



Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo xx

Natalia B. Biani ^{1y2}, José L. Vesprini ³ y Darién E. Prado ¹

1 Cátedra de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, C.C. N° 14, S2125ZAA Zavalla, Prov. Santa Fe, Argentina. email: dprado@fcagr.unr.edu.ar

2 Dirección actual: School of Biological Sciences, College of Natural Sciences, University of Texas at Austin, Austin (Tx), USA.

3 Cátedra de Biología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, C.C. N° 14, S2125ZAA Zavalla, Prov. Santa Fe, Argentina.

Resumen

En el cuadro fitogeográfico sudamericano se ha aplicado el término Gran Chaco a una vasta extensión de vegetación consistente en bosques xerofíticos y espinosos densos, abiertos y hasta sabanas, generalmente dominados por especies del género *Schinopsis*. En los últimos tiempos su posición fitogeográfica ha recibido profundos desafíos, mientras que recientemente se están generando numerosos estudios ecológicos. Aunque la base de conocimientos florísticos, de diversidad y dinámica se incrementa, ésta es aún fragmentaria y demasiado concentrada regionalmente. Por ejemplo, conocemos mucho mejor la ecología del reclutamiento de juveniles en los 'quebrachales' que la composición florística de algunos bosques a pocos kilómetros de los anteriores, donde se ha identificado una nueva unidad de vegetación. Ciertos aspectos de economía ecológica y del proceso de colonización han recibido contribuciones muy recientes. Mientras que la fisiología de sus especies es virtualmente desconocida, los aportes sobre biología reproductiva ofrecen una nueva visión sobre estos ecosistemas. Existe una revisión de todo lo conocido hasta 1990 sobre el Gran Chaco, pero resulta obvio que los estudios sobre estos bosques y sus especies han tenido un importante impulso y desarrollo en la última década del siglo XX, por lo que dicha revisión ha sido superada rápidamente. Por otra parte, urge que se complete la flora regional chaqueña.

Introducción

En el cuadro fitogeográfico sudamericano se ha aplicado el término Chaco o Gran Chaco a la vasta extensión de vegetación que cubre la planicie centro-norte de Argentina, oeste del Paraguay (Fig 1) y sureste de Bolivia, ocupando alrededor de 800.000 km² (Hueck, 1972). El Gran Chaco es una de las pocas áreas del mundo en que la transición de los trópicos a las zonas templadas no consiste en un desierto sino en bosques semiáridos y sabanas (Morello, 1967; Morello y Adámoli, 1968).

Hasta fines de la década del 80 el concepto prevaleciente en Argentina de la provincia fitogeográfica del Chaco fue aquél de Morello y Adámoli (1968, 1974), Cabrera (1976) y Cabrera y Willink (1980), el cual no había variado sustancialmente desde los trabajos liminares de la primera mitad del siglo XX (Hauman, 1931; Kanter, 1936; Parodi, 1945). Esta idea superpone la visión del Chaco como una región geográfica integral sobre la unidad fitogeográfica, pero este hecho fue ignorado por casi un siglo y destacado sólo por Castellanos y Pérez Moreau (1944). Así, esta noción del Chaco en sentido amplio comprendía desde los bosques cercanos al Río Paraná en el este hasta el Chaco Serrano en el oeste, e incluía en algunos casos hasta el bosque de 'palo blanco' (*Calycophyllum multiflorum*) del noroeste argentino (hoy excluidos del Chaco).

Es recién al comienzo de la década del 90 que esta concepción recibe sus primeros desafíos formales (Prado, 1991, 1993a), con un tratamiento más detallado unidad por unidad de vegetación y con un estudio florístico comparativo entre ellas y con otras ajenas a la región, para así establecer sobre bases más sólidas la pertenencia o exclusión de cada tipo de bosque al Chaco *sensu stricto* (Prado, 1993b). Sin embargo, y a los fines específicos de esta revisión, particularmente por tratarse de una virtual continuación de otra anterior (Prado, 1993a), mantendremos la visión más convencional sobre el Gran Chaco, subdividiéndolo en aquellos grandes sectores ya establecidos en la literatura: Chaco Serrano, Chaco Árido y Occidental (cuyos límites y diferenciación son extremadamente ambiguos), y finalmente el Chaco Oriental. Hasta la fecha, los mapas de Morello y Adámoli proveen el sistema de subdivisiones fitogeográficas más ajustado a la variación ambiental y florística de la región chaqueña (Morello y Adámoli, 1968) como de la provincia política del Chaco (Morello y Adámoli, 1973, 1974).

La vegetación del Chaco consiste fundamentalmente de bosques xerofíticos y espinosos densos, abiertos y hasta sabanas (Fig. 2), dominados por especies arbóreas del género *Schinopsis*, conocidas como

‘quebrachos’, frecuentemente acompañadas por *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bulnesia sarmientoi*, y diversas especies de los géneros *Prosopis* y *Acacia* ([Morello y Adámoli](#), 1968, 1974). Los bosques de las planicies más húmedas del este, frecuentemente sometidas a largos períodos de anegamiento, consisten a veces en formaciones casi monoespecíficas del único



Fig 1: Bosque chaqueño con *Ceiba chodatii* y *Stetsonia coryne* entre Filadelfia y Loma Plata, Dto Boquerón, Paraguay.

miembro del género *Schinopsis* con hojas simples, *S. balansae*; sin embargo, esta valiosa especie normalmente no forma parte de aquellas comunidades de mayor riqueza florística del sector oriental del Chaco. Las planicies más secas del centro y oeste del Chaco consisten de bosques usualmente dominados por *Schinopsis quebracho-colorado*, con hojas compuestas imparipinnadas de numerosos folíolos lanceolados. Mientras tanto, el piso inferior de vegetación boscosa de las Sierras Pampeanas consiste, entre otras, de comunidades dominadas por *S. haenkeana* ([Sayago](#), 1969), con hojas similares a las anteriores pero con folíolos más bien ovados u ovado-lanceolados. Existen además varias comunidades leñosas azonales que muestran una fuerte dominancia de una única especie, e incluso tienden a ser monoespecíficas, tales como: a) ‘algarrobales’ de *Prosopis* spp. ([Lewis y Pire](#), 1981), también llamados ‘raleras’ ([Morello y Adámoli](#), 1974); b) ‘cardonales’ de *Stetsonia coryne* (Fig 3) ([Sayago](#), 1969; [Adámoli et al.](#), 1972; [Lewis y Pire](#), 1981); c) ‘palmares’ de *Copernicia alba* ([Morello y Saravia Toledo](#), 1959a; [Ragonese y Castiglioni](#), 1970; [Lewis y](#)

[Pire](#), 1981); y d) ‘vinalares’ de *Prosopis ruscifolia* ([Morello et al.](#), 1971). [Prado](#) (1993a) realizó una revisión de todo lo conocido hasta ese momento (aprox. 1990) sobre el Gran Chaco, pero parece hoy que los estudios sobre los bosques chaqueños y sus especies han tenido un importante impulso y desarrollo en los últimos 10 años y aquella revisión pretendidamente exhaustiva ha sido superada rápidamente.

La estructura geomorfológica y geológica del Chaco, y los diversos gradientes climáticos y edafológicos que lo cruzan de este a oeste, fueron descritos y revisados anteriormente ([Prado](#), 1993a). No obstante deben destacarse algunos trabajos muy relevantes; por ejemplo, [Mazzarino et al.](#) (1991a y b) estudiaron los factores que afectan la dinámica del nitrógeno en suelos del Chaco Árido. Es probablemente de una gran trascendencia el estudio de [Iriundo y García](#) (1993), quienes describen las variaciones climáticas sufridas por la llanura Chaco-Pampeana en los últimos 18.000 años. Estas oscilaciones habrían ejercido un profundo efecto sobre la composición florística y estructura de los bosques secos estacionales deciduos y semideciduos que circundan al Chaco argentino (algunos de los cuales estuvieron fitogeográficamente asimilados al Chaco por [Cabrera](#), 1976). El llamado ‘Arco Pleistocénico Residual de Sud América’ propuesto por [Prado y Gibbs](#) (1993), parece ajustarse muy particularmente al modelo de oscilaciones climáticas propuesto por [Iriundo y García](#) (op.cit.). La contribución de estos últimos autores no sólo permite mejorar la comprensión del bosque chaqueño actual en función de su pasado y de la distribución geográfica de sus especies, sino además postular escenarios hipotéticos ante posibles cambios climáticos globales.

[Álvarez y Lavado](#) (1998), por su parte, postulan que dicho cambio climático tendría efectos más profundos sobre el nivel de Carbono orgánico de los suelos pampeanos que sobre los chaqueños, pues a igualdad de incremento de temperatura (2,5-5°C, según [Burgos et al.](#), 1991) los efectos en el ecosistema chaqueño serían menos pronunciados. Basándose en la tasa teórica de formación

de arcillas [Álvarez y Lavado](#) (1998) establecen además una edad no mayor a 10.000 años para nuestros suelos chaco-pampeanos, lo cual concuerda cronológicamente en general con una transición desde una etapa climática fría y seca a otra subtropical y húmeda (con pedogénesis y dinamismo fluvial activos) postulada por [Iriondo y García](#) (1993).

El fuego, como parte del medio físico, tiene un gran impacto tanto sobre la vegetación como sobre el suelo, aunque lógicamente deja sentir su efecto predominantemente sobre la vegetación herbácea antes que sobre la leñosa. Con respecto a este último tipo de vegetación, los bosques deciduos y marcadamente estacionales (v.g. el Chaco) pueden ser los más afectados, aunque los incendios propagados por copas son relativamente excepcionales ([Adámoli](#), 1993) y se concentran básicamente en el estrato herbáceo. La región chaqueña presenta una marcada diferencia sectorial en la cantidad y modalidad de incendios (fundamentalmente de pastizales): en el Chaco Oriental éstos son aleatorios y ocurren en alto número, mientras en el Chaco Árido y Occidental son relativamente escasos y siguen un modelo contagioso condicionado por la dirección de los desecantes vientos del Norte ([Adámoli](#), 1993). Es posible entonces que la incidencia más marcada del fuego en los bosques del Chaco argentino consista en la restricción del reclutamiento de leñosas juveniles entre aquellas especies más tolerantes ([Adámoli](#), 1993).

Ciertos aspectos de economía ecológica y del proceso de colonización del Chaco han recibido contribuciones muy recientes. Se ha demostrado que el deterioro de los recursos naturales y de las condiciones de vida de la población indican que la interacción bosque-ganadería y la economía ecológica del sistema son poco entendidas o no se las toma adecuadamente en cuenta. En este sentido, [Costanza y Neuman](#) (1993, 1997) desarrollan una metodología para simular, evaluar y optimizar emprendimientos rurales ecológicamente sustentables pero a la vez económicamente rentables en el Chaco Oriental. [Bitloch y Sormani](#) (1997) historian el

proceso de colonización y explotación forestal en el Chaco Oriental a partir del siglo XIX y hasta la década del 50, cuando cierran las fábricas de tanino y comienza una nueva etapa de explotación rural en la región: extracción destructiva de postes, leña y madera (fundamentalmente para la producción de carbón de leña), conjuntamente con ganadería extensiva y extremadamente ineficiente.

Diversidad, estructura y dinámica de los bosques chaqueños

Chaco Oriental

El sector oriental del Gran Chaco argentino es probablemente el que ofrece mayores dificultades para su comprensión, tanto desde el punto de vista de su vegetación, fitogeografía como su ecología, debido a su notable heterogeneidad ambiental. Sometido en general a un clima subtropical húmedo, sufre ciclos de anegamiento-sequía que constituyen la clave racional para la comprensión de la dinámica de su vegetación. La elevada heterogeneidad del Chaco Oriental puede ser interpretada como la respuesta de la vegetación a las intensas precipitaciones en un área de escasa energía de drenaje (y el consecuente hidromorfismo de los suelos), sumada a la ocurrencia de déficits hídricos no siempre previsible. A pesar de la aparente homogeneidad geológica y de relieve, en pequeñas extensiones coexisten desde bosques y selvas hidrófilas constituidos por especies del Dominio Amazónico (*sensu* [Cabrera y Willink](#), 1980), hasta sabanas y arbustales achaparrados espinosos con características xerofíticas conformados por especies de linaje chaqueño ([Prado](#), 1993a; [Placci](#), 1995).

[Sennhauser](#) (1991) estudió la dinámica de 'Bosques en Galería' en la cuenca inferior del Río Bermejo, que sufre intensas migraciones de cauce e inundaciones, a diferentes escalas espacio-temporales. Localmente las crecientes son impredecibles, afirma esta autora, produciendo cambios florísticos complejos que posibilitarían al sistema recobrar su estructura una vez que la alteración haya cesado, lo que daría a estos ecosistemas la característica de ser resilientes. Sin embargo, dado que

el tiempo necesario para la regeneración de la comunidad suele ser mayor que el período entre dos migraciones de curso, sería muy difícil entonces que el sistema alcance su estabilidad. Consecuentemente, a esta escala de análisis, estos bosques parecerían ser **resilientes e inestables** al mismo tiempo ([Sennhauser](#), 1991, p.13). Regionalmente las migraciones son consideradas como un fenómeno regular y permanente (altamente predecible) y constituyen parte de la dinámica interna del sistema, responsables de la elevada heterogeneidad espacial. El agua proveniente de cursos alóctonos es la principal ruta de reclutamiento de las especies que constituyen los Bosques en Galería, dado que transporta semillas, frutos y plantas jóvenes de linaje amazónico desde los bosques montanos de las Sierras Subandinas, ubicados en la parte superior de la cuenca. La composición florística de estos bosques está íntimamente relacionada con la estabilidad geomorfológica de los lechos de los ríos y la historia fluviodinámica de cada albardón ([Adámoli et al.](#), 1990). El modelo desarrollado por [Adámoli et al.](#) para la cuenca inferior del Río Bermejo (1990) asume que la presencia de los Bosques en Galería está asociada a un aporte extra del río. Esto en principio parecería contraponerse con los resultados de [Placci](#) para el este de Formosa (1995, ver comentarios más abajo). Sin embargo, las características topoedáficas son diferentes a este último caso, dado que el clima es algo más seco, por lo tanto los suelos presentan menor hidromorfía y mayor permeabilidad, permitiendo la infiltración de agua desde el río y el mantenimiento de comunidades edáficas más húmedas en las áreas fluviosubsidiadas.

En su tesis doctoral, [Placci](#) (1995) estudia los bosques del este de Formosa, y postula la existencia de dos tipos estructural y funcionalmente diferentes: el Bosque de Inundación (BI) por una parte, y un gradiente de bosques no inundables subdividido en tres unidades secuenciales, altamente vinculadas entre sí, llamadas Bosque de Albardón alto, Bosque de Albardón bajo y Bosque Transicional Austro-Brasileño (BAa-BAb-

BTAB). El BI está sometido a un doble pulso de inundación y sequía, dando como resultado diversidad y complejidad estructural bajas. Por el contrario, el gradiente BAa-BAb-BTAB se caracteriza por su elevada diversidad florística, alta complejidad estructural y elevada densidad de árboles de gran porte. En ese sentido el gradiente está regulado principalmente por una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil (disminución de la profundidad efectiva del suelo), una disminución en el drenaje del exceso de agua y un aumento de la influencia de los acuíferos. Todas estas variables están directamente relacionadas con la altura topográfica, y la respuesta de la vegetación se traduce en una disminución de especies de linaje paranaense y un aumento de las de linaje chaqueño. El BAa no recibe ningún aporte de agua extra desde el río que permita explicar las diferencias estructurales ni de composición florística con el BTAB; tales diferencias, concluye [Placci](#) (1995), se deben a las limitaciones en la disponibilidad hídrica que imponen las características topográficas del BTAB.

[Morello](#) (1970) considera al equivalente del BAa y del BAb como la comunidad climácica del Chaco Oriental. Sin embargo, otros autores han considerado a estos bosques como comunidades edáficas ([Ragonese y Castiglioni](#), 1970; [Lewis y Pire](#), 1981; [Prado](#), 1991), por lo que han sido descartados como miembros de la vegetación chaqueña *sensu stricto* ([Prado](#), 1993b). En cambio, según [Placci](#) (1995.), el BI es el que posee un 'tensor' más frecuente e intenso, y en el otro extremo, el BAa es el menos limitado por las características del suelo, no posee problemas de exceso hídrico y la probabilidad de déficit es apenas superior a la estimada para un bosque hipotético sin limitantes edáficas. Por lo tanto, el 'Bosque de Albardón alto' (BAa) debe ser considerado como la comunidad del Chaco Oriental húmedo más cercana al climax climático ([Placci](#), 1995., p. 137).

En una de las contribuciones más importantes de los últimos tiempos, [Lewis](#) (1991) establece la existencia de tres niveles de variación florística en los bosques del

Chaco Oriental. El primer nivel refiere a la relación lineal entre el incremento de la riqueza florística del estrato arbóreo hacia el norte, con la disminución de la latitud, el cual explica la gran variación biogeográfica de la región en su totalidad. El rango de distribución de las especies puede ser correlacionado con un gradiente geográfico de temperatura N-S, y en menor grado con un gradiente de humedad E-W. El segundo nivel de variación relaciona los tipos de comunidades y sus tipos de dominancia específica con el gradiente de elevación del terreno; para ejemplificarlo [Lewis](#) (1991.) discierne el pajonal de *Panicum prionitis* con palmares de *Copernicia alba* (Fig. 4) en el fondo de valles, hacia arriba del gradiente un cinturón de *Prosopis nigra* var *ragnesei* ('algarrobal'), luego el 'quebrachal' (Fig. 5) de *Schinopsis balansae* y en la parte más elevada el llamado 'bosque fuerte' (asimilable al Bosque Transicional Austro Brasileño de [Prado](#), 1993a y [Placci](#), 1995)



Fig 2 Algarrobal de *Prosopis nigra*, Ea El Bagual, Formosa, Argentina.

Esta distribución de comunidades sigue claramente un gradiente de humedad y salinidad correlacionado con la posición topográfica, y la riqueza de especies en el estrato arbóreo también aumenta hacia los sitios de mayor elevación. Mientras el 'algarrobal' es una comunidad muy homogénea, el 'quebrachal' y el 'bosque fuerte' tienen una gran heterogeneidad interna relacionada con la heterogeneidad de microzonas ([Lewis](#), 1991); éstos constituyen el tercer nivel de variación, de acuerdo con el microrrelieve, el grado de humedad y la presencia de poblaciones densas de Bromeliáceas,

generándose así distintos ambientes que pueden ser colonizados o no por las diferentes especies leñosas del bosque chaqueño. En particular, el microrrelieve es el resultado de la historia fisiográfica pero también de interacciones vegetación-suelo y animal-suelo (v.g.: los hormigueros de *Atta wollenwondierii*). El resultado es una alta heterogeneidad ambiental que provee nichos de regeneración o 'sitios seguros' ('safe sites') caracterizados por distintas dimensiones ([Lewis](#), 1991), entre ellas el tipo de suelo, el tamaño de los 'claros' ('gaps') y los diversos mecanismos de dispersión para las diferentes especies.



Fig . 3: Cardonal degradado de *Stetsonia coryne* en el centro del Chaco argentino; cerca de Pozo del Tigre, Formosa, Argentina.

[Lewis et al.](#) (1994) realizan un estudio de nueve sitios de lo que denominan 'Bosque denso mixto', o 'Bosque Chaqueño' según la terminología empleada en [Lewis y Pire](#) (1981). Puntualizan que no existen marcadas diferencias entre el 'bosque chaqueño' y el 'quebrachal' en el sur de la región (Cuña Boscosa Santafesina), y que ambos tipos de bosques se enriquecen hacia el norte tanto en estructura como en composición florística. *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. son bastante abundantes en el 'quebrachal' y en los rodales meridionales del 'bosque chaqueño', pero se tornan más raros en los sitios del último más al norte. Reconocen además la existencia de un bosque subtropical semideciduo de linaje paranaense-amazónico, más higrófilo, dominado por *Holocalyx balansae*, *Patagonula americana*, *Ficus luschnathiana* entre otras, ubicado en una particular posición topográfica y denominado por [Prado et al.](#) (1989) 'Bosque del Escarpe

Occidental del Río Paraná’.

Desafortunadamente [Lewis et al.](#) (1994) no proveen información geográfica sobre dónde fueron tomadas estas muestras, ni tampoco se indica a qué se refieren los valores numéricos que acompañan a cada especie censada (aunque se puede postular que se refieran a valores de IVI). Sin embargo resulta evidente, a partir de los datos proporcionados, que no se trata de un gradiente latitudinal de vegetación dentro de un mismo tipo de bosque, sino que algunos de sus sitios corresponden a ‘quebrachales’ de *S. balansae*, que prosperan sobre suelos más bajos y alcalinos, mientras que el resto a unidades del Bosque Transicional Austro-Brasileño (*sensu* [Prado](#), 1993a y b), situados en posiciones topográficas más elevadas y suelos más evolucionados. Esto se ve reforzado por sus propios análisis numéricos ([Lewis et al.](#), 1994, p. 164), en los cuales ambos grupos de sitios aparecen claramente segregados del modo que aquí se postula. Las mejores especies indicadoras de esta solución de continuidad a nivel de comunidades boscosas son: *Ruprechtia laxiflora*, *Eugenia uniflora* y *Scutia buxifolia* ([Lewis et al.](#), 1994). En resumen, se trata de dos comunidades diferentes determinadas por el tipo de suelo y la posición topográfica, y no un único tipo de bosque florísticamente empobrecido hacia el sur. Este análisis realizado aquí encuentra además fuerte apoyo en las conclusiones de [Placci](#) (1995), quien distingue sin dificultad aparente las unidades involucradas.

Uno de los bosques chaqueños mejor conocidos desde el punto de vista fitosociológico, dinámico y ecológico es la Cuña Boscosa Santafesina, ubicada dentro del Chaco Oriental. De entre las comunidades arbóreas de este sector, la mejor conocida es también la de mayor relevancia económica: el 'quebrachal' de *Schinopsis balansae*. [Lewis et al.](#) (1997) describen, esquematizan (por medio de perfiles y diagramas cartográficos) y analizan detalladamente la estructura, fisonomía y composición florística de estos bosques abiertos. La mayoría de sus especies leñosas presentan

espinas y hojas pequeñas y caducas.

La heterogeneidad espacial y la distribución de las especies leñosas del 'quebrachal' fue analizada por [Barberis et al.](#) (1998), tomando como base una subdivisión espacial del sustrato en 'microzonas' en función de su microrelieve y grado de acumulación de humedad. Los individuos presentan una distribución agrupada en suelos altos y bien drenados, hecho que les permite concluir que la heterogeneidad del suelo es el factor más importante que determina la distribución espacial de las especies.

Otras comunidades del Chaco santafesino estudiadas recientemente son los matorrales de *Allenrolfea vaginata* ([Pire y Lewis](#), 1993) y los ‘mogotes’ de 'palo azul' ([Lewis y Pire](#), 1996), arbustales dominados por *Cyclolepis genistoides*, *Tessaria dodoneaefolia* y *Lycium americanum* (erróneamente *sub L. tenuispinosum* en [Lewis y Pire](#), 1991). Ambos matorrales muestran una frecuente presencia de leñosas arbóreas como *Geoffroea decorticans*, *Prosopis kuntzei*, *Prosopis* spp., etc., y se ubican sobre montículos de origen incierto (la hipótesis de ser éstos hormigueros activos o abandonados no pudo ser comprobada) de hasta 0,50 m de altura en una matriz de suelos muy alcalinos del Chaco santafesino.

En recientes estudios sobre la vegetación boscosa de los alrededores de la Laguna El Cristal (proximidades de Calchaquí, sureste del Chaco Santafesino; [Biani et al.](#), 1999; [Biani](#), 2000), se distinguen tres comunidades:

- i. El ‘Bosque de Albardón’ de *Rapanea laetevirens* y *Ruprechtia laxiflora*, acompañadas por *Carica quercifolia*, *Hexachlamys edulis* y *Enterolobium contortisiliquum*, del cual no existen antecedentes en la literatura ([Lewis y Collantes](#), 1974; [Lewis y Pire](#), 1981; [Lewis](#), 1991; [Prado](#), 1993a y b; [Lewis et al.](#), 1994). Esta comunidad se ubica en las posiciones más elevadas del paisaje ('albardones') y sobre suelos más evolucionados, es más rica y diversa que los bosques chaqueños de la Cuña Boscosa, y que los bosques bajos y abiertos del Espinal ([Biani](#), 2000);

- ii. El 'Quebrachal' de *Schinopsis balansae*, acompañado por *Ximenia americana* y el cactus arborescente *Stetsonia coryne*, conformando un bosque más abierto, sobre suelo suelto y arenoso, con estrato herbáceo poco conspicuo y frecuentemente ausente; y
- iii. El 'Espinillar' de *Acacia caven*, *Prosopis affinis*, 'chañares', 'algarrobos' y especies presentes en la vegetación de las islas del Río Paraná, como *Tessaria integrifolia*; esta comunidad se desarrolla sobre suelos arenosos en el borde de la laguna y consecuentemente está expuesta a pulsos de anegamiento de mayor intensidad y duración que las otras comunidades.



Fig . 4: Palmar de *Copernicia alba*, Ruta Transchaco, Dto Pte Hayes, Paraguay.

[Biani](#) (2000) destaca la abundancia en los Bosques de Albardón de especies higrófilas de las selvas riparias del Río Paraná, tales como *Rapanea laetevirens* y *Hexachlamys edulis*. Por otra parte, existen evidencias paleobotánicas, de fauna y de procesos pedogenéticos que confirman la ocurrencia de sucesivos ciclos climáticos húmedo-seco en Sudamérica durante los últimos 18.000 años ([Iriando y García](#), 1993). Estos ciclos habrían provocado la consiguiente contracción de la selva húmeda y expansión de la vegetación semiárida, y dado que la zona pertenece a la unidad geomorfológica 'Bajo de los Saladillos', conformada por paleocauces del lecho del Río Paraná durante el Holoceno (Iriando, 1987), podría postularse que estos bosques constituyen un testimonio de bosques más húmedos del pasado



Fig 5: Quebrachal joven de *Schinopsis balansae*, Las Gamas, Dto Vera, Santa Fe, Argentina..

geológico reciente. En cambio, algunas de las especies del 'Bosque de Albardón', tales como *Phytolacca dioica*, *Ruprechtia laxiflora*, *Enterolobium contortisiliquum* y *Carica quercifolia* presentan una distribución geográfica en Sudamérica que coincide con el patrón observado para el 'Arco Pleistocénico' ([Prado y Gibbs](#), 1993), es decir, bosques tropicales y subtropicales deciduos y semideciduos de linaje amazónico que sufren una estación seca definida.

Este análisis de la vegetación de la Laguna 'El Cristal' aporta evidencia adicional del carácter transicional de la faja de vegetación que bordea los Ríos Paraguay y Paraná y que constituye un gran ecotono entre dos de los Dominios más importantes de la Región Neotropical, el Chaqueño y el Amazónico ([Biani](#), 2000). Los bosques de esta zona reflejan la característica del Chaco Oriental de ser un punto de encuentro de elementos florísticos diferenciados, tales como comunidades chaqueñas xerófitas y especies tropicales y subtropicales más higrófilas ([Prado](#), 1993a y b).

Chaco Occidental y Árido

Aunque los límites Monte-Chaco fueron detalladamente estudiados y establecidos por [Morello](#) (1958, pp.130-139), éstos fueron sometidos a escrutinio más recientemente ([Cabido et al.](#), 1993) a lo largo de una transecta de 300 km. Ésta se extiende desde Chancaní (Córdoba) hasta San Juan, siguiendo un claro y marcado gradiente decreciente este-oeste de precipitaciones, de 500

mm a 90 mm. El análisis florístico muestra un ordenamiento de la vegetación desde los bosques siempreverdes de *Aspidosperma quebracho-blanco*, especie esta última generalmente acompañada por *Prosopis flexuosa*, en el límite oeste de la expansión de los bosques chaqueños, hasta matorrales o arbustales de desierto ('jarillales' de *Larrea*) y comunidades de terófitas. Se establece así que la transición Chaco-Monte en esta zona ocurre en coincidencia con un régimen de 200-250 mm de precipitaciones anuales, resultado que concuerda con el límite fijado por [Morello](#) (1958) para la provincia del Monte en esta zona. A su vez destacan el empobrecimiento florístico y estructural hacia el oeste, significativamente correlacionado con la disminución de precipitaciones ([Cabido et al.](#), 1993). Por otra parte, [Cabido et al.](#) (1994) describen las poco conocidas comunidades del Chaco Árido que se extienden por las planicies y bolsones occidentales del NW de Córdoba; la comunidad clímax del Chaco Árido es el bosque de *Aspidosperma quebracho-blanco*, a la que encuentran profundamente degradada y sustituida por los matorrales de *Larrea divaricata*.

[López de Casenave et al.](#) (1995) comparan la estructura de la vegetación entre el interior del bosque y su borde externo, en el bosque chaqueño de la Reserva Natural de Copo (Santiago del Estero). Establecen que en el borde del bosque existe una mayor riqueza de especies y mayor densidad total de tallos, aunque estos son preponderantemente de menor diámetro. Hacia el interior del bosque hay mayor abundancia de árboles de tronco grueso, y consecuentemente una mayor área basal del estrato arbóreo, acompañado de una menor área basal del estrato arbustivo. La mayoría de las especies de borde son colonizadoras o pioneras; v.g. *Prosopis nigra*, *Acacia furcatispina*, *Mimosa detinens* y *Cercidium australe* (= *C. praecox*?; ver comentarios en [Burkart](#), 1952, p. 181), las cuales se encuentran casi exclusivamente en ese ambiente, y son típicas de bosques degradados y rápidamente invaden las áreas abiertas formando 'fachinales'. La asociación de algunas

especies con el ambiente de borde podría estar favorecida por una tasa de dispersión diferencial por vertebrados, especialmente aves. El borde del bosque chaqueño, concluyen estos autores, es estructural y florísticamente similar a zonas modificadas o perturbadas de la región. Los efectos de borde son un componente importante de la dinámica del paisaje en bosques fragmentados, tal como ocurre en el Chaco actual. Coincidentemente, [López de Casenave et al.](#) (1998) estudiaron la influencia del ambiente de borde sobre los conjuntos de poblaciones de aves, en esa misma localidad; encontraron diferencias notorias en diversidad y abundancia entre el interior del bosque y el borde. La distribución de pájaros entre estos hábitats parece reflejar las restricciones de uso del ambiente impuestas por la estructura de la vegetación, y también podría estar relacionada con la distribución diferencial de reservas de alimentos, especialmente frutos de las leñosas chaqueñas.

Chaco Serrano

El nivel de detalle con que conocemos las comunidades leñosas del Chaco Serrano se ha incrementado mucho desde la contribución de [Cabido et al.](#) (1994), donde se estudian fitosociológicamente los bosques de *Schinopsis haenkeana*, los de *Lithraea ternifolia* y otras formaciones del Departamento de Pocho en el NW de Córdoba. Más recientemente [Cabido et al.](#) (1998) profundizan la visión crítica sobre la fitogeografía chaqueña al realizar un estudio corológico de la vegetación de las sierras de Córdoba, incluidas por [Cabrera](#) (1976) en su concepto del Chaco Serrano. Determinan la pertenencia del conjunto de la flora serrana en un gradiente altitudinal de 1000 a 2600 m s.n.m. (673 especies) dentro de seis grupos o categorías fitogeográficas ('corotipos'), y establecen que la discontinuidad fitogeográfica más acentuada se encuentra a 1850 m de altitud. Como podría ser esperable, cuanto mayor sea la altitud relativa en la que aparezca una determinada comunidad, mayor será la proporción del corotipo andino en su flora. Pero es precisamente este factor, corroborado por un análisis

numérico objetivo, el que permite a dichos autores concluir que las comunidades serranas por encima de dicha cota no deben ser consideradas chaqueñas, reforzando además la exclusión de los bosquetes de *Polylepis australis* ya anticipada por [Prado](#) (1993a y b). Este grupo de trabajo ha realizado además importantes contribuciones para el conocimiento de la estructura, fitosociología y ecología de los pastizales serranos ([Díaz et al.](#), 1992, 1994a y b; [Funes y Cabido](#), 1995; [Cabido et al.](#), 1997).

Aspectos funcionales

Los aspectos funcionales de los bosques chaqueños constituyen una de las áreas de estudio de más reciente desarrollo. Este hecho se debe probablemente a la aceptación por parte de la comunidad científica de la importancia que tiene en el conocimiento de la estructura de los ecosistemas, el estudio de los procesos que los generan y perpetúan. De este modo se manifiesta la relevancia de conocer procesos más que las especies. Por ejemplo, [Kalin Arroyo](#) (1979) enfatiza que la comprensión de los procesos reproductivos puede ayudar a entender las pautas de diversidad y distribución espacial de especies tropicales y subtropicales. Se reseñan las áreas de conocimiento que han sido desarrolladas hasta el año 2000 en relación a los aspectos funcionales de los bosques chaqueños.

Regeneración de Bosques

En su trabajo de tesis, [Barberis](#) (1998) estudió con profundidad la regeneración de un 'quebrachal' de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa Santafesina. En cuanto a la dispersión de propágulos la mayoría de las especies son endozoócoras, aunque la anemocoria se presenta en una proporción importante y en las especies dominantes (fundamentalmente *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco*). Estas evidencias sobre dispersión concuerdan con lo encontrado por [Protomastro](#) (1988) en la Reserva Natural de Copo (Santiago del Estero) para el Chaco Occidental, donde el

68% de las especies son dispersadas por vertebrados. La emergencia de plántulas se origina fundamentalmente de las semillas del año, y las plántulas de todas las especies arbóreas se concentran casi exclusivamente en aquellos sectores ('microzonas') de mayor elevación microtopográfica y de suelos mejor drenados. El reclutamiento de juveniles es muy bajo y su crecimiento se encuentra suprimido por períodos prolongados ([Barberis](#), 1998).

Por otra parte, [Barchuk et al.](#) (1998) realizaron un estudio experimental de la tasa de supervivencia de plántulas de *Prosopis flexuosa* y *Aspidosperma quebracho-blanco* bajo un matorral de *Larrea divaricata*, la comunidad dominante en ambientes altamente antropizados del Chaco Árido. Estos autores encontraron resultados dispares para ambas especies, dado que mientras el 'quebracho blanco' se ve favorecido bajo el matorral, las plántulas de 'algarrobo' parecen tener una mayor tasa de supervivencia en espacios abiertos. No se han realizado estudios recientes sobre la incidencia del fuego en la regeneración del bosque, y permanece para ser probada la hipótesis de [Adámoli](#) (1993) sobre un posible efecto del fuego sobre la restricción del reclutamiento de leñosas juveniles entre aquellas especies más tolerantes.

Fenología

El conocimiento sobre la fenología de los bosques chaqueños comienza con el trabajo pionero de [Ledesma y Medina](#) (1969) sobre 10 leñosas santiagueñas, mientras que fue mucho más completo y sistemático el cuerpo de observaciones fenológicas volcadas en la tesis de [Protomastro](#) (1988), tomadas sobre 16 especies arbóreas y arbustivas de la Reserva Natural de Copo. La producción de hojas alcanza su máximo al comienzo del período húmedo, con un pico menor dos meses antes de la llegada de las lluvias; la caída de las hojas de las especies caducifolias no es disparada por la sequía sino que se acentúa con las heladas ([Protomastro](#), 1988, p. 20). El pico de floración se produce a comienzos de la época húmeda (setiembre-octubre).

En los bosques del este de Formosa, [Placci](#) (1995) encuentra que los ritmos fenológicos de las distintas unidades de bosques son claramente diferentes; el bosque de inundación (BI) presenta grandes variaciones de un año a otro y la fluctuación fenológica intra-anual no sólo está influenciada por las condiciones climáticas, sino también por el pulso de inundación (Fig. 6). El complejo de bosques: Bosque de Albardón alto (BAa) - Bosque de Albardón bajo (BAb) - Bosque Transicional Austro-Brasileño (BTAB) se manifiesta en un gradiente de respuestas fenológicas, existiendo una mayor similitud del BAb con el BTAB. El BI y el BAa pueden definirse como perennifolios, el BTAB como semicaducifolio, mientras que el BAb es un intermedio entre ambas fisonomías ([Placci](#), 1995). Según Placci, es de esperar que muchas poblaciones de vertebrados presenten migraciones de un parche a otro reguladas por sus patrones fenológicos; de esta manera, la presencia de unidades de bosques con patrones fenológicos diferentes amortiguaría las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos, pudiendo mantener una mayor diversidad faunística de la que cada una podría por sí misma.



Fig 6: Selva ribereña y comunidades hidrófilas de un estero, Ea El Bagual, Formosa, Argentina

En sus estudios sobre fenología en el Chaco Occidental, [Juárez](#) (1999) encontró que la fructificación y la dispersión de los frutos del quebracho colorado (*Schinopsis quebracho-colorado*) y del guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), se producen entre los meses de Marzo a Octubre, cuando el balance hídrico

presenta los menores índices de deficiencia. La maduración de los frutos y dispersión de las semillas de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) tiene lugar durante el período seco. En algarrobo blanco y negro (*Prosopis* spp.), mistol (*Ziziphus mistol*), brea (*Cercidium praecox*), garabato (*Acacia praecox*) y atamisqui (*Capparis atamisquea*), la maduración de los frutos ocurre desde Octubre a Marzo. Los datos fenológicos de la mayoría de las especies estudiadas por [Juárez](#) (1999) concuerdan con lo observado previamente por [Protomastro](#) (1988).

Biología reproductiva

Los estudios sobre biología reproductiva de especies chaqueñas no registran antecedentes antes de la década del 90; en realidad sólo existen un par de trabajos precursores en *Prosopis* ([Burkart](#), 1937; [Palacios y Genise](#), 1986). El desarrollo ulterior de los estudios sobre aspectos reproductivos en el Chaco abarca diversos niveles de organización, desde especies individuales o un género completo hasta trabajos en los que la comunidad es la unidad de estudio.

Como representantes de estudios a nivel de especies en el Chaco podemos citar el trabajo de [Cocucci et al.](#) (1992), en el que se describe el síndrome floral esfingófilo de *Caesalpinia gilliesi* como novedad para el género y la Tribu *Caesalpinieae* (Leguminosas). La Rhamnacea *Colletia paradoxa* fue caracterizada por [D'Ambrogio y Medan](#) (1993) como xenógama polinizada principalmente por dípteros. [Baranelli et al.](#) (1995) establecen que la reproducción de *Acacia caven*, al igual que en muchas Mimosoideas, conlleva un gran sacrificio de recursos florales. La anatomía del espolón de *Tropaeolum pentaphyllum* fue estudiada por [Fabbri y Valla](#) (1998), quienes confirman su naturaleza ornitófila. [Eynard y Galetto](#) (1999) encontraron que *Geoffroea decorticans* tiene una estructura floral estable, aunque algunos caracteres son variables tales como el tamaño floral y cantidad de estomas del nectario.

Un género muy estudiado en cuanto a sus aspectos reproductivos es *Prosopis* (Mimosoideae, Leguminosae), con varias contribuciones sobre la biología floral y de la polinización de algunas de sus especies chaqueñas. [Burkart](#) (1937) realizó los primeros estudios morfológicos y etológicos para este género. [Genise et al.](#) (1990, 1991) describen la microfenología floral y reportan los principales polinizadores, mientras que [Hoc et al.](#) (1994) describen trimorfismo estilar para cuatro especies del suroeste chaqueño.

A nivel comunitario [M. Aizen y P. Feinsinger](#) (1994a y b) publican dos importantes trabajos sobre biología floral y de la polinización en el Chaco Serrano, en los que evalúan el impacto de la fragmentación del hábitat boscoso sobre las poblaciones de polinizadores. La fragmentación del bosque chaqueño conduce a una disminución de hasta un 20% en los niveles de polinización y de producción de semillas ([Aizen y Feinsinger](#), 1994a), y a una dominancia de la abeja exótica *Apis mellifera*. Las visitas de esta especie constituyen hasta el 82% de las visitas totales sobre una de las especies más paradigmáticas del Chaco: el 'algarrobo negro', *Prosopis nigra*. La frecuencia de visitas y la diversidad taxonómica de las especies nativas de polinizadores declina notoriamente con la disminución del tamaño del fragmento boscoso ([Aizen y Feinsinger](#), 1994b).

En estudios sobre un rodal dominado por *Schinopsis balansae*, [Vesprini et al.](#) (1998) realizan un análisis numérico de los caracteres florales de 22 especies leñosas. Los resultados permiten concluir que las especies estudiadas forman tres grupos relativamente bien definidos. Un primer grupo que incluye leñosas mimosoideas con inflorescencias de tipo 'cepillo' polinizadas principalmente por abejas ([Genise et al.](#), 1991; [Baranelli et al.](#), 1995); otro grupo comprende Bignonáceas con flores de tipo 'tubo', de las cuales dos son melitófilas y una es ornitófila. El grupo restante no muestra un patrón común, dado que abarca un conjunto numeroso de especies con flores pequeñas, poco

conspicuas, que son visitadas por un amplio rango de polinizadores. Coincidentemente, [Morales y Galetto](#) (2000) analizan el coeficiente de variación para diversos caracteres florales en 31 especies de Chaco Serrano, y concluyen que las fuerzas selectivas sobre estos caracteres florales favorecen sistemas de polinización generalizados.

En observaciones sobre antesis floral, [Vesprini et al.](#) (1998) encuentran en siete árboles/arbustos y una liana que éstos abren sus flores en forma predominantemente crepuscular o nocturna, lo cual probablemente obedece a las altas temperaturas diurnas del Chaco, y los visitantes florales son de actividad nocturna. Si bien se observa una gran cantidad de insectos visitantes durante el día, usualmente esta actividad no responde a actividades de polinización sino a una búsqueda indiscriminada de alimentos (fundamentalmente avispas). Tres de las especies estudiadas presentan antesis vespertino-nocturna: *Myrcianthes cisplatensis*, *Capparis retusa* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Otras cuatro especies muestran antesis vespertino-nocturna con una reducida proporción diurna: *Tabebuia nodosa*, *Schinopsis balansae*, *Acacia praecox* y *Geoffroea decorticans*. Por el contrario, las ornitófilas *Cleistocactus baumannii* ([Vesprini y Prado](#), 1997) y *Dolichandra cynanchoides* tienen antesis diurna ([Vesprini et al.](#), 1998) (Fig. 7).



Fig 7: *Cleistocactus baumannii*, cactus ornitófilo de la Provincia Fitogeográfica del Chaco.

Se ha realizado una serie de estudios sobre las recompensas florales y su relación con la biología de la polinización sobre especies o familias del Chaco Serrano. Algunos trabajos abordan temas tales como la estructura de los nectarios y la química del néctar. La mayoría de los

nectarios nupciales descriptos para especies chaqueñas se encuentran en la base del ovario o rodeando al mismo, y la salida del néctar tiene lugar usualmente por medio de estomas (Galetto *et al.*, 1990; Galetto, 1995; Lin y Bernardello, 1999; Rivera, 2000b). En cambio, en las Bromeliáceas los nectarios son septales (Bernardello *et al.*, 1991). Si bien todos los néctares estudiados contienen azúcares, en algunas especies se han encontrado aminoácidos (Galetto *et al.*, 1990; Galetto *et al.*, 1998; Torres y Galetto, 1998) y son escasas las especies que presentan fenoles (Galetto *et al.*, 1990; Torres y Galetto, 1998) o lípidos (Galetto *et al.*, 1990).

Se supone que la composición de azúcares podría estar relacionada con el potencial agente polinizador (Baker y Baker, 1983), pero las evidencias acumuladas hasta el presente no permiten definir un patrón para las especies chaqueñas. El tipo de azúcares encontrado es variable; en las Bignoniáceas estudiadas, la mitad de las especies producen néctar dominante en hexosas y la otra mitad con néctares dominantes en sacarosa (Galetto, 1995). Las especies estudiadas de Apocináceas presentan néctar dominante en sacarosa (Galetto, 1997). Lin y Bernardello (1999), en su trabajo sobre *Aspidosperma quebracho-blanco*, reportan que los individuos de las poblaciones estudiadas no producen néctar (a pesar de la existencia de un nectario nupcial) y que esta especie es polinizada por engaño. En las Bromeliáceas la composición de azúcares varía entre las subfamilias; las especies de la subfamilia *Pitcairnioideae* producen néctar con un balance entre disacáridos y monosacáridos, *Tillandsioideae* produce néctar dominante en sacarosa y la subfamilia *Bromelioideae* produce néctar dominante en hexosas (Bernardello *et al.*, 1991).

Otros aspectos estudiados son los patrones de secreción de néctar a lo largo de la vida de la flor y los efectos de las extracciones sucesivas de néctar. La tendencia general encontrada es que los azúcares producidos aumentan con la edad de la flor (Galetto y Bernardello, 1992a). En el género *Mandevilla* (Torres y

Galetto, 1998 y 1999) se encontró que la remoción aumenta la producción total de azúcares, mientras que en *Puya spathacea* (Galetto y Bernardello, 1992a) y *Ligaria cuneifolia* (Rivera *et al.*, 1996) la producción de azúcares se inhibe con la extracción de néctar.

Morales (1999) estudió el sistema reproductivo en 32 especies de Chaco Serrano encontrando que el 61,5 % son autocompatibles, una especie es parcialmente autocompatible y el resto (34,6%) autoincompatibles. La producción de frutos fue mayor en las especies autocompatibles, pero siempre fue dependiente de la visita de los polinizadores. En estudios sobre el sistema reproductivo de especies de sotobosque de un 'quebrachal' santafesino, Bianchi *et al.* (2000) demuestran que seis de siete especies son autoincompatibles. El tipo de incompatibilidad ha sido estudiado por Gibbs y Bianchi (1999) en dos Bignoniáceas, *D. cynanchoides* y *Tabebuia nodosa* y en la Capparácea *Capparis retusa* (Bianchi y Gibbs, 2000). Estas especies poseen autoincompatibilidad tardía, lo que implica que existe un mecanismo genético post-zigótico de rechazo de los óvulos autopolinizados.

Descomposición de la Materia Orgánica

Siguiendo un gradiente fitogeográfico y ecológico desde el Monte al Chaco Serrano, Pérez Harguindeguy *et al.* (1997) estudian la tasa experimental de descomposición foliar de un rango amplio de grupos funcionales de plantas. La tasa de descomposición más rápida corresponde a la hojarasca de las especies leñosas caducifolias (e.g. *Acacia* spp., *Celtis* spp., *Prosopis flexuosa*, *Schinopsis haenkeana*, *Ziziphus mistol*), mientras que la hojarasca de las especies arbóreas y arbustivas perennifolias es de tasa de descomposición lenta (e.g. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Larrea divaricata*, *Capparis atamisquea*); las tasas más lentas de todo este grupo de especies chaqueñas corresponde a las suculentas (e.g. *Maytenus vitis-idaea* y Cactáceas) y áfilas (e.g. *Senna aphylla*; Pérez Harguindeguy *et al.*, 1997).

En la Cuña Boscosa Santafesina, ubicada dentro del Chaco Oriental, se encuentra bajo estudio la tasa de

producción y de descomposición de la materia orgánica en un 'quebrachal' de *Schinopsis balansae* ([Carnevale y Lewis](#), 1997); la hojarasca de la especie dominante es precisamente aquella de más lenta tasa de descomposición entre las arbóreas más relevantes de estos bosques ([Lewis et al.](#), este volumen).

Herbivoría

[Protomastro](#) (1988, p. 23) encontró, en la Reserva Natural de Copo (Santiago del Estero), y en lo que quizás sea uno de los hallazgos más novedosos de esta tesis, que la producción de hojas jóvenes en algunas especies chaqueñas tiene un pico muy relevante hacia el final de la estación seca, y antecedendo a las lluvias en alrededor de dos meses. Estas especies son: *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Ziziphus mistol*, *Celtis pallida*, *Achatocarpus praecox*, *Acacia praecox*, *Maytenus spinosa*, *Capparis salicifolia*. Su hipótesis es que el adelanto relativo de la foliación se relaciona con el escape a los herbívoros, dado que los insectos defoliadores son más dependientes de las lluvias estacionales que las leñosas, que pueden usar ventajosamente la escasa humedad del suelo. Sin embargo, existe una interpretación alternativa del valor adaptativo de la foliación adelantada a las lluvias: al tener una cutícula bien desarrollada estas hojas no pierden nutrientes por lixiviación (G. Goldstien, com. pers. sobre datos inéditos). Otro de los resultados relevantes del trabajo de [Protomastro](#) (1988) es que las defensas cualitativas (fenoles, saponinas, alcaloides, glucosinolatos, etc.) son no sólo importantes en hojas jóvenes sino también en hojas maduras, contraponiéndose así a la teoría prevaleciente en el tema. Las defensas de tipo cuantitativo (taninos, fibras, estructuras duras, sílice) tienen en algunas especies chaqueñas valores muy elevados, v.g. los valores de taninos en hojas jóvenes ([Protomastro](#), 1988, p. 90) son varias veces superiores a los encontrados por [Coley](#) (1983) en su trabajo clásico sobre defensas contra herbivoría.

El comportamiento acentuadamente defensivo en las plantas del Chaco, y el probablemente elevado gasto energético en defensas, podrían explicar también el valor adaptativo del escape temporal de las hojas jóvenes de las leñosas chaqueñas, conformando así un conjunto de estrategias defensivas no descritas para otros ecosistemas ([Protomastro](#), 1988, p. 115). Curiosamente, algunas especies chaqueñas no revelan poseer taninos en su follaje; tal es el caso de *Prosopis nigra*, que en cambio presenta abundantes caracteres anatómicos de síndrome xerofítico ([Vilela](#), 1993). Tampoco tienen taninos las hojas de *Capparis retusa* ([Protomastro](#), 1988), y sus estructuras anatómicas presentan similar adaptación al xerofitismo ([Di Sapio et al.](#), 1998).

La hipótesis que implícitamente adelantaba [Protomastro](#) en su tesis (1988, p. 60-61), sobre que la hormiga nectarívora *Camponotus blandus* pudiera actuar eliminando o alejando insectos defoliadores de aquellas leñosas chaqueñas con nectarios extraflorales, se vio reforzada por [Farji Brener et al.](#) (1992). Estos autores determinaron que la ausencia de *C. blandus* permitió mayores visitas de *Acromyrmex striatus* sobre *Capparis retusa*, que posee nectarios extraflorales en los brotes nuevos ([Protomastro](#), 1988, p. 61). Estas estructuras están siendo actualmente sometidas a escrutinio anatómico por [Di Sapio et al.](#) (1998), en el marco de un estudio exomorfológico y taxonómico del género *Capparis* para la Sudamérica extratropical. Posteriormente [Folgarait et al.](#) (1994) encontraron una relación inversa entre las visitas de *C. blandus* y la actividad recolectora de *A. striatus* para aquellas especies vegetales que ofrecen néctar, estableciendo además una relación positiva entre la abundancia de las especies del bosque chaqueño y su proporción en la dieta de las hormigas cortadoras. Sorprendentemente, [Folgarait et al.](#) (1994) no pudieron encontrar una correlación positiva entre la herbivoría de esta hormiga cortadora y la presencia de defensas químicas o mecánicas de estas plantas. [Galletto y Bernardello](#) (1991) describen la presencia de nectarios extraflorales que atraen hormigas en seis especies de Bromeliáceas y [Rivera](#)

(2000b) describe los nectarios extranupciales en Bignoniáceas arbóreas y lianas.

Las hormigas cortadoras de hojas han sido señaladas como probablemente los herbívoros más importantes del Chaco moderno ([Bucher, 1987](#)), en el cual muestran una alta diversidad específica y abundancia. En cambio, los grandes herbívoros son particularmente escasos en este bioma, lo cual se contrapone a su vez con: a) alta diversidad de grandes herbívoros en el Pleistoceno, hoy extintos (Gomphoteridae, Equidae, Mylodontidae, Toxodontidae, Megatheridae, Glyptodontidae, Macraucheniiidae); b) la enorme abundancia de caracteres defensivos en leñosas, tanto de corte estructural (espinas, etc.), químico o fenológico, hasta cierto punto anacrónicos con respecto a la fauna actual del Chaco ([Bucher, 1987, p. 272](#)). La presencia e importancia de los hormigueros de *Camponotus punctulatus* en el Chaco fue estimada por [Lewis et al. \(1991\)](#), y además se midió el efecto de éstos sobre la riqueza florística de comunidades herbáceas en Santa Fe ([Pire et al., 1991](#)); sin embargo, lamentablemente no se han desarrollado estudios similares en comunidades boscosas chaqueñas.

Manejo

El impacto de la ganadería moderna sobre los ecosistemas chaqueños es profundo. La cría de ganado vacuno se expande por avance de la frontera agrícola-ganadera hasta llegar a un pico de saturación hacia 1940 ([Adámoli et al., 1990](#)). A partir de entonces se produce una crisis por sobreexplotación y degradación del recurso forrajero, con consecuente disminución del número de cabezas y menor eficiencia de producción. Las áreas más intensamente degradadas se encuentran en las áreas peridomésticas de los 'puestos', con eliminación del estrato herbáceo y limitación acentuada de la presencia de renovales de especies leñosas ([Morello y Saravia Toledo, 1959a y b](#)). El efecto del sobrepastoreo sobre las especies arbustivas es críticamente negativo para la explotación agropecuaria, pues se favorece la

germinación de sus semillas por escarificación en el tracto digestivo del vacuno y la ausencia de la competencia casi excluyente de las gramíneas. De este modo se fue generando gradualmente un cambio del paisaje chaqueño: de bosques y sabanas hacia parches de bosques y arbustales a veces impenetrables ([Adámoli et al., 1990](#)). [Pensiero y Marino \(1998\)](#) estudiaron la correlación entre la densidad del estrato superior en 'quebrachales' jóvenes de la Cuña Boscosa Santafesina y el tipo de comunidad herbácea que se desarrolla en cada caso, y encontraron que en el bosque abierto y en el latizal predominaban los 'canutillares', mientras que en el fustal dominaban los 'flechillares'. Asimismo existe una relación entre estas comunidades y la topografía del área y el régimen de pastoreo, el cual afecta la abundancia relativa de las especies del flechillar.

Una reciente obra de divulgación sobre pautas de manejo y desarrollo agroforestal del Chaco Árido es el libro de [Karlin et al. \(1994\)](#), el que luego de definir al Chaco como región geográfica integral, y describir los factores físicos y recursos naturales que lo caracterizan, destina el mayor esfuerzo editorial y didáctico en ofrecer abundantes e ingeniosas alternativas de producción para las zonas más áridas del Chaco. Al mismo tiempo se están realizando una serie de trabajos que directa o indirectamente permiten estimar las posibilidades de regeneración del bosque nativo del Chaco Árido en áreas hoy deforestadas y degradadas, para lo cual algunas especies del género *Prosopis* parecen ser particularmente adecuadas ([Karlin y Díaz, 1984](#)). Por ejemplo, [Aiazzi et al. \(1996\)](#) encontraron que la economía de carbono y nitrógeno en plántulas de *Prosopis chilensis*, noduladas experimentalmente con la raza nativa de *Rhizobium* Pr IV ([Abril y González, 1994](#)), mejoraba sustancialmente con respecto a las no noduladas, lo cual abre un panorama mucho más alentador para la implantación de especies nativas en estos ambientes con suelos tan degradados.

En línea con las conclusiones de [Aizen y Feinsinger \(1994a y b\)](#) sobre el efecto de la fragmentación de bosques sobre las poblaciones de polinizadores (ver

más arriba), [Gardner et al.](#) (1995) observaron que la diversidad de artrópodos en un bosque del Chaco Árido disminuye cuanto más simple sea la estructura del hábitat a causa de actividades antrópicas. Estos resultados no sólo son relevantes para el bosque chaqueño y el éxito reproductivo de sus especies arbóreas, sino que deben servir de llamado de alerta para conservacionistas y planificadores institucionales de todo el país, en cuanto a las chances de supervivencia de nuestros bosques ante la tasa creciente de deforestación que enfrentan ([Bucher](#), 1999).

En otro sentido, existe una nueva tendencia y enfoques novedosos para el estudio y aprovechamiento de especies maderables chaqueñas, en particular de los quebrachos. Se ha establecido fehacientemente la presencia y ataque de *Crimissa cruralis* sobre *S. quebracho-colorado* ([Diodato y Darchuk](#), 1994). La formación de leño de *S. balansae* está siendo especialmente estudiada ([Streit y Fengel](#), 1994a y b), al igual que el crecimiento radical con técnicas modernas ([Prause et al.](#), 1991), mientras que la micropropagación de esta última especie se está emprendiendo con éxito ([Angeloni et al.](#), 1993).

Conclusiones

Se ha intentado brindar aquí un panorama actualizado de lo que se sabe hoy de los bosques chaqueños de la Argentina. Los estudios sobre estos bosques y sus especies han tenido un importante impulso y desarrollo en los últimos 10 años del siglo XX. Algunas conclusiones se vuelven evidentes: por ejemplo, en su carácter de imprescindible herramienta de trabajo, urge que se complete la flora regional chaqueña, de la cual sólo existen algunas contribuciones dispersas.

Con respecto al ambiente físico chaqueño, sigue vigente lo indicado por [Prado](#) (1993a, p. 167) sobre que se conocen bien los factores ambientales que modelan al Chaco, ya que no hubo en la última década nuevos aportes que hayan cambiado el estado de ese conocimiento. Asimismo, sería deseable la promoción de

estudios sobre el impacto del cambio climático global sobre los bosques chaqueños.

La posición fitogeográfica del Chaco ha recibido profundos desafíos recientes, a la vez que numerosos estudios fitosociológicos se están generando en la última década, especialmente para el sector santafesino. La comunidad leñosa chaqueña más integralmente conocida actualmente es sin dudas el ‘quebrachal’ de *Schinopsis balansae* de Santa Fe. Aunque se incrementan los conocimientos florísticos, de diversidad y dinámica, éstos son aún fragmentarios y demasiado concentrados regionalmente. Instamos al desarrollo de conocimientos sobre otras comunidades boscosas chaqueñas, tal como arbitrariamente se podrían mencionar: los ‘palmares’ de *Copernicia alba* y los ‘palosantales’ de *Bulnesia sarmientoi*. Al igual que muchos otros ecosistemas leñosos del país y del mundo, estos bosques desaparecen y el paisaje es transformado (Fig. 8). sin que se hayan publicado, en casos extremos, ni siquiera una mera lista florística de ciertas comunidades. Por ejemplo, recién en el año 2000 se identificó una nueva unidad de vegetación para la región chaqueña ([Biani](#), 2000).



Fig. 8: Bosque chaqueño degradado en Isla Poí, entre Filadelfia y Loma Plata, Dto Boquerón, Paraguay

Los estudios sobre aspectos funcionales son los de más reciente desarrollo, y tal vez el tipo de trabajo que tiene mayor impacto; es deseable que su número se incremente en el futuro. En su mayoría se desarrollan en áreas geográficas restringidas del Chaco. Si bien algunos procesos o mecanismos que se describen pueden ser extrapolables a otros bosques o a otras poblaciones de las

mismas especies, la repetición de estos trabajos en distintos ambientes permitiría validar allí esas conclusiones y determinar cuán universales son esos resultados. Mientras que la fisiología de las especies leñosas es virtualmente desconocida, se está comenzando a desarrollar una interesante base de conocimientos sobre la biología reproductiva de las mismas; algunos aportes en curso ofrecen una nueva visión sobre la biología de estos ecosistemas, pero es mucho más lo que queda por conocerse sobre este aspecto.

Por lo tanto, la existencia de un espacio para la divulgación de trabajos en los que se describan comunidades todavía casi desconocidas, y para la difusión del conocimiento empírico de los bosques chaqueños sigue siendo de fundamental importancia.

Bibliografía

- ABRIL, A. y C. GONZÁLEZ. 1994. Aporte de la simbiosis *Rhizobium-Prosopis* a la preservación y recuperación del Chaco Árido Argentino. *Rev. Arg. Microb.* 26: 1-8.
- ADÁMOLI, J. 1993. Análisis ecológico del fuego a escalas regional y local. Doc. inédito, Seminario Taller 'Ecología y manejo del fuego en ecosistemas naturales y modificados', Santiago del Estero.
- ADÁMOLI, J.; NEUMANN, R.; DE COLINA, A. D. R. y J. MORELLO. 1972. El Chaco aluvional salteño (Convenio INTA-Prov. Salta). *Rev. Inv. Agropec., INTA, Serie 3, Clima y Suelo* 9: 165-237.
- ADÁMOLI, J.; SENNHAUSER, E. B.; ACERO, J. M y A. RESCIA. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.*, 17: 491-500.
- AIAZZI, M. T.; ARGÜELLO, J. A. y A. ABRIL. 1996. Nodulated and non-nodulated *Prosopis chilensis* (Mol.) St. seedlings: economy of carbon and nitrogen. *Forest Ecology and Management* 89: 25-29.
- AIZEN, M. A. y P. FEINSINGER. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- AIZEN, M. A. y P. FEINSINGER. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications*, 4: 378-392.
- ÁLVAREZ, R. y R. S. LAVADO. 1998. Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina. *Geoderma*, 83: 127-141.
- ANGELONI, P. N.; PICCOLI, A. B. y L. A. MROGINSKI. 1993. Micropropagación de quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*). *Actas XX Reunión Arg. Fisiol. Veg., Bariloche*: 296-297.
- BAKER, H.G. y BAKER, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *En*: JONES, C.E. y LITTLE, R.J. (eds), *Handbook of experimental pollination biology*. New York, 117-141.
- BARANELLI, J. L.; COCUCCI, A. A. y A. M. ANTON. 1995. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina. *Bot. J. Linn. Soc.*, 119: 65-76.
- BARBERIS, I. M. 1998. Regeneración del quebracho de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa santafesina. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Agronomía, UBA. Buenos Aires.
- BARBERIS, I. M.; PIRE, E. F. y J. P. LEWIS. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 46: 515-524.
- BARCHUK, A. H.; DÍAZ, M. P.; CASANOVES, F.; BALZARINI, M. G. y U. O. KARLIN. 1998. Experimental study on survival rates in two arboreal species from the Argentinean Dry Chaco. *Forest Ecology and Management* 103: 203-210.
- BERNARDELLO, G.; GALETTO, L. y H. R. JULIANI. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Ann. Bot.* 67: 401-411.
- BIANCHI, M.B., GIBBS, P.E., PRADO, D. y J.L. VESPRINI (2000). Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in NE Argentina. *Flora* 195 (4): 339-348.
- BIANCHI, M. B. y P. E. GIBBS. 2000. Late-acting self-incompatibility in *Capparis retusa* (Capparaceae), a species of Chaco woodland in NE Argentina. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (4): 393-398.

- BIANI, N. 2000. Comunidades Leñosas y Zonificación del Complejo de Reservas de la Laguna El Cristal (Pcia. de Santa Fe, Argentina). Tesis Magister Scientiae, III Maestría en Conservación y Gestión del Medio Natural, Espacios Naturales y Uso Público. Universidad Internacional de Andalucía, Sede Iberoamericana Santa María de La Rábida.
- BIANI, N.; MATURO, H. M.; PRADO, D. E. y N. DI LEO. 1999. Análisis de la posición fitogeográfica de las comunidades leñosas de la Laguna El Cristal (Dto Vera, Prov. Santa Fe). Resúmenes II Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía, Buenos Aires.
- BITLLOCH, E. y H. A. SORMANI. 1997. Los enclaves forestales de la región chaqueño-misionera. *Ciencia Hoy* 7 (37): 41-52.
- BUCHER, E. H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 60: 265-273.
- BUCHER, E. H. 1999. Conservación y uso de fauna en el Chaco: situación actual, limitantes y perspectivas. Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán: 23.
- BURGOS, J. J.; FUENZALIDA PONCE, H. y L. MOLION. 1991. Climate change prediction for South America. *Clim. Change* 18: 223-239.
- BURKART, A. 1937. Estudios morfológicos y etológicos en el género *Prosopis*. *Darwiniana* 3: 27-47.
- BURKART, A. 1952. Las Leguminosas Argentinas Silvestres y Cultivadas. 2da edición, ACME Agency S.R.L., Buenos Aires.
- CABIDO, M.; CARRANZA, M. L.; ACOSTA, A. y S. PÁEZ. 1991. Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenologia* 19: 547-566.
- CABIDO, M.; GONZÁLEZ, C.; ACOSTA, A. y S. DÍAZ. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5-14.
- CABIDO, M.; MANZUR, A.; CARRANZA, L. y C. GONZÁLEZ ALBARRACÍN. 1994. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia* 24: 423-460.
- CABIDO, M.; ATECA, N.; ASTEGIANO, M. y A. ANTON. 1997. Distribution of C3 and C4 grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *J. Biogeogr.* 24: 197-204.
- CABIDO, M.; FUNES, G.; PUCHETA, E.; VENDRAMINI, F. y S. DÍAZ. 1998. A chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco?. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. XII. *Candollea* 53: 321-331.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. 2º ed. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME S.A.C.I., Buenos Aires.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. 2º ed. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC.
- CARNEVALE, N. J. y J. P. LEWIS. 1997. Producción y descomposición de hojarasca en un quebrachal de *Schinopsis balansae*. Resúmenes XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires.
- CASTELLANOS, A. y R. A. PÉREZ-MOREAU. 1944. Los tipos de vegetación de la República Argentina. Monografía N°4, Inst. Est. Geográficos, Fac. Fil. y Letras, Univ. Nac. Tucumán.
- COCUCCI, A.; GALETTO, L. y A. SERSIC. 1992. El síndrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae-Caesalp.). *Darwiniana* 31: 111-135.

- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Mon.* 53: 209-233.
- COSTANZA, V. y C. E. NEUMAN. 1993. Manejo productivo sustentable en campos con monte de la Región Chaqueña. *Gac. Agrón.* XII (72): 166-194.
- COSTANZA, V. y C. E. NEUMAN. 1997. Managing cattle grazing under degraded forests: An optimal control approach. *Ecological Economics* 21: 123-139.
- D'AMBROGIO, A y D MEDAN,. 1993 Comportamiento reproductivo de *Colletia paradoxa* (Rhamnaceae). *Darwiniana* 32 (1-4): 1-14.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. y M. CABIDO. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veget. Sci.* 3: 689-696.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. y M. CABIDO. 1994a. Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos* 70: 287-295.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. y M. CABIDO. 1994b. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *J. Veget. Sci.* 5:483-488.
- DIODATO, L. y E. DARCHUK. 1994. Presencia de *Crimissa cruralis* Stall 1858 (Coleoptera, Chrysomelidae) sobre quebracho colorado en Santiago del Estero, Argentina. *Quebracho* 2: 75-77.
- DI SAPIO, O. A.; GATTUSO, M. A. y D. E. PRADO. 1998. Estudio anatómico de los órganos vegetativos y del complejo axilar de *Capparis retusa* Griseb. (Capparaceae). Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto: 122.
- EYNARD, C. y L. GALETTO. 1999. Estructura floral y variabilidad intraespecífica de *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana* 37 : 219-228.
- FABBRI, L. T. y J. J. VALLA. 1998. Aspectos de la biología reproductiva en *Tropaeolum pentaphyllum* (Tropaeolaceae). *Darwiniana* 36: 51-58.
- FARJI BRENER, A. G.; FOLGARAIT, P. y J. PROTOMASTRO. 1992. Asociación entre el arbusto *Capparis retusa* (Capparidaceae) y las hormigas *Camponotus blandus* y *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.* 40: 341-344.
- FOLGARAIT, P. J.; FARJI BRENER, A. G. y J. PROTOMASTRO. 1994. Influence of biotic, chemical and mechanical plant defenses on the foraging pattern of the leaf-cutter ant (*Acromyrmex striatus*) in a subtropical forest. *Ecología Austral* 4: 11-17.
- FUNES, G. y M. CABIDO. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24: 173-188.
- GALETTO, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Pl. Syst. Evol.* 196: 99-121.
- GALETTO, L. 1997. Flower structure and nectar chemical composition in three Argentine Apocynaceae. *Flora*. 192: 197-207.
- GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. y H. R. JULIANI. 1990. Acerca del nectario, néctar y visitantes florales en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Darwiniana* 30 : 155-161.
- GALETTO, L. y BERNARDELLO, G. 1992 a. Nectar secretion pattern and removal effects in six Argentinean Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Botanica Acta* 105: 292-299.
- GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. y SOSA, C. 1998. The relationship between floral nectar composition and visitors in *Lycium* (Solanaceae) from Argentina and Chile. *Flora* 193: 303-314.
- GARDNER, S. M.; CABIDO, M.; VALLADARES, G. R. y S. DÍAZ. 1995. The influence of habitat

- structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *J. Veget. Sci.* 6: 349-356.
- GENISE, J.; PALACIOS, R. A.; HOC, P. S.; CARRIZO, R.; MOFFAT, L.; MOM, M. P.; AGULLÓ, M. A.; PICCA, P. y S. TORREGROSA. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II. Fases florales y visitantes en el distrito chaqueño serrano. *Darwiniana* 30: 71-85.
- GENISE, J.; PALACIOS, R. A.; HOC, P. S.; AGULLÓ, M. A. y P. PICCA. 1991. Some new aspects of the floral biology of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae): behaviour of the main insects visitors in west-Chaco. *Bull. IGSM* 19: 130-145.
- GENTRY, A. 1990. Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Mem.N.Y.B.G.* 55: 118-129.
- GIBBS, P. E y M. B. BIANCHI, M.B. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering?. Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany* 84: 449-457.
- HAUMAN, L. 1931. Equisse phytogéographique de l'Argentine subtropical et de ses relations avec la Géobotanique sudaméricaine. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 64: 20-64.
- HOC, P. S.; AGULLÓ, M. A. y R. A. PALACIOS. 1994. Styler trimorphism in four functionally andro-monoecious *Prosopis* species (Mimosaceae). *Pl. Syst. Evol.* 190: 143-156.
- HUECK, K. 1972. As florestas da América do Sul. Ecología, composição e importância econômica. Trad. H. Reichardt. Universidade de Brasília y Editora Polígono, São Paulo.
- IRIONDO, M. H. 1987. Geomorfología y Cuaternario de la Provincia de Santa Fe (Argentina). *D'Orbignyana* 4: 1-54.
- IRIONDO, M. H. y N. O. GARCÍA. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 101: 209-220.
- JUÁREZ, M.L. 1999. Fructificación y dispersión de las principales especies nativas del bosque Chaqueño seco. Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán: 232.
- KALIN ARROYO, M.T. 1979. Comments on breeding systems in neotropical forest. En: LARSEN, K. y HOLM-NIELSEN, L.B. (eds), *Tropical Botany*. Academic Press, London, pp. 371-380.
- KANTER, H. 1936. Der Gran Chaco und seine Randgebiete. *Univ. Abhandl. aus Gebiet der Auslankskv. Naturwiss.* XII, Hamburgo.
- KARLIN, U. O. y R. DÍAZ. 1984. Potencialidad y manejo de algarrobos en el Árido Subtropical Argentino. SECYT, Programa Nacional de Recursos Nat. Renovables, Argentina, 50 pp.
- KARLIN, U. O.; CATALÁN, L. A. y R. O. COIRINI. 1994. La naturaleza y el hombre en el Chaco Seco. Proyecto GTZ-Desarrollo Agroforestal en Comunidades Rurales del Noroeste Argentino, y Facultad de Ciencias Agropecuarias (UNCórdoba). Salta, 163pp.
- LEDESMA, N. R. y J. C. MEDINA. 1969. Fenología de la comunidad forestal chaco-santiagueña. *Actas 1º Congr. Forestal Arg., C III (129)*: 801-806.
- LEWIS, J. P. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *J. Veget. Sci.* 2: 125-130.
- LEWIS, J. P. y M. B. COLLANTES. 1974. La vegetación de la provincia de Santa Fe. I. Reseña general y enfoque del problema. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 15: 343-356.
- LEWIS, J. P. y E. F. PIRE. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco Santafesino. Serie Fitogeográfica nº 18, INTA, Buenos Aires.
- LEWIS, J. P. y E. F. PIRE. 1996. Los mogotes de Palo

- Azul (*Cyclolepis genistoides* Don) de áreas deprimidas de la región chaqueña. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 27: 109-117.
- LEWIS, J. P.; FRANCESCHI, E. A. y S. L. STOFELLA. 1991. Effect of ant-hills on the floristic richness of plant communities of a large depression in the Great Chaco. Rev. Biol. Trop. 39: 31-39.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y J. L. VESPRINI. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco VIII. Candollea 49: 159-168.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y I. M. BARBERIS. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. Rev. Biol. Trop. 45: 1013-1020c.
- LIN, S. y G. BERNARDELLO. 1999. Flower structure and reproductive biology in *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae), a tree pollinated by deceit. International Journal of Plant Sciences 160 (5): 869-878.
- LÓPEZ DE CASENAVE, J.; PELOTTO, J. P. y J. PROTOMASTRO. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. Forest Ecol. y Managem. 72: 61-69.
- LÓPEZ DE CASENAVE, J.; PELOTTO, J. P.; CAZIANI, S. M.; MERMOZ, M. y J. PROTOMASTRO. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. The Auk 115: 425-435.
- MAZZARINO, M. J.; OLIVA, L.; ABRIL, A. y M. ACOSTA. 1991a. Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). Plant Soil 138: 85-98.
- MAZZARINO, M. J.; OLIVA, L.; NUÑEZ, A.; NUÑEZ, G. y E. BUFFA. 1991b. Nitrogen mineralization and soil fertility in dry Chaco ecosystem (Argentina). Soil Sci. Soc. Am. J. 55: 515-522.
- MORALES, C.L. 1999. Sistemas reproductivos en una comunidad de plantas del Chaco Serrano. Implicancias sobre su éxito reproductivo. Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán: 106.
- MORALES, C.L y GALETTO, L. 2000. Selección de caracteres florales por polinizadores en especies del Chaco Serrano, Argentina. Gayana Botanica 57: 39-40.
- MORELLO, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana 2: 5-155.
- MORELLO, J. 1967. Bases para el estudio fitoecológico de los grandes espacios (el Chaco argentino). Cien. e Invest. 23: 252-267.
- MORELLO, J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco Argentino. IDIA (Dic./70): 31-52.
- MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: Objetivos y Metodología. Serie Fitogeográfica N° 10. INTA, Buenos Aires, 125 pp.
- MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1973. Subregiones ecológicas de la provincia del Chaco. Ecología 1: 29-33.
- MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: Vegetación y Ambiente de la Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica N° 13. INTA, Buenos Aires, 130 pp.
- MORELLO, J., N. E. CRUDELLI y M. SARACENO. 1971. Los vinalares de Formosa (Rep. Argentina). La colonizadora leñosa *Prosopis ruscifolia* Gris. Serie Fitogeográfica N° 11. INTA, Buenos Aires, 116 pp.
- MORELLO, J. y C. SARAVIA TOLEDO, 1959a. El bosque chaqueño. I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta.

- Rev. Agron. Noroeste Argent. 3: 5-81.
- MORELLO, J. y C. SARAVIA TOLEDO, 1959b. El bosque chaqueño. II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. Rev. Agron. Noroeste Argent. 3: 209-258.
- PALACIOS, R. A. y J. GENISE. 1986. Biología floral de algunas especies de *Prosopis*. Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Medellín: 305.
- PARODI, L. R. 1945. Las regiones fitogeográficas argentinas y sus relaciones con la industria forestal. En: F. Verdoorn (ed.), Plants and Plant Science in Latin America: 127-132. Waltham, Mass., USA.
- PENSIERO, J. F. y G. D. MARINO. 1998. Relevamiento florístico de los quebrachales jóvenes de la Cuña Boscosa santafesina. Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto: 275.
- PÉREZ HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; J. H. C. CORNELISSEN y M. CABIDO. 1997. Comparación experimental de la tasa de descomposición foliar de especies vegetales del centro-oeste de Argentina. Ecología Austral 7: 87-94.
- PIRE, E. F. y J. P. LEWIS. 1993. Los matorrales de *Allenrolfea vaginata* (Gris.) O.K. del Chaco Santafecino. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 24 y 25: 1-8.
- PIRE, E. F.; TORRES, P. S.; ROMAGNOLI, O. D. y J. P. LEWIS. 1991. The significance of ant-hills in depressed areas of the Great Chaco. Rev. Biol. Trop. 39: 71-76.
- PLACCI, L. G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Fac. Cs. Naturales y Museo, Univ. Nac. de La Plata, La Plata.
- PRADO, D. E. 1991. A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Ph.D. thesis, University of St. Andrews, St. Andrews, Escocia.
- PRADO, D. E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America?. I. A review. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco V. Candollea 48: 145-172.
- PRADO, D. E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America?. II. A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco VII. Candollea 48: 615-629.
- PRADO, D. E. y P. E. GIBBS. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 902-927.
- PRADO, D. E.; FRANCESCHI, E. A. y M. B. BIANCHI. 1989. El bosque del escarpe occidental del Río Paraná (Argentina). Composición florística y estructura. Acta Bot. Brasil. 3 (2, supl.): 99-108.
- PRAUSE, J.; BREZONI, E. D.; MARINICH, M. J. y S. H. BATTAGLIA. 1991. Evaluación del horizonte de mayor actividad en *Schinopsis balansae* Engl. mediante metodología radioisotópica. VI Jornadas Técnicas Inventario, Modelos de Producción y Crecimiento forestales: 182-188, Eldorado (Misiones).
- PROTOMASTRO, J. 1988. Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de quebracho colorado, blanco, y mistol. Tesis doctoral, Facultad Cs. Exactas y Naturales, UBA, Buenos Aires.
- RAGONESE, A. E. y J. C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. Bol. Soc. Arg. Bot. 11 (Supl.): 133-160.
- RIVERA, G.L., GALETTO, L. y BERNARDELLO, G. 1996. Nectar secretion pattern, removal effects and breeding system of *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). Canadian Journal of Botany 74: 1996-2001.

- RIVERA, G.L. 2000a. Nectarios extranupciales florales en especies de Bignoniaceae de Argentina. *Darwiniana* 38: 1-10.
- RIVERA, G.L. 2000b. Nuptial nectary structure of Bignoniaceae from Argentina. *Darwiniana* 38: 227-239.
- SAYAGO, M. 1969. Estudio fitogeográfico del norte de Córdoba. *Bol. Acad. Nac. Córdoba* 46: 123-427.
- SENNHAUSER, E. B. 1991. The concept of stability in connection with the gallery forests of the Chaco region. *Vegetatio* 94: 1-13.
- STREIT, W. y D. FENGEL. 1994a. Heartwood formation in quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.): tannin distribution and penetration of extractive into the cell walls. *Holzforschung* 48: 361-367.
- STREIT, W. y D. FENGEL. 1994b. On the changes of the extractive composition during heartwood formation in quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.). *Holzforschung* 48 (Suppl): 15-20.
- TORRES, C y L. GALETTO. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae) *Botanical Journal of the Linnean Society* 127: 207-223.
- TORRES, C y L. GALETTO. 1999. Factors constraining fruit set in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 187-205.
- VESPRINI, J. L. y D. E. PRADO. 1997. Reproductive biology of a hummingbird-pollinated cactus (*Cleistocactus baumannii*) in the Argentine Chaco: preliminary results. Annual Meeting of the Association for Tropical Biology, San José de Costa Rica.
- VESPRINI, J. L.; PRADO, D. E.; BIANCHI, M. B; BARBERIS, I. M y P. E. GIBBS. 1998. Análisis de síndrome y antesis floral de una comunidad leñosa chaqueña santafesina: resultados preliminares. Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto: 300.
- VILELA, A. E. 1993. Anatomía foliar de *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae): estrategias adaptativas a diferentes ambientes en *Prosopis nigra*. *Darwiniana* 32: 99-107.