
IDEAS PARA LA INTERPRETACION ECOLOGICA DEL PARANA

JUAN JOSE NEIFF

Aún hoy resultan arriesgadas las generalizaciones o la formulación de pautas generales para clasificar o caracterizar la estructura y la dinámica de los ríos.

Las dudas planteadas desde el Simposio sobre ríos en 1972 (Oglesby *et al.*, 1972) crecieron al incorporar en las revisiones y comparaciones ecológicas un gran número de ríos, al punto que Rzoska (1978) tituló un capítulo diciendo "¿Qué es un río?"

Desde fines de la década pasada se advierte un creciente interés ecológico por los ríos, documentado en importantes obras como las de Hynes (1970), Whitton (1975), el amplio trabajo de Davies y Walker (1986) y el reciente aporte del LARS (ver Dodge, 1989), dan cuenta de un progreso importante en distintos continentes, no sólo en la información disponible, sino en la preocupación por encontrar metodologías adecuadas para el estudio y manejo de las cuencas. Buena parte del interés surge ante la necesidad de dar respuestas a las transformaciones que plantea el desarrollo (Wardy Stanford, 1979).

Sin embargo, en la mayoría de estos textos, y aun en la bibliografía publicada en revistas periódicas, se advierte que el mayor volumen de las contribuciones está referido a ríos de montaña y generalmente de clima templado frío.

El conocimiento de los ríos tropicales con extensas planicies de inundación se debe, en gran parte, a los trabajos monográficos de Rzoska (1976, 1978); Rzoska y Talling (1966); Welcomme (1975, 1979, 1983, 1985); Sioli (1984); Bonetto (1975, 1976, 1986), que han permitido una visión muy diferente para el estudio y comprensión de los sistemas fluviales.

Reiteradamente se ha señalado que buena parte de los tratados de limnología omiten o soslayan el tratamiento de los ríos. Una valiosa excepción es la obra de Ramón Margalef (1974, 1983) cuya trascendencia posiblemente se podrá valorar con la proyección de sus fecundas ideas en las investigaciones ecológicas de las próximas décadas.

Pareciera existir una fuerte contradicción entre la posición

epistemológica racionalista de Rzoska y otros pioneros sobre las posibilidades de formular leyes generales para los sistemas fluviales, y la visión más nueva de quienes intentan explicar la ecología de los ríos a través de descriptores funcionales o de las corrientes de opinión que tratan de explicar las diferencias estructurales y funcionales de las cuencas a través de la categorización de zonas (Illes y Botosoneanu, 1963) o la aplicación de la teoría del *continuo* (Vannote *et al.*, 1980; Minshall *et al.*, 1983; Cushing *et al.*, 1983) o los esfuerzos por realizar clasificaciones regionales de los ríos utilizando modernas técnicas de análisis (Vegas Villarrubia y Valenti, 1988). La lectura de los trabajos de Junk *et al.* (1989), Welcomme *et al.* (1989) y Dodge (1989) plantean el estudio de los ríos de llanura con ideas renovadoras.

Estas diferencias de criterio, casi paradójicas, propias de las ciencias nuevas, nos presentan el dilema de escoger caminos poco delineados y con obstáculos metodológicos para comprender la variabilidad espacio-temporal de los ríos como macrosistemas poco comparables con arrecifes de coral, bos-

/ PALABRAS CLAVE / Limnología / Fluviología / planicies inundables / Río Paraná / América del Sur /

Juan José Neiff nació en 1947, en Entre Ríos (Argentina). Se graduó en Biología en 1969. Fue profesor de la cátedra de Limnología de la Universidad Nacional del Nordeste y actualmente es Titular de la cátedra de Ecología en la Universidad Nacional de Formosa (Argentina), y Profesor en el Curso Internacional de Hidrología (CONAPHI-UNESCO, Argentina). Es investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y Director del Centro de Ecología Aplicada del Litoral, dependiente del CONICET. Dedicó su interés a la investigación de áreas anegables e inundables, habiendo realizado unas 80 contribuciones científico-técnicas en revistas argentinas y extranjeras en temas de conservación, manejo, productividad, estabilidad y desarrollo metodológico. Dirección: Casilla de Correo 222, 3400 Corrientes - Argentina.

ques y lagos, que dieron origen a los principios generales de la ecología.

Es difícil para quien trabajó largo tiempo en lagos, concebidos aún como microcosmos o sistemas cuas cerrados, encontrar metodologías y técnicas operativas adecuadas, diagramar cronogramas de muestreo, seleccionar descriptores de procesos e identificar las causas a partir de los efectos cuando se trabaja en grandes ríos.

Hace unos pocos años que hemos dejado de estudiar al Paraná como si fuera un lago, y el análisis retrospectivo de la información producida, de los temas abordados, y de nuestra posibilidad de afrontar los problemas que las transformaciones nos plantean, nos ubican muy cerca del comienzo, sin desmerecer con ello el esfuerzo realizado.

Sin interés de polemizar sobre la literatura disponible, resulta conveniente revisar algunos aspectos que permitan caracterizar mejor al Paraná en el contexto de los grandes ríos.

El Paraná es un "Macrosistema fluvial"

Puede pensarse en una discusión de tipo semántico cuando se afirma que los ríos no responden a la formulación conceptual de ECOSISTEMA, originalmente formulada por Tansley en referencia a unidades de paisajes terrestres perfectamente discernibles, ligados por procesos de circulación interna de energía y materiales (Tansley, 1935) con interdependencia de los elementos bióticos entre sí y con el medio.

Desde entonces, el concepto de ecosistema ha sido utilizado con mucha libertad (Colimbaum, 1980) para referirse a una muy variada gama de sistemas naturales, aun cuando se ha revalorizado conceptualmente con trabajos más recientes (Volohonsky, 1986).

En los trabajos argentinos referidos a ríos es muy frecuente y casi una verdad asumida que éstos son ecosistemas, lo cual no representa un error semántico sino conceptual, ya que quien mejor defina al sistema es quien tendría mayor posibilidad de éxito en lograr su comprensión y explicación (tal como me acotara R. Quirós).

Como lo señala Rzoska (1978) los ríos no son ecosistemas, al menos en la acepción original por quien acuñara este concepto.

Si bien los ríos comparten las propiedades de un SISTEMA (Odum, 1983) el tamaño y/o delimita-

ción del mismo resulta muy difícil, aun a escala pequeña, y depende grandemente del estado hidrológico del mismo. De tal manera que el tamaño y los límites de una cuenca como la del río Paraguay y Bajo Paraná puede variar en una relación 1:3 entre la limnofase y la potamofase. Ello lleva a asignar límites completamente convencionales al sistema fluvial, que dependerán esencialmente de la recurrencia y magnitud de las inundaciones.

Dificultades adicionales para la delimitación de las cuencas se presentan en las llanuras, como en el Chaco Oriental, cuenca Paraguay-Paraná (Patiño y Orfeo, 1986; Neiff, 1986 a y c) donde los límites se desdibujan totalmente durante el período de lluvias al producirse transfluencia de cuencas, y también durante el período de escasas lluvias en que el curso de los ríos puede ser 1/3 de la longitud y aun seccionarse en algunos tramos.

De tal manera, la superficie activa de las cuencas en la llanura se comporta como variable dependiente del caudal de agua que recibe el sistema, sea como lluvias locales que determinan el anegamiento luego el escurrimiento del agua, o como desborde e inundación, producidos por ingresos de energía al sistema, ocurridos en los tramos superiores.

Dadas las dificultades para delimitar el sistema, y el significado muy diferente de los valores de superficie que se proporcionen, es muy conveniente hacer referencia al estado hidrológico en que se encuentra la cuenca al momento de la medición.

Los denominados "ciclos biogeoquímicos" que se describen en los ecosistemas de las obras de ecología, son difíciles de encontrar en los ríos. Aquí los FLUJOS de energía son muy abiertos con bajo ciclaje interno, especialmente en aguas altas, y tanto aquellos como los flujos de materiales son generalmente DIRECCIONALES y no circuitales, aun cuando en distintos estados hidrológicos de la cuenca estos flujos puedan tener diferente dirección.

Los materiales inorgánicos suspendidos provienen siempre de los sectores más elevados y son trasladados finalmente a la desembocadura, luego de intervenir en la remodelación de las formas de la cuenca.

Los materiales inorgánicos disueltos son aportados por la meteorización y desmineralización en las partes más elevadas de la cuenca, pero también por el bombeo de la vegetación desde el suelo. La importancia relativa de

estos aportes depende, en gran medida, del tiempo de residencia del agua en distintos sectores de la cuenca.

La materia orgánica gruesa, particulada y disuelta, en muy baja proporción se produce en el eje de escurrimiento y proviene esencialmente de la actividad fotosintética de los ecosistemas involucrados en la cuenca. Por lo tanto, la calidad y cantidad de materia orgánica varía mucho en distintos sectores, dependiendo también del estado hidrológico de la misma.

Otra diferencia sustancial entre ríos y ecosistemas es la desigual proporcionalidad de energía y materiales acumulados (VOLUMEN), que circulan en un tramo en determinado tiempo (CAUDAL). Esta relación en los lagos patagónicos (como típico ejemplo de ecosistema) es del orden de 100.000:1, en tanto que en el río Paraná tiene valores próximos de 2,2:1 (Alto Paraná) y semejantes a 4:1 en el tramo bajo, al comparar volumen de agua con los caudales de entrada y salida. Es decir, que los ríos son sistemas con muy alta tasa de renovación; la tasa de renovación del agua en embalses de los ríos Uruguay y Paraná son menores que 30 días.

La tasa de renovación de materiales es relativamente menor que la de energía en los ríos, aunque siempre es muy superior a la de los ecosistemas, que se comportan como sistemas de acumulación creciente.

Cuando se compara la longevidad de los organismos (como indicador de tasa de renovación) de la vegetación fluvial con la de los ecosistemas terrestres y acuáticos, la primera es sustancialmente menor (Reboratti y Neiff, 1987).

Como resultado de estas características, la selección natural tiende a favorecer la permanencia y abundancia de aquellos organismos vegetales y animales de nicho amplio, es decir, que están habilitados para interactuar en una malla muy amplia de interconexiones dentro del sistema. No por ello se les puede negar a estos organismos su condición de ESPECIALIZADOS, tal como correspondería en ecosistemas casi cerrados con aquéllos de nicho amplio. *Prochilodus platensis* ("sábalo") es un pez detritívoro de alto grado de especialización anatómica, fisiológica y etiológica (Bowen *et al.*, 1988; Bowen y Neiff, 1989).

Seguramente el uso del término "ecosistema fluvial" (Margalef, 1983) surge de considerar como límites del sistema al curso y sus principales afluentes y las transformaciones que ocu-

rren en las aguas lólicas (Minshall *et al.*, 1983). Sin embargo, ello no es apropiado, ya que no hay "río" sin cuenca imbrífera, y los cursos de agua son sólo un segmento del sistema fuertemente condicionado por las transformaciones que ocurren en el mismo (Sioli, 1975a).

Muchos conceptos de la estructura y dinámica de los ríos han sido extraídos sobre la consideración del funcionamiento del subsistema biótico (Margalef, 1983; Illes y Botosoneanu, 1963; Minshall *et al.*, 1983), tales como relaciones de diversidad específica, productividad, grupos tróficos, y otros indicadores que —si bien tienen un alto contenido de información— se comportan como variables dependientes del medio físico-químico.

De tal manera, al menos en los grandes ríos como el Paraná, las variables fundamentales que definen primariamente el sistema son los CAUDALES DE ENERGIA y MATERIA que el río transporta en toda y cada una de las partes de la cuenca (principalmente como agua y energía radiante y como sólidos disueltos y suspendidos).

El subsistema biótico puede modular y transformar tales flujos en el espacio y en el tiempo (Patiño y Orfeo, 1986; Neiff, 1986a y b; Depetris *et al.*, (en prensa) generando diferentes salidas en cada estado del sistema. Aún así, los atributos bióticos no permiten explicar por sí mismos el funcionamiento del sistema.

En vista de la complejidad para definir las características estructurales y funcionales de los grandes ríos, por la heterogeneidad interna de las cuencas, es conveniente evitar el término ecosistema, y tal vez emplear otro que exprese y lo identifique como el conjunto peculiar de interacciones entre los ecosistemas de la cuenca. En tal sentido, el término MACROSISTEMA FLUVIAL puede ser de utilidad.

Con el solo interés de clarificar y sintetizar nuestra idea de los ríos, se transcribe seguidamente la definición que produjera el Prof. Albano Schwarzbald¹ y que parece la más adecuada a los grandes ríos de la Cuenca del Plata (Fig. 1):

"Río es un sistema muy abierto, fuertemente pulsátil, formado por elementos bióticos y abióticos interactuantes, de flujo energético multidireccional, aunque con direccionalidad más marcada en el sentido del escurrimiento del flujo. El límite del sistema es la propia cuenca, como frontera de entradas y salidas. Las modificaciones espaciales y temporales de materiales abióticos y bió-

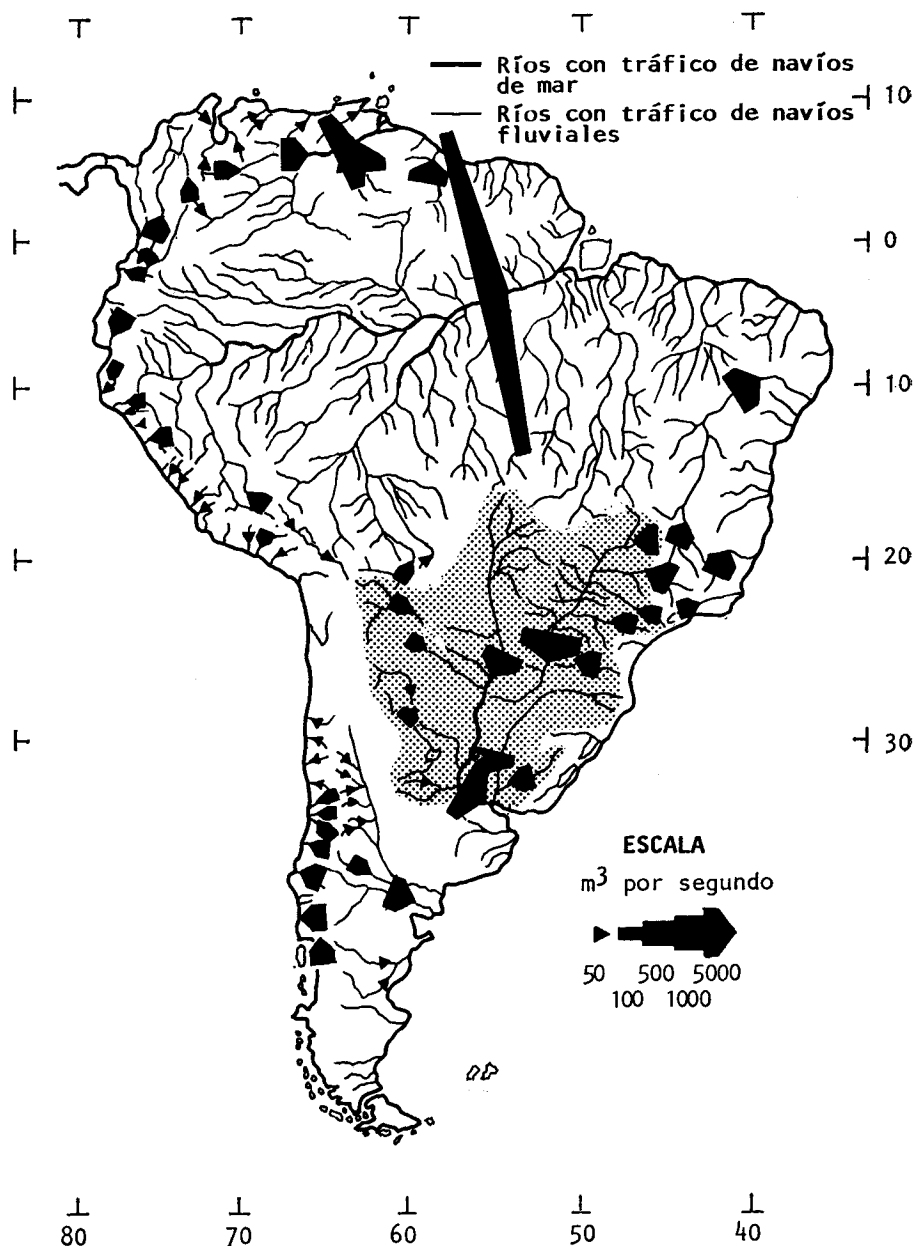


Figura 1: Mapa de ubicación de la Cuenca del Plata. Se presenta el caudal y condiciones de navegabilidad de los principales ríos de Sudamérica. (Modificado de: Morello, 1984).

Fuente: CEPAL-PNUMA; *Agua, desarrollo y medio ambiente en América Latina*. Santiago de Chile, 1980.

(Modificado de Morello, 1984)

ticos se producen generalmente como un CONTINUO proceso. La heterogeneidad geomorfológica de las subcuencas afluentes puede limitar la continuidad general de la cuenca. La vectorialidad de los flujos (materia y energía) es sensiblemente menor al integrarse en la cuenca superficies extensas de anegamiento o inundación que sobreponen al flujo general del escurrimiento las transformaciones que ocurren internamente en las mismas".

Esta definición es, en gran medida, concurrente con las ideas de Junk *et al.* (1989) y de Sedell *et al.* (1989).

Puede aceptarse que cualquier caracterización de un macrosistema fluvial tomará en consideración aquellos descriptores de la heterogeneidad espacial y temporal de la cuenca que expresen mejor las transformaciones de materia y energía.

Nuestra definición se completa mejor si tomamos la idea de R. Margalef (com. pers.):

"En el río los sistemas de convergencia son muy importantes, combinan agua de diferentes calidades, diferentes poblaciones y organizan y unen distintos flujos temporales.

"Si bien en la parte alta se tiene convergencia y erosión, abajo se usa la energía para divagar, crear meandros y renovar constantemente la interacción con los sistemas terrestres".

Heterogeneidad Espacial y Temporal de los Ríos

Como epílogo de su trabajo Rzoska (1978) propone centrar las investigaciones tomando como descriptores de mayor peso a:

- la longitud del curso
- la velocidad del flujo
- la duración del flujo

entendiendo que estas variables definen gran parte de las condiciones ecológicas de los ríos.

Minshall *et al.* (1983) y también Welcomme (1985) presuponen como descriptores de interés funcional la posición y jerarquía de los afluentes en la cuenca, según sean de primer orden, segundo orden, de Hortom (1945) y de acuerdo con la formulación original Strahler (1984).

Es posible también utilizar otros indicadores de variabilidad espacio-temporal, tales como el porcentaje ocupado por áreas inundadas e inundables, cuerpos de agua permanentes y ancho de la sección de escurrimiento (Patiño, com. pers.). Esta proporcionalidad —cambiante en distintas fases hidrosedimentológicas— constituye un INDICADOR ACUMULATIVO que refleja los sucesos ocurridos en un intervalo relativamente prolongado de tiempo. También dentro de los indicadores acumulativos se encuentran las curvas de productividad forestal en sitios sometidos a inundación (Neiff, en prensa) y la productividad de peces (Fuentes y Quirós, 1988; Quirós y Cuch, 1989).

También, según la escala de tiempo considerada, pueden tomarse INDICADORES EFIMEROS o de cambio rápido (Neiff, 1986c) como la riqueza cualitativa y cuantitativa del plancton (Frutos y Martínez, 1988, y Martínez com. pers.) que permiten confirmar los efectos del régimen pulsátil del río.

Los indicadores acumulativos resultan de gran ayuda para establecer la edad de las geoformas, o el tiempo de organización de distintos paisajes

sometidos a pulsos de inundación. El conocimiento de estos procesos permite a su vez conocer el caudal de energía y materiales necesarios para modificar la estructura de las islas y/o del valle de inundación, y/o el modelado fluvial, pudiendo incluso establecer los umbrales críticos en los cuales el macrosistema se aparta definitivamente de su estado inicial (migración de cauces, cambio de fisonomía de bosque por praderas, etc.).

En ríos en los que el caudal de energía y de materiales tiene fluctuaciones de baja frecuencia e intensidad, la tipología de lagos incluidos en el valle de inundación resulta de utilidad práctica, y además configura una clasificación válida, en tanto la tasa de cambio de las geoformas es baja y los limnotopos del valle pueden ser vinculados a momentos geológicos definibles, tal el caso del río Doce (Mousinho de Meis y Tundisi, 1986).

La clasificación de limnotopos del valle de inundación en ríos con alta tasa de cambio, como el Bajo Paraguay, Bajo Paraná (Drago, 1976) y otros de la Cuenca del Plata, tomando las clasificaciones clásicas como las de Hutchinson (1957) (tan útil para lagos) es limitada, debido a la alta variabilidad del flujo hidrosedimentológico, cuya enorme capacidad modeladora determina cambios muy drásticos en la forma, tamaño, disposición y conexión de los ambientes lacustres del valle de inundación.

La confrontación de imágenes satelitarias anteriores y posteriores a una gran creciente, puede evidenciar aún cambios mayores en estos ríos: cambios en la posición del canal de navegación, modificaciones en la sección de escurrimiento, en la superficie, forma y posición de las islas de un determinado tramo, etc.

Otros aspectos de la variabilidad temporal de ríos con alta tasa de cambio atentan contra la posibilidad de usar las clasificaciones limnológicas clásicas. Existe un CONTINUO TEMPORAL en el valle de inundación; de tal manera, un cierto punto del mismo, podrá tener condiciones de "bañado" (*wetland* o *backswamp*) en aguas muy bajas del sistema; transformarse en laguna (*pond*) durante una creciente moderada y, convertirse en un arroyo (*stream*) o aun en parte del eje mismo de escurrimiento en oportunidad de una inundación de magnitud excepcional. Todo ello, por efecto de un régimen hidrosedimentológico de gran amplitud. Obviamente, cambios tan drásticos en la tipología de un cuerpo de agua acaecidos tan sólo en un año (y aun en meses) se acompañan de modifica-

ciones muy fuertes en la estructura biótica (Neiff, 1975, 1979 (en prensa); Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Lewis *et al.*, 1986; Junk *et al.*, 1989; Welcomme *et al.*, 1989).

Cabe aclarar que las características de este CONTINUO TEMPORAL depende en gran medida de las características de cada PULSO (inundación + sequía). Cuando se producen inundaciones rápidas y con caudales de gran magnitud (Patiño, com. pers.) la gradualidad puede ser ostensiblemente menor y representar un clásico ejemplo de FUNCION ESCALONADA para determinados ambientes del valle de inundación de estos ríos (Fig. 2).

Entonces, para ríos con alta variabilidad en el caudal de energía y materiales, al menos como los de la Cuenca del Plata, el análisis de la ECOFISIOLOGIA FLUVIAL (Patiño, *op. cit.*) parece una forma más adecuada de interpretación de estos cambios, toda vez que permite cruzar los patrones de variabilidad espacial y temporal, sobre la base de las causas que los originan: disponibilidad de energía y materiales y capacidad transformadora del sistema para amortiguar o modular estos estímulos.

En los ríos de llanura la productividad de una sección del río puede ser tomada como un indicador acumulativo de la potencialidad de distintas unidades de paisaje, relacionadas al tiempo de permanencia del agua, las condiciones de flujo y la recurrencia de las inundaciones (Neiff, en prensa).

La jerarquización fisiográfica de la cuenca en afluentes de distinto orden y posición, utilizando por ejemplo el sistema de Strahler (1984) o de Hortom (1945) puede ser útil en paisajes de fuerte pendiente con cuencas de forma arborescente. Esta jerarquización permite inferir el grado de complejidad biótica, la concentración relativa y grado de procesamiento de la materia orgánica disuelta y suspendida en el agua (Cushing *et al.*, 1983; Minshall *et al.*, 1983; Welcomme, 1985) a condición que las pendientes y los suelos sean semejantes en la cuenca.

La aplicabilidad de este sistema para calificar la heterogeneidad espacial es baja en ríos de llanura (sistemas de tendencia equipotencial), dado que la organización de la red de escurrimiento depende de otros factores tan importantes como la pendiente del terreno, diferente tiempo de residencia del agua, heterogeneidad edáfica y tipo de vegetación. De tal manera, afluentes de un mismo orden de una cuenca pueden tener muy desigual complejidad biótica y diná-

mica físico-química del medio (Neiff, 1986a). La integración de la red de escurrimiento se relaciona en los ríos de planicie con el tiempo de permanencia del agua sobre el suelo, por lo que se explica que el escurrimiento encauzado avance desde la desembocadura a las cabeceras por erosión retrocedente en los cauces (Patiño y Orfeo, 1986; Neiff, 1986a; Polozio, 1983).

Los tres indicadores de variabilidad espacio-temporal recomendados por Rzoska (1978) son de gran importancia para la caracterización de ríos de llanura o que tienen extensas planicies de inundación. Tanto la longitud del curso, la velocidad del flujo y su duración, pueden integrarse en un macroindicador que es el TIEMPO DE RESIDENCIA del agua en la cuenca o en determinado sector o tramo de la misma.

Además, el tiempo de residencia del agua en la cuenca permite inferir sobre la capacidad de erosión y carga suspendida, inorgánica y orgánica (Neiff *et al.*, en prensa), y el enriquecimiento de las colectividades planctónicas (Frutos y Martínez, 1988).

En algunos ríos sudamericanos como el Amazonas (Sioli, 1975a y b; Rai y Hill, 1984; Junk, 1986), el Orinoco (Vásquez, 1989; Novoa, 1989) y el Paraná (Morello, 1984; Drago y Amsler, 1988) reciben energía y materiales de formaciones geológicas muy diferentes, con lo cual se presenta una marcada asimetría entre los afluentes de *aguas blancas* (como las que traen sedimentos andinos), de *aguas negras* (que desaguan planicies arenosas cubiertas por densa vegetación) y de *aguas rojas* (provenientes de la subcuenca brasileña, cargadas de arcillas lateríticas).

De tal aporte diferencial de las subcuencas del Sistema del Plata, se genera una serie de estados interconvertibles en el macrosistema fluvial que determinan que la estabilidad sólo pueda intuirse como la envolvente de las fluctuaciones espacio-temporales en determinado punto o subsistema de la cuenca. Esta dinámica aparta claramente a los ríos del concepto de ecosistema, en que la estabilidad es sinónimo de PERSISTENCIA de estado medio.

¿Zonación o Continuidad?

Salvo la categorización funcional de distintos tramos de una cuenca, en función de las diferencias de energía y materiales provenientes de áreas geográficas con distinto régimen hidrológico y materiales cuali-cuantitativamente distintos, tal como se aludiera más arriba,

DIFERENTES FORMAS DE FLUCTUACION EN SISTEMAS NATURALES

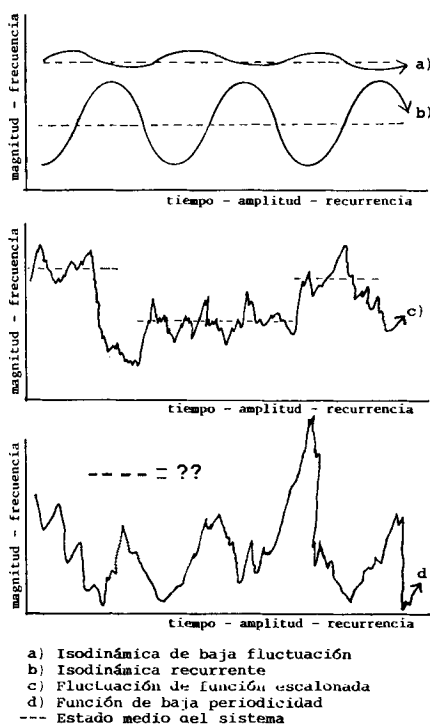


Figura 2: Diferentes funciones de estabilidad 2a) Curva isodinámica. 2b) Curva isodinámica recurrente. 2c) Función escalonada de fluctuación. 2d) Función de baja periodicidad.

no hay razón en la diferenciación de ZONAS consecutivas desde las cabeceras a la desembocadura como CRENON-RITHRON-POTAMON (Illies y Botosoneanu, 1963; Pennak, 1971) en ríos como el Paraná.

La discriminación Paraná alto, medio e inferior es ecológicamente inconsistente porque está basada esencialmente en diferencias en la sección de escurrimiento, y porque involucra sólo al eje de escurrimiento, descuidando las características del valle de inundación (Neiff, 1986b; Patiño, com. pers.). Obviamente, y aun considerando sólo la navegabilidad del río, los límites señalados para el Paraná "inferior", "medio" y "superior" (Soldano, 1947; Bonetto y Drago, 1968; Bonetto, 1978, 1986) no podrían constituir límites fijos, toda vez que pueden desplazarse de las localidades mencionadas por los autores, en relación al caudal disponible en distintas fases del río.

Los grandes ríos de la Cuenca del Plata no permitirían la zonificación de su cuenca. El río Uruguay funciona en todo su curso como "cuenca de descarga" (Di Persia y Neiff, 1986). El río Paraguay tiene una enorme cuenca de captación (el Gran Pantanal) en las cabeceras (donde deberían encontrarse

las características del Rithron); el tramo bajo de la cuenca funciona por debajo del Pantanal como tramo de descarga, incorporando escasos afluentes y con importantes islas en todo su curso (Neiff *et al.*, 1989; Bonetto y Waiss, 1989) y no tiene un delta típico.

El río Bermejo, en sus cabeceras, a pesar de tener un tramo de montaña, no tiene las características del Rithron por la naturaleza del lecho y la calidad y cantidad de los sedimentos transportados. El tramo medio o de descarga no tiene afluentes, y el segmento final no posee delta, definiendo derrames laterales en distintos puntos de su curso (Patiño, 1985).

Dado que es necesario realizar convenciones operativas que permitan encuadrar la información que se produzca y su análisis posterior, pueden aceptarse dos tramos estructural y funcionalmente distintos que se definen con la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay.

De la conjunción del ALTO PARANA con el BAJO PARAGUAY surge el BAJO PARANA como un "nuevo" río, ya que resulta bien diferenciable de los dos macroafluentes antes mencionados.

El Alto Paraná aporta al Bajo Paraná el 75% del caudal que transporta este último; en tanto que el Bajo Paraguay incorpora al Bajo Paraná el 70-90% de la materia (como carga sólida disuelta y suspendida) (Drago y Amsler, 1988).

Las fluctuaciones de caudal del Bajo Paraná evaluadas a través de las curvas hidrométricas anuales (o de descarga) (Paoli, 1987), permiten afirmar que se trata de un río estructural y funcionalmente distinto de sus macroafluentes.

La dinámica geomorfológica, la calidad de las aguas y la relación de áreas inundadas, inundables y emergidas, dan condiciones de vida peculiares al Bajo Paraná dentro de la Cuenca del Plata.

Como consecuencia, el subsistema biótico, desde el plancton (Martínez y Frutos, en prensa) —como indicador de pulsos— hasta la vegetación (Neiff, 1986a y b) como acumulador de estímulos ocurridos en la cuenca, tienen diferente organización de sus componentes a nivel de riqueza específica, bioformas dominantes, abundancia relativa y otros atributos de nivel poblacional e individual.

Los "habitats" de los ríos de planicie

Es frecuente que los ecólogos se interesen por diferenciar "zonas

de vida" o sitios en que las condiciones microclimáticas y el flujo de elementos químicos posibilitan una biota característica por su estructura y dinámica. Esta pretensión supera el objetivo de los geólogos y geomorfólogos de categorizar segmentos del paisaje por el origen y estructura de la costra terrestre; o la intención de los sociólogos vegetales de inferir las características del ambiente a través de las afinidades y diferencias en los agrupamientos bióticos del paisaje.

Los ecólogos terrestres han diferenciado, por ejemplo, el habitat del suelo, el de los troncos, el de las copas de los árboles, etc., con diferente grado de éxito. Los limnólogos de lagos, han tenido pocas dificultades en separar habitats en lagos profundos, situados en clima templado, con un claro período de circulación anual del agua, pudiendo acuñarse así las comunidades propias de estos habitats, tales como el Plancton, Necton, Bentos y otras que son discernibles a través de listas de especies, hábitos ambulatorios, utilización de los recursos alimentarios y frecuencia de organismos en determinada porción del volumen del lago, por ejemplo. Estas comunidades pueden ser definidas aquí como: conjuntos de poblaciones naturales que viven e interactúan en un espacio y tiempo dados.

Cuando los limnólogos de lagos han tenido que estudiar grandes ríos de planicie como los de la Cuenca del Plata, han tropezado con serios problemas para la jerarquización de habitats y de agrupamientos biológicos característicos, por varios motivos:

- El canal del río y más aún en la planicie de inundación, la columna vertical se reduce más de 100 veces en comparación con la de los lagos típicos. Con ello, la circulación vertical en toda la columna de agua es un hecho muy frecuente en los ambientes lénticos de la várzea; más aún en aquellos vegetados, en los que el contacto de superficie y fondo encuentra corredores de desplazamiento a través de las raíces, tallos u hojas aun en pequeños animales adnatos como ancúlidos, planórbidos, y otros.

- La amplitud de fluctuación hidrométrica entre potamofase y limnofase en los ambientes de la planicie como consecuencia de los pulsos, poco favorecen la segregación de comunidades propias; más bien es esperable encontrar bioformas animales y vegetales individual y colectivamente adaptadas a sobrevivir en todos o en la mayoría de los estados del sistema (como organismos activos, como huevos o semillas, como yemas en dormancia y otras formas) que han recibido

poca atención, al menos en la Cuenca del Plata.

- **Temporaria o permanentemente** el agua tiene movimiento predominante en dirección horizontal, dificultando con ello la segregación permanente de habitats con comunidades características, especialmente cuando la velocidad del agua alcanza periódica o permanentemente velocidades críticas para los organismos.

Desaciertos y aciertos sobre la dinámica del Paraná

El conocimiento de la modalidad en que se producen los cambios en la estructura de un macrosistema fluvial, resulta de fundamental importancia para explicar el orden actual del sistema, prever cambios naturales, lograr su mejor manejo, predecir eventos catastróficos, y para diagramar la secuencia de muestreo (que será el cimientado de las especulaciones sobre los aspectos antes mencionados). La escala de muestreo debe ajustarse a la variabilidad del factor pulsante de cambios, generalmente el nivel hidrométrico.

Hasta el presente, buena parte de los trabajos sobre la dinámica de grandes ríos se han preocupado por establecer si los mismos respetan o no la dinámica sucesional y las teorías sobre la sucesión, que fueran formuladas desde comienzos de siglo para ecosistemas de alta inercia, que poco o nada se parecen a los macrosistemas fluviales.

Aun en estos ecosistemas, la teoría de la sucesión propuesta por Weaver y Clements (1938) que postulan la "autoorganización", ha recibido fuertes cuestionamientos y pruebas en contrario (Colimbaum, 1980; Grimme, 1979).

Un concepto más moderno de la sucesión presenta la idea de los cambios direccionales que conducen a mayor estabilidad, menor variabilidad, aumento de complejidad interna del sistema, menor entropía, según una representación gráfica semejante a un helicóide (Margalef, 1974). Cada uno de los aros de esta espiral representaría los fenómenos recurrentes que se operan en el sistema (ej.: alternancia de sequías e inundaciones, estacionalidad, etc.).

La representación gráfica de la envolvente del helicóide sucesional semejaría a un conoide en el que el ápice truncado correspondería al "estado clímax" o simplemente CLIMAX, caracterizado como el estado de mayor estabilidad posible del sistema.

McNaughton y Wolf (1984) analizan dos vertientes de opinión sobre la sucesión: la DETERMINISTA de Clements y sus seguidores, y la PROBABILISTICA, según la cual la sucesión constituye un proceso estrictamente probabilístico de cambio que dependen tanto del azar como de la forma en que los organismos interactúan entre sí y sobre el ambiente (Gleason, 1917; Durré y Nisbet, 1973). Con esta última teoría se pueden explicar cambios de corto plazo mediante modelos de simulación (Botkin *et al.*, 1972), aunque se plantean dudas sobre la posibilidad de predecir el curso de la sucesión a largo plazo (McNaughton y Wolf, *op. cit.*).

La sucesión, como otros procesos ecológicos, involucra un problema de ESCALA, que puede confirmarla o invalidarla. Cuando se considera una colectividad como el plancton o la vegetación flotante (Neiff y Poi de Neiff, 1978; Neiff, 1982) tomada en un corto período de tiempo, desde meses hasta algunos años, el proceso resulta evidente y tiene utilidad para predecir cambios A NIVEL DE SECTORES del sistema. Cuando se trata de generalizar las tendencias sucesionales sobre el eje de escurrimiento (Margalef, 1983) los resultados presentan muchas dudas y limitaciones y, cuando se analiza un gran río como el Paraná como lo que es, una cuenca, el estudio de la sucesión resulta un juego estocástico porque en la cuenca la TASA DE CAMBIO es siempre alta en términos de energía y materiales cuando se analizan secuencias estacionales, anuales y seculares.

Indicadores útiles para evaluar la dinámica fluvial

El indicador más rápido y de mayor información de la fluctuación energética de un río lo constituyen las curvas del MOVIMIENTO HIDROMETRICO construidas sobre datos diarios durante un lapso prolongado.

Si se realizan trabajos topográficos y batimétricos complementarios, se obtiene la SECCION DE ESCURRIMIENTO.

Finalmente, conociendo la VELOCIDAD instantánea del escurrimiento en perfiles verticales de la sección, puede llegarse a la determinación de CAUDAL líquido que es la cantidad de agua que pasa por unidad de tiempo y de sección:

$$Q = \frac{A}{n} \cdot R^{2/3} \cdot s^{1/2}$$

donde A = superficie de sección (m^2)
 R = radio hidráulico
 s = pendiente longitudinal
 n = coeficiente de rugosidad

Con la información mencionada, los hidrólogos obtienen las CURVAS DE DESCARGA que nos permiten inferir el caudal (es decir energía transportada) en determinada sección del río, a partir de los datos hidrométricos (Soldano, 1947). La estimación de caudal líquido y de VOLUMEN ACUMULADO en determinado tiempo nos dan un "perfil" del comportamiento energético del río en el espacio y en el tiempo, y así calificar la magnitud y amplitud de un estado O FASE HIDROLOGICA.

Si bien los atributos hidrológicos mencionados son la base de estudios objetivos sobre el funcionamiento de una cuenca, nos interesa más la DURACION DE LA INUNDACION en distintos sectores del paisaje de los ríos de llanura (bañados, lagunas, etc.) que es el lapso transcurrido desde el ingreso de las aguas de desborde y la fecha en que terminan de evacuarse al río los excedentes de agua ingresados por inundación.

A este período se lo ha denominado POTAMOFASE, en tanto que el período en que el río corre encauzado y el valle no recibe energía de los tramos superiores de la cuenca puede reconocerse como LIMNOFASE (Neiff, en prensa).

El CAUDAL DE MATERIA que transporta el río es de fundamental importancia, pues informa sobre la capacidad del escurrimiento para modelar el paisaje a través de los mecanismos de EROSION y DEPOSICION. Es decir, sobre la posibilidad del sistema de imprimir TRANSFORMACIONES al paisaje de la cuenca.

En los ríos del Sistema del Plata la mayor cantidad de materia sólida está constituida por sedimentos inorgánicos. Esta característica es una de las principales diferencias respecto de ríos estudiados por Vannote *et al.* (1980) y Cushing *et al.* (1983). Esta información permite explicar muy variados temas: desde los cambios cualitativos y cuantitativos del plancton hasta estimar el tiempo de atarquinamiento de embalses, o la tasa de erosión bruta de la cuenca.

La GRANOMETRIA y MINERALOGIA de los sedimentos transportados dan información sobre el origen de los materiales y el papel de los mismos en los procesos de erosión-sedimentación.

El contenido de MATERIA ORGANICA disuelta y particulada que contiene el agua en distintos puntos de la

cuenca, resulta de gran interés para valorar la FUNCION METABOLICA de la cuenca, es decir, la relación entre lo que se produce y lo que se respira. En el Paraná esta información ha sido descuidada durante largo tiempo; la información publicada corresponde a trabajos de Depetris y Cascante (1985) y Depetris y Leonardón (1983) y están referidas sólo al eje del escurrimiento.

A través de la carga de fondo comparada en determinada sección y período, se puede conocer la modalidad del escurrimiento, y los cambios en la energía transportada, a través de la MORFOLOGIA DEL LECHO y de los materiales que lo integran (Curry, 1972; Miall, 1982).

La PRODUCTIVIDAD PRIMARIA de los ríos es un indicador de gran utilidad para establecer la CAPACIDAD DE CARGA BIOTICA de distintos segmentos o paisajes del sistema y la posible EXPORTACION DE ENERGIA ORGANICA a otros ambientes de la cuenca o a ecosistemas distantes. Esta información es la base del aprovechamiento múltiple de las cuencas o subcuencas y alimenta actividades tales como producción forestal, pesquería, ganadería, cría de animales silvestres, cultivos, sustentación de grupos familiares y poblacionales, etc.

A pesar de ello, muy poco se ha estudiado integralmente la potencialidad productiva de los grandes ríos comparando los distintos subsistemas productivos (Neiff, en prensa). En el Paraná, gran parte de los trabajos están referidos a la productividad primaria planctónica, aun cuando en éste y otros ríos turbios los valores a este nivel son obviamente bajos (Neiff, *op. cit.*).

Quizás por concebir como "alóctona" al sistema, se han descuidado en el Paraná los estudios sobre productividad forestal y palustre, a la vez que el perifiton ha merecido contribuciones puntuales que arrojan más dudas que revelaciones.

Hoy sabemos que los tramos de llanura de los ríos de clima cálido, tal el caso del Paraguay y Bajo Paraná, generan una cantidad de materia orgánica siempre superior a la que puede ser asimilada por los consumidores y que esta materia orgánica "excedente" ingresa al circulo trófico como DETRITO ORGANICO en distinto grado de procesamiento. Más del 60% de la biomasa de peces del Bajo Paraná está sustentada en la utilización del detrito orgánico (Quirós y Baigún, 1985).

Se comprende entonces que el empleo del índice P/R en ríos

constituye una trampa cuando se pretenda encontrar la productividad primaria a nivel planctónico, y considerar como "alóctono" al caudal energético producido en la cuenca de aporte. Cuando los ríos son comprendidos como CUENCA, la perspectiva es diferente.

La productividad en el valle del Bajo Paraná y Bajo Paraguay en términos absolutos es mayor en los puntos topográficamente más elevados de una transección del valle, notándose además que la relación producción/biomasa se incrementa en sentido inverso, siendo máxima en la fracción planctónica fina (Neiff, en prensa).

El cociente P/R es alto en el valle de inundación, y puede ser negativo en el canal principal de estos grandes ríos, aunque no por ello pueda asignárseles la condición de "heterotróficos" usada para algunos ríos fuertemente vectoriales de clima templado.

Los estudios sobre la DESCOMPOSICION de la materia orgánica en ríos tropicales son escasos y, en el Paraná (Poi de Neiff y Neiff, 1988; Poi de Neiff y Neiff, 1989; Neiff y Poi de Neiff, en prensa). La velocidad del proceso de descomposición es diferente en ambientes del valle con distinto grado de comunicación con el río. Del mismo modo, se vincula a la CALIDAD de la hojarasca (dureza de los tejidos, relación C/N) y a la DISPONIBILIDAD DE OXIGENO en el agua.

Diferentes plantas acuáticas en descomposición tienen muy distinta densidad de invertebrados. Alta abundancia fue encontrada en hojas que se descomponen rápidamente. Cerca de la confluencia Paraná-Paraguay los invertebrados que utilizan partículas finas ("colectores") fueron los más numerosos.

Los macrófitos y las hojas de árboles de la várzea contribuyen significativamente como fuente de energía al canal del río.

Bowen *et al.* (1988) demostraron que *Prochilodus platensis* se alimenta selectivamente en el detrito acumulado en la superficie de las plantas acuáticas.

Parece una tarea ociosa ocuparse del tipo de trofismo de los ríos y resulta más apropiado indagar sobre la tasa de renovación de los subsistemas productivos del río en distintas fases hidrosedimentológicas del sistema, el tiempo de organización que requieren estos subsistemas y la tasa de transferencia de los mismos (Neiff, en prensa). Al menos debería evitarse el uso de términos como oligotrofia, mesotrofia o

eutrofia como homólogos de estados sucesionales que han sido descritos para lagos templados y no se ajustan a los sistemas abiertos.

Un descriptor sinéctico de gran valor en macrosistemas fluviales es el REGIMEN DEL OXIGENO DISUELTO en agua; es decir, las fluctuaciones en la concentración de oxígeno en las distintas fases hidrológicas, medido a través del PORCENTAJE DE SATURACION porque integra la hidráulica del subsistema con la producción secundaria.

En los tramos de escurrimiento rápido, como en el Alto Paraná, la disponibilidad de oxígeno es próxima o por encima del punto de saturación; en los tramos de llanura, con mayor tiempo de residencia del agua y extensas áreas inundables, como el río Paraguay y Bajo Paraná, hay una permanente deficiencia de saturación de oxígeno, como consecuencia de los altos valores de materia orgánica y la circulación lenta del agua.

Cuando la concentración de oxígeno en las aguas del valle de inundación es del orden del 10% de saturación, se operan procesos de denitrificación que influyen en el stock de nutrientes de la cuenca (Carignan, com. pers.) y que se encuentran relacionados a las fluctuaciones hidrométricas del río.

La dinámica fluvial y el problema de escalas

De la misma manera en que la heterogeneidad espacial aumenta con el incremento de nuestro nivel de percepción, por ejemplo, cuando en el análisis de un territorio utilizamos imágenes satelitarias o aerofotografías de escala progresivamente mayor, o cuando para el análisis microscópico de un organismo utilizamos aparatos de distinta capacidad de percepción (taxonomía con microscopía convencional y con microscopía electrónica), también el estudio de la dinámica de un macrosistema fluvial implica un problema de ESCALA, en el cual necesariamente lleva a convenciones operativas.

La TASA DE CAMBIO (o *turnover*, de la bibliografía inglesa) tiene magnitudes horarias en el plancton, de días o meses en la vegetación acuática y sus organismos asociados, o en los procesos de descomposición de los materiales orgánicos; de meses en la vegetación palustre, y de meses o años en los bosques fluviales; del lapso entre dos riadas para la morfología del canal de escurrimiento e islas de cauce y aun de

décadas o centurias para la morfología de los deltas.

La tasa de cambio es un parámetro que relaciona el volumen de energía, materiales, organismos, o simplemente elementos del sistema, con la velocidad en que los mismos son reemplazados en el sistema (por entradas, salidas, o la relación de ambas). Esta tasa puede ser explorada sobre la base de datos de densidad de individuos, concentración iónica, biomasa, o cualquier otro indicador paramétrico.

Sobre esta idea se pueden investigar objetivamente ritmos o tendencias direccionales de cambio en distintos espacios de una cuenca (eje de escurrimiento, bañados, lagunas, arroyos), para subsistemas poblacionales de distinta complejidad (población, subcomunidad, comunidad) y para procesos como productividad, descomposición, transporte de sedimentos, crecientes, etc.

La tasa de cambio del sistema (poblaciones y otras colectividades), es generalmente mayor que la tasa de renovación total del macrosistema fluvial, y es pertinente reiterar que la tasa de cambio de un río es siempre superior a la de los ecosistemas (o sistemas de tendencia cerrada). Puede tener magnitudes positivas o negativas en una secuencia temporal.

Para caracterizar la variabilidad es conveniente establecer la MODALIDAD de los cambios, es decir, conocer cómo cambia. Con esta intención se procura establecer el UMBRAL DE ESTIMULACION o "sensibilidad" de nuestro conjunto (bentos, productividad, asentamientos humanos) la cual queda definida por la magnitud necesaria del estímulo (lluvia, velocidad de corriente, nivel de desborde) para acusar transformaciones en la estructura del sistema o subsistema (aumento o pérdidas, por ejemplo).

El UMBRAL DE EFICIENCIA queda establecido por el nivel de estimulación, al cual el sistema logra su máximo rendimiento (incremento poblacional sostenido, máxima productividad, etc.) y el UMBRAL DE IRREVERSIBILIDAD es aquel nivel de estimulación con el cual el sistema pierde su estructura y no puede restablecerla luego que ha dejado de operar el estímulo (muerte de bosques por inundación prolongada, divagación lateral de algunos ríos, etc.).

Para caracterizar la modalidad de cambio en el macrosistema fluvial es conveniente conocer la GRADUALIDAD o la discontinuidad temporal con que ocurren las transformaciones. Cuando los cambios de energía mecáni-

ca o biológica y materiales orgánicos e inorgánicos son graduales (cuenca del Paraguay) y el medio se torna PREDECIBLE para los organismos y es esperable mayor complejidad de organización, tal como surge de comparar la riqueza específica de peces en las cuencas del Uruguay, Paraná y Paraguay para igual latitud y sin sustanciales diferencias en la composición iónica relativa (Bonetto, 1978; Ringuelet, 1975), verificándose un mayor número de especies en el Paraguay que en los demás.

La FRECUENCIA y la RECURRENCIA también definen la modalidad de fluctuación del río. La primera corresponde al número de veces que ocurre un estímulo o proceso en determinado lapso (por ejemplo número de crecientes extraordinarias en un siglo) y la segunda define la regularidad con que el fenómeno ocurre en el tiempo (ejemplo cada 10 años \pm 2 años) (Paoli, 1987).

Indudablemente, la magnitud y amplitud de los pulsos (inundación + sequía) son variables dependientes del fenómeno; sin embargo, no hay una correlación estrecha entre ambas.

Algunos cambios de estructura están influidos por la magnitud (nivel hidrométrico), como por ejemplo el modelado geomorfológico, el ingreso de materia orgánica, la densidad del plancton.

Otros cambios son originados principalmente por la AMPLITUD del pulso (duración de la fase) que puede producir situaciones de *stress* en las colectividades bióticas (bosques, *wetlands*, macroinvertebrados fitófilos) que pueden modificar drásticamente la riqueza específica.

La influencia de las inundaciones podrá ser mejor evaluada a través de ambos descriptores (amplitud y magnitud).

La dinámica de algunos procesos fluviales es SECUENCIAL ACUMULATIVA, ya que el estado actual del sistema depende en gran medida, del estado energético antecedente. Ello ha sido fehacientemente demostrado para la productividad pesquera del Bajo Paraná (Fuentes y Quirós, 1988; Quirós y Cuch, 1988; Canon Verón, com. pers.). Esta modalidad puede encontrarse también en la dinámica de la vegetación y en el modelado fluvial.

Hay mucha información dispersa sobre la variabilidad de distintos subsistemas en la Cuenca del Paraná, si bien hay una falencia notoria en el estudio de la dinámica a nivel de sistema.

Cuando se estudia la dinámica global de un sistema o de algunos de los subsistemas integrantes, se da por hecho aceptado que el mismo varía en el tiempo, y muy pocas veces se presentan algunas interrogantes que permiten disectar la variabilidad del sistema en relación a las fuerzas externas e internas que lo regulan:

—¿Por qué es como es? —¿Qué características lo hacen diferente del entorno que limita al sistema? —¿Cuánto tiempo permanecerá en ese estado? —¿Qué calidad y magnitud de fuerzas deben aplicarse para “mover” el sistema hacia otro estado? —¿Es posible que se llegue naturalmente a un estado estable? —¿Se puede modificar la variabilidad del sistema? ¿Hasta dónde? ¿Hasta cuándo?

Estas y otras numerosas cuestiones llevan a plantear el tema del equilibrio y de la estabilidad del macrosistema fluvial.

Se identifican al menos cinco tipos de equilibrio: ESTÁTICO (propio de los sistemas de alta inercia) según el cual un cuerpo puede modificar su estado sólo aplicando un importante esfuerzo (el ejemplo típico es el de un cubo).

El INDIFERENTE (propio de sistemas de baja inercia y baja variabilidad) que implica que un cuerpo puede ser movido de su posición y en cualquier punto que quede, su centro de gravedad no varía (es el equilibrio de una esfera).

El DINÁMICO (propio de los cuerpos que desplazan la posición de su masa en torno a un centro gravitatorio) moviéndose en un rango más o menos elástico de posiciones para volver a un punto (caso similar al movimiento pendular).

El TERMODINÁMICO vincula las sustancias de una solución química. Otra forma de equilibrio dinámico es el que caracteriza a un cubo de agua con entradas y salidas constantes, comparable a la relación entre población discreta y los ingresos y egresos por natalidad y muerte. En este ejemplo se dice que el tamaño de la población discreta es una función de “Equilibrio estable” (*Steady State*).

Luego de considerar estas formas de equilibrio, estamos en condiciones de negar el estado de equilibrio en los grandes ríos como el Paraná.

Si se admitiera alguna de las formas mencionadas de equilibrio, se estará anulando la variabilidad direccional en el tiempo como condición esencial de un río, sistema abierto de interacciones.

Para que esta situación ocurriese, todos los flujos de energía y materiales al igual que las interacciones bióticas, revestirían funciones relativamente constantes en sus magnitudes, aun cuando oscilaran más o menos en torno a un valor o epicentro de variación, cosa que en los grandes ríos no ocurre (aun en lapsos cortos).

Lo expresado lleva a señalar que LOS RÍOS SE COMPORTAN COMO SISTEMAS EN PERMANENTE DESEQUILIBRIO, EN LOS QUE LA VARIABILIDAD TEMPORAL ES UNA COMPLEJA FUNCIÓN DEPENDIENTE DE LAS ENTRADAS Y SALIDAS DE ENERGÍA Y MATERIALES EN DISTINTOS SITIOS DE LA CUENCA Y DE LAS OPORTUNIDADES COMBINATORIAS DE LAS POBLACIONES EN LA MISMA PARA AJUSTAR SU DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA.

Como se dijera, la variabilidad puede estar sinópticamente expresada por la tasa de renovación (o de cambio) del subsistema que se considere.

Otra característica poco explorada de la dinámica fluvial es el hecho que la variabilidad se comporta como una FUNCIÓN ESCALONADA, especialmente visualizable en los tramos de llanura del río, según el caudal de energía y materiales que recibe determinado tramo de la cuenca en distintos momentos.

Así en el río Paraguay y el Bajo Paraná o el Bajo Uruguay (como en las ciénagas del Magdalena, o el valle de inundación del Orinoco), un segmento determinado del valle de inundación puede comportarse consecutivamente como laguna (o lago) para funcionar como arroyo, consecutivamente como bañados en distintas fases hidrológicas (Neiff, 1986b, 1978; Neiff *et al.*, 1985; Di Persia y Neiff, 1986; Vásquez, 1989; Mikola y Arias, 1976 Lewis *et al.*, 1986).

La función escalonada de la variabilidad —además de desvirtuar nuestra intención de clasificar o tipificar cuerpos de agua del valle de inundación de estos ríos dado su nivel de fluctuación— nos lleva a analizar un mismo sitio de valle de inundación, con instrumental, metodología de muestreo, secuencias y descriptores de cambio necesariamente diferentes, cuando nuestro período de análisis comprende un rango de fluctuación que comprende desde aguas bajas hasta el final de una gran creciente del

río (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Frutos y Martínez, 1988; Martínez, com. pers.; Patiño, com. pers.).

La función escalonada del sistema fluvial —como se dijo— permite asumir que las magnitudes de oxígeno disuelto, de nutrientes y de las variables que condicionan el stock, sean diferentes en un mismo sitio que se comporta sucesivamente como laguna, arroyo y bañado (Neiff, 1978).

La ESTABILIDAD en el concepto de los ecólogos que trabajan con sistemas de baja variabilidad (bosques, lagos, arrecifes de coral) es entendida como “persistencia” (Margalef, 1974) —capacidad de mantener el equilibrio—, condición ésta muy usada por los que se ocupan de dinámica de poblaciones de baja tasa de renovación. Para ellos estabilidad es sinónimo de baja variabilidad. Este concepto no es original de los ecólogos, ya que lo utilizan también los economistas, electricistas, y aun la generalidad de la gente.

Este tipo de estabilidad ocurre cuando el sistema es pulsado por estímulos que afectan una curva isodinámica de variación (Fig. 2a), tal el caso del vector climático que permite la existencia de la selva tropical lluviosa. En estos sistemas se dan numerosos mecanismos de *feed-back* entre el subsistema biótico y el entorno físico-químico que mantienen la estabilidad (Sioli, 1975a).

Esta condición es infrecuente en ríos como el Paraná, dado que existe un amplio rango de fluctuación de hidrométrica y de materiales que se produce con desigual gradualidad en el tiempo (Fig. 2b), y es por eso que aquí la estabilidad no es “capacidad de mantener un estado”, sino CAPACIDAD DE RETOMAR UN ESTADO O REORGANIZAR UNA ESTRUCTURA LUEGO QUE DEJA DE ACCIONAR UN ESTÍMULO. En otras palabras, puede considerarse estable un sistema (o subsistema) con alta capacidad de respuesta a los pulsos hidrosedimentológicos (“resistencia”).

Este tipo de estabilidad (May, 1975, 1976) permite explicar mejor la dinámica del Paraná y otros ríos que son controlados primariamente por variables de energía mecánica y materia inorgánica antes que por las interacciones bióticas con el medio, como en el caso analizado por Sioli (*op. cit.*). A diferencia de aquéllos, estos ríos soportan un número más bajo de poblaciones, aunque los individuos tienen una alta adaptabilidad o euritipia (Neiff, 1986b), lo cual se comprueba a través de tablas de afinidad cenótica para las diferentes colectivida-

des que habitan una transección del río y su valle, acusando generalmente una gran amplitud en la distribución de las poblaciones (Neiff, 1978; Poi de Neiff y Bruquetas, 1989).

Es conveniente aclarar el peligro que surge de la aplicación de índices de diversidad (Margalef, 1974) o de equitabilidad para luego interpretarlos según lo que ocurre en sistemas isodinámicos de variabilidad. En el río los valores de diversidad específica pueden ser muy bajos y ello no indica que el sistema esté descompensado, en tensión, o que se encuentre en una fase "inmadura" de una serie ecológica.

Posiblemente una herramienta más útil para el análisis comparativo de distintos subsistemas bióticos o colectividades (plancton, fauna de la vegetación) lo constituyan las curvas de distribución de abundancias relativas de las poblaciones realizadas en distintos puntos de la función escalonada de variabilidad (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989), complementando la información que proporcionan los índices clásicos (Frontier, 1981).

En este tipo de estabilidad del Bajo Paraná y otros ríos con planicie de inundación, se puede aceptar que la tasa de cambio es la resultante de dos componentes: la magnitud y la amplitud de los estímulos físicos y químicos que pulsán el sistema, y la capacidad del subsistema biótico de absorber los pulsos (a través de mecanismos de resistencia fisiológica, adaptaciones mediante ecotipos y fenotipos, duración del período reproductivo, regulación del número de individuos, etc.).

La capacidad de amortiguar los pulsos energéticos que recibe la cuenca por parte del subsistema biótico crece con la disminución de la pendiente (Neiff *et al.*, 1989; Neiff *et al.* en prensa). La atenuación de la velocidad de

flujo, la disminución de la carga sólida suspendida son sólo algunos ejemplos de lo expresado.

Estados recurrentes y... ¿Sucesión fluvial?

En sistemas abiertos de alta variabilidad temporal la estabilidad puede ser percibida como un complejo de acción-reacción que determina frecuentes cambios de estado que, por su magnitud, quitan validez a los valores medios de un parámetro determinado.

Sin embargo, no parece adecuado calificarlos como "LABILES" (en el sentido de Margalef, 1974), ya que no se trata de sistemas exentos de inercia. Los ríos como el Paraná y sus subsistemas componentes pueden intuirse mejor como SISTEMAS ELASTICOS, aludiendo a su capacidad de retomar su estado luego de situaciones de *stress* hidro-sedimentológico.

Estos cambios son pulsos u originados en buena medida por la relación de ingresos y egresos de energía y materiales en distintos tramos o en la cuenca como conjunto.

De tal manera, un pulso de creciente de un río de llanura representa un drástico cambio del habitat, por modificación de las condiciones físicas (concentración de sólidos suspendidos, permeabilidad lumínica, térmica, densidad del agua) y químicas (concentración de nutrientes, de gases disueltos, salinidad total, etc.). Esta ACCION o pulso o estímulo, ha de generar una REACCION, respuesta o —mejor aún— reorganización de la estructura y función del sistema, sustitución de algunas especies, sustitución de bioformas animales y vegetales (Neiff, 1978; Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Frutos y Martínez, 1988; García de Emiliani y Anselmi de Manavella, 1983). Puede haber reordenamientos del

paisaje que dependen de la magnitud de los pulsos (Patiño, com. pers.; Neiff *et al.*, 1985), pero en gran medida de la amplitud, plasticidad ecológica o EURITIPIA de los organismos.

Estas modificaciones periódicas en el caudal de energía y materia que atraviesa el macrosistema fluvial se manifiestan entonces en cambios de la estructura biótica que representan MECANISMOS DE COMPENSACION.

A su vez, estos mecanismos (modificación del tipo y velocidad del escurrimiento, cambios en la disponibilidad de nutrientes y oxígeno disuelto, etc.) generarán una modulación del estímulo original, configurando variados *feed-backs*.

Lo expresado no cabe en un esquema simplista mediante el cual, a igual caudal de energía y materiales que fluyen por el sistema (por ejemplo, igual situación hidrométrica del río) debería esperarse igual respuesta o reestructuración biótica. Si éste fuera el caso, podrían describirse tales procesos periódicos como ritmos y configurarían situaciones altamente predecibles.

Sin embargo, en ríos de llanura con régimen hidro-sedimentológico complejo cuya cuenca tiene áreas fisiográficas muy heterogéneas, los RITMOS VERDADEROS NO EXISTEN porque rara vez dos riadas tienen el mismo origen y el agua y sedimentos pueden provenir de distintas fuentes (calidad física y química) de la misma manera que no hay dos curvas de movimiento hidrométrico que se puedan superponer, al menos en 80 años hidrológicos (Paoli, 1987) (Fig. 3).

En otro sentido, la respuesta a un estímulo equivalente (por ejemplo, a una creciente semejante a la anterior) no puede ser idéntica, dado que depende esencialmente del ESTADO PREVIO DEL SISTEMA, o la organización biótica previa a la fase de inundación (especies componentes, bioformas, estratificación,

ALTURAS HIDROMETRICAS PERIODO: 1/1/1931 - 31/12/1987

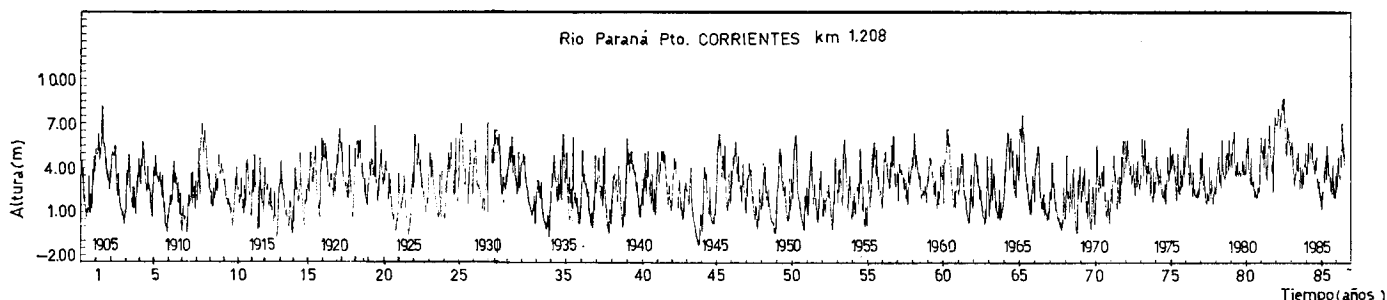


Figura 3: Curva hidrométrica del río Paraná en el Puerto de Corrientes (luego de su confluencia con el Paraguay) utilizando promedios anuales. (Tomada de: Paoli, 1987).

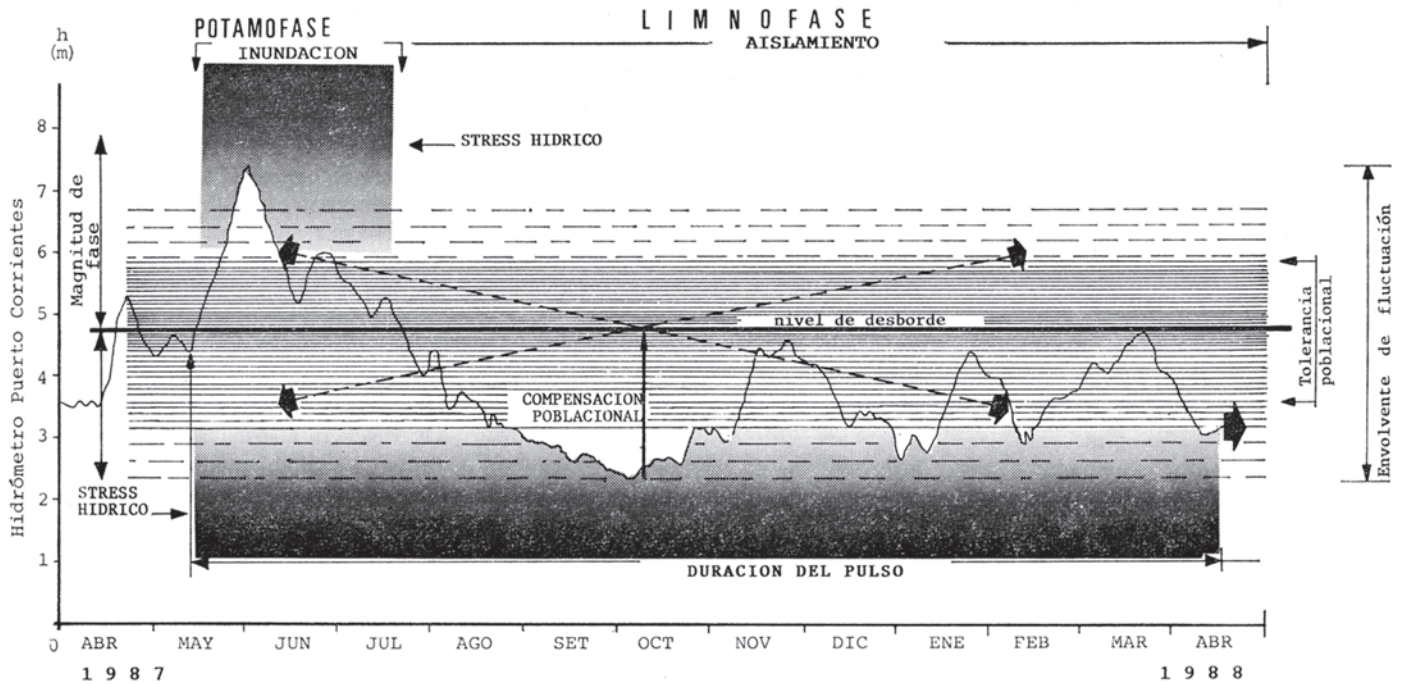


Figura 4. Esquema de pulso de inundación en un punto de la várzea (isla Chouí, Bajo Paraná, próximo a la confluencia con el Paraguay). Ver texto.

distribución de abundancias, etc.), y la condición físico-química precedente (grado de humedad en el suelo, disponibilidad de nutrientes, etc.). Un ejemplo de ello puede encontrarse en las pesquerías del Bajo Paraná (Fuentes y Quirós, 1988; Quirós y Cuch, 1989).

Con lo expresado, la dinámica fluvial de un macrosistema como el Paraná permite calificar TENDENCIAS DE AJUSTE O MECANISMOS DE COMPENSACION, que ayudan a interpretar las relaciones causa-efecto y resultan de utilidad para prever cambios.

Sin embargo, existe un nivel de aleatoriedad mucho mayor que en un ecosistema de "tipo lago" en el que la relación de flujo es insignificante en comparación con la energía y materia acumulada en el sistema.

En tanto los sistemas de tendencia cerrada tienen cambios ordenados cíclicamente, con alta recurrencia, en un río la recurrencia es generalmente mucho menor, pues depende de la recurrencia de los ecosistemas involucrados en la cuenca, además de la regularidad climática regional.

¿Podemos aplicar a los grandes ríos de la Cuenca del Plata el concepto de Pulso de inundación?

Indudablemente, los ríos con planicie de inundación están fuertemente condicionados en su estructura y

funcionamiento por el régimen pulsátil, tal como lo presentaron Junk *et al.* (1989) a través de numerosos ejemplos.

En el Bajo Paraná esta idea fue enunciada por Bonetto *et al.* (1972) y luego retomada en varias publicaciones de este autor (Bonetto, 1975, 1976, 1978 y 1986), aunque sin alcanzar el desarrollo conceptual de la propuesta de Junk *et al.* (*op. cit.*).

Parece más apropiado referirse a PULSOS DE ENERGIA Y MATERIA o simplemente "pulso" antes que a "pulso de inundación" en ríos como el Paraguay y el Paraná, ya que crecientes y bajantes conforman dos fases complementarias del pulso, en tanto ambos tienen alta capacidad reguladora (homeostática) del macrosistema fluvial (Fig. 4).

No todos los subsistemas del valle de inundación son sensibles al mismo nivel de estimulación, por lo que es fundamental conocer la recurrencia, duración, intensidad y cronología de un pulso (creciente + bajante) para que alguno o todos los subsistemas sean transformados en su estructura y función. Ello puede lograrse en oportunidades mediante medición directa, y en otras necesariamente a través de indicadores.

El ensamble de la información que proporcionan estos INDICADORES de funcionamiento permitirá una evaluación objetiva de la interacción de los subsistemas involucrados. Sin duda, la extrapolación de tendencias observa-

das en alguna de las colectividades bióticas (ejemplo, peces, invertebrados benthicos) o de los elementos (ejemplo, materia orgánica) a la totalidad del macrosistema fluvial, han generado "paradigmas" que hoy resultan muy discutibles.

En ríos como el Paraguay y el Paraná, con extensas planicies de inundación, las LIMNOFASES y POTAMOFASES, tienen características diferentes en función del gradiente topográfico y de la posición relativa respecto del (o los) canal (o canales) de escurrimiento que ocupan distintos segmentos del paisaje.

De tal manera, en los bosques de los albardones del valle, el comienzo y duración de la inundación tiene un notable desfase con los *wetlands* y lagunas. No es conveniente entonces referirse a "aguas altas", "aguas medias" y "aguas bajas" del río, porque mientras una parte del valle se encuentra con la influencia de las aguas de inundación, otros permanecen en condiciones de limnofase.

Si bien las curvas hidrométricas en distintas localidades constituyen un valioso INDICADOR de la variabilidad del río, esta información, por sí misma, no permite conocer la cantidad de días que permanecen en *stress* de anegamiento o de sequía, los distintos paisajes de la várzea inundable. Es preciso, por ello, comparar la posición topográfica de las áreas inundables fluviales con

la posición del hidrómetro de la localidad más próxima (Reboratti y Neiff, 1987; Neiff *et al.*, 1985).

Cuando la magnitud y duración de la limnofase alcanza valores extremos, los sectores más elevados del gradiente topográfico evidencian *stress* por deficiencia de agua (Fig. 4). La duración e intensidad de la perturbación biótica puede medirse en los bosques de várzea por la drástica abscisión foliar (Neiff y Poi de Neiff, 1989) y también por el registro fenológico (especialmente a través de la producción de semillas o frutos).

Un comentario semejante cabe para el efecto de la velocidad del escurrimiento desde el canal a los distintos paisajes del valle de inundación. Mientras que la faja de la várzea próxima al canal recibe el flujo del río durante gran parte de un pulso de inundación, la mayor parte del valle se comporta como un compartimiento semi-aislado luego que se compensan los niveles hidráulicos del canal y del valle. En esta condición, la calidad del agua que escurre por el canal es completamente diferente de la que ocupa el valle (contenido de materia orgánica, oxígeno disuelto, conductividad, nutrientes, sólidos suspendidos, etc.).

Por esta característica, el valle de inundación del Pantanal en el Alto Paraguay configura un "sistema de pasaje retardado" según la idea de Sioli (com. pers.).

La posición de las planicies de inundación en uno u otro tramo de la cuenca (área de captación, várzea lateral, planicie del delta, etc.) determina efectos muy diferentes en el régimen pulsátil de los ríos de la Cuenca del Plata, como lo indican las curvas de movimiento hidrométrico plurianual (Fig. 5). De tal manera, en el Bajo Paraguay se registra una mayor recurrencia de los picos de inundación de magnitud semejante, con una media de 9 años (± 3 años) para las crecientes que superan 8 m en el hidrómetro de Formosa en una centuria (Neiff *et al.*, 1985).

En la Fig. 5 se aprecia que la regularidad disminuye al tomar series cortas de tiempo. A pesar de ello, la amplitud absoluta de valores hidrométricos para ese lapso es menor que en los demás ríos del Sistema (ejemplo, el Paraná y Uruguay; ver también Fig. 6). Existe, asimismo, mayor isocronismo respecto de los otros grandes ríos del Sistema del Plata, dado que las crecientes tienen apenas un desfase de 20-30 días al considerar una localidad de la baja Cuenca del Paraguay (Fig. 5).

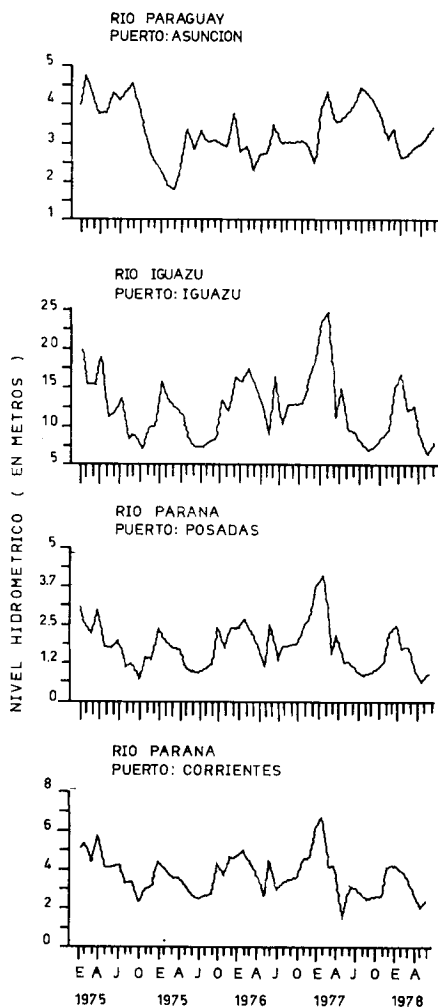


Figura 5: Curva hidrométrica mensual (1974-1978) de los ríos Paraguay (Puerto Asunción); Iguazú (Puerto Iguazú) y Paraná (Puertos Posadas y Corrientes). Ver texto.

Esta dinámica hidrológica se relaciona con dos factores esenciales: el área de captación de lluvias (*catchment rain area*) que se encuentra en un territorio climáticamente homogéneo; y segundo, existe una extensa planicie en la alta cuenca (el Gran Pantanal).

El Bajo Paraná es un río poco predecible, con bajo isocronismo, baja recurrencia de pulsos y magnitud muy variable de fases (Fig. 5; ver también Fig. 3). Ello se debe a su régimen hidrológico mixto (o complejo) y al hecho de captar agua de regiones climáticas diferentes (por estar orientado de norte a sur). En la Fig. 5 se aprecia que el río Iguazú tiene una influencia muy marcada en el Bajo Paraná, cuando se comparan crecientes y bajantes del Bajo Paraná con el Paraguay y el Iguazú.

El río Uruguay es el más irregular de los grandes ríos del Plata, por tener orientado su eje norte-sur, por

el escaso desarrollo de planicie inundable que se sitúa en el tramo final.

Los ríos como el Bermejo (Fig. 6) con su canal de escurrimiento NW-SE, y alimentados por deshielo y lluvias del sistema orográfico de los Andes, tienen mayor regularidad de pulsos, pronunciado isocronismo, y semejante amplitud de onda. La influencia andina se manifiesta en una mayor magnitud de la fluctuación. Esta tendencia podría ocurrir en el tramo bajo del Amazonas y del Orinoco (Fig. 6) según datos de Junk (1986) y de Nordin y Pérez Hernández (1989).

En las Figs. 5 y 6 se ha tomado arbitrariamente el registro 1974-1978 a efectos de presentar la variabilidad en un lapso corto (como el de la mayoría de los trabajos publicados). Esta variabilidad puede ser mayor aún si en esta serie temporal se produjeran crecientes o bajantes extraordinarias.

El régimen pulsátil como "modelador" de la estructura biótica... ¿Qué pasa con el "rejuvenecimiento"?

El rejuvenecimiento (o "reset processes") en las comunidades de ríos con valle de inundación, ha sido postulado como una consecuencia de las inundaciones que recibe el valle con diferente periodicidad e intensidad (Junk *et al.*, 1989). En el río Paraná esto fue mencionado también en trabajos de Bonetto (1975, 1976, 1986) y Bonetto *et al.* (1989).

Información producida recientemente con metodología comparable y con una secuencia de muestreo adecuada a los cambios de nivel hidrométrico del río Paraná (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989; Bechara y Andreani, 1989; Frutos y Martínez, 1988; Zalocar de Domitrovic, com. pers.), ha permitido verificar la influencia de las inundaciones en algunas comunidades bióticas. Se pudo establecer que colectividades acuáticas de algas, microfiltradores y microinvertebrados son diferencialmente sensibles a los pulsos de inundación y que algunas de ellas modifican la distribución de sus especies, abundancia y diversidad como respuesta a la DURACION y MAGNITUD de las riadas.

De acuerdo a Poi de Neiff y Bruquetas (1989) dos inundaciones de similar magnitud, aunque de distinta duración, tienen un impacto diferente sobre la abundancia y diversidad de los invertebrados de la macrofitia (Tabla 1). A su vez el efecto de una inundación varía según la posición topográfica que ocupan las lagunas respecto del

canal principal. De tal manera, sólo en lagunas cercanas al canal y generalmente con conexión más directa con el río Paraná el efecto sobre las colectividades es más rápido, manifestándose por una simplificación biótica especialmente durante crecidas extraordinarias. La disminución en densidad del plancton en estas lagunas puede ser debido a un efecto de arrastre, de dilución o al ingreso de sólidos suspendidos durante las crecidas. El efecto de dilución no ha sido cuantificado en los muestreos del río Paraná. Podría verificarse si se considera: densidad, unidad de volumen, flujo y unidad de tiempo (Pourriot *et al.*, 1982).

En lagunas más alejadas del canal principal con conexión indirecta, el ingreso de aguas del río produce un aumento en la densidad de algunas colectividades. Este efecto es más marcado si el agua de inundación acarrea detritus producto del lavado de *wetlands* cercanos que quedan retenidos entre las raíces de las praderas flotantes (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989). En estas lagunas de conexión indirecta, la densidad y número de especies del plancton aumenta durante las crecidas por el ingreso de especies litorales arrastradas desde áreas circundantes (Corrales de Jacobo y Frutos, 1985) o por una mayor oferta alimentaria por parte del fitoplancton (Frutos, 1985) (Tabla 1).

La hipótesis del rejuvenecimiento como fenómeno cíclico que volvería a valores próximos a cero al subsistema biótico (Junk *et al.*, 1989; Bonetto, 1976, 1986) no parece cumplirse en el Paraná, al menos como generalización global para la planicie de inundación. En lagunas densamente vegetadas la inundación favorece el incremento de especies, el incremento de la abundancia de peces y el alevinaje de muchas especies. Ello es consecuencia del ingreso y redistribución de los organismos y de la disponibilidad de mejores condiciones de luz y oxígeno, como consecuencia de los cambios en la vegetación.

Con el incremento del nivel del agua se produce el desborde sobre el valle del Paraná. En este momento, una baja proporción de plantas flotantes es arrastrada hacia el cauce principal en forma directa y a través de arroyos y canales secundarios. Se produce dentro del valle un reordenamiento de la vegetación, dispersándose parte de la misma a sitios ocupados por *wetlands* en época seca o al borde limitado por los bosques de galería.

En el pico de inundación, al nivelarse hidrométricamente el valle y

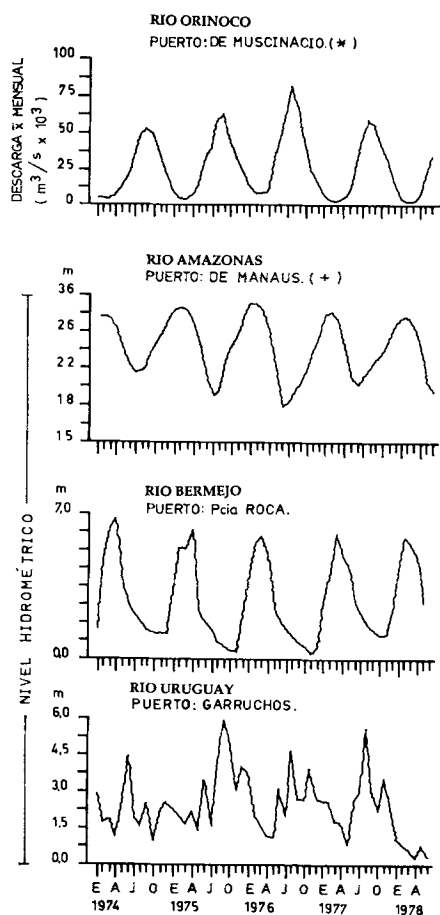


Figura 6: Curvas mensuales (1974-1978) de los ríos Orinoco (según datos de caudal: Nordin y Pérez-Hernández, 1989) e hidrométricas del Amazonas (datos de Junk, 1986) del río Bermejo (Puerto Roca) y del Uruguay (Puerto Garruchos).

el canal de escurrimiento, la circulación del agua en el valle es mínima y el flujo imperceptible. Por lo tanto, sólo vientos muy fuertes pueden sacar del valle hacia el canal principal las plantas flotantes próximas al borde de los canales de escurrimiento, aunque este efecto es muy limitado por la barrera de árboles del bosque en galería. Únicamente en inundaciones centenarias (ej. 1983) cuando el río Paraná supera los $60.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ el valle exporta entre el 30 y 50% de la vegetación flotante.

En el período de bajante (contrariamente a lo reportado por Mitchel y Thomas, 1973; Bonetto, 1975, 1976) no hay exportación de la vegetación flotante hacia el canal del río Paraná, dado que el gradiente hidráulico es muy suave y existe además el obstáculo de los bosques de galería. Por esta modalidad del funcionamiento hidrodinámico un 40% de la vegetación flotante se pierde sobre el suelo del bosque marginal y de los *wetlands* herbáceos. La pér-

dida de cobertura de las praderas flotantes es rápidamente compensada por el crecimiento de las plantas, al disponer de mayores concentraciones de nitrógeno, luego del ingreso de las aguas de inundación (Carignan, com. pers.).

El mayor aporte de vegetación flotante al canal del Bajo Paraná ingresa desde el río Paraguay. La estimación realizada durante la creciente de 1979 indicó que unas 5.500 ha de *Eichhornia* spp. ingresaron al Bajo Paraná (CECOAL, 1982). Si se compara este valor de vegetación flotante ingresado desde el Paraguay con la superficie anegable del Pantanal y Bajo Paraguay (más de 170.000 km^2) se confirma que la exportación de vegetación flotante desde el valle aluvial al canal es muy baja en la Cuenca del Plata.

La vegetación arraigada flotante (*Nymphoides indica*, *Paspalum repens*, *Victoria cruziana*, *Ludwigia peploides* y otros) tiene adaptaciones morfológicas y fisiológicas que le permiten recuperar su estructura poblacional a menos de un mes de producido el ingreso del agua de inundación (Neiff, 1975, 1978 y 1986) sin que pudiéramos documentar en los *wetlands* de los ríos Paraná, Uruguay y Paraguay procesos de rejuvenecimiento como consecuencia de las inundaciones.

En algunos bosques pluri-específicos, pluriestratificados, situados en lugares elevados de la várzea del Bajo Paraguay, pudieron cuantificarse las pérdidas por muerte de árboles causada por una inundación excepcional que cubrió el suelo con agua durante 1.000 días durante el período 1978-84 (Neiff *et al.*, 1985). Sólo 6 meses después se observó el repoblamiento de estos sitios con plántulas de especies arbóreas que colonizan como pioneras en los bancos de arena de islas de reciente formación.

Sin embargo, la situación comentada no puede relacionarse como el "rejuvenecimiento" inducido por la inundación, dado que idéntico efecto se pudo constatar en bosques talados por el hombre. Esta re-colonización (por *Salix*, *Tessaria* y otros árboles "pioneros") está relacionada con la desaparición de las limitaciones de luz en bosques pluri-específicos de várzea (debido a variadas causas), y no puede ser referido como "rejuvenecimiento" producido exclusivamente por inundaciones, aun con riadas excepcionales.

El efecto de las inundaciones sobre los bosques monoespecíficos de *Salix humboldtiana* o de *Tessaria integrifolia* que crecen en islas nuevas y

en bancos de arena del Paraná, del Paraguay y del Bermejo, es muy drástico, porque se encuentran directamente influidos por el flujo del canal principal durante las riadas.

Se pueden encontrar variados efectos que dependen fundamentalmente de la magnitud hidrométrica:

a) Las islas (por su posición, forma y tamaño) soportan procesos de acreción. Entonces el nivel del suelo crece hasta 1,5 m por acumulación de sedimentos. Los árboles, parcialmente sepultados, desarrollan raíces adventicias y redimensionan la estructura de la copa (Neiff y Reborati, 1989) PERSISTIENDO aun con pérdidas de densidad poblacional.

b) En el valle no se producen procesos notorios de acreción ni de erosión, porque la carga sólida del afluyente es muy baja (y/o partículas muy finas) y el efecto de la DURACION de las inundaciones es compensado por mecanismos especializados (Neiff y Reborati, 1989; Neiff *et al.*, 1985) como ser el desarrollo de raíces adventicias, translocación de oxígeno, reorganización del aparato fotosintetizador, períodos cortos de dormancia, entre otros.

c) En ríos como el Bermejo, los sedimentos de las costas y de los bancos son muy poco estructurados y friables, por lo que extensos sectores del valle son erosionados en bloques (Patiño, 1985) y los árboles son incorporados al canal de escurrimiento.

¿Es posible plantear la sucesión en un río con várzea?

Si el análisis de los eventos que ocurren entre la limnofase y la potamofase resulta complejo, mucho más lo es establecer TENDENCIAS DIRECCIONALES para un largo período (centurias o milenios).

Es verdad que las cuencas organizan su red de escurrimiento según una historia de procesos geológicos y fisiográficos que pueden ser reconstruidos en muchos casos. De tal manera, es factible POSTDECIR una tendencia histórica (Iriondo, 1988) pero muy difícil resulta PREDECIR con base científica la tendencia futura o sucesional de alguno de los grandes ríos, dado que tienen BAJO DETERMINISMO.

Ello se debe a que en toda su historia mantienen una alta tasa de cambio, como consecuencia de la desigual relación entre caudal y volumen. Como factor que incrementa la aleatoriedad pueden mencionarse las transformaciones antrópicas de las cuencas.

TABLA I
INFLUENCIA DE LOS PULSOS DE INUNDACION EN LIMNOTOPOS DEL VALLE DEL PARANA, SEGUN SU CONEXION CON EL CANAL DEL RIO

	CONEXION DIRECTA <i>Bañados e islas</i>		
	LIMNOFASE	POTAMOFASE	
MACROINVERTEBRADOS EN		6,4 m	8,00 m
<i>Polygonum y Panicum</i>			
Densidad	3934	473	272
Riqueza específica	40	38	13
Diversidad	3.7	4.1	2.6
(Poi de Neiff y Bruquetas, 1989)			
MACROINVERTEBRADOS EN FLOTANTES			
Densidad (m ²)	24563	5490	s/vegetac.
(Poi de Neiff y Bruquetas, 1989)			
ZOOPLANCTON			
Densidad (ind/1)	500	100	20
Riqueza específica	40	38	20
(Frutos y Martínez, 1988)			
FITOPLANCTON			
Densidad (ind/1)	7700	1000	115
(Zalocar de Domitrovic, com. pers.)			
	CONEXION INDIRECTA <i>Lagunas y madrejones</i>		
	LIMNOFASE	POTAMOFASE	
MACROINVERTEBRADOS EN FLOTANTES			
Densidad (m ²)	13108	41400	171877 28000
(Poi de Neiff y Bruquetas, 1989)			Ingreso Post ing.
BENTOS DEBAJO DE			
<i>E. crassipes</i>			
Densidad (m ²)	Despoblado	36000	11500
(Bechara y Andreani, 1989)			
BENTOS AREA LIBRE			
Densidad (m ²)	Despoblado	10000	3500
(Bechara y Andreani, 1989)			
ZOOPLANCTON			
Densidad (ind/1)	530	1200	s/dato
Riqueza específica	10	26	
(Corrales de Jacobo y Frutos, 1985)			
ZOOPLANCTON			
Densidad (ind/1)	100	600-700	s/dato
(Frutos, 1985)			
ZOOPLANCTON			
Densidad (ind/1)	136	538	35
(Martínez, com. pers.)			

La sucesión a través de la teoría de la información propuesta por Margalef, que no deja de tener el enfoque determinista de Clements, no parece explicar la dinámica de sistemas muy abiertos como el del Paraná.

El uso de términos tales como "asociaciones", "clímax", "subclímax" (Franceschi y Lewis, 1979) es cuestionable en sistemas con alta fluctuación como el río Paraná, ya que esta terminología ha sido acuñada para describir la dinámica de sistemas con muy bajo nivel de fluctuación.

En estos ríos de llanura no se produce acumulación direccional en el tiempo, a nivel de cuenca, del contenido de información y la estructura biótica presenta una gran diferencia en el patrón temporal de largo plazo al compararla con ecosistemas acuáticos de "tipo lago". Estos ríos con várzea mantienen un patrón simple de organización sustentado en baja riqueza específica, individuos muy adaptados (euritípicos) y dotados de mecanismos morfológicos, anatómicos, fisiológicos y de comportamiento que favorecen una gran CAPACIDAD DE RESPUESTA al cambio. Esta, es causa y resultado de la dinámica del sistema.

Es decir, que el patrón de dinámica del macrosistema fluvial no permite prever cambios ordenados en el tiempo. Esto no significa negar la existencia de microsucesiones en algunos segmentos y/o subsistemas del valle de inundación (islas, lagunas, charcos, vegetación flotante, plancton) como lo demuestran algunas contribuciones (Neiff y Poi de Neiff, 1978; Neiff, 1982; Poi de Neiff y Neiff, 1984; Bonetto, 1971).

En oportunidades se ha creído encontrar en el río Paraná "sucesiones longitudinales" (Bonetto, 1976; Perotti de Jorda, 1980) mediante las cuales el plancton y otras comunidades se enriquecen en especies o en contenido de clorofila o incrementan su complejidad al tomar muestras consecutivas desde las cabeceras a la desembocadura. Si bien esta situación podría acreditarse en una fase hidrológica que determinara igual estado a lo largo del curso, tal incremento no configura un cambio de acción temporal sino un patrón de distribución espacial.

En el Paraná la inclusión de discontinuidades hidrosedimentológicas sustanciales (ej. la confluencia con el Paraguay) y el pasaje del río a través de una extensa planicie inundable, determinan que tal incremento en la complejidad biótica no resulta de una tendencia sucesional, sino del aumento en la ca-

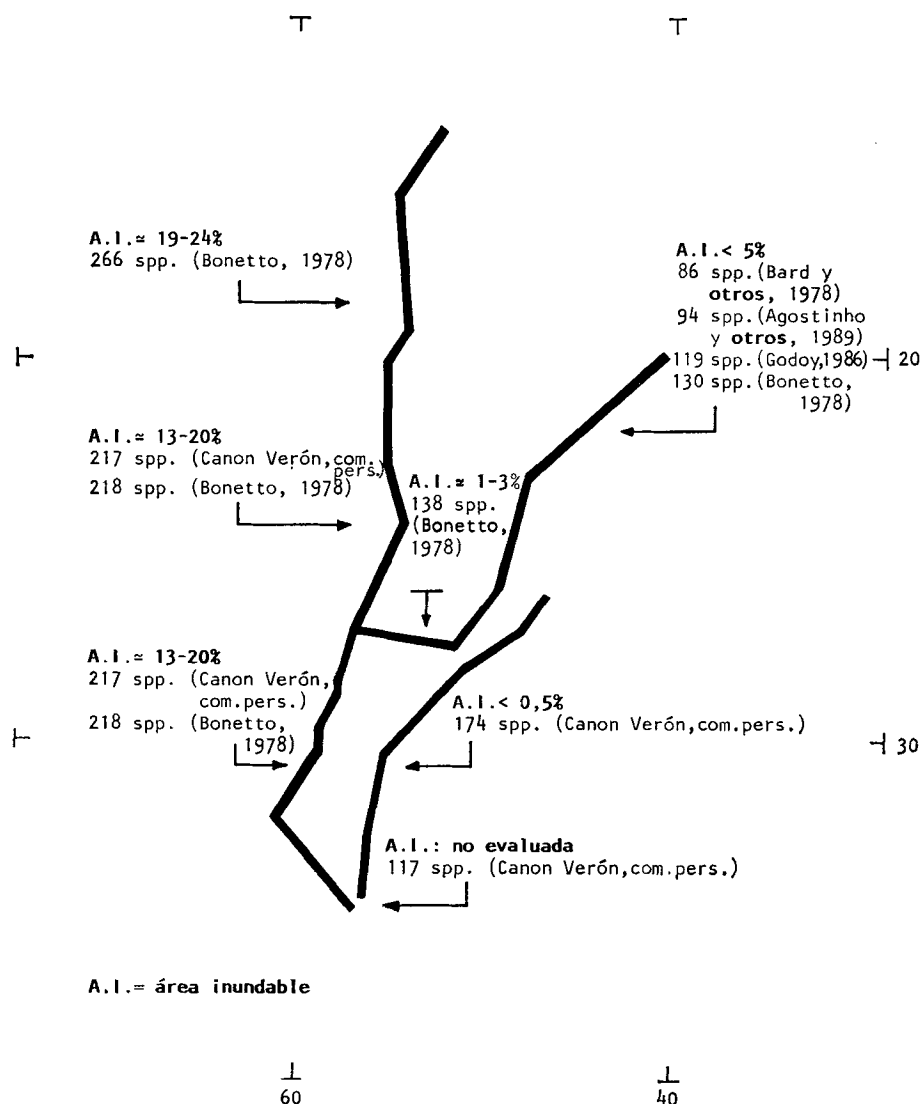


Figura 7: Riqueza específica de peces (datos de otros autores) y extensión porcentual de áreas inundables.

lidad y extensión del habitat que atraviesa el río, tal en evidencia que surge de los trabajos de José de Paggi (1984) y Neiff (en prensa).

Ríos como el Paraguay tienen mayor riqueza íctica en la alta cuenca respecto de la baja cuenca (Ringuet, 1975; Bonetto, 1978, 1986). Varias hipótesis se han formulado para explicar la riqueza de especies de peces del Alto Paraguay como por ejemplo la posición geográfica del Gran Pantanal, que podría favorecer el ingreso de especies de la Cuenca del Amazonas (Bonetto y Waiss, 1989). También podría interpretarse que la mayor riqueza de especies está influida por el mayor desarrollo de áreas anegables e inundables en la cuenca (Fig. 7). El elevado número de especies en el Bajo Paraná se relacionaría con el ingreso de información desde

la Cuenca del Paraguay, a juzgar por la mayor afinidad específica señalada por Bonetto (1978).

En estos grandes ríos de la Cuenca del Plata, las áreas inundables funcionan como atenuadoras y retardadoras de cambio, a manera de filtros para los estímulos hidrosedimentológicos que recibe el macrosistema en distintos tramos.

La abundancia de peces (Fuentes y Quirós, 1988; Quirós y Cuch, 1989; Canon Verón, com. pers.) se relaciona no sólo con la mayor oferta de habitat que ofrecen los ríos con grandes planicies de inundación, sino con la modulación que ellas ejercen sobre la dinámica hidrosedimentológica.

En el caso del Paraná y otros grandes ríos de Sudamérica, sólo se podrá obtener la información necesaria

mediante el acuerdo de los países de la cuenca. Este acuerdo ha de servir también para desarrollar estrategias de ordenamiento que aseguren el uso eficiente y prudente de los grandes ríos.

Es importante que la FLUVIOLOGIA logre impliar su marco conceptual propio, que permita al menos caracterizar patrones de estructura a distintas escalas, objetivizar las causas que regulan la estabilidad, prever, y contribuir a paliar el impacto de las transformaciones antrópicas en las cuencas.

Esto es una desiderata muy difícil para los grandes ríos de llanura sudamericanos, donde la aplicabilidad de terminologías, conceptos y metodologías producidos en la "Limnología de Lagos" requiere una fuerte revisión.

Las limitaciones en la tecnología e instrumental disponible; las deficiencias en registros prolongados de información; la falta de acuerdos efectivos que regulen los intereses de los países comprendidos en la cuenca de los grandes ríos sudamericanos y aún el escaso presupuesto que estos países dedican al conocimiento ecológico de estos grandes ríos, configuran un verdadero desafío, especialmente válido para quienes trabajamos en la Cuenca del Plata.

AGRADECIMIENTO

Deseo expresar mi deuda de gratitud a Alicia Poi, Oscar Orfeo, Carlos Patiño y Rolando Quirós, que produjeron una fecunda discusión durante la preparación del manuscrito, brindándome generosamente sus conocimientos.

De gran ayuda ha sido la revisión del manuscrito por: H. Sioli, R. L. Welcomme, R. Margalef, E. Vázquez, R. Quirós, R. Carignan y A. Schwarzbald que me han favorecido con su experiencia y han aportado ideas y valiosas sugerencias. Sin embargo, debo reconocer que no siempre me fue posible satisfacer los requerimientos de los revisores del manuscrito, dando al lector mis disculpas.

NOTA

1. J. J. Neiff. Curso de Ecología Fluvial. Universidad Federal de Sao Carlos (Brasil), agosto de 1988.

REFERENCIAS

Agostino, A. A., Lansac Toha, F. A., Magela Thomaz et al. (1989): Estudios limnológicos e ictiológicos na planície de inundação do rio Paraná nas imediações do município de Porto Rico. *Fund. Univ. Estadual de Maringá* —FINEP— Tomos I, II y III. 1.400 pp. y anexos. Maringá, Brasil.

Bard, J., H. de Oliveira, L. P. y Pinto Paiva, M. (1978): Plano de peixamento da represa de Furnas (Rio Grande). *Eletrobras*, Brasil (Rio de Janeiro). Relatório, 23 pp.

Bechara, J. A. y Andreani, N. L. (1989): El macrobentos de una laguna cubierta por *Eichhornia crassipes* en el valle de inundación del río Paraná (Argentina). *Tropical Ecology* 30 (1): 142-155.

Bonetto, A. A. (1971): Dinámica de las principales comunidades bióticas en aguas de la Cuenca del Plata y problemas relacionados. En: Mejía, R. H. y Moguilevsky, J. A. (eds.): *Recientes adelantos en biología*: 186-193.

Bonetto, A. A. (1975): Hydrologic regime of the Parana River and its influence on ecosystem. In: Hasler, A. D. (ed.): *Coupling of Land and Water Systems*. Springer-Verlag, New York: 175-198.

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, 202 pp.

Bonetto, A. A. (1978): Rasgos limnológicos del ecosistema potámico del Paraná. OEA - Ministerio de Educación del Paraguay- UNNE. Corrientes (Argentina): 17-34.

Bonetto, A. A. (1986): The Paraná River System. In: Davies, B. y Walker, K. F. (eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publ.; The Netherlands: 541-556.

Bonetto A. A. y Drago, E. C. (1968): Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis* 27 (75): 437-444.

Bonetto, A. A., Paggi, J. y Neiff, J. J. y García de Emiliani, M. O. (1972): El ecosistema de nivel fluctuante y fenómenos ecológicos conexos en el Paraná Medio y Bajo Paraná. *Resúmenes, 1ª Reunión Argentina de Ecología* (Córdoba).

Bonetto, A. A. y Waiss, I. (1989): Las grandes planicies aluviales del sistema potámico Paraná-Paraguay. Características estructurales, funcionalidad, preservación y manejo. *Actas del II Simposio Internacional sobre Llanuras*. CONAPHI-UNESCO, Buenos Aires HGLL/II 53/TRA. Buenos Aires.

Bonetto, A. A., Waiss, I. y Castello, H. P. (1989): The increasing damming of the Parana basin and its effects on the lower reaches. *Regulated Rivers* 4: 333-346.

Botkin, D. B., Janak, J. y Wallis, J. R. (1972): Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.* 60: 849-872.

Bowen, S. y Neiff, J. J. (1989): Detritivory by *Prochilodus platensis* in the río Paraná floodplain at Corrientes, Argentina: adaptations for selection and digestion increase energy intake. *Ann. Meet. of North. Amer. Benthol. Soc. Guelph, Ontario*. (En prensa).

Bowen, S., Ahlgreen, M. O. y Neiff, J. J. (1988): Diet selection by an exceptionally detritivorous fish, *Prochilodus platensis*, in the Río de la Plata System. *Annual Meeting of the Amer. Fish Soc.* Toronto. (En prensa).

CECOAL (Centro de Ecología Aplicada del Litoral), (1982): *Estudios ecológicos en el área del embalse del Paraná Medio (Cierre Norte)* Tomos I y II. Corrientes, 582 pp.

Colimbaum, P. (1980): *Introducción a la ecología*. Ed. Limusa, México, 679 pp.

Corrales de Jacobo, M. y Frutos, S. M. (1985): Estudio preliminar del zooplancton de la laguna Sirena (Corrientes, Argentina). *Physis* 43 (104): 43-48.

Curry, R. R. (1972): Rivers. A geomorphic and chemical overview. In: Oglesby, R.; Carlson, C. A. y Cann, J. A. (eds.): *River Ecology and Man*: 9-32.

Cushing, C. E., Mc Intire, C. D., Cummins, K. W., Minshall, G. W., Petersen, R. C., Sedell, J. R. y Vannote, R. L. (1983): Relationships among chemical, physical and biological indices along river continuum based on multivariate analysis. *Arch. Hydrobiol.* 98: 317-326.

Davies, B. R. y Walker, K. F. (eds.) (1986): *The ecology of river systems*. Dr. Junk Publ. 793 pp.

Depetris, P. J. y Lenardón, A. (1983): A second report on: particulate and dissolved phases in the Paraná River. *Mitt. Geol. Palaont. Inst. Univ. Hamburg*: 167-181.

Depetris, P. J. y Cascante, E. (1985): Carbon transport in the Paraná River. *Mitt. Geol. Palaont. Inst. Univ. Hamburg*: 299-304.

Depetris, C., Orfeo, O. y Neiff, J. J., en prensa: Atenuación del escurrimiento por bosques de aliso. *Rev. Cien. y Tec. del Agua*. Buenos Aires.

Di Persia, D. H. (1986): Zoobenthos of the Paraná System. Ch. 11. In: Davies B. R. y Walker, K. F. (eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publ. The Netherlands, 793 pp.

Di Persia, D. H. y Neiff, J. J. (1986): The Uruguay River System. In: Davies, B. R. y Walker, K. F. (eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publ. The Netherlands: 599-621.

Dodge, D. P. (ed.) (1989): Proceedings of the International Large River Symposium (IARS). *Canadian Spec. Publ. of Fisheries and Aquatic Sci.* 106, 629 pp.

Drago, E. C. (1976): Origen y clasificación de ambientes leníticos en llanuras aluviales. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* (Santa Fe, Argentina) 7: 123-138.

Drago, E. C. y Amsler, M. L. (1988): Suspended sediment at a cross section of the Middle Paraná River: concentration, granulometry and influence of the main tributaries. *Sediment Budgets* (Proc. of the Porto Alegre Symp.), IAHS Publ. 174: 381-396.

Durry, W. H. y Nisbet, I. C. T. (1973): Succession. *J. Arnold Arbor. Harvard Univ.* 54.

Franceschi, E. y Lewis, J. P. (1979): Notas sobre la vegetación del valle santafecino del río Paraná (República Argentina). *Ecosur* 6 (11): 55-82.

Frontier, S. (1981): Recuentos y análisis de datos. En: Boltovskoy, D. (ed.): *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con zooplancton marino*. Publ. Esp. del INIDEP, Mar del Plata: 169-188.

- Frutos, S. M. (1985): Zooplankton de la laguna Turbia en la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay. *Resúmenes, 53ª Reunión de Comunicaciones de la Asoc. Cienc. Nat. Litoral*.
- Frutos, S. M. y Martínez, C. C. (1988): Zooplankton de lagunas inundadas a la confluencia del Paraná et du Paraguay. *2ième Conférence Internationale des Limnologues d'expression française*, CILEF, Au. sois, France.
- Fuentes, C. M. y Quirós, R. (1988): Variación de la composición de la captura de peces en el río Paraná durante el período 1941-1984. *Informe Técnico Nº 6* ISSN-0326-8559, INIDEP, Buenos Aires, 78 pp. y figs.
- Godoy, M. P. de (1986): Peixes e pesca do rio Paraná. Area do futuro reservatório da usina hidroelétrica Ilha Grande. *Eletrosul, Brasil* (Florianópolis), 148 pp.
- García de Emiliani, M. O. y Anselmi de Manavella, M. I. (1983): Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante. II. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 14 (2): 217-237.
- Gleason, H. A. (1917): The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 44: 463-481.
- Grimme, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, 222 pp.
- Hamilton, S. y Lewis, W. M. (1987): Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco river floodplain, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1277-1290.
- Horton, R. E. (1945): Erosional development of streams and their drainage basins. *Bull. Geol. Soc. Am.* (56): 275-370.
- Hutchinson, G. E. (1957): *A Treatise on Limnology*. Vol. I: *Geography, physics and chemistry*. Wiley, New York, 1015 pp.
- Hynes, H. B. (1970): *The Ecology of Running Waters*. Liverpool Univ. Press, 555 pp.
- Illes, J. y Botosaneanu, L. (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique d'eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 12: 1-57.
- Iriondo, M. H. (1988): A comparison between the Amazon and Paraná river systems. *Mitt. Geol. Palaont.* Inst. Univ. Hamburg: SCOP6UNEP: 77-92.
- José de Paggi, S. B. (1984): Distribución estacional del zooplankton. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 15: 135-155.
- Junk, W. J. (1973): Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadow" (*Paspalo-Echinocloetum*) on the Middle Amazon. II. Aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana* 4: 9-102.
- Junk, W. J. (1986): Aquatic plants of the Amazon systems. In: Davies, B. R. y Walker, K. F. (eds.): *The Ecology of River Systems* Dr. Junk Publ. The Netherlands: 319-338.
- Junk, W. J., Bailey, P. B. y Sparks, R. E. (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D. P. (ed.): *Proc. of the Internat. Large River Symp.* Can. Spec. Pbl. Fish. Aquat. Sci. 106: 110-127.
- Lewis, J. P. y Franceschi, E. A. (1979): Nota sobre la dinámica de la vegetación del valle del río Paraná. *Ecosur* 6: 145-163.
- Lewis, W. M., Saunders, J. F., Levines, S. A. y Weibezahn, F. (1986): Organic carbon in the Caura river, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* 31:635-656.
- Margalef, R. (1974): *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, 906 pp.
- Margalef, R. (1983): *Limnología*. Ed. Omega, Barcelona, 1010 pp.
- May, R. M. (1975): Stability in ecosystems; some comments. In: Van Dobben, W. H. y Lowe-McConnell, R. H. (eds.): *Unifying concepts in ecology*: 161-168.
- May, R. M. (1976): Patterns in multi-species communities. In: May, R. M. (ed.): *Theoretical Ecology*. Saunders, Philadelphia: 142-162.
- Mc Naughton, S. J. y Wolf, L. L. (1984): *Ecología General*. Ed. Omega, Barcelona, 713 pp.
- Miall, A. D. (1982): Analysis of fluvial depositional systems. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Educ. Course Note. Serie* 20, 75 pp.
- Mikola, H. y Arias, P. A. (1976): Evaluación preliminar de la limnología y de las poblaciones de peces en el sistema del canal del Dique. I: *Limnología. Proy. Pesca Cont.* INDERENA-FAO, 65 pp. Colombia.
- Minshall, G. W., Petersen, R. C., Cummins, K. W., Bott, T. L., Sedell, J. R., Cushing, C. E. y Vannote, R. L. (1983): Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecol. Monogr.* 53: 1-25.
- Mitchel, D. S. y Thomas, P. A. (1973): Ecology of water weeds in the neotropics. UNESCO. *Technical papers in Hydrology Nº* 12: 7-50.
- Mordukhai-Boltovskoy, D. (ed.) (1979): *The river Volga and its life*. Dr. Junk Publ. The Hague, Netherlands, 473 pp.
- Morello, J. H. (1984): *Perfil ecológico de Sudamérica*. Inst. de Cooperación Iberoamericana (Barcelona), 93 pp.
- Mousinho de Meis, M. R. y Tundisi, J. G. (1986): Geomorphological processes as a basin for lake typology. The Middle Rio Doce lake system. *An. Acad. Brasil. Cienc.* 58 (1): 103-120.
- Neiff, J. J. (1975): Fluctuaciones anuales en la composición fitocenótica y biomasa de la hidrofobia en lagunas isleñas del Paraná Medio. *Ecosur* 2: 153-183.
- Neiff, J. J. (1978): Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis (B)* 38: 41-53.
- Neiff, J. J. (1981): Panorama ecológico de los cuerpos de agua del nordeste argentino. *Simposia, VI Jornadas Argentinas de Zoológica* (La Plata, Argentina): 115-151.
- Neiff, J. J. (1982): Esquema sucesional de la vegetación en islas flotantes del Chaco Argentino. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 21: 325-341.
- Neiff, J. J. (1986a): Sinopsis ecológica y estado actual del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 1: 5-35.
- Neiff, J. J. (1986b): Aquatic plants of the Paraná System. In: Davies, B. R. y Walker, K. F. (eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publisher, The Netherlands: 557-571.
- Neiff, J. J. (1986c): Aspectos metodológicos y conceptuales para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 1: 1-4.
- Neiff, J. J., en prensa: Aspects of the primary productivity of the Lower Parana and Paraguay Rivers. *Acta Limnológica Brasiliensis, Vol.* 3.
- Neiff, J. J., Patiño, C. A. y Martiarena, N. R. (1989): Atenuación del escurrimiento fluvial por la vegetación del Bajo Paraguay durante las inundaciones. *Actas del Seminario Internac. sobre Hidrología de Grandes Llanuras*. UNESCO-CONAPHI, Buenos Aires.
- Neiff, J. J., Orfeo, O. y Depettris, C. A., en prensa: Flujo de materia orgánica en un río del Chaco Oriental (Argentina). *Actas del II Seminario Internacional de Grandes Llanuras*; CONAPHI-UNESCO, Buenos Aires.
- Neiff, J. J. y Poi de Neiff, A. (1978): Estudios sucesionales en los camalotales chaqueños y su fauna asociada. I: Etapa seral *Pistia stratiotes-Eichhornia crassipes*. *Physis* 37: 29-39.
- Neiff, J. J. y Poi de Neiff, A., en prensa: Fine litterfall, leaf decomposition and colonization litter of *Tessaria integrifolia* in the Parana River. *Hydrobiologia*.
- Neiff, J. J. y Reboratti, H. J. (1989): Estructura y dinámica de bosques de *Tessaria integrifolia*. II. Análisis de crecimiento y productividad. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 26 (1-2): 39-43.
- Neiff, J. J., Reboratti, H. J., Gorleri, M. C. y Basualdo, M. (1985): Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del Bajo Paraguay. *Bol. Com. Espec. Río Bermejo*. Cámara de Diputados de la Nación (Buenos Aires) 4: 13-30.

- Nordin, C. F. y Pérez Hernández, D. (1989): Sand waves, bars and wind-blown sands of the Rio Orinoco. Venezuela and Colombia. *U.S. Geol. Surv. Water-supply paper 2326*: 74 pp.
- Novoa, D. (1989): The multispecies fisheries of the Orinoco River: development present status and management strategies. In: Dodge, D. P. (ed.): *Proc. of the Internat. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 422-428.
- Odum, H. T. (1983): *Systems Ecology*. John Wiley, New York, 644 pp.
- Oglesby, R. T., Carlson, C. A. y Mc Cann, J. A. (eds.) (1972): *River Ecology and Man*. Academic Press, New York, London.
- Paoli, C. (1987): Control y protección de crecidas. Análisis probabilístico y perfiles de niveles máximos. *Publ. Tec. INCYTH, Santa Fe*. 20 pp. y lám.
- Patiño, C. A. (1985): Sinopsis geomorfológica de los alisales de *Tessaria integrifolia* en la baja cuenca del Bermejo y del Paraguay. En: Neiff, J. J. (ed.). *El aliso de río (Tessaria integrifolia): bases para el manejo ecológico y aprovechamiento*. FAO-ICP/ARG 4401/E. Buenos Aires.
- Patiño, C. A. y Orfeo, O. (1986): Aproximación al conocimiento del proceso de erosión del suelo en el Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical 1*: 47-59.
- Pennak, R. W. (1971): Para una clasificación de habitats lóticos. *Hydrobiología 38 (2)*: 321-334 (traduc. ANALI).
- Perotti de Jorda, N. (1980): Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná Medio: pigmentos y productividad primaria de ambientes lóticos. *Ecología 4*: 55-61.
- Poi de Neiff, A. y Bruquetas, Y. (1989): Efecto de las crecidas sobre las poblaciones de invertebrados que habitan macrófitas emergentes en islas del río Paraná. *Revue d'Hydrobiol. Trop.* 22 (1): 13-20.
- Poi de Neiff, A. y Neiff, J. J. (1984): Dinámica de la vegetación acuática flotante y su fauna en charcos temporarios del Sudeste del Chaco (Argentina). *Physis (Bs. Aires)* 42 (103): 53-67.
- Poi de Neiff, A. y Neiff, J. J. (1988): Decomposition of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in a pond of Paraná river valley and colonization by invertebrates. *Trop. Ecol.* 29 (2): 79-85.
- Poi de Neiff, A. y Neiff, J. J. (1989): Dry weight loss and colonization by invertebrates of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic conditions. *Tropical Ecology 30 (2)*: 1-12.
- Popolizio, E. (1983): Los sistemas de escurrimiento de las llanuras del NEA como expresión del sistema geomórfico. *Col. Intern. Hidrol. Grandes Llanuras* (UNESCO-CONA-PTI). *Actas, III*: 1349-1419. Buenos Aires.
- Pourriot, R., Benest, C., Champ, P. y Rougier, C. (1982): Influence de quelques facteurs du milieu sur la composition et la dynamique saisonnière du zooplancton de la Loire. *Acta Oecologica 3*: 353-371.
- Quirós, R. y Baigun, C. (1985): Fish abundance related to organic matter in the Plata river basin, South America. *Transact. of the Amer. Fisheries Soc.* 114: 377-387.
- Quirós, R. y Cuch, S. (1989): The fisheries and limnology of the Lower Plata basin. In: Dodge, D. P. (ed.): *Proc. of the Internat. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 429-443.
- Rai, H. y Hill, G. (1984): Primary production in the Amazonian aquatic ecosystems. In: Sioli, H. (ed.): *The Amazon. Limnology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. Junk Publ. The Hague: 311-335.
- Reboratti, H. J. y Neiff, J. J. (1987): Distribución de los alisales de *Tessaria integrifolia* (Ruiz et Pavon) en los grandes ríos de la Cuenca del Plata. *Rev. Soc. Arg. Bot.* 25 (1-2): 25-42.
- Reiss, F. (1977): The benthic zoocenoses of Central Amazon Varzea lakes and their adaptations to the annual water level fluctuations. *Geo. Eco. Trop.* 1 (2): 65-75.
- Ringuet, R. A. (1975): Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sud. *Ecosur 2 (3)*: 1-122.
- Rzoska, J. (ed.) (1976): *The Nile: biology of an ancient river*. Dr. Junk Publ. The Hague, Monogr. Biol. 20, 417 pp.
- Rzoska, J. (1978): *On the nature of rivers*. Dr. Junk Publ. 67 pp.
- Rzoska, J. y Talling, J. F. (1966): Plankton development in relation to hydrology and reservoir regime in the Blue Nile. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 16: 716-718.
- Sedell, J. R., Richey, A. y Swanson, F. J. (1989): The river continuum concept: a basis for the expected ecosystem behavior of very large rivers. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 49-59.
- Sioli, H. (1975a): Tropical rivers as expressions for their terrestrial environments. Golley, F. B. y Medina, E. (eds.): *Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New York: 275-288.
- Sioli, H. (1975b): Tropical river: The Amazon. In: Whitton, B. A. (ed.): *River Ecology*: 461-491.
- Sioli, H. (ed.) (1984): *The Amazon* (Monographiae biologicae), Vol. 56. Dr. Junk Publ. The Hague, Netherlands, 763 pp.
- Soldano, F. A. (1947): *Régimen y aprovechamiento de la red fluvial argentina. I: el río Paraná y sus tributarios*. Ed. Cimera, Buenos Aires, 277 pp.
- Statzner, B. y Higler, B. (1985): Questions and comments on the river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1038-1044.
- Strahler, A. N. (1984): *Geografía Física*. Ed. Omega, Barcelona, 767 pp.
- Tansley, A. G. (1935): The use and misuse of vegetational terms and concepts. *J. Ecol.* 16: 284-307.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. y Cushing, C. E. (1980): The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Vásquez, E. (1969): The Orinoco river: a review of hydrobiological research. *Regulated Rivers: Research & Management 3*: 381-392.
- Vegas Villarrúbia, T. y Valenti, R. (1988): A multivariate statistical classification of Venezuelan blackwater rivers. *Mitt. Geol. Palaont. Inst. Univ. Hamburg*: 51-61.
- Volohonsky, H. (1986): Ecosystem's memory in the context of structural dynamics. *Ecol. Modelling 33*: 59-75.
- Ward, J. V. y Stanford, J. A. (1979): *The Ecology of Regulated Streams*. Plenus Press-New York, 398 pp.
- Weaver, J. E. y Clements, F. E. (1938): *Plant Ecology*. Mc Graw-Hill Book Co. London. 2º Ed. 601 pp.
- Welcomme, R. L. (1975): The fisheries ecology of african floodplains. *CIFA Tech. Pap.* (3): 51 pp.
- Welcomme, R. L. (1979): *Fisheries Ecology of Floodplain Rivers*. Logman, London, 317 pp.
- Welcomme, R. L. (1983): River Basins. *FAO Tech. Pap.* 202, Rome: 60 pp.
- Welcomme, R. L. (1985): River fisheries. *FAO Fisheries Tech. Paper* 262, Rome: 330 pp.
- Welcomme, R. L., Ryder, R. A. y Sedell, J. A. (1989): Dynamics of fish assemblages in river systems. A synthesis. In: Dodge, D. P. (ed.): *Proc. of the Internat. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 569-577.
- Whitton, B. A. (ed.) (1975): *River Ecology*. University of California Press, 725 pp.