

Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco Húmedo Santafesino: el Quebrachal de la Cuña Boscosa

Juan Pablo Lewis 1,2, Ignacio Martín Barberis 1,2, Eduardo Félix Pire 1,2 y Nélica Josefina Carnevale 1,3

1. Cátedra de Ecología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, c.c. 14, S2125ZAA Zavalla, Santa Fe, Argentina.

2. CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas)

3. CIUNR (Consejo de Investigaciones de la UNR)

e-mail: juanplewis@ciudad.com.ar.



Resumen

En este capítulo se hace una breve reseña de los distintos bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe y se describen algunos aspectos de la estructura y la dinámica de los quebrachales de *Schinopsis balansae* que son los bosques más importantes de este espacio. El Chaco Santafesino está formado por la Cuña Boscosa en el este, los Bajos Submeridionales, cubiertos de pajonales y sabanas en el centro y el Dorso Occidental Subhúmedo con sabanas y bosques en el oeste. La vegetación de la Cuña Boscosa está formada por bosques, abras gramíneas y esteros. En las partes más bajas del gradiente de altura topográfica se encuentran comunidades higrófilas flanqueadas de palmares de *Copernicia alba* y algarrobales de *Prosopis nigra* var. *ragonesei*, luego quebrachales de *Schinopsis balansae* y en la parte más alta bosques mixtos densos. La riqueza florística aumenta hacia el norte. En el quebrachal el estrato arbóreo es discontinuo y agrupado, alternando micrositios umbríos con claros de distinto tamaño cubiertos de un estrato herbáceo denso. La deposición de la materia orgánica varía a lo largo del año y su descomposición es función exponencial negativa del tiempo. La lluvia de semillas y germinación de árboles es distinta en los distintos años. Aparentemente no hay banco permanente de semillas de leñosas pero se forma un banco de juveniles. Estos bosques han sido intensamente explotados en el pasado para la extracción de tanino. En la actualidad se extrae madera para combustible y se somete a intenso pastoreo. Se proponen algunas pautas de manejo que deben ser analizadas.

Introducción

El Gran Chaco es una de las unidades fitogeográficas más grandes de la región Neotropical que ocupa más de 1.000.000 de km² en el este de Bolivia, oeste del Paraguay, norte de la Argentina y una pequeña parte del sur del Brasil entre los paralelos 15° y 35°S ([Cabrera y Willink](#), 1980). El río Pilcomayo divide el

Chaco Austral del Chaco Boreal y la mayoría de los autores reconocen un sector seco al oeste y otro húmedo al este ([Ragonese y Castiglioni](#), 1970; [Ramella y Spichiger](#), 1989). La porción más austral del sector oriental penetra por el norte de la provincia de Santa Fe y llega aproximadamente hasta el paralelo 30°30'S que es el límite austral de distribución de *Schinopsis balansae* ([Lewis y Collantes](#), 1973).

En el Chaco Santafesino se distinguen tres espacios contrastantes, dispuestos en paralelo de E a W, que se diferencian entre sí por la composición florística y sobre todo por la fisonomía de la vegetación. En el este se encuentra la Cuña Boscosa cubierta por bosques, sabanas y esteros. En el centro están los Bajos Submeridionales, que tienen un paisaje de tipo pampeano muy monótono, caracterizado por la escasez de árboles, con pajonales de *Spartina argentinensis* y sabanas de *Elyonurus muticus*. Por último, hacia donde se pone el sol se encuentra el Dorso Occidental Subhúmedo de Santa Fe, el cual está cubierto por bosques y sabanas y se puede considerar como una zona de transición entre el Chaco húmedo y el Chaco seco ([Lewis y Pire](#), 1981).

La población humana del norte de Santa Fe es poco densa y sus actividades más importantes son la ganadería extensiva y la extracción de madera para leña y para la fabricación de carbón ([MAGIC](#), 1971; [Gräfe et al.](#), 1991). En los Bajos Submeridionales, además del pastoreo, los principales disturbios son las inundaciones que se producen frecuentemente al final del verano y el otoño y los incendios provocados por el hombre para estimular el rebrote de las matas de *Spartina* y mejorar su calidad forrajera. En la Cuña Boscosa y en el Dorso Occidental Subhúmedo los incendios e inundaciones son menos frecuentes y los principales disturbios son la ganadería y la explotación forestal.

En este capítulo se hará una breve reseña de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina y se describirán con más detalles algunos de los aspectos sobresalientes de la ecología de los quebrachales de *Schinopsis balansae*

que podrían considerarse los bosques emblemáticos de ese área.

Cuña boscosa santafesina

La Cuña Boscosa de Santa Fe es la porción más austral del Chaco Oriental que se encuentra entre el escarpe que delimita el valle del río Paraná y los Bajos Submeridionales de Santa Fe, de los que está separado por las lagunas encadenadas que forman el sistema del arroyo Golondrinas y Calchaquí. Hacia el sur llega aproximadamente hasta Gobernador Crespo (30°30'S) y hacia el N no se extiende mucho más allá de Basail en la provincia del Chaco. Es una llanura con suave pendiente de NO a SE y mesorrelieve muy irregular, formada sobre una cuenca sedimentaria de loess y limos loessicos depositados durante el Cuaternario (Popolizio *et al.*, 1978). El clima es templado cálido húmedo con lluvias estivales de 800 a más de 1000 mm anuales y por un período seco invernal de duración variable. Hay un gradiente térmico de N a S y uno hídrico de E a O (Burgos, 1970). Predominan suelos con fuertes rasgos halo-hidromórficos que forman mosaicos muy complejos (Espino *et al.*, 1983).

fuego y del hombre combinadas; y los esteros son vías de escurrimiento senescentes donde el suelo está sometido a largos períodos de inundación por lo que la vegetación es muy higrófila.

Las comunidades boscosas más importantes se distribuyen formando cenoclinas (Fig. 1), esto es, varían gradualmente asociadas al gradiente de elevación topográfica relativa (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991), y esta distribución se da en todo este espacio, aunque hay variaciones locales en los distintos tipos de bosques que obedecen a distintos factores. La Cuña Boscosa está cruzada por innumerables esteros, que como ya se dijo, son vías de avenamiento senescentes, el agua circula por ellos muy lentamente y su nivel varía con la estación del año. En la estación lluviosa los esteros se llenan y derraman descabezando los suelos más elevados de sus bordes, y al retornar el agua hacia la vía de desagüe arrastra sedimentos hacia el centro del estero, que como resultado produce su ensanchamiento y colmatación acompañados de una importante disminución de la velocidad de escurrimiento. Los esteros alternan con tierras más altas y mejor drenadas. Por lo tanto hay una serie de gradientes ambientales asociados a la diferencia

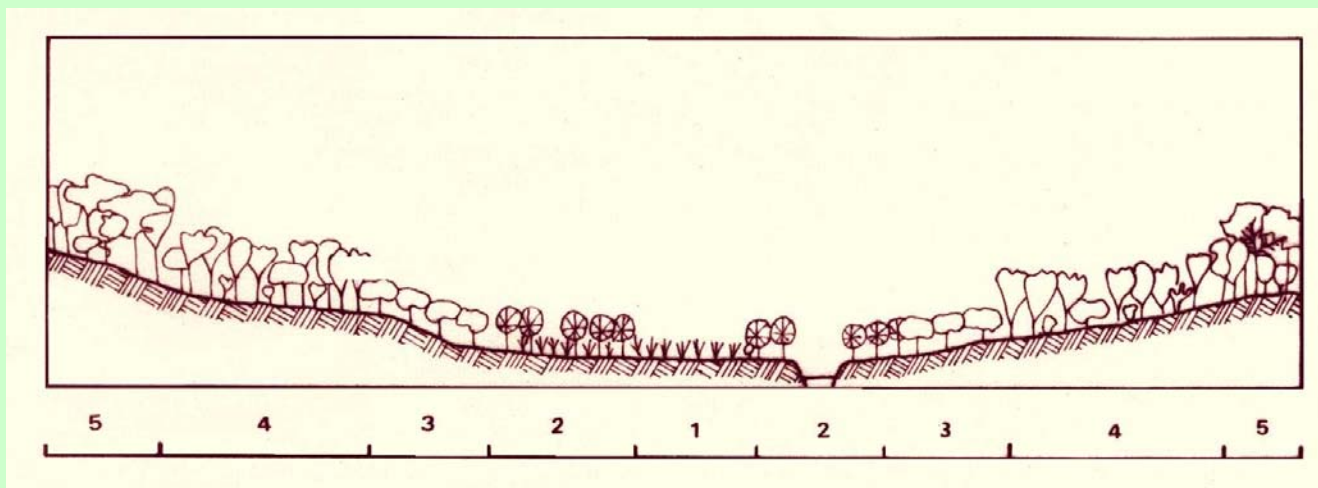


Fig. 1. Diagrama idealizado de la distribución de la vegetación a lo largo de gradientes asociados a la altura topográfica perpendicular a un estero de la Cuña Boscosa. 1) Comunidades higrófilas sobre el lecho del estero, 2) Pajonal de *Spartina argentinensis* o *Panicum prionitis*, 3) Algarrobal de *Prosopis nigra* var. *ragonesei*, 4) Quebrachal de *Schinopsis balansae*, 5) Bosque mixto denso. (Redibujado de LEWIS, 1995).

La vegetación predominante fisonómicamente, como su nombre lo indica, son bosques. Estos alternan con abras gramíneas y esteros. Las abras se encuentran en terrenos más bajos o son el resultado de la acción del

de altura topográfica. El más importante es un gradiente de humedad edáfica, en el estero se acumula agua y permanece anegado todo, o la mayor parte del año, en cambio las partes más altas y mejor drenadas nunca sufren

inundación. La parte intermedia del gradiente en muchos lugares se encharca, y el grado de anegamiento o drenaje es muy variable. Correlacionado con la humedad edáfica hay también un gradiente de salinidad. Las zonas del gradiente topográfico mal drenadas, que se encharcan y se secan alternativamente sufren un proceso de salinificación, debido a que las sales son arrastradas verticalmente por capilaridad hacia la superficie cuando se evapora el agua del suelo.

Bordeando los esteros, sobre suelos salinos se encuentran los algarrobales, que son franjas estrechas de bosques de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* a veces con palmeras (*Copernicia alba*) y estrato herbáceo halófilo o pajonal de *Spartina argentinensis* o *Panicum prionitis*. Siguiendo el gradiente, inmediatamente después, se encuentran los quebrachales de *Schinopsis balansae* que son bosques abiertos de densidad variable y que se extienden sobre grandes extensiones en suelos de drenaje lento y en general halo-hidromórficos. En los suelos más altos y bien drenados se encuentran los bosques que como no tienen una especie dominante o característica, alguna vez denominamos bosques chaqueños (Lewis y Pire, 1981) aunque paradójicamente son los menos chaqueños de la región, por lo que más tarde los denominamos bosques mixtos densos (Lewis et al., 1994). Estos bosques tienen una gran riqueza florística, que aumenta de sur a norte siguiendo el gradiente térmico de la región; un estrato arbustivo pobre y el estrato herbáceo es casi inexistente. En él, sobre todo hacia el norte se encuentran muchas especies de linaje amazónico (Lewis et al., 1994). Además de estos bosques hay cardonales de *Stetsonia coryne*, vinalares de *Prosopis vinalillo* y otros bosques de menor importancia.

Bosque Chaqueño o Bosque mixto denso

Estos bosques tienen un canopeo casi continuo con pequeños claros de diferentes tamaños, resultantes de la distribución agrupada de los árboles, de la presencia de pequeñas depresiones sin árboles y de la caída de éstos.

Tienen una gran riqueza florística que aumenta hacia el norte (Apéndice 1). En estos bosques, *Schinopsis balansae* es una especie periférica, es decir, se encuentra en los bordes externos e internos (alrededor de pequeñas lagunas internas). Además no se ven ejemplares jóvenes de *Schinopsis balansae* dentro de estos bosques por lo que suponemos que no hay regeneración de esta especie dentro de ellos. Por lo tanto si bien puede haber algún quebracho colorado, esta especie no parece ser un componente del bosque chaqueño. En el sur las especies de este bosque son principalmente de linaje chaqueño, pero hacia el norte cuando se vuelven más ricos incorporan algunas especies de linaje amazónico (sensu [Cabrera y Willink, 1980](#)) o más precisamente especies Austro-Brasileñas como *Arecastrum romanzoffianum*, *Holocalyx balansae*, *Allophylus edulis*, *Tabebuia heptaphylla*, *Ficus monckii*, etc. La ausencia o escasez de *Schinopsis balansae* unido a la presencia de muchas especies de linaje amazónico indicarían que estos bosques, o por lo menos sus stands más septentrionales, no son verdaderos bosques chaqueños, sino bosques de transición con los bosques austrobrasileños ([Prado, 1993 a, b](#)).

La estructura de estos bosques es compleja, tienen un estrato arbóreo alto mixto de más de 10 metros de altura de las especies dominantes y un estrato arbóreo bajo de alrededor de 5 metros de altura con *Eugenia uniflora* frecuentemente acompañada por renovales de la mayoría de las especies arbóreas. Por debajo del estrato arbóreo inferior hay un estrato con arbustos y los renovales más jóvenes de las especies arbóreas. A veces todos los estratos están unidos y no son fácilmente distinguibles unos de otros y las leñosas forman un continuum vertical. En algunos lugares de los stands más septentrionales *Ficus monckii* es una epífita sobre los árboles, crece sobre ellos y finalmente mata a su huésped ocupando su lugar y formando un estrato arbóreo emergente. El estrato herbáceo es inexistente o muy pobre, y en algunas zonas umbrías pueden ser abundantes las bromeliáceas como *Bromelia serra*. Las lianas y epífitas en general son poco abundantes ([Lewis et al., 1994](#)).

Quebrachal de Schinopsis balansae

La riqueza florística de estos bosques es inferior a la del bosque mixto denso. La vegetación arbórea es discontinua de modo que alternan zonas de bosque muy denso con abras que pueden ser muy extensas, lo que hace que a pesar de su relativamente escasa riqueza florística sean bosques muy heterogéneos. Los rodales relativamente bien recuperados, tienen dos estratos de árboles que en algunos lugares no se pueden segregar uno de otro y en otros alguno de ellos está ausente. El estrato superior está formado por *Schinopsis balansae*, *Sideroxylon obtusifolium* y *Aspidosperma quebracho-blanco* y el estrato inferior está compuesto por *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. También hay dos estratos arbustivos, uno alto en que se encuentran *Achatocarpus praecox*, *Maytenus vitis-idaea* y *Celtis pallida* acompañados de ejemplares jóvenes de las especies arbóreas, y otro bajo cuya especie más importante suele ser *Grabowskia duplicata* (Lewis *et al.*, 1997). Hay una ligera variación florística siguiendo el gradiente térmico de sur a norte, pero mucho menos perceptible que en el caso de los bosques mixtos densos y es muy raro que aparezcan especies austro-brasileñas en ellos. Aquellos quebrachales muy deteriorados por la explotación forestal esquilmante se convierten en densos arbustales de las especies mencionadas o en vinalares de *Prosopis vinalillo* o tuscales de *Acacia aroma*. Hay algunos quebrachales jóvenes, es decir, que después de una explotación maderera intensa han sido abandonados en época relativamente reciente, que tienen un estrato arbóreo muy denso y no muy alto de *Schinopsis balansae*, acompañado de muy pocos individuos de otras especies, salvo quizá, individuos de mimosoideas espinosas.

El estrato herbáceo de los quebrachales también es muy heterogéneo. En las partes más umbrías del bosque el estrato herbáceo es muy pobre o está invadido por bromeliáceas espinosas, *Aechmea distichanta* o *Bromelia serra*, y rara vez las dos especies juntas. Con frecuencia las zonas más sombreadas son usadas como dormitorios

por el ganado, por lo que pierden completamente el estrato herbáceo, ya sea por pisoteo o por sobrepastoreo. En las discontinuidades grandes del canopeo donde penetra mucha luz y los suelos son muy húmedos y se encharcan, el estrato herbáceo es un tapiz muy denso cuya dominante puede ser *Paspalum* spp., *Pennisetum frutescens*, *Leersia hexandra*, o alguna otra gramínea y ciperáceas. En las partes más sombreadas las gramíneas son menos conspicuas y son frecuentes algunas compuestas (*Eupatorium clematidium*, *E. ivaefolium*, *E. candolleanum*, etc.) y otras latifoliadas (*Iresine difussa* y *Dicliptera tweediana* entre otras).

Hay algunas enredaderas (*Pithecoctenium cynanchoides*, *Dolichandra cynanchoides*, *Forsteronia glabrescens*, *Muehlenbeckia sagittifolia*, y muy pocas otras especies) pero no son muy abundantes y entre las pocas especies de epífitas predominan las bromeliáceas sobre todo del género *Tillandsia*, y los líquenes que pueden ser muy abundantes.

Este bosque es muy distinto al quebrachal del chaco paraguayo descrito por Ramella y Spichiger (1989) y no puede considerarse el bosque climax del Chaco Oriental como sostiene Cabrera (1994), ya que si bien son los bosques más abundantes de la región, se encuentran sobre suelos azonales frecuentemente halo-hidromórficos y los bosques densos mixtos son mucho más evolucionados que el quebrachal. Aunque la riqueza florística de estos bosques no es muy grande, los estratos leñosos forman un complicado mosaico que los hace muy heterogéneos (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991).

Algarrobales

Los algarrobales son bosques que se encuentran flanqueando los esteros, sobre suelos que se inundan al fin del verano y que tienen un fuerte carácter halófilo. Tienen un estrato arbóreo casi continuo de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* acompañado a veces de *Geoffroea decorticans* (chañar) y algunas palmeras (*Copernicia alba*). Los arbustos son muy escasos y en el estrato herbáceo, que desaparece casi totalmente si el período seco invernal es

muy riguroso, se encuentran algunas especies halófilas, *Portulaca criptopetala*, *Sporobolus pyramidatus*, *Spergularia platensis*, etc. y en algunos lugares pajonales de *Spartina argentinensis*. Cuando comienzan las lluvias en suelos que se inundan, rebrota *Echinochloa helodes* que a fines del verano forma un denso césped con *Leersia hexandra*, *Ludwigia peploides* y otras especies higrófilas. Dada la pobreza florística del estrato de leñosas, contrariamente con lo que ocurre con los otros bosques ya mencionados, no se percibe ninguna variación que responda al gradiente térmico de sur a norte.

En los años muy lluviosos en que la inundación del fin del verano es mayor que la normal y dura más tiempo, el estrato arbóreo se seca totalmente y el estero avanza sobre él. También el algarrobal crece o se retrotrae siguiendo la dinámica y evolución del estero. Cuando alguna porción del estero se colmata, es invadido por el estrato leñoso de algarrobo y chañar, pero si la vegetación herbácea del estero debido a la humedad crece mucho y luego se seca debido al frío o a la sequía invernal, se pueden producir grandes conflagraciones que limitan el desarrollo de los algarrobos y el avance de sus bosques. De cualquier manera el área ocupada por los algarrobales, comparada con la de los quebrachales, es muy pequeña.

Palmares

En algunos esteros no muy profundos o entre el estero y el algarrobal se instalan palmares de *Copernicia alba*, como así también en el ecotono entre la Cuña Boscosa con los Bajos Submeridionales. Estos palmares son de densidad variable, continuos, agrupados o muy dispersos. El estrato herbáceo suele ser un pajonal de *Panicum prionitis* o *Spartina argentinensis*. Estos pajonales sufren frecuentes incendios que aunque quemen totalmente las copas de las palmeras, de ninguna manera les producen la muerte, por lo que rápidamente el palmar se regenera. Cerca de Reconquista, en suelo alto, hay un palmar no muy extenso de *Syagrus yatay* donde las palmeras están distribuidas en forma dispersa, y cuyo estrato herbáceo prístino no se puede identificar porque ha

sido cultivado. Mientras los palmares de *Copernicia alba* son característicos de suelos bajos anegables de la Cuña Boscosa y todo el Chaco Oriental, el de yatay es único en la región y puede considerarse como una rareza al oeste del Paraná ([Ragonese y Covas, 1942](#)), aunque son o fueron muy comunes en Entre Ríos y Corrientes.

Otros bosques de la Cuña Boscosa

Además de los bosques descritos arriba hay otros bosques menores dentro de la Cuña Boscosa. En suelos muy salobres hay cardonales de *Stetsonia coryne*, que tienen un estrato arbóreo disperso de esta cactácea acompañada de *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis* spp. y algunos arbustos con un estrato herbáceo muy pobre, que dejan gran cantidad de suelo desnudo. Estos bosques son muy pequeños, de unas pocas hectáreas, y no son demasiado frecuentes. En esteros rellenados hay espinillares de *Acacia caven* y algunos bosques muy degradados son reemplazados por vinalares de *Prosopis vinalillo* o tuscales de *Acacia aroma*.

Ecología del quebrachal

De los bosques descritos, el quebrachal de *Schinopsis balansae* es el que ocupa mayor superficie en la Cuña Boscosa Santafesina y es distinto de otros bosques del Chaco donde puedan aparecer especies del género *Schinopsis* (Figs. 2 y 3). Por el espacio que ocupa y por su singularidad puede considerarse que es el bosque típico de esta parte del Chaco.

Composición florística y estructura del quebrachal

Las especies arbóreas constantes de estos bosques son *Schinopsis balansae*, *Prosopis* spp., *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Acacia praecox* y algunos arbustos como *Maytenus vitis-idaea*, *Grabowskia duplicata* y *Schinus fasciculatus*, pero además suelen ser frecuentes *Myrcianthes cisplatensis*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Geoffroea decorticans*, *Achatocarpus praecox* y *Celtis pallida*. En el Apéndice 2 se listan las especies del quebrachal a la altura de Vera (paralelo

29°S). Hacia el sur los quebrachales se empobrecen y finalmente desaparece *Schinopsis balansae* y pierden su identidad continuándose en los bosques del espinal, y si bien hacia el norte se enriquecen, nunca llegan a ser tan ricos como los que aquí se han denominado Bosques mixtos densos o más impropriadamente Bosque Chaqueño.

La mayoría de las leñosas de estos bosques son caducifolias, aunque hay algunas perennifolias, y el grado de caducidad de las hojas es variable entre las especies. Las leguminosas arbóreas tienen hojas grandes, pero compuestas de folíolos o foliolulos muy pequeños y la mayoría de las otras especies tienen hojas pequeñas, membranosas, aunque *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Jodina rhombifolia* tienen hojas coriáceas y *Maytenus vitis-idaea* y *Holmbergia tweedii* tienen hojas carnosas. La mayoría de las especies tienen estructuras espinosas, *Schinopsis balansae* solamente en los estadios juveniles y tanto *Aspidosperma quebracho-blanco* como *Jodina rhombifolia* tienen sus espinas en las hojas ([Lewis et al., 1997](#)).



Fig. 2. Quebrachal de *Schinopsis balansae* cerca de Las Gamas en la Cuña Boscosa Santafesina

En general las flores son de colores claros, amarillas o blancas, de tamaño mediano o pequeño, en inflorescencias no muy grandes, salvo en el caso de las especies de *Capparis*, cuyas flores son relativamente grandes y llamativas. Los individuos de especies con flores poco vistosas o pequeñas contrarrestan la humildad de sus flores con una profusa floración o producen perfumes muy fragantes que atraen a los polinizadores.

Los frutos de la mayoría de las especies son carnosos, pero los de *Schinopsis balansae* son sámaras y los de *Aspidosperma quebracho-blanco* son cápsulas con semillas aladas. Las características del fruto y las semillas están asociadas con el síndrome de dispersión de las especies. Las de frutos carnosos son ornitócoras, o sea dispersadas por las aves, mientras que las de frutos o semillas aladas son anemócoras, es decir, dispersadas por el viento. En realidad, en muchos casos opera más de un agente de dispersión simultáneamente, los propágulos de algarrobos (*Prosopis* spp.) y garabatos (*Acacia praecox*) son dispersados por su propio peso, arrastrados por el agua, por insectos y aún por el ganado.

La heterogeneidad del bosque de Schinopsis balansae

La distribución espacial de los individuos de las especies arbóreas es agrupada, de modo que el dosel del bosque no es continuo y quedan claros de distinto tamaño. La discontinuidad de los estratos leñosos es un reflejo de la heterogeneidad del terreno asociada a la microtopografía y humedad del mismo. Así como la mayoría de los distintos tipos de bosques de la región es fundamentalmente una respuesta a gradientes ambientales asociados a la altura topográfica, estos bosques son un mosaico que responde a variaciones correlacionadas con la microtopografía a una escala mucho más fina que en el caso de la región ([Palmer y Dixon, 1990](#); [Lewis 1991](#)). El terreno no es homogéneo, hay partes relativamente elevadas y bien drenadas, y otras deprimidas, cóncavas o planas, que se encharcan o permanecen anegadas durante mucho tiempo. Esto hace que la superficie pueda dividirse en microzonas con distintas características. La mayor parte de las leñosas se agrupa en las microzonas mejor drenadas, mientras que en las partes más húmedas el dosel leñoso se interrumpe y el suelo está cubierto por un estrato denso de pastos y ciperáceas. Donde el estrato arbóreo es muy denso, con frecuencia, aunque no siempre, el sotobosque es colonizado por *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* que imprimen características especiales al ambiente ([Lewis y Pire, 1981](#); [Barberis et al., 1998](#)). También, pero

a escala más grosera, hay mosaicos relacionados con el grado de degradación o recuperación del bosque.

En los sectores elevados se observan individuos de la mayoría de las especies leñosas y las especies dominantes pueden ser tanto arbóreas (*Acacia praecox*, *Myrcianthes cisplatensis*) como arbustivas (*Celtis pallida*, *Capparis retusa*). Por el contrario, sobre terrenos más húmedos y que se encharcan con frecuencia sólo crecen unas pocas especies arbóreas (*Geoffroea decorticans*, *Prosopis* spp. y *Acacia caven*) (Lewis y Pire, 1981; Barberis et al., 1998; Barberis et al., 2002).



Fig. 3. Ejemplar de *Schinopsis balansae* dentro del bosque de la figura 2.

La microtopografía del terreno es el resultado de la historia fisiográfica de la región y las interacciones entre el suelo y los organismos que habitan en él. La deflación por el viento, es decir, la erosión eólica producida en períodos geológicos secos, y procesos pseudokarsticos, fenómeno común de la llanura chaco-pampeana (Popolizio, com. pers.) que implica la

disolución y lixiviación de material del perfil del suelo, sobre todo carbonato de calcio, formaron depresiones de distinto tamaño aunque no demasiado grandes. Contrariamente, la acumulación eólica e hidráulica pueden haber producido un microrelieve convexo. Además se pueden sumar interacciones con la biota. La hormiga *Atta wollenweideri* construye hormigueros de varios metros de diámetro y 0,5 m de altura (Bucher, 1980) que cuando la colonia decae, se derrumban las cámaras donde cultivan sus hongos, creando una microtopografía muy irregular. También el ganado en su deambular modifica el microrelieve y los árboles caídos y tocones actúan como barrera de contención de los sedimentos arrastrados por el agua además de las alteraciones que producen al ser arrancados por el viento y caer (Beatty y Stone, 1986). Todos estos hechos pueden de alguna manera contribuir al desarrollo de la heterogeneidad ambiental que se refleja en la complejidad de la vegetación (Lewis, 1991).

Fenología del bosque de *Schinopsis balansae*

La fenología del bosque chaqueño es muy compleja. Estos bosques son fuertemente estacionales ya que sufren un marcado periodo seco invernal de duración variable y en ese período se producen heladas fuertes. Si bien hay patrones estacionales generales, el comportamiento fenológico de las especies es distinto y dentro de la mayoría de las especies los individuos se comportan diferencialmente entre sí.

La mayoría de las especies arbóreas y arbustivas de estos bosques son caducifolias, pero *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Jodina rhombifolia*, *Maytenus vitis-idaea* y *Holmbergia tweedii* son perennifolias. El grado de caducidad de las hojas es variable entre las especies, por un lado *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. pierden las hojas antes que *Schinopsis balansae*, por otro lado aunque *Aspidosperma quebracho-blanco* conserva parte de su follaje todo el año, en la estación fría pierde una parte importante del mismo, variable según la rigurosidad de la misma.

La caída de las hojas se produce en un tiempo prolongado, comenzando a fines de febrero, aunque no es realmente importante hasta mayo y termina a mediados de setiembre. El pico de caída de las hojas y acumulación de hojarasca en el suelo se produce en junio, julio y agosto según los años. La mayor parte de las especies de hojas

decorticans y las especies de *Acacia*, son las de floración más temprana, luego siguen las mirtáceas y por último las anacardiáceas (Tabla 1). Los individuos de la mayoría de las especies concentran su esfuerzo reproductivo en un año, invirtiendo en desarrollo vegetativo y acumulando reservas con poca o nula actividad reproductiva el o los

Especie / mes	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Acacia praecox</i>					1	11	111	1111	11111	11	1	
<i>Geoffroea decorticans</i>									11111111			
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	1									1111	11	11
<i>Schinopsis balansae</i>	111	1										1111

Tabla 1. Floración de cuatro de las especies leñosas presentes en la cuña boscosa.

pinnadas pierden paulatinamente sus foliolulos hasta que por último se desprende el pecíolo. Las heladas fuertes aceleran todo el proceso, pero afectan de distinta manera a los ejemplares según su ubicación y grado de protección dentro de la comunidad y el paisaje. Los ejemplares más protegidos por otros, así como los que están en lugares más húmedos, en los bordes de las charcas internas, mantienen las hojas activas durante más tiempo, y la caída se puede prolongar hasta el rebrote con picos durante vientos fuertes o luego de heladas intensas. Si la intensidad de una helada es muy grande, las hojas activas se secan abruptamente y permanecen adheridas al árbol durante un largo tiempo que se puede extender hasta la primavera cuando se produce el rebrote.

El rebrote después del invierno de la mayoría de las especies es explosivo, y está fuertemente condicionado por las temperaturas. Todos los individuos de una misma especie y a veces varias especies distintas rebrotan simultáneamente. La formación de nuevas ramas, hojas y yemas se produce luego del rebrote primaveral culminando al fin del verano. Si ha habido una importante producción de frutos el desarrollo de nuevo follaje durante el verano es menor. Intensas defoliaciones producidas por orugas de lepidópteros u otros insectos provocan un rebrote posterior, pero si el ejemplar no tiene reservas suficientes o el proceso de defoliación se repite, las ramas inferiores de los grandes ejemplares o algunos individuos medianos se secan.

En general todas las leñosas florecen en primavera y verano. Las fabáceas, y entre ellas *Geoffroea*

años siguientes; esta estrategia trae como consecuencia que aún ejemplares espacial o ecológicamente próximos, es decir, dentro del territorio de los mismos polinizadores, solamente intercambien material genético los años en que coinciden sus ciclos e historias. En muchas especies durante su época de floración, hay individuos que florecen más temprano o más tarde que otros, lo que parecería ser una estrategia que permite aprovechar épocas favorables que ocurren no siempre en el mismo tiempo durante todos los años.

Los años secos o los que por lo menos tienen una primavera seca aparentemente favorecen la floración que en ese caso se concentra en los meses de noviembre, diciembre y enero, y en estos años es mayor el cuajado de los frutos, especialmente en los algarrobos (*Prosopis* spp.). No obstante esto, el hecho de que siempre algunos de los ejemplares de cada especie tenga una importante producción de frutos a pesar de las condiciones ambientales, asegura la presencia permanente de propágulos, que pueden aprovechar, si luego se dan, las condiciones que permiten su germinación y establecimiento. Muy pocas son las especies cuya floración está fuertemente favorecida por condiciones de alta humedad y las que lo están, como *Tabebuia nodosa* y *Sapium haemathospermum*, florecen todos los años varias veces, con muchas o pocas flores de acuerdo al estado general del individuo.

La polinización dentro de estos bosques es generalmente entomófila, producida por insectos

principalmente generalistas, aunque, si bien no los conocemos, es posible que haya polinizadores específicos o estrechas relaciones entre especies vegetales y ciertas especies de insectos. En las mimosoideas los polinizadores son atraídos en parte por el fuerte color amarillo o anaranjado de sus flores, pero en la mayoría de las especies las flores son muy humildes y poco vistosas. Durante el día la actividad de los polinizadores pareciera escasa, pero al anochecer es notable la fragancia del bosque y la actividad de los polinizadores. La época de maduración de los frutos y la rapidez de su dispersión varía con las especies. Los frutos de *Schinopsis balansae* maduran y caen muy rápidamente en un breve período durante el verano, en contraste con los frutos de *Aspidosperma quebracho-blanco* que tardan mucho en madurar, abrirse y liberar sus semillas, que pueden quedar retenidas por la planta madre hasta fines del invierno.

Circulación de la materia orgánica y nutrientes

La dinámica general del bosque, como la de cualquier comunidad vegetal está dada por la síntesis y descomposición de la materia orgánica, o lo que es lo mismo, por su circulación. En el proceso fotosintético se fija dióxido de carbono del aire que junto con el agua y los nutrientes absorbidos por las raíces constituyen la materia orgánica vegetal. Una parte de la materia orgánica sintetizada por los estratos leñosos y el estrato herbáceo es canalizada hacia las raíces y otra es acumulada en la parte aérea de las plantas. Esta materia orgánica es la energía almacenada por el ecosistema, que permite su funcionamiento. Una fracción de la materia orgánica, posiblemente pequeña, es consumida por los herbívoros, en su mayoría insectos y otros invertebrados en el estrato leñoso y además vertebrados, sobre todo ganado, en el estrato herbáceo. La mayor parte del follaje cae en el invierno, junto con ramas y aún árboles enteros que entran en decrepitud o son volcados por el viento en cualquier estación, y además la materia seca del estrato herbáceo que se seca, se acumula sobre el suelo como broza. Esta materia orgánica que se deposita sobre el suelo es

descompuesta, o se quema en grandes incendios, devolviendo el dióxido de carbono al aire y los nutrientes al suelo. Los vegetales extraen sus nutrientes del suelo y del aire según el caso, pero en realidad, el gran reservorio de nutrientes del bosque maduro es la materia orgánica que compone la biomasa vegetal. El crecimiento y la productividad del bosque, como su decaimiento, son la consecuencia directa de la circulación de la materia orgánica a través de la biota.

La deposición de la hojarasca vegetal es la vía más importante en la transferencia de nutrientes y energía desde el canopeo hacia el suelo del bosque. Al analizar la hojarasca caída se puede determinar su variación, almacenaje, composición y descomposición (Hart, 1995), la tasa de producción de materia orgánica, la fenología de las distintas especies que componen la comunidad y además se puede cuantificar la disponibilidad de nutrientes y su capacidad de reciclaje, que varía según las especies (Proctor, 1983; Montagnini *et al.*, 1993).

Todos los años un tercio o más de la mitad de la energía y carbono fijado en los bosques llega a la superficie del suelo como hojarasca de los estratos leñosos y broza del estrato herbáceo. Este aporte de materia orgánica al suelo, varía tanto espacial como temporalmente. La caída de hojas y por lo tanto la acumulación de hojarasca sobre el suelo obedece a cambios estacionales, y es consecuencia de la fenología del bosque. La cantidad total de hojarasca caída no varía de manera significativa de un año a otro, y su rango de deposición fue de 230 g/m²/año a 270 g/m²/año. Pero espacialmente hay diferencias significativas entre los distintos micrositios; en aquellos lugares donde la cubierta arbórea es continua el promedio anual de hojarasca caída es de 31,7 g/m², donde la cobertura es intermedia es de 14,8 g/m² y en las abras gramíneas, donde la cobertura de leñosas es nula, el promedio anual es de tan solo 4,9 g/m² ya que viene arrastrada por el viento desde las áreas vecinas (Carnevale y Lewis, 2001). El estrato herbáceo también contribuye a la deposición de materia orgánica sobre la superficie del suelo como broza, y posiblemente

sea importante en las abras gramíneas y menos relevante en el sotobosque, pero no hay datos que apoyen esta suposición.

La descomposición de la hojarasca en el suelo es una función exponencial negativa del tiempo transcurrido como ocurre en otros ecosistemas (Olson, 1963). La tasa de descomposición de la hojarasca (k), es decir, la cantidad de materia seca que se descompone por gramo y por año, no es constante, y puede variar de acuerdo a su composición florística, a los factores ambientales donde se descomponga y a la microfauna del suelo. En el quebrachal las tasas de descomposición son significativamente diferentes entre las especies (Carnevale, 2002). Las tasas anuales de descomposición (k) de dos de las especies arbóreas, *Schinopsis balansae* y *Acacia praecox*, que se registraron son bajas (0,03 y 0,04 respectivamente), lo que significa que la descomposición es muy lenta y por lo tanto la reposición de nutrientes al sistema también. En cambio en dos de las especies arbustivas que se estudiaron, *Maytenus vitis-idaea* y *Achatocarpus praecox*, la tasa de descomposición (k) es mucho mayor (0,13 y 0,14 respectivamente). Contrariamente a lo que se podría suponer, las tasas de descomposición no varían significativamente en los distintos micrositios del bosque.

La composición química de las hojas de *Schinopsis balansae* y *Acacia praecox* son similares entre sí, pero distintas a las de *Maytenus vitis-idaea* y *Achatocarpus praecox* que entre sí también son similares. Los arbustos tienen una mayor concentración de Ca y Mg en sus hojas que los árboles y además *Achatocarpus praecox* tiene un mayor contenido de K que cualquiera de las otras tres especies (Carnevale, 2002). La hojarasca de los arbustos tiene mayor tasa de descomposición que las especies arbóreas, lo cual coincide con el mayor contenido de nutrientes en los tejidos de los arbustos que en los de los árboles (Carnevale, 2002). La correlación entre el contenido de nutrientes y la tasa de descomposición de la hojarasca podría indicar que el contenido de nutrientes influye más que el microambiente en la velocidad de

descomposición de la hojarasca de las especies analizadas, como ocurre en otros bosques (Day, 1983; Facelli y Pickett, 1991; Álvarez Sánchez y Becerra Enríquez, 1996; Scott y Binkley, 1997).

Regeneración del quebrachal

La regeneración del bosque está determinada por varios procesos: la dispersión de propágulos, la germinación de las semillas, la emergencia de plántulas y el reclutamiento de plántulas hacia el canopeo. Todas las especies tienen un síndrome de dispersión determinado. Por ejemplo, las principales leñosas anemócoras son *Schinopsis balansae* cuyo fruto es una sámara y *Aspidosperma quebracho-blanco* que tiene semillas aladas, pero la mayoría son endozoócoras como por ejemplo *Myrcianthes cisplatensis* que tiene frutos carnosos (Barberis, 1998). La especie de mayor dispersabilidad parece ser *Schinopsis balansae*. La lluvia de semillas varía cualitativamente y cuantitativamente en los distintos años (Barberis, 1998).

Aparentemente no hay un banco importante de propágulos de leñosas en el suelo y la mayor parte de las plántulas que emergen en un año provienen de semillas que han sido dispersadas en ese año. Las semillas no se distribuyen homogéneamente sobre el terreno y además posiblemente no germinan en cualquier lugar. La cantidad de propágulos que germinan anualmente varía de manera considerable. La heterogeneidad topográfica de este bosque tiene una marcada influencia sobre la regeneración de leñosas. En las microzonas elevadas y mejor drenadas la emergencia de juveniles es muy elevada, mientras que en las planas húmedas y deprimidas la misma es prácticamente nula (Barberis, 1998). La distribución de la emergencia de plántulas entre distintas microzonas topográficas es similar en la mayoría de los años.

Se observan asimismo diferencias marcadas en la composición específica de cada cohorte anual de juveniles. Sin embargo, en la mayoría de los años la mayor proporción de plántulas que emergen pertenecen a unas pocas especies (*Acacia praecox*, *Myrcianthes cisplatensis*,

Sideroxylon obtusifolium, *Schinus fasciculatus* y *Schinopsis balansae*) ([Barberis](#), 1998).

Una vez establecidas las plántulas de leñosas, la mortalidad de las mismas es relativamente baja ([Barberis](#), 1998). El crecimiento de las mismas es muy escaso y se encuentra suprimido por lo que debajo del canopy se forma un banco o reservorio de plántulas, desde el cual se reclutarían los individuos que reemplazarían a los más viejos de los estratos arbóreos y arbustivos cuando ellos decaen y mueren. El balance anual total e individual del reclutamiento de plántulas de la mayoría de las especies es casi siempre positivo, por lo que el número de individuos tiende a incrementarse a través de los años ([Barberis](#), 1998), pero como este crecimiento no puede ser indefinido, probablemente existan mecanismos, como inundaciones o sequías extraordinarias que provoquen la mortandad masiva de plántulas y limiten el tamaño del banco de juveniles. El reclutamiento de juveniles hacia el canopy aparentemente es muy pequeño y los factores que lo determinan en estos bosques no son conocidos aún.

No hay áreas que hayan sido deforestadas y repobladas recientemente con el bosque nativo. Hay algunas forestaciones que ocupan una minúscula parte de lo que fue quebrachal que han sido repobladas con especies exóticas, sobre todo con especies de *Eucalyptus* y *Pinus*. El resto del área intensamente explotada para la extracción de tanino sufrió toda clase de manejo, pero donde fue abandonada o dedicada a la ganadería el bosque se regeneró o está en vías de regenerarse a pesar que sufre con frecuencia severa extracción maderera para distintos fines. No sabemos cual ha sido el camino que ha seguido la sucesión de todos estos bosques en el medio siglo que siguió al abandono de la industria taninera.

Lo que si es fácil comprobar, es que en los suelos que se encharcan pero no se inundan por largos períodos, la regeneración espontánea de *Schinopsis balansae* es abundante y hay grandes poblaciones de pequeños ejemplares de esta especie. En estos bosques muy jóvenes de quebracho, la penetración de luz es muy grande. En cambio, en los bosques muy densos de suelos

altos, bien drenados, la penetración de luz es escasa y no hay regeneración de quebracho colorado ([Wenzel y Hampel](#), 1998). Este hecho nos lleva a considerar a *Schinopsis balansae* como una especie pionera en contraposición a las especies de bosques densos y umbríos que podrían considerarse especies climáticas ([Swaine y Whitmore](#), 1988; [Whitmore](#) 1990). En esos quebrachales jóvenes los principales acompañantes de *Schinopsis balansae* son principalmente *Acacia praecox* y *Prosopis* spp., en cambio *Myrcianthes cisplatensis* se instala tardíamente en el bosque.

Mucho más complejo es el caso de los mosaicos de bosques muy degradados y arbustales que es posible que se regeneren, pero nunca hemos analizado este problema.

Manejo del quebrachal

Estos bosques han sido intensamente explotados en el pasado para la extracción de tanino y ganadería. En la década del 50 cerraron las fábricas de tanino y desde entonces los bosques se utilizaron para extraer postes, leña y madera para la fabricación de carbón ([Aguerre y Denegri](#), 1996; [Bitlloch y Sormani](#), 1997). También es importante en la actualidad la actividad ganadera extensiva para la cría de vacunos y en mucho menor grado caprinos de los que hay algunos hatos domésticos.

Se efectuaron numerosos desmontes para realizar agricultura, fundamentalmente algodón, girasol y sorgo, y pasturas de Grama de Rhodes (*Chloris gayana*) y trébol de olor (*Melilotus alba*). Sin embargo la agricultura en el interior de la Cuña Boscosa no se ha extendido mucho y es más bien espasmódica, contrariamente a lo que ocurre a lo largo de la RN 11 en la parte más elevada de la región, donde el bosque ha desaparecido casi totalmente y se ha instalado una importante zona agrícola y azucarera.

El manejo del pastizal del bosque varía desde el sobrepastoreo hasta una adecuada alternancia de períodos de pastoreo y períodos de descanso. El sobrepastoreo es generalmente consecuencia de un pastoreo continuo que agudiza la presión en las zonas de circulación y cercanas a

las aguadas y es altamente selectivo de especies y de parte de ellas. La alternancia de períodos de pastoreo y descanso implica descansos prolongados y se considera adecuado cuando permite que las especies más palatables recuperen las reservas necesarias, aumenten su biomasa, fructifiquen y dispersen. Estos períodos de descanso deben ir combinados con momentos de alta presión de pastoreo o fuegos que disminuyan la competencia de arbustos y otras especies indeseables. Este proceso varía con las dominantes de las comunidades involucradas, la biomasa acumulada y la disponibilidad de hacienda, pero generalmente se debe realizar una vez cada tres a cinco años.

La explotación forestal, ya sea la extracción de madera para leña o carbón o la obtención de postes suele ser esquilante, y la mayoría de los bosques actuales son el resultado de la recuperación de áreas intervenidas, aunque hay algunos relictos que no se han explotado forestalmente durante mucho tiempo. Se encuentran rodales que están relativamente bien conservados o en un avanzado estado de recuperación con gran cantidad de renovales de *Schinopsis balansae* y otras especies arbóreas y otros que se encuentran en estado final de degradación por la excesiva extracción de leña posterior a la extracción del quebracho y el pastoreo continuo, que en la actualidad están cubiertos por un matorral arbustivo y vinalares de *Prosopis vinalillo*.

No se han desarrollados sistemas de explotación racional de estos bosques, ni hay trabajos sobre las tasas de producción de sus especies más valiosas, y solamente se pueden dar algunas pautas que debieran ser estudiadas y debidamente analizadas antes de su recomendación (Pire y Prado, 2000).

Dejando de lado el desmonte y la agriculturización de la región, que probablemente no sea el camino más sustentable, el bosque ofrece un recurso maderero y forrajero importante. Aparentemente una extracción selectiva de leña no sólo puede ser absorbida por el bosque sino que puede mejorar la calidad y cantidad de madera para aserrar pero es necesario establecer la

forma y tasa de extracción en orden de que la explotación sea sustentable. La extracción de madera o postes es mucho más compleja ya que son bosques muy heterogéneos, con especies cuya tasa de crecimiento y producción es muy dispar, por lo cual es muy difícil establecer estrategias de explotación o turnos de corte, pero en líneas generales deben dejarse los mejores ejemplares como semilleros. La dificultad de establecer turnos de corte y ordenamiento de estos bosques se incrementa desde el momento que no solamente son bosques florísticamente mixtos, sino que también sus rodales y aún dentro de un mismo bosque conviven varias cohortes de cada una de las especies. La extracción por recepado con el uso de sustancias protectoras y hormonas para el rebrote también puede ser una herramienta para recuperar la funcionalidad del sistema radicular remanente de estas especies de tan lento crecimiento. El manejo adecuado del pastoreo y los fuegos durante los primeros años luego de una gran aparición de renovales puede permitir el aumento del número de ellos en algunos rodales.

El valor forrajero de uno de estos bosques depende del tamaño de sus abras y esteros. En las abras, que generalmente se encuentran en depresiones más húmedas, hay un importante estrato herbáceo que penetra en las partes más insoladas del bosque. En las áreas más umbrías se encuentran cardales de bromeliáceas espinosas que capturan el agua de lluvia, por lo que el suelo es relativamente seco, e impiden el desarrollo de los pastos y la circulación del ganado. El pastoreo continuo y con alta carga produce la degradación del tapiz herbáceo, provocando erosión del suelo y enmalezamiento con hierbas sufruticosas y lo que es más grave con malezas arbustivas leñosas, generando un importante estrato bajo impenetrable cuyos individuos tienen mecanismos de resistencia a la herbivoría por grandes mamíferos, espiniscencia, impalatabilidad y toxicidad. La proliferación de las leñosas arbustivas y el sobrepastoreo diferencial producen la degradación del recurso forrajero.

Una forma de incrementar el valor forrajero de un lugar, es ampliar sus abras y permitir una mayor penetración de la luz a través de su estrato de leñosas. Para esto se puede recomendar la desarbustización por un lado y el raleo del bosque por otro. El desmalezamiento periódico permite consolidar el tapiz herbáceo disminuyendo las sendas de circulación y atemperar el efecto desastroso de los fuegos sobre los árboles. Pero la desarbustización disminuye la protección contra el viento y modifica la circulación del ganado. El raleo del bosque es muy difícil de realizar porque puede producir varios hechos contraproducentes: proliferación del estrato arbustivo, desprotección de los árboles de sombra o madera remanentes, que crecieron con un hábito determinado por la densidad, y que a causa del desmonte selectivo genera un aumento de su vulnerabilidad al viento, también puede inducir incendios muy perjudiciales dado el aumento del desarrollo del estrato herbáceo, etc.

Bibliografía

- ÁLVAREZ SÁNCHEZ, J. y R. BECERRA ENRÍQUEZ. 1996. Leaf decomposition in a Mexican Rain Forest. *Biotropica* 28: 657-667.
- AGUERRE, M y G. DENEGRÍ. 1996. Deforestation in the chaqueña region in Argentina. En: PALO, M. y G. Mery (eds.), Sustainable forestry challenges for developing countries. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 275-288.
- BARBERIS, I. M. 1998. Regeneración del quebrachal de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa santafesina. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, 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.
- BARBERIS, I. M.; BATISTA, W. B.; PIRE, E. F.; LEWIS, J. P. y R. J. C. LEÓN. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *J. Veg. Sci.* 13: 607-614.
- BEATTY, S. W. y E. L. STONE. 1986. The variety of soil microsites created by treefalls. *Can. J. For. Res.* 16: 539-548.
- BITLLOCH, E. y H. A. SORMANI. 1997. Los enclaves forestales de la región chaqueño-misionera. *Ciencia Hoy* 7: 41-52.
- BUCHER, E. H. 1980. Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur* 7: 111-221.
- BURGOS, J. J. 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 37-101.
- CABRERA, A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. 2° Ed, 1° Reimpresión, Editorial Acme, S.A.C.I., Buenos Aires. 85 p.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Secretaría General de la O.E.A., Washington D.C. 122 p.
- CARNEVALE, N. J. 2002. La caída de hojarasca y su descomposición en un quebrachal de *Schinopsis balansae* del Chaco Oriental. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba.
- CARNEVALE, N. J. y J. P. LEWIS. 2001. Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of the eastern Chaco (Argentina). *Rev. Biol. Trop.* 49: 203-212.
- DAY, F. P. Jr. 1983. Effects of flooding on leaf litter decomposition in microcosmos. *Oecologia* 56: 180-184.
- ESPINO, L. M.; SEVESO, M. A. y M. A. SABATIER. 1983. Mapa de suelos de la Prov. de Santa Fe. Tomo II. MAG Santa Fe-INTA EERA Rafaela. 220 p.
- FACELLI, J. M. y S. T. A. PICKETT. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: 2-32.
- GRÄFE, W.; BRASSIOLO, M.; SIMÓN, M.; FUMAGALLI, A. y R. RENOLFI. 1991. Explotación eficaz y protección de recursos en la región de la Cuña boscosa, Departamento Vera, Provincia de Santa Fe. Estudio de prefactibilidad. Área de sistemas silvopastoriles de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina.
- HART, D. M. 1995. Litterfall and decomposition in the Pilliga State Forests, New South Wales, Australia. *Austr. J. Ecol.* 20: 266-272.
- LEWIS, J. P. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *J. Veg. Sci.* 2: 125-130.
- LEWIS, J. P. 1995. La Biosfera y sus Ecosistemas. Una Introducción a la Ecología. Ecosur, Rosario. 209 p.
- LEWIS, J. P. y M. B. COLLANTES. 1973. El espinal periestépico. *Ciencia e Investigación* 29: 360-377.

- LEWIS, J. P. y E. F. PIRE. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. Serie Fitogeográfica N° 18. INTA, Buenos Aires. 42 p.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y J. L. VESPRINI. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco VIII. *Candollea* 49: 159-168.
- LEWIS, J. P.; 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.
- MAGIC, Ministerio de Agricultura, Ganadería, Industria y Comercio de la Provincia de Santa Fe. 1971. Promoción económica social del norte santafesino. Área piloto de la Cuña Boscosa. Estudios técnicos, Santa Fe, Argentina.
- MONTAGNINI, F.; RAMSTAD, K. y F. SANCHO. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agrofor. Syst.* 23: 39-61.
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- PALMER, M. W. y P. M. DIXON. 1990. Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *J. Veg. Sci.* 1: 57-65.
- PIRE, E. F. y D. E. PRADO. 2000. Pautas empíricas para un manejo sustentable de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina. En: BERTONATTI, C. y J. CORCUERA (eds.), Situación Ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, pp. 257-260.
- POPOLIZIO, E.; SERRA, P. Y. y G. O. HORTT. 1978. Bajos Submeridionales. Grandes unidades taxonómicas de Santa Fe. Centro de Geociencias Aplicadas, Serie C - Investigación. Resistencia, Chaco, Argentina.
- 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.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litter. I. Problems of data comparison. En: SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C. y CHADWICK A. C. (eds.), Tropical Rain Forest Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 267-285.
- RAGONESE, A. E. y G. COVAS. 1942. Las palmeras. Flora de la provincia de Santa Fe (Rep. Argentina). *Darwiniana* 4: 285-302
- RAGONESE, A. E. y J. C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del parque chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 133-160.
- RAMELLA, L. y R. SPICHIGER. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. I. *Candollea* 44: 639-680.
- SCOTT, N. A. y D. BINKLEY. 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111: 151-159.
- SWAINE, M.D. y T.C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species group in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- WENZEL, M. y H. HAMPEL. 1998. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco húmedo argentino. *Quebracho* 6: 5-18.
- WHITMORE, T.C. 1990. An introduction to tropical rainforests. Clarendon Press, Oxford.

Apéndice 1

Especies leñosas de los bosques densos mixtos de la Cuña Boscosa.

Especies	Familia
<i>Acacia caven</i> (Mol.) Mol.	Fabaceae
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.	Apocynaceae
<i>Prosopis</i> spp.	Fabaceae
<i>Tabebuia nodosa</i> (Gris.) Gris.	Bignoniaceae
<i>Acacia aroma</i> Gill. ex Hook. et Arn.	Fabaceae
<i>Acacia praecox</i> Gris.	Fabaceae
<i>Acanthosyris falcata</i> (Mart. et Eichler) Gris.	Santalaceae
<i>Achatocarpus praecox</i> Gris.	Achatocarpaceae
<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	Fabaceae
<i>Capparis retusa</i> Gris.	Capparidaceae
<i>Celtis pallida</i> Torrey	Ulmaceae
<i>Jodina rhombifolia</i> Hook. et Arn.	Santalaceae
<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Camb.) Berg.	Myrtaceae
<i>Patagonula americana</i> L.	Boraginaceae
<i>Phytolacca dioica</i> L.	Phytolaccaceae
<i>Prosopis vinalillo</i> Stuck.	Fabaceae
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meissn.	Polygonaceae
<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Schinus fasciculatus</i> (Gris.) Johnston	Anacardiaceae
<i>Zizyphus mistol</i> Gris	Rhamnaceae
<i>Allophylus edulis</i> (Camb.) Radlk.	Sapindaceae
<i>Arecastrum romanzoffianum</i> (Cham.) Becc	Arecaceae
<i>Aspidosperma triternata</i> Rojas Acosta	Apocynaceae
<i>Astronium balansae</i> Engl	Anacardiaceae
<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	Solanaceae
<i>Carica quercifolia</i> (St. Hil.) Hieron	Caricaceae
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae
<i>Eugenia pyriformis</i> Camb.	Myrtaceae
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae
<i>Fagara hyemalis</i> (St. Hil) Engl	Rutaceae
<i>Fagara naranjillo</i> (Griseb.) Engl	Rutaceae
<i>Ficus monckii</i> Hassler	Moraceae
<i>Gleditsia amorphoides</i> (Gris) Taub.	Fabaceae
<i>Hexachlamis</i> sp.	Myrtaceae
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Fabaceae
<i>Pisonia zapallo</i> Grisebach	Nyctaginaceae
<i>Pithecellobium scalare</i> Grisebach	Fabaceae
<i>Psidium</i> sp.	Myrtaceae
<i>Rapanea lorentziana</i> Mez.	Myrsinaceae
<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	Rhamnaceae
<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Tol.	Bignoniaceae
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	Combretaceae
<i>Aloysia gratissima</i> (Gill. et Hook.) Tronc.	Verbenaceae
<i>Banara umbraticola</i> Arechav.	Flacourtiaceae
<i>Celtis iguanea</i> (Jacquin) Sargent	Ulmaceae
<i>Coccoloba argentinensis</i> Speg.	Polygonaceae
<i>Erythroxylum microphyllum</i> St. Hil.	Erythroxilaceae
<i>Grabowskia duplicata</i> Arnott	Solanaceae
<i>Holmbergia tweedii</i> (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae
<i>Lycium cuneatum</i> Dammer	Solanaceae
<i>Maytenus vitis-idaea</i> Gris.	Astereae
<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i> (Willd.) Irwin et Barneby	Fabaceae
<i>Tessaria dodoneaefolia</i> (Hook. et Arn.) Cabr.	Astereae

Apéndice 2Especies leñosas de los bosques de *Schinopsis balansae* cerca de Vera, Santa Fe (Argentina).

Especies	Familia
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.	Apocynaceae
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) Pennington	Sapotaceae
<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	Fabaceae
<i>Patagonula americana</i> L.	Boraginaceae
<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	Anacardiaceae
<i>Acacia praecox</i> Gris.	Fabaceae
<i>Geoffroea decorticans</i> (Hook. et Arn.) Burkart	Fabaceae
<i>Prosopis</i> spp.	Fabaceae
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meissn.	Polygonaceae
<i>Zizyphus mistol</i> Gris.	Rhamnaceae
<i>Acacia aroma</i> Gill. ex Hook. et Arn.	Fabaceae
<i>Acacia caven</i> (Mol.) Mol.	Fabaceae
<i>Acanthosyris falcata</i> (Mart. et Eichler) Gris.	Santalaceae
<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Camb.) Berg.	Myrtaceae
<i>Jodina rhombifolia</i> Hook. et Arn.	Santalaceae
<i>Tabebuia nodosa</i> (Gris.) Gris.	Bignoniaceae
<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Achatocarpus praecox</i> Gris.	Achatocarpaceae
<i>Coccoloba argentinensis</i> Speg.	Polygonaceae
<i>Celtis iguanea</i> (Jacquin) Sargent	Ulmaceae
<i>Banara umbraticola</i> Arechav.	Flacourtiaceae
<i>Capparis retusa</i> Gris.	Capparidaceae
<i>Celtis pallida</i> Torrey	Ulmaceae
<i>Maytenus vitis-idaea</i> Gris.	Celastraceae
<i>Schinus fasciculatus</i> (Gris.) Johnst.	Anacardiaceae
<i>Aloysia gratissima</i> (Gill. et Hook.) Tronc.	Verbenaceae
<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i> (Willd.) Irwin et Barneby	Fabaceae
<i>Erythroxylum microphyllum</i> St. Hil.	Erythroxilaceae
<i>Grabowskia duplicata</i> Arnott	Solanaceae
<i>Holmbergia tweedii</i> (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae
<i>Lycium cuneatum</i> Dammer	Solanaceae
<i>Tessaria dodoneaefolia</i> (Hook. et Arn.) Cabr.	Astereae