de plantas en embalses (Marshall y Junor, 1981; Thornton; 1987).

Los resultados presentados en esta tesis, con experiencias a cielo abierto, fueron continuación de experiencias de campo iniciadas en la década de los 90, que proveen una base experimental sólida para prever el posible crecimiento de estas plantas en el embalse.

El crecimiento óptimo para *E. crassipes* ocurre a 30° C en experiencias de laboratorio realizadas con temperatura ambiente constante (Sato, 1988). Temperaturas superiores a 30°C o, debajo de 15°C, limitarían el crecimiento de *S. molesta* (Usha Rani y Bhambie, 1983). Los datos de esta tesis, no indican inhibición de crecimiento en temperaturas, inferiores a quince grados y en condiciones de cielo abierto, en las que se observa grandes diferencias diarias de temperatura del aire. En la región tropical, la variación estacional de temperatura es poco acentuada en relación con las variaciones diarias (Esteves, 1988). Basado en estas consideraciones, la estimación hecha a cielo abierto posibilita mejor el cálculo de la potencialidad de crecimiento de macrófitas acuáticas en estas regiones, que en un experimento de laboratorio a temperatura constante.

Las especies consideradas, creciendo en el mismo lugar, responden de manera distinta en diferentes condiciones químicas del agua.

La tasa de crecimiento de *S. biloba* no está limitada por concentraciones bajas de nutrientes en las condiciones de cielo abierto del ensayo. De la misma manera, en lagos eutróficos de la margen izquierda del río Paraná, con elevado crecimiento de fitoplancton y cociente N:P bajo, la biomasa de *S. biloba* varió entre 150 a 350 g.m<sup>-2</sup> (Poi de Neiff *et al.*, 1999).

La descomposición de macrófitos acuáticos libera grandes cantidades de nutrientes en la columna de agua, que se torna disponible para el crecimiento de las plantas flotantes libres. Frecuentemente las mayores tasas de liberación de fósforo desde el sedimento para la columna de agua ocurren cuando se registran bajas concentraciones de oxígeno. En estas condiciones, *S. biloba* tuvo ventaja para invadir las aguas libres de vegetación y pobres en nitrógeno, duplicando su biomasa en 10 días. Esto ocurre en la fase inicial de embalses tropicales y subtropicales (Capítulo I).

La máxima tasa de crecimiento relativo para *S. biloba* es semejante a la encontrada en experimentos *in situ* realizados durante la invasión de *S. molesta* D. Mitch. en el lago Kariba, ocurrida en verano y con baja concentración de nitrógeno (Mitchell y Tur, 1975).

Tasas de crecimiento relativo de 0.096 e 0.10 g.g<sup>-1</sup> .dia<sup>-1</sup> fueron obtenidas para *S. auriculata* Aublet. en condiciones de escasez de nutrientes en un área influenciada por aguas negras y ácidas del río Negro, en la cuenca del Amazonas (Junk y Howard-Williams, 1984; Junk y Piedade, 1997). Benassi y Camargo (2000) observaron que *S. molesta* duplicó su peso en 62 días, en bajas concentraciones de N y de P a la que fue sometida, en un brazo del río Preto. Rubim y Camargo (2001) obtuvieron tasas de crecimiento relativo entre 0,11 y 0,20 g.g<sup>-1</sup> .dia<sup>-1</sup>.

Los resultados presentados en esta tesis coinciden con experiencias realizadas en Brasil, donde se demostró que *S. molesta* tiene mayor habilidad competitiva que otras

plantas flotantes libres en aguas con bajas concentraciones de nitrógeno y de fósforo (Benassi y Camargo, 2000; Henry-Silva, 2001).

La limitación del crecimiento de *E. crassipes* por nitrógeno fue informada por Carignan y Neiff (1992) en la fase de aislamiento de los lagos de la planicie inundable del río Paraná, donde el fósforo es abundante y aportado regularmente por las inundaciones. Cuando la fase de aislamiento es prolongada, las plantas desarrollan raíces largas, lo que permite optimizar la utilización de los nutrientes (Poi de Neiff y Carignan, 1997).

A partir de los resultados presentados en esta tesis se puede concluir que *S. biloba* presenta altas tasas de crecimiento en aguas en las que existe mucha materia orgánica con alto contenido de lignina, en descomposición y con condiciones limitantes de nitrógeno. En esta situación, el crecimiento puede ser exponencial aun en el invierno, con temperaturas mínimas absolutas próximas a cero grado.

Los resultados de este estudio desacreditan la imposibilidad de prever el desarrollo de plantas flotantes en un embalse (Leentvaar, 1967 y 1973; Little, 1975). La información acumulada indica que se pueden predecir condiciones de riesgo, especialmente si se conoce las características del embalse y la biología de las plantas que potencialmente pueden colonizarlo. Esto implica también la necesidad de un programa de control dado que el medio fluctúa en un entorno que requiere ser re-definido periódicamente.

En los embalses con muy baja fluctuación hidrométrica, como el de Yaciretá, hay poco cambio en el área mojada, es decir que el área litoral se mantiene en su posición y dimensiones. En la cuenca del Volga, estos embalses desarrollan una vegetación muy diversa y abundante, similar a la de los lagos no conectados al río dentro de la primera década posterior al cerramiento (Ekzertzev, 1979).

Para muchos embalses, se registran tres fases en la organización de la vegetación litoral: la primera etapa, de algo más de una década, tiene un bajo número de especies. La segunda etapa ocurre al promediar la tercera década posterior al llenado y está caracterizada por un aumento importante en la riqueza de especies. La tercera etapa comienza cuando los embalses cumplen medio siglo de vida y se caracteriza por una declinación en el número de especies vegetales que pueblan el área litoral (Nilsson *et al.*, 1997).

En Yaciretá (que tiene una década de funcionamiento, sin haber llegado aún a la cota máxima prevista), la vegetación pasará por una dinámica sucesional distinta a la mencionada anteriormente. El embalse tendrá un primer período en el que se colonizará la zona litoral con plantas acuáticas y palustres. Esta fase, que puede durar 2-4 décadas, será seguida por el desarrollo de islas flotantes, formadas a partir de vegetación flotante o arraigada.

La estructura y dinámica de estas islas flotantes (*embalsados*) ha sido descrita para las grandes islas del Paraná en la zona de estudio (Apipé Grande, Talavera, Yaciretá) y también para el macrosistema Iberá (Cuadrado y Neiff, 1993; Neiff, 1997; 2001 y 2004), que es parte del paleosistema fluvial que incluye hoy al embalse.

La formación de embalsados implica fenómenos de colmatación gradual del embalse, de largo término, con una masa turbosa que puede alcanzar tres o cuatro metros de espesor (Neiff, 2004). Con la aparición en superficie de islas de embalsados de 10 km de largo y 3-4 metros de espesor, que se produjo en la isla Yaciretá luego del llenado del embalse, queda demostrado que la generación de suelos orgánicos determina una reducción del

volumen útil del embalse que, habitualmente no es tenida en cuenta en los cálculos de *volumen muerto*.

La máxima profundidad de colonización observada para las plantas en el período previo al embalse, provee una razonable estimación de la extensión de la zona colonizable por plantas.

Los resultados presentados en esta tesis permiten concluir que el área ocupada por la zona litoral incrementaría un 21,5% al final del llenado del embalse (cota de 82 m.s.n.m.).

En esta fase, los geófitos tendrán una mayor oferta de hábitat y ocuparán un área proporcionalmente más extensa que otras bioformas de plantas, debido al incremento de áreas someras y poco fluctuantes.

La colonización por plantas sumergidas, se ajustará a la transparencia del agua. Con los valores de transparencia obtenidos en la fase de llenado del embalse, la colonización por estas plantas podría llegar a 2,5 metros según la ecuación propuesta en el modelo predictivo de Canfield *et al.* (1985). Si la transparencia permaneciera baja durante algunos años, el área colonizada por plantas sumergidas podría ser menor que la prevista para la máxima profundidad.

Si la transparencia incrementa, por ejemplo a 1,9 m de Secchi, la máxima profundidad de colonización estimada por la ecuación de Canfield podría llegar a 3,36 metros, valor muy cercano al estimado para la predicción de la PCAP en este estudio.

Ha de tenerse en cuenta, sin embargo, que este factor controlante –la transparencia– depende directa e indirectamente, del comportamiento hidrológico de la cuenca y de los procesos de alteración que se produzcan en la alta cuenca en el futuro.

Si el río permanece en aguas muy bajas por varios años, habrá un aporte mucho menor de sedimentos y también menor circulación del agua en el embalse. Esto configura un escenario favorable para la colonización de plantas sumergidas por el aumento de la transparencia.

Esta posibilidad no implica una relación causa-efecto de tipo biyectiva porque, por ejemplo, las algas cianofíceas se ven muy favorecidas por este nuevo escenario y podrían tener ventajas competitivas debido a su alta tasa de renovación poblacional. Los resultados presentados en esta tesis dan cuenta que las plantas flotantes pueden tener tasas de crecimiento negativas en aguas con abundante plancton de cianofíceas (Casco *et al.*, 2003). Entonces, se valida la hipótesis tres de esta tesis, al admitir una relación de causalidad no siempre direccional.

La deforestación y el avance de la agricultura de soja en la alta cuenca del Paraná podrían incrementar la erosión y, consecuentemente, la carga de sólidos suspendidos, determinando una caída de la transparencia en el embalse.

Reconocer la multiplicidad de estos escenarios no implica negar la lógica del sistema y prever sus tendencias (hipótesis 1, de esta tesis).

Aunque puede aparecer paradójico, como lo señala Maruyama (1963), dado el pequeño volumen de información contenido en los genes no se podría explicar detalladamente la estructura y funcionamiento de un organismo adulto.

El problema se resuelve si se considera que los genes no portan toda la información, sino que llevan consigo un conjunto de reglas para generar la información, como puntualiza también Buckley (1982). Estas *reglas* especifican la dirección general del

proceso en el ambiente inmediato y las interacciones consecuentes y organizan los “detalles” en un individuo adulto (Capítulo I de esta tesis).

Se deja sentada la necesidad de un replanteo de los métodos usados para reconocer y validar relaciones causa-efecto en sistemas fluviales.

Así, por ejemplo, la alta o baja frecuencia de determinada especie en un rango de pH (Tabla 7, en Anexo), es mencionada aquí como una reiteración de situaciones de ocurrencia (frecuencia) en que el objeto indicado (planta) coincide con el indicador (pH). La ocurrencia de esa especie fue habitualmente registrada o no en tal condición del ambiente durante tres décadas. Se informa la coincidencia entre un indicador (directo o indirecto) y un objeto indicado: la ocurrencia de una planta.

Pero, no es posible asumir que “el pH determina la presencia de la planta  $X$ ”, o que: “...el pH explica en 30% la ocurrencia de tal planta...” como lo haría la demostración mediante algunos de los test convencionales. La vegetación y el medio se encuentran en ajuste dinámico y el equilibrio se desplaza temporalmente en un entorno de fluctuación (o *tensión*). Esto ha sido documentado también para la fauna que vive asociada a las plantas (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Neiff, 1996).

Otra característica peculiar de los sistemas fluviales es que las poblaciones no se modifican en forma instantánea con el cambio de estado del sistema, hay un tiempo de retardo en el ajuste, que ha sido denominado *período crítico* y que, en plantas acuáticas y palustres, puede ser de una o dos semanas según las especies (Neiff, 1990a). Esto puede inducir a errores de interpretación en el análisis de causalidad, al igual que el desconocimiento del valor que debiera alcanzar el factor considerado para producir una respuesta en el ensamble estudiado (Capítulo I).

Esta tesis presenta las curvas poblacionales de las especies más conspicuas del paisaje fluvial, en distintos sitios y localidades. Cuando los valores de frecuencia poblacional fueron confrontados con un macrofactor, como es la posición del suelo respecto de la lámina de agua (muy inundable, hasta raramente inundable) se obtuvieron curvas platicúrticas de distribución, lo que significa una gran plasticidad ecológica (euritipia) de los elementos del sistema.

En este ejemplo, puede existir más de una cupla numérica entre el estado del sistema (espesor de la lámina de agua sobre el suelo) y el valor de frecuencia de las especies en el gradiente topográfico. La ecuación de ajuste entre ambas varía localmente en función de la mineralogía de los suelos, la disposición de los materiales en el perfil y otros factores en una misma latitud (Casco, 2003).

Es preciso entonces, conocer el funcionamiento del sistema (efectos de función escalonada, tiempo de retardo de respuesta y los procesos de amortiguación que suelen ligar a causas y efectos) a nivel de tendencias, antes de ensayar valoraciones numéricas, como se señaló en la introducción de esta tesis. Muchos trabajos ecológicos publicados en los últimos años han perdido la visión sistémica y han caído en el enfoque mecanicista de las relaciones causa-efecto, que impide el uso de las explicaciones precausales de causas y efectos, como fuera analizado en el Capítulo I.

El planteo de la hipótesis 3 conlleva el criterio de multicausalidad. Por ejemplo, la colonización de las plantas flotantes libres en lagos de represa tiene como constricción principal la acción del viento, sin embargo, el contenido de nutrientes, la morfometría, la

temperatura del aire y otros factores, pueden generar situaciones distintas para la permanencia exitosa de las plantas en un embalse.

En el caso Yaciretá, la luz y la temperatura son adecuadas para el desarrollo de plantas sumergidas y arraigadas de hojas flotantes, de acuerdo a la frecuencia que alcanzan estas plantas en el área de estudio y a la información disponible para los embalses africanos (Bond y Roberts, 1978; Allanson *et al.*, 1990).

La experiencia en algunos lagos tropicales (Thornton, 1987; Bond y Roberts, 1978) indica una pobre correlación entre el crecimiento de las plantas y el contenido de nutrientes en el agua.

No es posible descartar entonces, un crecimiento explosivo de las poblaciones de plantas flotantes, especialmente que *Eichhornia crassipes*, *Salvinia biloba* y *Pistia stratiotes* se encuentran en algunos sectores del embalse y en los tributarios, en la zona litoral, donde otros factores del medio (protección de los vientos, fondo con materiales finos) para la colonización y permanencia de las plantas.

Las experiencias con enriquecimiento de nutrientes en la planicie del Bajo Paraná, demostraron que *Eichhornia crassipes* se encuentra limitada por la disponibilidad de nitrógeno en el agua (Carignan y Neiff, 1992; Carignan *et al.*, 1994). Por consiguiente, un ingreso de nitrógeno (derivado de prácticas agrícolas en la alta cuenca, por ejemplo) podría favorecer el crecimiento de las plantas flotantes.

Se concluye que la hipótesis 3 es válida: no todo es aleatorio (lo que significa reafirmar la existencia de patrones de distribución y abundancia que caracterizan al paisaje fluvial) y no todo es determinístico, por cuanto las interacciones bióticas y procesos que ocurren en series largas de tiempo, como la evolución, determinan posibilidades limitadas de predecir "escenarios futuros" en la estructura y funcionamiento de sistemas de alta variabilidad como son los ecosistemas fluviales.

A partir del conocimiento de los patrones de distribución y abundancia de la vegetación fluvial, reconocidos por varios autores (Morello, 1949; Neiff, 1986; Franceschi y Prado, 1989; Malvárez, 1997; Casco, 2003) y ratificados en este trabajo, se presenta un nuevo criterio de estabilidad para el sistema fluvial.

Margalef (1973) comparó la estabilidad de ríos como el Paraná con los climax forestales. Sin embargo, los sistemas fluviales son sólo comparables a sí mismos, debido a que la estabilidad está sustentada en una gran elasticidad del sistema, cuyos elementos bióticos (especies, poblaciones) modifican poco su ocurrencia o estado. A pesar de inundaciones y de sequías extremas que producen cambios importantes en las variables del medio físico y químico, los árboles (y otros elementos del paisaje) permanecen en las islas, en los mismos sitios, merced a su capacidad para absorber la variabilidad del medio.

En términos generales, un río es un sistema muy estable, cuya resiliencia es la clave de la estabilidad. Un embalse tiene su estabilidad basada en la poca variabilidad de estado, lo cual sí lo coloca más cerca de los climax forestales.

Aun si fuera posible, no ha sido el objetivo de esta tesis la previsión de la estructura y dinámica de la vegetación en el largo término, aunque los resultados de este estudio demuestran que las modificaciones directa e indirectas del régimen hidrológico a lo largo del tiempo, constituyen el eje para el análisis del tema.



## REFERENCIAS

## BIBLIOGRAFÍA



- ALPI, A. y H. BEEVERS. 1983. Effects of oxygen concentration on rice seedlings. *Plant Physiol.*, 71: 30-34.
- ALLANSON, B. R.; R. C. HART; J. H. O'KEEFFE y R. D. ROBARTS. 1990. Primary producers and their production in lakes and reservoirs. *Inland waters of Southern Africa: an ecological perspective*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 221-284.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA). 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater. 19<sup>th</sup> ed. APHA. Washington, 1-1268.
- AMERICAN SOCIETY OF CIVIL ENGINEERING. 1948. Review of slope protection methods. Subcomitee on Slope Protection, Soil Mechanics and Foundations Division; Proceeding ASCE, Vol. 47.
- ARBER, A. 1972. Water plants. Strauss y Cramer GmbH. Germany. 1-435.
- ARBO, M. M. y S. G. TRESSENS (Eds.). 2002. Flora del Iberá. EUDENE, Corrientes, Argentina. 1-613.
- ASHTON, P. J. SCOTT, W. E. y D. J. STEYN. 1980. The chemical control of the water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) (Mart.) Solms. *Progress in Water Technology*. 12: 865-882.
- BALON, E. K. y A. G. COCHE. 1974. Lake Kariba: A man-made tropical ecosystem in Central Africa. *Monogr. Biol.* 24. W. Junk, The Hague, 1-476.
- BARROW, C. J. 1987. The environmental impacts of the Tucuruí reservoir on the Middle and Lower Tocantins River Basin Brazil, *Regulated River*, 1: 49-60.
- BASTERRA, I. 1999. Patronos naturales de variabilidad espacio-temporal del paisaje fluvial de una sección del Bajo Paraná, como base para la gestión de su manejo hídrico. Tesis de Maestría en Gestión Ambiental y Ecología. 1-94.
- BELTZER, A. 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.
- BENASSI, R. F. y A. F. M. CAMARGO. 2000. Avaliação do processo competitivo entre duas espécies de macrófitas aquáticas flutuantes, *Pistia stratiotes* L. e *Salvinia molesta* D. S. Mitchell. *Revista de Iniciação Científica*, 1: 59-66.
- BERTALANFY, L. 1991. Teoría general de sistemas. FCE. 1-211. Buenos Aires.
- BINI, L. M.; S. M. THOMAZ, K. J. MURPHY. y A. F. M. CAMARGO. 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipú
- BOND, W. J. y M. G. ROBERTS. 1978. The colonization of Cabora Bassa, Mozambique, a new man-made lake, by floating aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 60: 243-259.
- BONETTO, A. A. 1976. *Calidad de las aguas del Río Paraná. Introducción a su estudio ecológico*. Dir. Nac. Const. Por. y Vías Naveg. INCYTH-PNUD-ONU, Buenos Aires, 202 pp.
- BONETTO, A. A. 1986. The Paraná River System. Pp. 541-551. In: K.F. Walker and B.R. Davies (eds.): *The Ecology of River Systems*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 541-551.
- BONETTO, A. A., I. R. WAIS y G. S. ARQUEZ. 1988. Ecological considerations for river regulation of the Del Plata basin according to flatland characteristic. *Water Internat.* 13: 2-9.

- BRAUN-BLANQUET, J. 1950. Sociología Vegetal. *ACME*. Buenos Aires. 444 p.
- BRAVO, P. S., M. M. KOWALEWSKI y G. E. ZUNINO. 1995. Dispersión y germinación de semillas de *Ficus monckii* por el mono aullador negro (*Alouatta caraya*). *Bol. Primatol. Latinoamer.* 5: 25-27
- BUCKLEY, W. 1982. La sociología y la teoría moderna. 1-149. Amorrortu, Eds., Buenos Aires.
- BURKART, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del delta del río Paraná. *Darwiniana*, 11: 457-561
- CABRERA, A. L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 4.- 1-65.
- CABRERA, A. L. 1964. Las plantas acuáticas. Ed. EUDEBA, Buenos Aires, 1-67.
- CABRERA, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería II* .Fascículo 1. 85.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América Latina. (Colección de Monografías Científicas. Ser. Biología N°. 13). OEA Washington. 1-120.
- CAMPIRANON, S. y W. L. KOUKKARI. 1977. Germination of Wild-rice *Zizania acuatica* seeds and the activity of alcohol dehydrogenase in young seedlings. *Phyalol. Plant.*, 41: 293-297.
- CANFIELD, D. E.; K. A. LANGELAND; S. B. LINDA y W. T. HALLER. 1985. Relations between water transparence and maximum depth of macrophytes colonization in lakes, *Jour. Aquat. Plant. Management*, 23: 25-28.
- CARIGNAN, R. y J. J. NEIFF. 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná river (Argentina) dominated by the water hyacinth *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry*, 17: 85-121.
- CARIGNAN, R.; J. J. NEIFF y D. PLANAS. 1994. Limitation of water hyacinth by nitrogen in subtropical lakes of the Paraná floodplain (Argentina). *Limnol. Oceanogr.*, 39 (2): 443-448.
- CARNEVALI, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gob. de la Prov. de Corrientes-INTA. 1-324.
- CARTER, G. S y L. C. BEADLE. 1930. The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. 1. Physico-chemical nature of the environment. *J Linn. Soc. Lond. Zoil.*, 37. 205-258.
- CASCO, S. L. 2003. Poblaciones vegetales centrales y su variabilidad espacio-temporal en una sección del Bajo Paraná, influenciada por el régimen de pulsos. Tesis doctoral, Univ. Nac. del Nordeste, Argentina. 1-127.
- CASCO, S.; A. POI DE NEIFF, R. FREDERIGI BENASSI y J. J. NEIFF. 2003. Crescimento de plantas flutuantes livres em condicoes limitantes de nitrogenio. *Revista Iheringia* (Botánica, Nuseu de Ciencias Naturais, Fundacao Zoobotánica de Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil).ISSN 0073-4705. 58 (2) :181-193.
- CAUFIELD, C. 1982. Brazil, energy and the Amazon. *New Sciennst.*, 96(1329): 240-243.
- COLE, G. A., 1988. Manual de Limnología. Ed. Hemisferio Sur, Montevideo, Uruguay. 1-405.

- CORDINI, R. 1947. Los ríos Pilcomayo en la región del Patiño. *An. Dir. Minas Geol.*, 1: 1-83.
- COTTMAN, G. y J. T. CURTIS. 1956. The uses of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37: 451-460.
- CRAWFORD, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecol. Res.*, 23: 93-185.
- CUADRADO, G. y J. J. NEIFF. 1993. Palynology of embalsados in dystrophic lakes in Northeastern Argentina, *Rev. Brasil. Biol.*, 53 (3): 443-451.
- DEN HARTOG, C. y S. SEGAL. 1964. A new classification of water-plant communities. *Ann. Bot. Neri.*, 13: 367-393.
- DIAS, G. R. W. 1967. Eradication of a water weed in Ceylon. *World Crops*, 19: 64-68.
- 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. 1-22.
- DUARTE, C. M. y J. KALF. 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol.Oceanogr.* 31 (5): 1072-1080.
- EKZERTZEV, V. A. 1979. The higher aquatic vegetation of the Volga, 271-294 en: M Voltovskoi (Ed), *The River Volga and its Life*. Dr. Junk Publishers, 1-473.
- ELLMORE, G. S. 1981. Root dimorfism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): structure and gas content of mature roots. *Amer. Jour. Bot.*, 68(4): 557-568.
- ESTEVEZ, F. A. 1988. *Fundamentos de Limnología*. Ed. Interciencia, RJ. Brasil. 1-602.
- ESTEVEZ, F. A. y R. BARBIERI. 1983. Dry weight and chemical changes during decomposition of tropical macrophytes in Lobo Reservoir-Sao Paulo, Brasil. *Aquatic Botany*, 16: 285-295.
- FEARO (FEDERAL ENVIRONMENTAL ASSESSMENT REVIEW OFFICE). 1978. Ecological land survey guidelines for environmental impact analysis. Ecological Land Classification Series. Federal Environmental Assessment and Review Process. 13: 42 p. Lands Directorate Environment Canadá.
- FERREIRA, J. C. 1974. Autoecological studies of *Polygonum senegalense* Meisn. M. Sc. thesis University of Rhodesia.
- 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.
- GARCÍA, N.O. y W. M VARGAS. 1998. The Temporal Climatic Variability in the "Río De La Plata" Basin Displayed by the River Discharges. *Climatic Change* 38 (3): 359-379, March 1998. Kluwer Academic Publishers
- GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club.* 53 : 7-26.
- GONZALEZ, J. E. 1992. La vegetación acuática en Lago Bayano, una experiencia en el trópico. *I.R.H.E.* 1-30.
- GONZÁLEZ-BERNÁLDEZ, F. 1981. *Ecología y paisaje*. Blume. Madrid. 1-250.

- GOPAL, B. 1973. A survey of the indian studies on ecology and production of wetland and shallow water communities. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20 (1): 21-29.
- GOPAL, B. 1990. Ecology and management of aquatic vegetation in The Indian subcontinent. Kluwer, The Netherlands, 1-257.
- GOPAL, B.; R. K. TRIVEDI y P. K. GOEL. 1984. Influence of water hyacinth cover on the physico-chemical characteristics of water and phytoplankton composition in a reservoir Near Jaipur (India). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 69 (6): 859.
- HAKASON, L. 1993. A manual of lake Morphometry. Springer-Verlag, Berlin, 1-78.
- HEEG, J. y C. M. BREEN. 1982. Mand and the Pangolo floodplain. *South African Nat. Sci. Prog. Report* 56 – 1-123.
- HARDING, D. 1966. Lake kariba: the hydrology and development of fisheries. 7-20. In: R.H. Lowe-McConnell: *Man-made lakes*. Academic, New York.
- HENRY-SILVA, G. G. 2001. Utilização de macrófitas acuáticas flutuantes (*Eichhornia crassipes*; *Pistia stratiotes* e *Salvinia molesta*) no tratamento de efluentes de piscicultura e possibilidades de utilização da biomassa vegetal. 77f. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista. 31.
- HOENE, F.C. 1948. Plantas acuáticas. *Publ. Inst. Bot. Sao Paulo (Brasil)*. 1-168.
- HOWARD-WILLIAMS, C. y G. M. LENTON. 1975. The role of the litoral zone in the functioning of a shallow tropical lake ecosystem. *Freshwater Biol.* 5: 445-459.
- HUTCHINSON, E. 1975. A treatise on limnology. Vol. III. John Wiley, New York. 1-654.
- IDSO, S. 1979. Discussion about evapotranspiration. *Water Resource Bulletin*, 15 (5): 1466-1467.
- IRGANG, B. 1999. Comunidades de macrófitas aquáticas da planície costeira do Rio Grande do Sul – Brasil: um sistema de classificação. Tese de doutorado. UFRGS (Brasil), 1-149.
- IVERSEN, J. 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetations-forschung. Tesis, University of Copenhagen. Citado en: Sculthorpe, 1971.
- JACKSON, M. B. 1990. Hormones and developmental change in plants subjected to submergence on soil waterlogging. *Aquatic Botany*, 38: 49-72.
- JOLY, C. A. y 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. 1973. Investigations on the ecology and production biology of the “floating meadow” (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. II. Aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana*, 4: 9-102.
- JUNK, W. J. 1982. Zur Entwicklung aquatischer Makrophyten in Caruá-Una, dem ersten Stausee in Zentralamazonien. *Arch. Hydrobiol.*, 95 (1/4): 169-180.
- JUNK, W. J. y C. HOWARD-WILLIAMS. 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. 269-293. In: H. Sciolli (ed.): *The Amazon, limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. Junk Publ., Dordrecht. 1-612
- JUNK, W. J. y J. A. S. MELLO. 1987. Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na Bacia Amazônica Brasileira. *Tübinger Geographische Studien*. Nº 95: 367-385.

- JUNK, W. J. y PIEDADE, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: Junk, W.J (ed.) The Central Amazon Floodplain. Ecological Studies 126. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 1-525.
- JUNK, W. J.; B. A. ROBERTSON; A. S. DARWICH e I. VIEIRA. 1981. Investigações limnológicas e ictiológicas em Curuá-Una, a primeira represa hidreletrica na Amazonia Central. Acta Amazonica, 11 (4): 689-716.
- LADRIERE, J. 1978. El reto de la Racionalidad. Ed. Sígueme - UNESCO, Salamanca.
- LALLANA, V. H. 1980. Productividad de *Eichhornia crassipes* (Mart.)Solms en una laguna isleña de la cuenca del río Paraná Medio. II: Biomasa y dinámica de población. Ecología 5: 1-16
- LEENTVAAR, P. 1967. The artificial Brokopondo lake of the Suriname river. Its Biological implications. Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica 3: 127-140.
- LEENTVAAR, P. 1973. Lake Brokopondo. 132-42. En: Ackermann et al. (eds.): Man-made lakes their problems and environmental effects. American Geophysical Union, Washington.
- LINSLEY, R. K. y J. B. FRANZINI. 1984. Ingeniería de los recursos hidráulicos. Compañía Editorial Continental S.A. 1-788 .
- LITTLE, E. C. S. 1965. Occurrence of *Salvinia auriculata* Aublet on the Congo River. Nature London, 208 (5015): 1111-1112.
- LITTLE, E. C. S. 1975. Man-made lakes and human health. Stanley, N.F. y Alpers, M. P. (eds.) Academic Press, London. 293-300.
- LITTLE, E. C. S. 1979. Handbook of utilization of aquatic plants. FAO Fisheries Technical Paper N° 187. 1-176 .
- LÓPEZ, H. 2001. Estudio y uso sustentable de la biota austral: Ictiofauna continental argentina. Rev. Cubana Invest. Pesq. Supl. especial versión electrónica: Resúmenes del II Taller Internacional Contaminación y protección del Medio Ambiente, La Habana, Cuba. 1-39.
- MALVÁREZ, A. I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones de paisaje. Tesis doctoral. Univ. de B. Aires, Argentina, 1-167.
- MARGALEF, R. 1973. Ecología. Ed. Omega, Barcelona. 1-957.
- MARGALEF, R. 1983. Limnología. Ediciones Omega S.A. Barcelona, España. 1009 p.
- MARSHALL, B. E. y A. C. FALCONER. 1973. Eutrophication of a tropical African impoundment (Lake McIlwaine, Rhodesia). Hydrobiología, 43: 109-123.
- MARSHALL, B. E. y F. J. R. JÚNIOR. 1981. The decline of *Salvinia molesta* on Lake Kariba. Hydrobiologia, 83:477-484.
- MARUYAMA, M. 1963. The Second Cybernetics: Deviation Amplifying Mutual Causal Processes. Amer. Scientists. 51: 164-179.
- MATTEUCCI, S. D. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación, OEA Monog. N°22, Washington D.C. 1-168.
- MITCHELL, D. S. 1968. Ecological studies of *Salvinia auriculata* with particular reference to lake Kariba (Rhodesia and Zambia) and the Chobe river (Botswana). Paper presented at

Meeting of Experts on ecology and control of aquatic vegetation, U.N. Educ., Sci. and Cult. Organ., Paris, Dec. 16-18.

-MITCHELL, D. S. 1970. Autoecological studies of *Salvinia auriculata* Aubl., Ph.D. thesis, Univ. of London. 1-278.

-MITCHELL, D. S. 1973. Aquatic weeds in man-made lakes, 132-142. En: Ackermann et al. (eds.): Man-made lakes their problems and environmental effects. American Geophysical Union, Washington. 1-306.

-MITCHELL, D. S. 1974. Aquatic vegetation and its use and control. UNESCO, Paris. 1-135.

-MITCHELL, D. S. y B. E. MARSHALL. 1974. Hydrobiological observations on three Rhodesian reservoirs. *Freshwat. Biol.*, 4: 61-72.

-MITCHELL, D. S. y P. A. THOMAS. 1972. Ecology of water weeds in the neotropics. UNESCO Tech. Paper in Hydrol. N° 12, United Nations, New York.

-MITCHELL, D. S. y N. M. TUR. 1975. The rate of growth of *Salvinia molesta* (*S. auriculata* Auct.) in laboratory and natural conditions. *J. Appl. Ecol.*, 12: 213-225.

-MORELLO, J. H. 1949. Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario. Tesis doctoral, Univ. Nac. La Plata. 140 p.

-MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Primera Parte: objetivos y metodología. Serie Fitogeográfica, N° 10. 1-125.

-MORELLO, J. H. y J. ADÁMOLI. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. 11 parte: vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. INTA, *Serie Fitogeográfica*, 13. 1-130 .

-MUENSCHER, W. C. 1944. Aquatic plants of the United States. Comstock Publ. Co., New York.

-NEIFF, J. J., 1979. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis (B)*, 38: 41-53.

-NEIFF, J. J. 1982. Esquema sucesional de la vegetación en islas flotantes del Chaco. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 21: 325-341.

-NEIFF, J.J. 1986a. Aquatic plants of the Paraná system, 557-571. En: K. F. Walker and B. Davis (eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk. Publ. 791 p.

-NEIFF, J. J. 1986b. Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular del río Paraná en el tramo Candelaria-Itá Ibaté. *Rev. Cienc. Nat. Litoral*, 17 (1): 7-30.

-NEIFF, J. J. 1990a. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnol. Brasil.*, 3: 77-113.

-NEIFF, J. J. 1990b. Ideas, para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15 (6): 424-441.

-NEIFF, J. J. 1996. Large rivers of South America. Toward the new approach, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 167-180.

-NEIFF, J. J. 1997a. Ecología Evolutiva del macrosistema Iberá. Tesis Universidad Nacional del Litoral. 1-137.

- NEIFF, J. J. 1997b. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica, 1-49. En: Malvárez, A.I. y P. Kandus (eds.): Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos. ORCYT-MAB (UNESCO) 106 p.
- NEIFF, J. J. 2001. Humedales de la Argentina: sinopsis, problemas y perspectivas futuras. En: Cirelli, A. F. (Ed.): El Agua en Iberoamérica. Funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura., 83-112. Publ. CYTED-ISBN 987-43-3591-2. 1-212..
- NEIFF, J. J. 2004a. El Iberá... en peligro ?. Ed. Fundación Vida Silvestre Argentina (en prensa).
- NEIFF, J. J. 2004b. Bosques fluviales de la cuenca del Paraná. 1-27 En: Arturi, M. F.; J. L. Frangi y J. F. Goya (Eds.): Ecología y Manejo de los Bosques de la Argentina (en prensa)
- NEIFF, J. J. y M. NEIFF. 2003. PULSO, software para análisis de fenómenos recurrentes. Dir. Nac. de Derecho de Autor N°. 236164 (Argentina). Buenos Aires, 17 de febrero. <http://www.neiff.com.ar>
- NEIFF, M. 2003. CONVERT. Software para el tratamiento y filtrado de series hidrológicas temporales. Dir. Nac. Derecho de Autor (en tramite). <http://www.neiff.com.ar>
- NEIFF, J. J.; E. M. MENDIONDO y C. A. DEPETTRIS. 2000. ENSO floods on river ecosystems: catastrophes or myths? En: *River Flood Defence. Kassel Reports of Hydraulic Engineering 9/2000. 1. Section F: Flood risk, floodplain and floodplain management.* Toensmann, F. y M. Koch (Eds.). Verlag, Kassel. F141-F152 p.
- NEIFF, J. J. y A. S. G. POI DE NEIFF. 1978. Estudios sucesionales en los camalotales chaqueños y su fauna asociada. I. Etapa seral Pistia stratiotes-Eichhornia crassipes, Physis, B-37 (95): 29-39.
- NEIFF, J. J.; A. POI DE NEIFF; C. A. PATIÑO e I. BASTERRA DE CHIOZZI. 2000. Prediction of colonization by macrophytes in the Yaciretá reservoir. Revista Brasileira de Biología (En prensa).
- NEIFF, J. J. y A. POI DE NEIFF. 1984. Cambios estacionales en la biomasa de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms y su fauna en una laguna de la provincia del Chaco, (Argentina). Ecosur, 11 (21-22): 51-60.
- NEIFF, J. J.; A. POI DE NEIFF y S. L. CASCO. 2001. The effect of prolonged floods on *Eichhornia crassipes* growth in Paraná River floodplain lakes. Acta Limnol. Bras. 13 (1): 51-60.
- NEIFF, J. J. y A. POI DE NEIFF. 2003. Connectivity processes as a basis for management of aquatic plants. Cap. II, 39-59 En: Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas. Bini y Thomaz (Eds.), Editora Universidad Estadual de Maringá. 1-341.
- NILSSON, C. y K. BERGGREN. 2000. Alterations of riparian ecosystems caused by river regulation. Bioscience, 50 (9) 783- 798.
- NILSSON, C. y P. A. KEDDY. 1988. Predictability of change in shoreline vegetation in a hydroelectric reservoir, Northern Sweden. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1896-1904.
- NILSSON C, R JANSSON y U. ZINKO. 1997. Long-term responses of river-margin vegetation to water-level regulation. Science 276: 798-800.
- ODUM, E. 1972. Ecología. *Interamericana*. 1-639. México.
- OOSTING, H. 1948. The study of plant communities. *Freeman*. California. 1-389

- ORFEO, O., 1995. Sedimentología del río Paraná en el área de confluencia con el río Paraguay. Ph. D. Thesis, Universidad Nacional de La Plata (Argentina), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 1-290.
- PAGGI, A. C.; I. I. CESAR y A. RODRIGUES CAPITULO. 1998. Benthic studies in the zone of islands of Yacyretá prior to impoundment of the Upper Parana River (Argentina), Verh. Internat. Verein. Limnol., 26: 1089-1094. Stuttgart.
- PEARSALL, W.H. 1959. Production Ecology. Sci. Program Twent. Cen. 47: 106-111.
- PENFOUND, W y T. T. EARLE. 1948. The biology of waterhyacinth. *Ecol. Monogr.*, 18: 447-472.
- PETR, T. 1968. Population changes in aquatic invertebrates living on two water plants in a tropical Man Made Lake. *Hydrobiología*, 32: 449-485.
- PETR, T. 1978. Tropical man-made lakes - their ecological impact. *Arch. Hydrobiol.*, 81 (3): 368-385.
- PETTS, G. E. 1984. Impounded rivers. Wiley (Edit). Chichester. 1-302.
- PIAGET, J. 1990. Biología y conocimiento. Ensayo sobre las relaciones entre las regulaciones orgánicas y los procesos cognoscitivos. Ed. Siglo XXI, México, 1-213.
- PLOSKEY, G. R. 1985. Impacts of terrestrial vegetation and preimpoundment clearing on reservoir ecology and fisheries in the Usa and Canadá. *FAO Fish. Tech. Pap.*, (258): 1-35.
- POI DE NEIFF, A. 1991. Descomposición y colonización del detrito de distintas especies de plantas en ambientes inundables del río Paraná. *Biología Acuática*, 15 (2): 158-159.
- POI DE NEIFF, A. y R. CARIGNAN. 1997. *Hydrobiologia*, 345: 185-196. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain.
- POI DE NEIFF, A. 2003. Macroinvertebrates living on *Eichhornia azurea* Kunth in the Paraguay River. *Acta Limnologica Brasiliensia* (Universidad de San Pablo, Brasil), 15 (1) :55-63.
- POI DE NEIFF, A. e I. Y. BRUQUETAS DE ZOZAYA. 1989. Effects of floods on the populations of invertebrates inhabiting emergent macrophytes in Parana river islands. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 22 (1): 13-20.
- POI DE NEIFF, A. y S. L. CASCO. 2001. Caída de hojas, descomposición y colonización por invertebrados en palmares de la planicie de inundación del río Paraná (Chaco, Argentina). *Interciencia* (Venezuela) 26 (11): 567-571.
- POI DE NEIFF, A. y J. J. NEIFF. 1988. Decomposition of *Eichhornia crassipes* solms in a pond of Paraná river valley and colonization by invertebrates. *Trop.Ecol.*, 29 (2): 79-85.
- POI DE NEIFF, A. y J. J. NEIFF. 1989. Dry weight loss and colonization by invertebrates of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic conditions. *Trop. Ecol.*, 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.
- POI DE NEIFF, A. y D. SOLÍS DE CHIOZZA. 1994. Aporte de las plantas de *Eichhornia crassipes* a la acumulación de materiales orgánicos e inorgánicos. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 27(4): 329-336.



- POI DE NEIFF, A.; J. J. NEIFF; C. A. PATIÑO; A. O. RAMOS; J. R. CÁCERES; S. M. FRUTOS y M. CANÓN VERÓN. 1999. Estado trófico de dos lagunas en planicies anegables con áreas urbanas. *Revista Facena* 15 :93-110.
- POPLAWSKAJA, G. I. 1948. *Plant Ecology*. Sov. Nauka, 1948, 1-295.
- RAUNKIAER, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford
- RINGUELET, R. A. 1962. *Ecología acuática continental*. Eudeba. Buenos Aires. 1-207.
- RINGUELET, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2 (3): 1-122.
- RIIS, T. e I. HAWES. 2002. Relationships between water level fluctuations and vegetation diversity in shallow water of New Zealand lakes. *Aquatic Botany* 74: 133-148.
- RUBIM, M. A. L. y A. F. M. CAMARGO. 2001. Taxa de crescimento específico da macrófita aquática *Salvinia molesta* Mitchell em um braço do Rio Preto, Itanhaém, São Paulo. *Acta Limnol. Bras.*, 13 (1): 75-83.
- RUIZ, R. y F. J. AYALA. 1998. *El método en las ciencias. Epistemología y Darwinismo*. Ed. Fondo de Cultura Económica. México. 1-189
- SABBATINI, M. R. y K. J. MURPHY. 1996. Submerged plant survival strategies in relation to disturbance in relation to management and environmental pressures in drainage channel habitats. *Hydrobiologia*, 340: 191-195.
- SATO, H. 1988. The growth analysis of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* Solms, in different water temperature conditions. *Ecol. Res.* 3: 131-144.
- SAVILLE, T.; E. W. MC CLENDON y A.L. COCHRAN. 1962. Freeboard allowances for waves in inland reservoirs. *Journal Waterways and Harbors Division, ASCE*: 93-124.
- SCHLUTER, U.; B. FURCH y C. JOLY. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart, (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica*, 25 (4): 384-396.
- SCOTT, W. E.; M. T. SEAMAN; A. D. CONNELL; S. I. KHOLMEYER y D. F. TOERIEN. 1977. The limnology of some South African impoundments. I. The physicochemical limnology of Hartbeespoort Dam. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 3: 43-58.
- SCOTT, W.E.; P. J. ASHTON; R. D. WALMSLEY y M. T. SEAMAN, 1980. Hartbeespoort Dam - a case study of a hypertrophic warm monomictic impoundment. 317-322. En: J. Barica y L.R. Mur: *Hypertrophic ecosystems*. Dev. Hydrobiol. 2: 317-322. Dr. Junk Publ., The Hague.
- SCULTHORPE, C. D. 1971. *The biology of aquatic vascular plants*, Arnold Publ. London. 1-610 .
- SEAGRAVE, C. 1988. *Aquatic weed control*. Fishing News Books Ltd. Inglaterra. 1-154.
- SERRUYA, C. y U. POLLINGHER. 1983. *Lakes of the warm belt*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1-354.
- SHARMA, B. M. y M. K. SRIDHAR. 1981. The productivity of *Pistia stratiotes* L. in a eutrophic lake. *Environ. Pollut. Ser. A*, 24 (4): 277-289.

- SHILLINGLAW, S. N. 1981. Dissolved oxygen depletion and nutrient uptake in an impoundment infested with *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.* 7 (2): 63-66.
- SIDORKEWICJ, N. S., A. C LOPEZ CAZORLA. y O. A. FERNANDEZ. 1996. The interaction between *Cyprinus carpio* L. and *Potamogeton pectinatus* L. under aquarium conditions. *Hydrobiologia* 340: 271-275.
- SIMON, I. 1979 . La ciencia de lo artificial. Ed. ATTE, Barcelona. 1-243
- SIOLI, H. 1975. Tropical rivers as expressions for their terrestrial environments. 275-288. En: Golley, F.B. y Medina, E. (Eds.) *Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research.* Springer-Verlag, New York.
- SOLDANO, F. A. 1947. Régimen y aprovechamiento de la red fluvial argentina. Parte El río Paraná y sus tributarios. *Címera.* Buenos Aires. 265 p.
- SPRINGUEL, I. y K. J. MURPHY. 1990. Euhydrophytes of Egyptian Nubia. *Aquatic Botany*; ISSN 0304-3770; 37 (1): 17-25.
- STRASKRABA, M. 1999. Retention time as a key variable of reservoir limnology, 385- 410. En: *Theoretical reservoir ecology and its applications Tundisi y Straskraba* (Eds.) Backhuys Publ. Holanda, 1-585.
- STRASKRABA, M. y P. MAUERSBERGER, 1988. Some simulation models for water quality management of shallow lakes and reservoirs and a contribution to ecosystem theory 153-176.. *Wetland Modelling, Developments in Environmental Modelling*, 12, W.J. Mitsch, M. Straskraba, S.E. Jorgensen (Eds.), Elsevier Science Publishers B.V., New York, 1-227.
- TNC (THE NATURE CONSERVANCY). 2000. *Diseño de una Geografía de la Esperanza.* Vol. 1 y 2. 10 capítulos y 28 apéndices.
- THOMAZ, S. M. y L.M. BINI. 1998. Ecología e manejo de macrófitas acuáticas em reservatorios. *Acta Limnol. Brasiliensia* 10 (1): 103-116.
- THOMAZ, S. M. y L. M. BINI. 1999. A expansao das macrófitas acuáticas e implicações para o manejo de reservatorios: um estudo na Represa de Itaipú. 599-625, en: Henry, R. (Ed): *Ecología de reservatorios: estrutura, função e aspectos sociais.* FAPESP/Fundibio, Botucatu (SP), Brasil.
- THOMPSON, K. 1976. The primary productivity of African Wetland with particular reference to Okavango Delta, 67-79. En: *Proceeding Symp. of Okavango.* Boswana Soc. 1-342
- THORNTON, J. A. 1987. Aspects of eutrophication management in tropical / subtropical regions. *J.Limnol. Soc. Sth.Afr.* 13 (1): 25-43.
- TORRES RUIZ, E., 1983. *Agrometeorología.* Ed. Diana S.A., 1-150.
- TUNDISI, J. G. 1993. Man made lakes. Theoretical basis for reservoir management. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 1153-1156.
- TUNDISI, J. G.; T. MATSUMURA-TUNDISI y M. C. CALIJURI. 1993. Limnology and Management of Reservoirs in Brazil. 25-55. In: Straskraba, M. J.; J. G. Tundisi y A. Duncan (Eds.): *Comparative Reservoir Limnology and Water Quality Management,* Kluwer Academic Publ. The Netherlands.

- TUNDISI, J. G. y M STRASKABA. 1999. Theoretical reservoir ecology and its applications. Iie- Buckhuys Publishers. 1-585.
- USHA RANI, V. U. y S. BHAMBIE 1983. A study on the growth of *Salvinia molesta* Mitchell in relation to light and temperature. *Aquatic Botany*, 17: 119-124.
- VAN DER HEIDE, J. 1982. Lake Brokopondo: Filling phase limnology of a man-made lake in the humid tropics. Ph.D. Diss., U. Amsterdam, 1-267.
- VAN DER LINGEN, M. I. 1973. Lake Kariba: Early history and South shltre. 132-142. En: Ackermann et al. (eds.): *Man-made lakes their problems and environmental effects*. American Geophysical Union, Washington, 1-386.
- VARELA, M. E.; J. A. BECHARA y N. L. ANDREANI. 1983. Introducción al estudio del bentos del Alto Paraná, Ecosur, Argentina, 30 (19/20): 103-126.
- VELAZQUEZ, J. 1971. Contribución al conocimiento de las plantas acuáticas vasculares de los cuerpos de agua de los llanos de Venezuela. *Acta Cient. Venezolana*, Supl. 1: 21-59.
- VIETMEYER, N. D. 1975. The beautiful blue devil. *Natural History*, 84 (9): 65-73.
- WALKER, K. F. 1979. Regulated streams in Australia: the Murray-Darling river system. Pp. 143-163. In: *The ecology of regulated streams*. Ward J. y Stanford. Plenum Press, New York.
- WEAEVER, J. y F. CLEMENTS. 1950. *Ecología Vegetal*. Acme Agency, Buenos Aires. 1-667.
- WELCOMME R. L. 1979. *Fisheries Ecology of Floodplain Rivers*. London: Longman.
- WELSH, P. H. y P. DENNY. 1978. The vegetation of Nyumba ya Mungu reservoir, Tanzania. *Biological Jour. of the Linnean. Soc.*, 10: 67-92.
- WETZEL, R. G. 1981. *Limnología*, Ed. Omega S.A., Barcelona, España. 1-679.
- WHITE, E. 1973. Zambia's Kafue hydroelectric scheme and its biological problems. 620-628. En: Ackermann et al. (Eds.): *Man-made lakes: their problems and environmental effects*. William Byrd Press, 1-847.
- WILLIAMS, R. H. 1956. *Salvinia auriculata* Aublet: The chemical eradication of a serious aquatic weed in Ceylon. *Trop. Agr. Trinidad*, 33 (2): 145-157.
- WILLIAMS, W. T. y D. A. BARBER. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 15: 132-144.
- ZARKA, S. D. 1973. Kainji lake, Nigeria. 132-142. en: Ackermann et al. (Eds.): *Man-made lakes their problems and environmental effects*. American Geophysical Union, Washington. 1-612.



ANEXO

ANEXO

TABLAS

Tabla 1: Frecuencia de las especies en relación a las características del sustrato

Bioformas	Fondo-Suelo	Rocoso	Arena gruesa	Arena fina	Arena muy fina	Limos	Arcillas	Orgánico
<b>A- Plantas arraigadas</b>								
<b>A-1: Geófitos</b>								
<i>Typha latifolia</i> (*)		1	2	3	9	6	4	9
<i>Schoenoplectus californicus</i>		2	3	7	8	8	6	1
<i>Cyperus giganteus</i>		0	0	1	4	6	9	2
<i>Thalia geniculata</i>		0	1	4	7	9	6	1
<i>Thalia multiflora</i>		0	2	5	7	9	7	9
<i>Sagittaria montevidensis</i>		1	2	6	6	8	7	9
<i>Pontederia cordata</i>		0	2	4	6	9	7	4
<i>Bacopa dubia</i>		3	4	7	7	3	2	1
<i>Enhydra anagallis</i>		0	0	2	3	7	5	4
<i>Echinochloa chacoensis</i>		0	0	2	5	8	4	1
<i>Panicum grumosum</i>		1	1	4	8	4	2	9
<i>Paspalum repens</i> (*)		0	1	3	6	5	4	1
<i>Polygonum punctatum</i>		1	1	7	7	9	3	2
<i>Polygonum acuminatum</i>		0	2	7	8	3	1	0
<i>Althernanthera philoxeroides</i>		0	0	1	2	7	4	4
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>		0	0	1	3	8	4	1
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>								
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>		0	0	0	2	6	8	0
<i>Nymphoides indica</i>		0	1	2	4	8	3	0
<i>Hydrocleys nymphoides</i>		0	1	3	5	7	4	0
<i>Myriophyllum aquaticum</i>		0	0	1	4	7	3	0
<i>Eichhornia azurea</i>		0	1	2	5	8	3	0
<i>Ludwigia peploides</i>		1	1	4	7	8	4	1

Tabla 1 (continuación): Frecuencia de las especies en relación a las características del sustrato

Bioformas	Fondo-Suelo	Rocoso	Arena gruesa	Arena fina	Arena muy fina	Limos	Arcillas	Orgánico
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>								
<i>Potamogeton berthouanus</i>		0	1	5	7	2	0	0
<i>Potamogeton striatus</i>		1	2	7	8	2	1	0
<i>Cabomba caroliniana</i>		0	0	2	3	8	3	7
<i>Egeria najas</i>		1	2	6	3	0	0	0
<i>Nitella</i> sp.		0	0	4	7	1	0	0
<b>B- Plantas flotantes libres</b>								
<b>B-1: Plantas flotantes</b>								
<i>Spirodela intermedia</i>		0	0	0	1	4	5	6
<i>Lemna</i> spp.		0	0	0	1	3	5	3
<i>Ricciocarpus natans</i>		0	0	0	1	4	3	7
<i>Azolla caroliniana</i>		0	0	0	1	8	6	1
<i>Salvinia biloba</i>		0	0	1	1	5	6	3
<i>Pistia stratiotes</i>		0	0	1	2	8	5	1
<i>Limnobium spongia</i>		0	0	1	3	7	4	2
<i>Eichhornia crassipes</i>		0	0	1	3	7	5	2
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>								
<i>Utricularia foliosa</i>		0	0	0	1	4	5	9
<b>C- Epifitos (crecen sobre otras plantas )</b>								
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)								
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>		0	0	1	4	9	5	7
<i>Ludwigia peploides</i>		0	0	1	1	3	2	8
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>		0	0	1	3	7	3	10
<i>Bidens laevis</i>		0	0	0	1	2	3	10
<i>Senecio bonariensis</i>		0	0	0	1	3	2	10
<i>Imperata brasiliensis</i>		0	0	0	1	2	1	10

Referencias: 0= Ausente; 1-2= raro; 3-6= frecuente; 7-8 muy frecuente; 9-10 Hábitat preferencial

Tabla 2: Frecuencia de las especies en relación al flujo de la corriente

Bioformas	Flujo de la corriente	Fuerte: 0,5 - 0,8 m/s	Moderado: 0,2 - 0,4 m/s	Lento	Aguas quietas
<b>A- Plantas arraigadas</b>					
<b>A-1: Geófitos</b>					
<i>Typha latifolia</i> (*)		0	1	2	10
<i>Schoenoplectus californicus</i>		0	1	3	10
<i>Cyperus giganteus</i>		0	0	1	9
<i>Thalia geniculata</i>		0	0	1	9
<i>Thalia multiflora</i>		0	0	1	9
<i>Sagittaria montevidensis</i>		0	0	1	9
<i>Pontederia cordata</i>		0	0	1	9
<i>Bacopa dubia</i>		0	0	0	10
<i>Enhydra anagallis</i>		0	0	1	9
<i>Echinochloa chacoensis</i>		0	0	0	10
<i>Panicum grumosum</i>		1	3	9	4
<i>Paspalum repens</i> (*)		3	7	6	3
<i>Polygonum punctatum</i>		0	1	4	9
<i>Polygonum acuminatum</i>		1	3	9	3
<i>Althernanthera philoxeroides</i>		0	1	8	6
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>		0	0	2	9
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>					
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>		0	0	0	10
<i>Nymphoides indica</i>		0	0	1	9
<i>Hydrocleys nymphoides</i>		0	0	2	9
<i>Myriophyllum aquaticum</i>		0	1	4	10
<i>Eichhornia azurea</i>		0	3	9	5
<i>Ludwigia peploides</i>		0	1	4	9

Tabla 2 (continuación): Frecuencia de las especies en relación al flujo de la corriente

Bioformas	Flujo de la corriente			
	Fuerte: 0,5 - 0,8 m/s	Moderado: 0,2 - 0,4 m/s	Lento	Aguas quietas
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>				
<i>Potamogeton berteroanus</i>	3	8	4	0
<i>Potamogeton striatus</i>	2	9	1	0
<i>Cabomba caroliniana</i>	0	0	1	10
<i>Egeria najas</i>	0	0	1	9
<i>Nitella</i> sp.	0	0	0	10
<b>B- Plantas flotantes libres</b>				
<b>B-1: Plantas flotantes</b>				
<i>Spirodela intermedia</i>	0	0	1	10
<i>Lemna</i> spp.	0	0	0	10
<i>Ricciocarpus natans</i>	0	0	1	10
<i>Azolla caroliniana</i>	0	0	0	10
<i>Salvinia biloba</i>	0	0	1	9
<i>Pistia stratiotes</i>	0	0	2	10
<i>Limnobium spongia</i>	0	0	1	10
<i>Eichhornia crassipes</i>	0	3	10	6
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>				
<i>Utricularia foliosa</i>	0	0	0	10
<b>C- Epífitos (crecen sobre otras plantas )</b>				
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)				
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	0	1	9	5
<i>Ludwigia peploides</i>	0	0	1	10
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>	0	0	3	9
<i>Bidens laevis</i>	0	0	1	10
<i>Senecio bonariensis</i>	0	0	0	10
<i>Imperata brasiliensis</i>	0	0	0	10

Referencia: 0= Ausente; 1-2= raro; 3-6= frecuente; 7-8 muy frecuente; 9-10 Hábitat preferencial



**Tabla 3:** Frecuencia de las especies en relación a las fluctuaciones hidrométricas

Fluctuación del agua durante el año	Muy intensa= 0,3 a +1,2 m	Intensa= 0 a +1 m	Moderada=0,3 a 1 m	Leve (0,5 m)	Muy Leve
<b>Bioformas</b>					
<b>A- Plantas arraigadas</b>					
<b>A-1: Geófitos</b>					
<i>Typha latifolia</i> (*)	1	3	6	9	10
<i>Schoenoplectus californicus</i>	3	5	9	1	0
<i>Cyperus giganteus</i>	0	2	6	9	1
<i>Thalia geniculata</i>	0	2	7	5	1
<i>Thalia multiflora</i>	0	1	4	8	2
<i>Sagittaria montevidensis</i>	0	3	7	9	0
<i>Pontederia cordata</i>	0	3	7	9	0
<i>Bacopa dubia</i>	0	0	1	3	8
<i>Enhydra anagallis</i>	0	1	5	9	3
<i>Echinochloa chacoënsis</i>	0	1	8	9	1
<i>Panicum grumosum</i>	1	8	10	3	2
<i>Paspalum repens</i> (*)	6	10	4	1	0
<i>Polygonum punctatum</i>	7	10	8	4	1
<i>Polygonum acuminatum</i>	7	10	9	2	0
<i>Althernanthera philoxeroides</i>	0	1	2	9	5
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0	0	2	7	3
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>					
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>	0	1	7	8	9
<i>Nymphoides indica</i>	1	6	9	7	1
<i>Hydrocleys nymphoides</i>	0	1	2	9	4
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	1	3	9	5	2
<i>Eichhornia azurea</i>	1	8	10	3	1
<i>Ludwigia peploides</i>	5	7	9	10	1

Tabla 3 (continuación): Frecuencia de las especies en relación a las fluctuaciones hidrométricas

Fluctuación del agua durante el año	Muy intensa= 0,3 a +1,2 m	Intensa= 0 a +1 m	Moderada=0,3 a 1 m	Leve (0,5 m)	Muy Leve
<b>Bioformas</b>					
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>					
<i>Potamogeton berteroaanus</i>	0	1	3	9	1
<i>Potamogeton striatus</i>	0	1	2	9	2
<i>Cabomba caroliniana</i>	0	0	1	4	10
<i>Egeria najas</i>	0	0	0	8	10
<i>Nitella</i> sp.	0	0	0	9	10
<b>B- Plantas flotantes libres</b>					
<b>B-1: Plantas flotantes</b>					
<i>Spirodela intermedia</i>	0	0	0	8	10
<i>Lemna</i> spp.	0	0	0	9	10
<i>Ricciocarpus natans</i>	0	0	0	7	10
<i>Azolla caroliniana</i>	0	0	1	8	10
<i>Salvinia biloba</i>	0	1	3	10	6
<i>Pistia stratiotes</i>	0	1	2	9	8
<i>Limnobium spongia</i>	0	1	3	9	7
<i>Eichhornia crassipes</i>	0	7	9	1	0
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>					
<i>Utricularia foliosa</i>	0	0	0	2	10
<b>C- Epifitos (crecen sobre otras plantas)</b>					
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)					
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	1	3	8	10	7
<i>Ludwigia peploides</i>	0	0	1	9	10
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>	0	1	8	10	10
<i>Bidens laevis</i>	0	0	0	9	10
<i>Senecio bonariensis</i>	0	0	0	9	10
<i>Imnerata brasiliensis</i>	0	0	2	9	10

**Tabla 4:** Frecuencia de las especies en relación a la transparencia del agua

<b>Transparencia del agua (medida de Secchi)</b>	<b>5-10 cm</b>	<b>menor que 30 cm</b>	<b>menor que 60 cm</b>	<b>menor que 1 m</b>	<b>más de 1 m</b>	<b>más de 2 m</b>
<b>Bioformas</b>						
<b>A- Plantas arraigadas</b>						
<b>A-1: Geófitos</b>						
<i>Typha latifolia</i> (*)	3	9	9	5	6	2
<i>Schoenoplectus californicus</i>	0	1	3	6	9	9
<i>Cyperus giganteus</i>	1	5	9	9	6	6
<i>Thalia geniculata</i>	0	5	7	9	7	4
<i>Thalia multiflora</i>	1	4	8	9	5	5
<i>Sagittaria montevidensis</i>	2	6	9	6	2	1
<i>Pontederia cordata</i>	1	4	8	9	4	1
<i>Bacopa dubia</i>	0	0	1	5	7	9
<i>Enhydra anagallis</i>	0	1	4	8	8	4
<i>Echinochloa chacoensis</i>	0	1	5	9	6	2
<i>Panicum grumosum</i>	0	1	5	10	5	1
<i>Paspalum repens</i> (*)	1	4	9	8	3	2
<i>Polygonum punctatum</i>	0	2	7	9	7	3
<i>Polygonum acuminatum</i>	0	2	10	8	3	0
<i>Althernanthera philoxeroides</i>	0	3	9	8	2	2
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0	2	6	10	4	1
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>						
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>	0	0	1	5	9	10
<i>Nymphoides indica</i>	0	2	9	10	7	3
<i>Hydrocleys nymphoides</i>	0	2	7	9	9	5
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0	3	6	10	8	1
<i>Eichhornia azurea</i>	0	1	5	9	10	3
<i>Ludwigia peploides</i>	0	1	4	8	10	5

Tabla 4 (continuación): Frecuencia de las especies en relación a la transparencia del agua

Transparencia del agua (medida de Secchi)	5-10 cm	menor que 30 cm	menor que 60 cm	menor que 1 m	más de 1 m	más de 2 m
<b>Bioformas</b>						
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>						
<i>Potamogeton berteroanus</i>	0	0	0	1	6	10
<i>Potamogeton striatus</i>	0	0	0	1	5	10
<i>Cabomba caroliniana</i>	0	0	2	5	9	10
<i>Egeria najas</i>	0	0	1	6	8	10
<i>Nitella</i> sp.	0	0	0	5	9	10
<b>B- Plantas flotantes libres</b>						
<b>B-1: Plantas flotantes</b>						
<i>Spirodela intermedia</i>	0	6	9	10	8	4
<i>Lemna</i> spp.	0	3	8	10	6	4
<i>Ricciocarpus natans</i>	0	1	5	9	9	3
<i>Azolla caroliniana</i>	0	1	6	9	9	1
<i>Salvinia biloba</i>	1	2	6	10	9	3
<i>Pistia stratiotes</i>	2	3	7	9	8	0
<i>Limnobium spongia</i>	0	1	6	9	6	2
<i>Eichhornia crassipes</i>	1	5	10	9	2	1
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>						
<i>Utricularia foliosa</i>	0	0	0	2	7	9
<b>C- Epífitos (crecen sobre otras plantas )</b>						
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)						
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	1	3	8	10	7	4
<i>Ludwigia peploides</i>	0	1	7	9	9	8
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>	0	3	6	8	9	10
<i>Bidens laevis</i>	0	2	5	9	9	6
<i>Senecio bonariensis</i>	0	2	5	8	10	3
<i>Imperata brasiliensis</i>	0	1	5	9	9	5

Referencia: 0= Ausente; 1-2= raro; 3-6= frecuente; 7-8 muy frecuente; 9-10 Hábitat preferencial

Tabla 5: Frecuencia de las especies en relación al color aparente del agua

Bioformas	Color aparente	Aguas blancas	Aguas claras	Aguas negras
<b>A- Plantas arraigadas</b>				
<b>A-1: Geófitos</b>				
<i>Typha latifolia</i> (*)		6	7	10
<i>Schoenoplectus californicus</i>		3	7	9
<i>Cyperus giganteus</i>		2	5	10
<i>Thalia geniculata</i>		2	7	8
<i>Thalia multiflora</i>		3	7	9
<i>Sagittaria montevidensis</i>		7	9	5
<i>Pontederia cordata</i>		3	9	4
<i>Bacopa dubia</i>		0	9	8
<i>Enhydra anagallis</i>		3	8	9
<i>Echinochloa chacoensis</i>		7	9	5
<i>Panicum grumosum</i>		5	8	9
<i>Paspalum repens</i> (*)		9	8	7
<i>Polygonum punctatum</i>		7	8	3
<i>Polygonum acuminatum</i>		8	9	3
<i>Althernanthera philoxeroides</i>		7	9	4
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>		7	9	5
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>				
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>		1	7	10
<i>Nymphoides indica</i>		9	8	8
<i>Hydrocleys nymphoides</i>		5	6	9
<i>Myriophyllum aquaticum</i>		8	8	9
<i>Eichhornia azurea</i>		6	9	9
<i>Ludwigia peploides</i>		8	9	7

**Tabla 5 (continuación):** Frecuencia de las especies en relación al color aparente del agua

<b>Color aparente</b>	<b>Aguas blancas</b>	<b>Aguas claras</b>	<b>Aguas negras</b>
<b>Bioformas</b>			
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>			
<i>Potamogeton berteroanus</i>	0	6	10
<i>Potamogeton striatus</i>	0	7	10
<i>Cabomba caroliniana</i>	0	8	10
<i>Egeria najas</i>	4	10	9
<i>Nitella</i> sp.	0	10	5
<b>B- Plantas flotantes libres</b>			
<b>B-1: Plantas flotantes</b>			
<i>Spirodela intermedia</i>	7	9	10
<i>Lemna</i> spp.	7	9	9
<i>Ricciocarpus natans</i>	5	9	10
<i>Azolla caroliniana</i>	9	9	6
<i>Salvinia biloba</i>	7	9	8
<i>Pistia stratiotes</i>	10	6	6
<i>Limnobium spongia</i>	7	9	8
<i>Eichhornia crassipes</i>	9	9	3
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>			
<i>Utricularia foliosa</i>	2	9	10
<b>C- Epifitos (crecen sobre otras plantas )</b>			
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)			
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	9	6	7
<i>Ludwigia peploides</i>	5	8	9
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>	8	9	10
<i>Bidens laevis</i>	6	8	10
<i>Senecio bonariensis</i>	9	9	5
<i>Imperata brasiliensis</i>	6	9	10

Referencia: 0= Ausente; 1-2= raro; 3-6= frecuente; 7-8 muy frecuente; 9-10 Hábitat preferencial

Tabla 6: Frecuencia de las especies en relación a la conductividad eléctrica del agua

Conductividad eléctrica (uS/cm)	10 a 20	hasta 50	hasta 100	hasta 300	hasta 600	hasta 1000	hasta 2000
<b>Bioformas</b>							
<b>A- Plantas arraigadas</b>							
<b>A-1: Geófitos</b>							
<i>Typha latifolia</i> (*)	0	7	9	10	10	10	9
<i>Schoenoplectus californicus</i>	0	6	9	10	8	3	0
<i>Cyperus giganteus</i>	0	6	9	10	7	4	0
<i>Thalia geniculata</i>	0	3	9	10	5	4	0
<i>Thalia multiflora</i>	0	4	9	8	5	1	0
<i>Sagittaria montevidensis</i>	0	1	5	9	7	3	0
<i>Pontederia cordata</i>	0	5	8	10	7	2	0
<i>Bacopa dubia</i>	1	7	9	8	2	0	0
<i>Enhydra anagallis</i>	0	3	8	10	7	2	0
<i>Echinochloa chacoënsis</i>	0	2	7	10	9	5	0
<i>Panicum grumosum</i>	0	5	8	10	5	1	0
<i>Paspalum repens</i> (*)	0	5	10	9	2	1	0
<i>Polygonum punctatum</i>	0	6	10	8	3	0	0
<i>Polygonum acuminatum</i>	0	5	9	8	1	0	0
<i>Althernanthera philoxeroides</i>	0	6	9	10	5	1	0
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0	5	9	10	6	0	0
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>							
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>	1	8	10	2	0	0	0
<i>Nymphoides indica</i>	0	7	10	8	1	0	0
<i>Hydrocleys nymphoides</i>	0	2	10	7	0	0	0
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0	2	10	8	0	0	0
<i>Eichhornia azurea</i>	3	7	10	10	1	0	0
<i>Ludwigia peploides</i>	0	6	10	9	5	2	0

Tabla 6 (continuación): Frecuencia de las especies en relación a la conductividad eléctrica del agua

Conductividad eléctrica (uS/cm)	10 a 20	hasta 50	hasta 100	hasta 300	hasta 600	hasta 1000	hasta 2000
<b>Bioformas</b>							
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>							
<i>Potamogeton berteroanus</i>	2	9	10	0	0	0	0
<i>Potamogeton striatus</i>	2	9	10	3	0	0	0
<i>Cabomba caroliniana</i>	0	8	10	8	1	0	0
<i>Egeria najas</i>	0	8	10	5	0	0	0
<i>Nitella</i> sp.	0	8	10	5	0	0	0
<b>B- Plantas flotantes libres</b>							
<b>B-1: Plantas flotantes</b>							
<i>Spirodela intermedia</i>	1	6	10	9	3	0	0
<i>Lemna</i> spp.	1	7	9	10	6	2	0
<i>Ricciocarpus natans</i>	0	6	10	9	3	0	0
<i>Azolla caroliniana</i>	0	1	8	10	10	2	0
<i>Salvinia biloba</i>	0	5	10	9	3	0	0
<i>Pistia stratiotes</i>	0	2	8	10	4	2	0
<i>Limnobium spongia</i>	0	2	9	5	1	0	0
<i>Eichhornia crassipes</i>	0	2	10	9	4	0	0
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>							
<i>Utricularia foliosa</i>	3	10	9	2	0	0	0
<b>C- Epífitos (crecen sobre otras plantas )</b>							
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)							
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	0	5	9	10	8	2	0
<i>Ludwigia peploides</i>	0	2	8	9	1	0	0
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>	0	7	10	10	3	1	0
<i>Bidens laevis</i>	0	4	10	8	3	1	0
<i>Senecio bonariensis</i>	0	2	9	9	2	1	0
<i>Imperata brasiliensis</i>	0	4	10	10	3	0	0
	<b>14</b>	<b>215</b>	<b>386</b>	<b>344</b>	<b>151</b>	<b>50</b>	<b>9</b>

Referencia: 0= Ausente; 1-2= raro; 3-6= frecuente; 7-8 muy frecuente; 9-10 Hábitat preferencial



Tabla 7: Frecuencia de las especies en relación al pH del agua

Bioformas	pH						
	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0
<b>A- Plantas arraigadas</b>							
<b>A-1: Geófitos</b>							
<i>Typha latifolia</i> (*)	4	6	10	9	9	9	6
<i>Schoenoplectus californicus</i>	3	6	7	9	10	7	1
<i>Cyperus giganteus</i>	4	6	10	10	8	3	1
<i>Thalia geniculata</i>	2	5	8	9	10	4	0
<i>Thalia multiflora</i>	3	5	9	10	10	7	4
<i>Sagittaria montevidensis</i>	1	3	8	9	7	7	1
<i>Pontederia cordata</i>	1	3	8	9	10	5	0
<i>Bacopa dubia</i>	2	5	8	9	9	4	0
<i>Enhydra anagallis</i>	0	4	9	10	10	8	0
<i>Echinochloa chacoensis</i>	0	3	8	10	10	5	0
<i>Panicum grumosum</i>	1	4	9	10	10	6	0
<i>Paspalum repens</i> (*)	0	1	5	8	10	10	0
<i>Polygonum punctatum</i>	0	2	5	8	10	7	0
<i>Polygonum acuminatum</i>	0	1	7	9	10	4	0
<i>Althernanthera philoxeroides</i>	0	1	6	10	9	9	0
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0	1	5	9	10	8	0
<b>A-2: Arraigadas de hojas flotantes</b>							
<i>Nymphaea amazonum</i> subsp. <i>pedersenii</i>	0	4	8	10	10	5	0
<i>Nymphoides indica</i>	0	3	9	10	10	4	0
<i>Hydrocleys nymphoides</i>	0	1	8	10	10	7	0
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0	1	3	9	10	4	0
<i>Eichhornia azurea</i>	0	2	7	10	10	7	0
<i>Ludwigia peploides</i>	0	4	9	10	10	4	0

Tabla 7 (continuación): Frecuencia de las especies en relación al pH del agua

Bioformas	pH						
	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0
<b>A-3: Plantas sumergidas</b>							
<i>Potamogeton berteroi</i>	0	0	0	10	9	0	0
<i>Potamogeton striatus</i>	0	0	3	9	8	2	0
<i>Cabomba caroliniana</i>	0	4	10	10	7	4	0
<i>Egeria najas</i>	0	1	9	10	8	3	0
<i>Nitella</i> sp.	0	1	9	10	8	3	0
<b>B- Plantas flotantes libres</b>							
<b>B-1: Plantas flotantes</b>							
<i>Spirodela intermedia</i>	2	7	10	9	3	2	0
<i>Lemna</i> spp.	2	7	9	10	4	2	0
<i>Ricciocarpus natans</i>	0	3	10	9	5	1	0
<i>Azolla caroliniana</i>	0	1	5	8	10	9	1
<i>Salvinia biloba</i>	0	1	7	10	10	7	0
<i>Pistia stratiotes</i>	0	0	7	9	10	6	0
<i>Limnobium spongia</i>	0	0	8	10	9	5	0
<i>Eichhornia crassipes</i>	0	0	4	10	10	9	0
<b>B-2: Plantas sumergidas</b>							
<i>Utricularia foliosa</i>	3	9	10	5	2	1	0
<b>C- Epifitos (crecen sobre otras plantas )</b>							
Spp. con (*) en A-1 (ver arriba)							
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	0	3	7	9	9	10	2
<i>Ludwigia peploides</i>	0	1	6	8	9	3	0
<i>Oxycaryum cubense</i> f. <i>paraguayense</i>	0	5	9	10	10	4	0
<i>Bidens laevis</i>	0	3	8	9	9	4	0
<i>Senecio bonariensis</i>	0	3	8	9	7	3	0
<i>Imperata brasiliensis</i>	0	5	9	10	6	4	0

Referencia: 0= Ausente; 1-2= raro; 3-6= frecuente; 7-8 muy frecuente; 9-10 Hábitat preferencial

**Tabla 8:** Lista de especies expectables en el área del embalse de Yaciretá

*Acrocomia totai* Mart.  
*Aeschynomene montevidensis* Vogel  
*Albizia inundata* (Mart.) Barneby & J.W. Grimes  
*Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart  
*Althernanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.  
*Amphibolis* sp.  
*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan  
*Andropogon lateralis* Nees  
*Aristida jubata* (Arechav.) Herter  
*Ascolepis brasiliensis* (Kunth.) Benth. Ex C.B. Clark  
*Axonopus jesuiticus* (Araújo) Valls.  
*Azolla caroliniana* Willd.  
*Bacopa dubia* Chodat & Hassl.  
*Bidens laevis* (L.) Britton, Sterns & Poggenb.  
*Blainvillea* sp.  
*Blechnum brasiliense* Desv.  
*Bromelia balansae* Mez  
*Butia yatay* (Mart.) Becc.  
*Cabomba caroliniana* A. Gray  
*Casearia sylvestris* Sw.  
*Cecropia pachystachya* Trécul  
*Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.  
*Cephalanthus glabratus* (Spreng.) K. Schum.  
*Ceratophyllum demersum* L.  
*Cissus palmata* Poir.  
*Commelina diffusa* Burm. F  
*Crotalaria micans* Link  
*Croton urucurana* Baill.  
*Cynodon dactylon* (L.) Pers.  
*Cyperus giganteus* Vahl.  
*Cyperus haspan* subsp. *juncooides* (Lam.) Kük.  
*Cyperus odoratus* L.  
*Cyperus prolixus* H.B.K.  
*Cyperus virens* Michx.  
*Dicliptera tweediana* Nees  
*Diodia kuntzei* K. Schum.  
*Echinochloa chacoënsis* Michael ex Renovoize  
*Echinochloa polystachya* (Kunth.) Hitch.  
*Echinodorus grandiflorus* (Cham. & Schldtl.)  
*Egeria najas* Planch  
*Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth.  
*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.

**Tabla 8 (continuación):** Lista de especies expectables en el área del embalse de Yaciretá

*Eleocharis bonariensis* Nees  
*Eleocharis elegans* (H.B.K.) Roem. & Schult.  
*Eleocharis montana* (H.B.K.) Roem. & Schultz.  
*Eleocharis sellowiana* Kunth.  
*Elodea callitrichoides* (Rich.) Casp.  
*Enhydra anagallis* Gardner  
*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.  
*Erigeron tweediei* Hook. & Arn.  
*Eriocaulon magnum* Abbiatti  
*Eriochloa punctata* (L.) Desv. Ex Ham  
*Eryngium eburneum* Decne.  
*Eryngium elegans* Cham. & Schldl.  
*Eryngium pandanifolium* Cham. & Schldl.  
*Erythrina crista-galli* L.  
*Eugenia uruguayensis* Cambess.  
*Eupatorium candolleanum* Hook. & Arn.  
*Eupatorium polystachyum* DC.  
*Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq.  
*Fuirena incompleta* Nees  
*Fuirena robusta* Kunth.  
*Glandularia peruviana* (L.) Small  
*Glandularia sessilis* (Cham.) Tronc.  
*Guadua chacoensis* (Rojas Acosta) Londoño & P. M. Peterson  
*Gymnocoronis spilanthoides* (Hook & Arn.)  
*Gynerium sagittatum* (Aublet.) P. Beauvois  
*Heimia salicifolia* (Kunth) Link  
*Hexachlamis edulis* (O. Berg.) Kausel & D. Legrand  
*Hibiscus sororius* L.  
*Hydrocleys nymphoides* (Willd.) Buchenau  
*Hydrocotyle ranunculoides* L. f.  
*Hydrolea spinosa* L. var. *paraguayensis* (Chodat) Davenp.  
*Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees  
*Hyptis lappacea* Benth.  
*Imperata brasiliensis* Trin.  
*Indigofera bongardiana* (Kuntze) Burkart  
*Inga verna* Willd.  
*Ipomoea cairica* (L.) Sweet  
*Ipomoea carnea* Jacq. subsp. *fistulosa* (Choisy) D.F. Austin  
*Juncus densiflorus* H.B.K.  
*Leandra* cf. *australis* (Cham.) Cogn.  
*Leersia hexandra* Sw.  
*Lemna* sp.

**Tabla 8 (continuación):** Lista de especies expectables en el área del embalse de Yaciretá

*Limnobiium spongia* (Bosc.) Steud.  
*Lipocarpa humboldtiana* Nees  
*Lippia alba* N E Brown  
*Ludwigia decurrens* Walter  
*Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet  
*Ludwigia peploides* (Kunth.) P.H. Raven  
*Ludwigia peruviana* (L.) Hara  
*Ludwigia sericea* (Cambess.) Hara  
*Luziola peruviana* Gmelin  
*Mayaca sellowiana* Kunth.  
*Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch) Copel.  
*Mikania periplocifolia* Hook. & Arn.  
*Mimosa pigra* L.  
*Muehlenbeckia sagittifolia* (Ortega) Meisn.  
*Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc.  
*Najas marina* L.  
*Nectandra angustifolia* (Schrad.) Nees & Mart. ex Nees  
*Nectandra lanceolata* Nees  
*Nitella* sp.  
*Nymphaea amazonum* subsp. *pedersenii* Wiersema  
*Nymphoides indica* (L.) Kuntze  
*Ocotea acutifolia* (Nees) Mez  
*Ocotea diospyrifolia* (Meisn.) Mez  
*Oplismenopsis najada* (Hack. & Arechav.) Parodi  
*Oplismenus hirtellus* (L.) Pal. De Beauvois  
*Oplismenus hirtellus* subsp. *Setarius* (Lam.) Mez ex Ekman  
*Osmunda regalis* L. var. *spectabilis* (Willd.) A. Gray  
*Oxycaryum cubense* (Poepp & Kunth) Lye f. *cubense*  
*Oxycaryum cubense* (Poepp & Kunth) Lye f. *paraguayensis*  
*Panicum elephantipes* Nees.  
*Panicum grumosum* Nees.  
*Panicum laxum* Sw.  
*Panicum prionitis* Nees.  
*Panicum schwackeanum* Mez.  
*Panicum trichanthum* Nees  
*Paspalum dilatatum* (Poir.)  
*Paspalum intermedium* Munro Ex Morong & Britton  
*Paspalum repens* Bergius (\*)  
*Paspalum vaginatum* Sw.  
*Passiflora caerulea* L.  
*Patagonula americana* L.  
*Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.

**Tabla 8 (continuación):** Lista de especies expectables en el área del embalse de Yaciretá

*Phyllanthus sellowianus* Müll. Arg.  
*Pistia stratiotes* L.  
*Pityrogramma calomelanos* (L.) Link  
*Plantago myosurus* Lam  
*Polygonum acuminatum* Kunth.  
*Polygonum ferrugineum* Wedd.  
*Polygonum punctatum* Elliott  
*Polygonum stelligerum* Cham.  
*Pontederia cordata* L.f.  
*Pontederia rotundifolia* L.f.  
*Potamogeton berteroanus* Phil.  
*Potamogeton ferrugineus* Hagstr.  
*Potamogeton striatus* Ruíz & Pav.  
*Pouteria gardneriana* (A DC.) Radlk.  
*Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk.  
*Pseudoananas sagenarius* (Arruda) Camargo  
*Psidium kennedyanum* Morong  
*Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC.  
*Pycreus megapotamicus* (Kunth) Nees var. *megapotamicus*  
*Rhipsalis aculeata* F.A.C. Weber  
*Ricciocarpus natans*  
*Rollinia emarginata* Schtdl.  
*Rynchospora* cf. *corimbosa* (L.) Britton  
*Sacciolepis vilvoides* (Trin.) Chase  
*Sagittaria montevidensis* Cham.& Schtdl.  
*Salix humboldtiana* Willd.  
*Salvinia auriculata* Aubl.  
*Salvinia biloba* Raddi  
*Sapium haematospermum* Müll. Arg.  
*Schoenoplectus californicus* (C.A. Meyer) Soják  
*Scutellaria racemosa* Pers.  
*Senecio bonariensis* Hook. & Arn.  
*Sesbania punicea* (Cav.) Benth.  
*Sesbania virgata* (Cav.) Pers.  
*Setaria parviflora* (Poir.) Kerguélen var. *parviflora*  
*Setaria vulpiseta* var. *Vulpiseta* (Lam.) Roem. & Schult.  
*Smilax campestris* Griseb.  
*Solanum amygdalifolium* Steud.  
*Solanum glaucophyllum* Desf  
*Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitch.  
*Spirodela intermedia* W. Koch.  
*Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman

**Tabla 8 (continuación):** Lista de especies expectables en el área del embalse de Yaciretá

*Syngonanthus caulescens* (Poir.) Ruhland.  
*Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl.  
*Tabernaemontana catharinensis* A. DC.  
*Thalia geniculata* L.  
*Thalia multiflora* Horkel.  
*Thelypteris* sp.  
*Tibouchina gracilis* (Humb. & Bonpl.) Cogn.  
*Turnera grandiflora* (Urb.) Arbo  
*Typha domingensis* Pers.  
*Typha latifolia* L.  
*Urera aurantiaca* Wedd.  
*Utricularia foliosa* L.  
*Utricularia platensis* Speg.  
*Utricularia poconensis* Fromm  
*Vallisneria* sp.  
*Vernonia chamaedrys* Less.  
*Victoria* sp.  
*Vigna adenantha* (G. Mey.) Maréchal, Mascherpa & Stainier  
*Vigna longifolia* (Benth.) Verdc.  
*Wolffiella* cf. *oblonga* (Phil.) Hegelm.  
*Xyris jupicai* Rich.  
*Zizaniopsis bonariensis* (Balansa & Poitr.) Speg.