

# EL CONCEPTO DE SUCESION VEGETAL Y SU APLICACION EN SISTEMAS DE HUMEDALES DELTAICOS

**Patricia Kandus**

*Laboratorio de Ecología Regional, Departamento de Ciencias Biológicas,  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires,  
Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4o. piso, (1428) Buenos Aires, Argentina  
Tel.: 54-11-4576-3300 int. 212 - Fax: 54-11-4576-3384  
E-mail: pato@bg.fcen.uba.ar*

162

## 1. EL CONCEPTO DE SUCESION VEGETAL EN EL MARCO DE LA ECOLOGIA DEL PAISAJE

Los paisajes constituyen sistemas dinámicos. Distintos autores han interpretado que los patrones observados en la naturaleza y los procesos de cambio, son producto de la acción de factores que actúan e interactúan a diferentes escalas espaciales y temporales en una forma relativamente jerárquica (Delcourt *et al.*, 1983; Forman y Godron, 1986; Zonneveld, 1995).

El análisis de los cambios que ocurren en la superficie terrestre ha constituido un tema central en diferentes campos de la ciencia como la geomorfología, edafología, ecología, biogeografía y evolución biológica, partiendo de diferentes marcos conceptuales y aproximaciones metodológicas.

En particular, desde el punto de vista de la ecología vegetal, los cambios en cuanto a los patrones de distribución de las plantas y la composición específica de las comunidades en el tiempo, fueron señalados históricamente como un fenómeno natural y común por diferentes autores desde tiempos remotos (ver revisión del concepto de sucesión en Miles, 1987).

Sin embargo, fue Clements (1904, 1916) quien ofreció una primera teoría clara acerca del fenómeno de sucesión en plantas, la cual dominó el pensamiento científico durante la primera mitad de este siglo. Este autor, definió la sucesión vegetal como una secuencia de reemplazo de comunidades de plantas, en un proceso unidireccional y determinístico que involucra la convergencia de las comunidades hacia un estado de equilibrio "clímax", cuyas características son controladas exclusivamente por el clima regional.

Tansley (1935) a su vez, consideraba que los factores locales como tipo de roca y posición topográfica, pueden determinar un tipo de vegetación clímax que difiere de aquellas asociadas al clima regional.

Dentro de estos esquemas, de tipo holístico, Margalef (1958, 1963 y 1968) y también Odum (1969), definen el proceso de sucesión vegetal en términos de atributos funcionales, en la búsqueda de leyes generales para los ecosistemas. En este sentido, Margalef (op. cit.), desde la teoría de la información, considera la sucesión como un proceso de autoorganización que ocurre en todos los sistemas cibernéticos, siendo equivalente a un proceso de acumulación de información. Odum (op. cit.) por su parte, enumera una serie de tendencias sucesionales en los parámetros de las comunidades y ecosistemas (biomasa, diversidad) que describen la tendencia de cambio de los mismos hacia situaciones de máxima homeostasis.

En contraposición al enfoque propuesto por Clements, Gleason (1927, 1939) consideró que todo cambio en la composición de especies en un sitio constituye un proceso de sucesión vegetal, ya sean fluctuaciones o cambios florísticos direccionales. Su visión reduccionista de las comunidades corresponde a una superposición fortuita de la distribución de especies, con rangos de tolerancia ambiental semejantes, haciendo énfasis en la importancia de los fenómenos estocásticos en el proceso de cambio. Posteriormente, Whittaker (1967), asimilando los puntos de vista de Gleason y Tansley describe la vegetación clímax como una continua variación a través del paisaje, el cual varía también en forma continua.

Desde mediados de la década del 70, dos tendencias conceptuales principales dominaron el campo de la investigación acerca de la dinámica de la vegetación. Por una parte, se produjo un reemplazo de las explicaciones holísticas por aproximaciones reduccionistas y mecanicistas que enfatizan las causas próximas para explicar los cambios de la vegetación, particularmente relacionadas con el enfoque de la ecología de poblaciones. En segundo término, se reemplazan los paradigmas de equilibrio por aquellos de no equilibrio.

En este esquema, son los procesos poblacionales los que determinan básicamente el patrón de las comunidades. Estos procesos se expresan a través de mecanismos resultantes de propiedades individuales como capacidad de colonización, competencia o atributos vitales (Bazzaz, 1979; Grubb, 1986; Horn, 1981; Tilman, 1987, 1988; Drury y Nisbet 1973; Pickett, 1976; Grime, 1979; Noble y Slatyer, 1980) y también mecanismos derivados de la interacción entre especies, en particular, los modelos de facilitación, inhibición y tolerancia propuestos por Connell y Slatyer (1977).

Las predicciones en este marco, son derivadas empíricamente del conocimiento de los mecanismos que actúan en los cambios de la vegetación aplicados a localidades y situaciones particulares, en lugar de una aproximación deductiva derivada de una teoría universal (Pickett *et al.*, 1987a y b). En este sentido Peet (1992) señala que una teoría ecológica sobre la sucesión no debe depender de las especies particulares presentes. Este autor, plantea que los procesos e interacciones poblacionales sólo pueden explicar algunos patrones de sucesión y no todos. A su vez, los cambios en los recursos del suelo y el ambiente físico, si bien pueden ser imperceptibles a la escala de tiempo apropiada para los estudios poblacionales, pueden ser factores críticos de los cambios sucesionales a largo plazo. En consecuencia, muchas de las investigaciones más recientes se han centrado sobre aspectos de la estructura de la comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

La visión contemporánea de los cambios de la vegetación puede ser concebida como una visión "dinámica" o "cinética" en la cual no hay una premisa de estabilidad a largo plazo o de existencia de un punto final en la sucesión (Drury y Nisbet, 1973). En este esquema se incorporan los

disturbios como un factor de gran importancia y se acepta el cambio continuo de la vegetación como norma (Pickett y White, 1985). De igual manera, en las dos últimas décadas un gran número de datos empíricos apoyan la idea actual de que el proceso de sucesión en un área determinada, puede seguir múltiples caminos (Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Miles, 1987).

Al considerar la multiplicidad de factores que actúan e interactúan durante los procesos de cambio (cambios climáticos paulatinos, regímenes de disturbio, migración de individuos e interacciones poblacionales), surge que el estado de la vegetación en un sitio y en un momento determinado (por ejemplo en cuanto a la composición específica) es consecuencia de factores que actúan a diferentes escalas de tiempo y espacio, las cuales están íntimamente relacionadas (Austin, 1981; Delcourt *et al.*, 1983; Prentice, 1992).

Es en este mismo sentido que, a escala global, el concepto de bioma puede ajustarse a un modelo predictivo basado en parámetros climáticos sencillos, mientras que, a pequeña escala, el modelo se torna inconsistente y son otras variables como el régimen de disturbio, variables meso y micro climáticas, procesos geomorfológicos o características de las plantas (capacidad de llegar, colonizar y mantenerse de acuerdo a sus adaptaciones biológicas) las que comandan los cambios.

Desde el punto de vista temporal, arbitrariamente se puede hablar de procesos a corto plazo (fluctuaciones), largo plazo (patrones de vegetación en milenios) y rangos de mediano plazo (décadas o centurias), entre los cuales se maneja el concepto de sucesión (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). Sin embargo, lo que a pequeña o meso escala puede ser considerado como fluctuación, puede ser al mismo tiempo, un proceso de dinámica de mosaico a gran escala y, en promedio, los cambios de composición específica pueden ser despreciables (Bormann y Likens, 1979; Heinselman, 1973).

Del mismo modo ocurre en el aspecto espacial. La dinámica de la vegetación puede ser concebida como un proceso de desarrollo y cambio a escala regional, en el paisaje, o en un área muy pequeña. Una comunidad puede ser un mosaico cambiante de parches de diferentes tamaños, edades, estructura y composición (Watt, 1947; Sousa, 1984; Pickett y White, 1985; Martínez-Romos *et al.*, 1989). Esto significa que los patrones espaciales son de suma importancia para comprender los cambios ocurridos en las comunidades y no pueden ser ignorados como un ruido al azar (Austin, 1981; Austin y Belbin, 1981).

Desde el punto de vista de la ecología del paisaje, la sucesión vegetal es concebida, entonces, como una secuencia de reemplazo de elementos del paisaje, donde se analiza como esta secuencia se integra a un modelo general de cambio del paisaje (Shugart *et al.*, 1973; Pickett, 1976; Whittaker y Levin, 1977; Shugart y West, 1981).

## 2. LA SUCESION VEGETAL EN DELTAS

El término delta es utilizado en forma genérica para nombrar los depósitos de sedimentos (arena, limo y arcilla) que los ríos forman cuando desembocan en un cuerpo de agua léntico (Bates, 1953; Strahler *et al.*, 1998). Este fenómeno de depositación es causado por la rápida reducción en la velocidad del flujo de agua de los ríos, al tomar contacto con las aguas relativamente quietas del mar o de un lago. La posibilidad de formación de los deltas está determinada, entonces, fundamentalmente por la capacidad de los ríos para transportar sedimentos y luego depositarlos más rápidamente que la velocidad con que estos sedimentos son removidos por la circulación del agua del cuerpo receptor (Scruton, 1960). Esto determina que, desde el punto de vista ecológico, las planicies deltaicas estén consideradas entre los sistemas más dinámicos de la tierra (Wright, 1985).

El desarrollo y las características morfológicas de los deltas están determinados por aspectos relacionados al régimen del río portador de sedimentos (estacionalidad, carga de sedimentos, tipo de sedimentos), a los procesos costeros que ocurren en la desembocadura de los ríos (oleaje, mareas, deriva oceánica), a factores tectónicos (estabilidad o inestabilidad del sustrato) y a factores climáticos (temperatura y humedad) (Morgan, 1970).

Estos factores condicionan el tipo y distribución espacial de los ecosistemas presentes cuyos componentes bióticos, a su vez, también pueden afectar el desarrollo y morfología de los deltas. En este sentido, existe un amplio espectro de tipos de deltas desde el punto de vista de su morfología, en relación a la expresión de la compleja interacción de los procesos y variables ambientales mencionados (Wright *et al.*, 1974).

El desarrollo de islas deltaicas constituye en la bibliografía uno de los clásicos ejemplos de sucesión primaria en humedales (Gill, 1973; Waldemarson Jensen, 1979; Johnson *et al.*, 1985; Rejmánek *et al.*, 1987, Shaffer *et al.*, 1992). El concepto de sucesión primaria fue definido como el desarrollo de la vegetación sobre un sustrato recientemente formado o expuesto, procedente del material madre y caracterizado usualmente por una baja fertilidad, especialmente con respecto al contenido de nitrógeno (Gorham *et al.*, 1979).

Dentro de la visión clásica, Clementsiana, el proceso de sucesión vegetal en los humedales fue denominado como *hidrosere* y estos sistemas constituirían estadios transitorios de desarrollo desde un cuerpo de agua libre (un lago de aguas someras vegetado) hacia una comunidad clímax representada por un bosque terrestre. Esta concepción involucra la idea de que la secuencia de reemplazo de plantas es unidireccional y única y que la mayor parte de los cambios ocurridos durante este proceso son autogénicos. En este sentido, las comunidades vegetales de los humedales son consideradas etapas serales o estadios transitorios en el desarrollo de algún tipo de vegetación terrestre (Van der Valk, 1987).

Dentro de este marco conceptual, Burkart (1957) realizó un minucioso inventario florístico y de las comunidades vegetales presentes en el Delta del Río Paraná, formulando un modelo de sucesión vegetal. Este autor plantea para las islas del delta, un proceso de recambio, desde comunidades con baja diversidad formadas por especies colonizadoras primarias (los juncales de *Schoenplectus californicus*), hasta bosques de compleja estructura y alta riqueza específica (Monte Blanco) observable en los albardones más desarrollados. Según Burkart (op. cit.) este último constituiría "...el *subclimax* regional y la culminación de los procesos naturales de constitución y evolución de las comunidades vegetales en su seno."

Sin embargo, Mitch y Gosselink (1993) señalan que la idea de un clímax terrestre regional, o estado maduro, en los humedales es inapropiada. Según estos autores, existen escasos o ningún ejemplo de humedales que pasen a ser ecosistemas terrestres. Las evidencias señalan que los humedales presentan propiedades que corresponden tanto a ecosistemas maduros como inmaduros en relación a las descripciones realizadas por Odum (1969) con respecto al desarrollo de los ecosistemas. En muchos casos los humedales parecen permanecer en un estado de equilibrio dinámico con las fuerzas abióticas, como por ejemplo en los sistemas sometidos a mareas, a lo que Odum (1971) llama «pulse stability».

En contraposición a la teoría clásica de sucesión (clímax terrestre regional) los que proponen una idea de un *continuum* ambiental (Whittaker, 1967; McIntosh, 1980), hacen particular énfasis en la acción de procesos alogénicos como condicionantes de la heterogeneidad espacial. En este caso, los distintos tipos de vegetación observados en una zonación no presentan necesariamente una relación genética subyacente.

Según Van der Valk (1987), las comunidades de los humedales están adaptadas a un conjunto de condiciones ambientales incluyendo condiciones climáticas y edáficas, de igual manera que ocurre en las comunidades terrestres. Como resultado de esto, las comunidades de plantas en los humedales pueden ser tan estables o inestables, perdurables o efímeras como una comunidad terrestre.

En este sentido, Van der Valk (1981) describe un modelo de sucesión alogénico "Gleasoniano" en los humedales, donde enfatiza la influencia de procesos físicos sobre la colonización y desarrollo de las plantas. Este autor hace especial referencia a la profundidad del agua en un sitio particular como principal factor determinante del patrón de la vegetación. En este modelo se predice la presencia y abundancia de cada especie en relación a su historia de vida y sus adaptaciones al medio ambiente en un sitio particular, considerando que las comunidades presentes constituyen un estado clímax en el humedal.

Brinson (1993) señala, sin embargo, que la discrepancia planteada en los humedales entre aproximaciones "Gleasonianas" y "Clementsianas" como visiones contrapuestas, constituye una falsa dicotomía. Según este autor, esto se debe a que se ha puesto fundamental énfasis en la variable grado de inundación, sobresimplificando otras variables tales como flujo de energía, balance de sedimentos, ciclos biogeoquímicos e interacciones entre ecosistemas y patrones de paisaje.

Jonhson *et al.*, (1985) y Shaffer *et al.*, (1992), plantean la sucesión para el Delta del Atchafalaya como una combinación de procesos autogénicos y alogénicos. En ese sistema, la instalación, persistencia y reemplazo de las plantas en las etapas iniciales depende principalmente de la depositación diferencial de sedimentos, los cuales determinan la heterogeneidad ambiental dentro y entre las islas. Sin embargo, la composición inicial de la vegetación en los bancos y la acción de herbívoros, también contribuyen en forma significativa en el recambio florístico y en la persistencia de determinadas especies en el procesos de sucesión.

En este sentido, Patou (1984) y Patou y Decamps (1985), señalan que la combinación de fuerzas alogénicas combinadas con procesos autogénicos determinan la heterogeneidad espacial de la vegetación. Patou (op. cit.) y Bravard *et al.*, (1986), también sugieren que, en planicies de inundación, el balance de los procesos autogénicos y alogénicos afectados, a su vez, por la posición topográfica de los sitios y su historia geomorfológica, son los controladores de la velocidad del proceso de sucesión, poniendo énfasis en los procesos hidrológicos a escala de paisaje, más allá de las particularidades de un sitio específico.

Según Mitch y Gosselink (1993), el predominio de la acción de procesos autogénicos o alogénicos en el desarrollo de los ecosistemas de humedal, está relacionado con gradientes energéticos definidos principalmente por el régimen hidrológico. En ambientes de alta energía dominan procesos alogénicos, donde el patrón de zonación de la vegetación responde a procesos físicos como la depositación diferencial de sedimentos. En ambientes de baja energía, en cambio, el patrón de la vegetación refleja la acción de procesos autogénicos.

Por otra parte, Waldemarson Jensen (1979) propone que la sucesión vegetal en los deltas puede seguir múltiples caminos alternativos y que es posible identificar procesos progresivos, regresivos y condiciones de clímax dependientes de la situación topográfica local. Esta autora considera como factores relevantes durante este proceso, la sedimentación, las inundaciones y la acumulación de biomasa muerta.

### 3. EL FRENTE DE AVANCE DEL DELTA DEL RIO PARANA. UN CASO DE ESTUDIO

Las islas del Bajo Delta del Río Paraná ocupan una superficie de aproximadamente 2.700 km<sup>2</sup> y constituyen un delta en fase de crecimiento (Figura 1). El mismo se forma cuando el Río Paraná confluye con el Uruguay y desemboca en el Río de la Plata con una tasa de crecimiento que fue estimada en 70 m/año sobre el análisis de los últimos 160 años (Iriondo y Scotta, 1979).

Parker y Marcolini (1992) sugieren que, de acuerdo a sus aspectos morfológicos y dinámicos, este delta se ajusta a un modelo complejo de delta de estuario, con la porción subaérea sujeta a un régimen de mareas lunares y eólicas de agua dulce (Bonfils, 1962). En este sentido y siguiendo la terminología de Mitch y Gosselink (1993), es posible clasificar al delta del Paraná, como un "humedal dulceacuícola sometido a mareas de agua dulce".

En las islas de reciente formación de este delta, se llevó a cabo un estudio cuyo objetivo fue analizar los patrones de la vegetación e identificar los procesos de cambio a fin de elaborar un modelo conceptual de sucesión vegetal (Kandus, 1997).

La aproximación metodológica utilizada partió de la premisa de que es posible reconstruir los procesos de cambio temporales a partir del análisis del mosaico espacial representado por ambientes semejantes pero de diferentes edades. Este enfoque denominado por Pickett (1989) como "cronosecuencia" o "reemplazo de espacio por tiempo", ha sido uno de los más utilizados

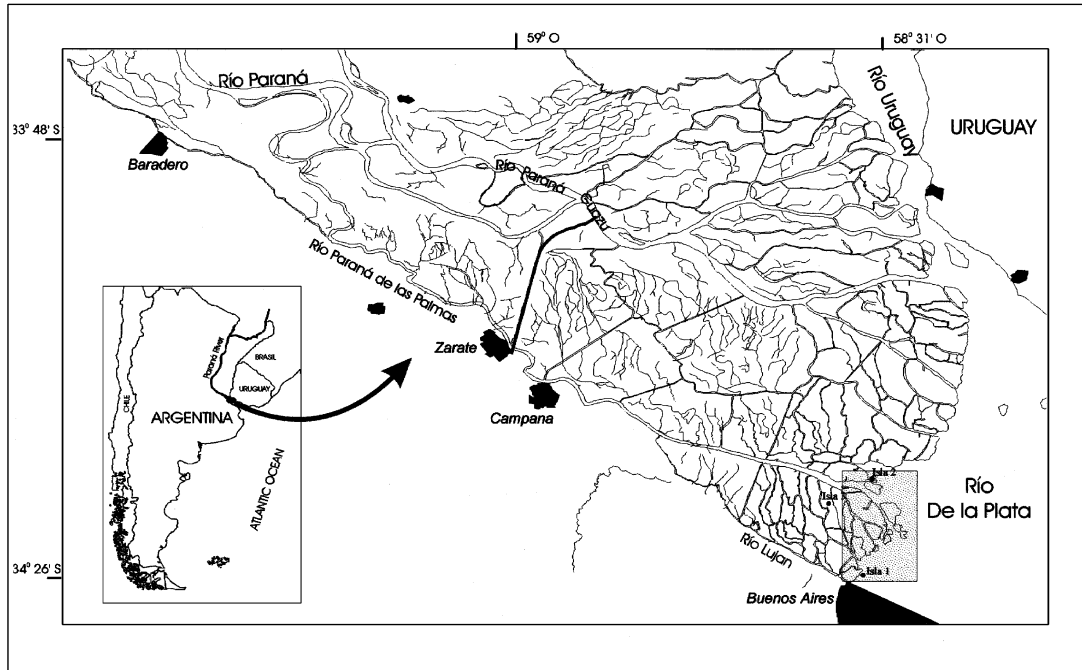
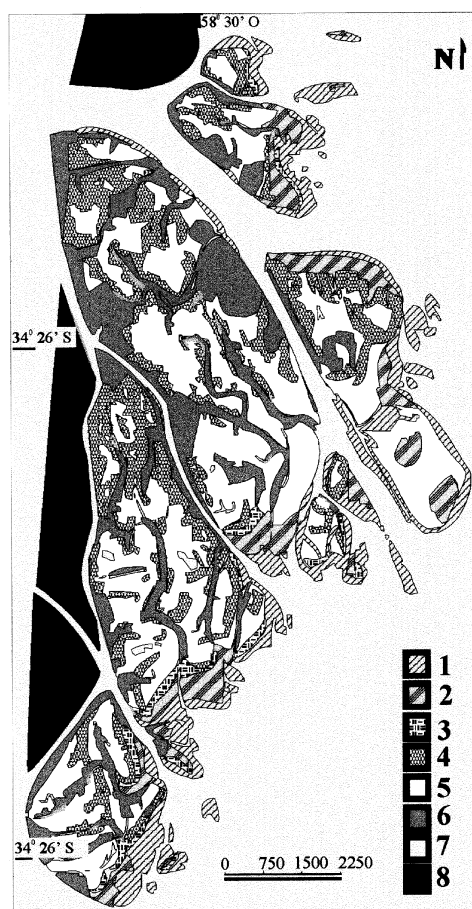


Fig 1: Islas del Bajo Delta del Río Paraná, Argentina. La porción sombreada corresponde al área de estudio.

con el objeto de formular modelos descriptivos o hipótesis acerca de los mecanismos que determinan los cambios durante la sucesión vegetal (Pickett, 1989; Glenn-Lewin y Van del Maarel, 1992).

El área de estudio correspondió al sector de islas definido por los ríos Paraná de las Palmas y Luján en su desembocadura en el Río de la Plata, la cual fue seleccionada por sus características sedimentológicas y morfológicas de acuerdo al trabajo de Parker *et al.* (1990) (Figura 1). Dentro esta área se seleccionaron dos islas. Una registrada en fotos aéreas de 1978 y 1990 y la otra sólo observable en las fotos de 1990. A partir de las fotos aéreas del año 1990, escala 1:20.000, se realizó un mapa de ambientes donde se discriminaron ambientes naturales y antrópicos (Figura 2).

Entre los ambientes naturales se diferenciaron: praderas de herbáceas (graminiformes y latifoliadas), praderas de herbáceas equisetoides de los bancos, praderas de herbáceas equisetoides densas en bancos protegidos, barras de depositación con praderas mixtas de herbáceas y leñosas, con gran proporción de suelo desnudo, y bosques. A fin de corroborar los límites de los ambientes zonificados se visitaron diferentes islas. Durante los meses de diciembre y enero de 1991/92 se realizaron censos de vegetación en parcelas ubicadas al azar sobre transectas, cortando los principales tipos de ambientes naturales detectados en las fotos aéreas.



*Fig 2:* Mapa de ambientes naturales y antrópicos del sector de islas del frente de avance del Bajo Delta del Río Paraná comprendido entre los ríos Paraná de las Palmas y Luján. 1. Juncuales de bancos de sedimentos; 2. Juncuales protegidos; 3. Cardasales en barras; 4. Bosques de seibo; 5. Praderas de herbáceas mixtas y pajonales; 6. Ambientes antrópicos - plantaciones de salicáceas-; 7. Máscara de agua; 8. Islas vecinas. Base: Fotos aéreas en escala 1:20.000 de 1990. Fuente: Kandus (1997).

El análisis numérico de los datos de vegetación involucró técnicas de clasificación (TWISPAN; Hill, 1979; Gauch y Whittaker, 1981) y ordenamiento (DCA; Hill, 1979 y Hill y Gauch, 1980 y CCA; ter Braak, 1986 y 1987 a, b) a fin de reconocer y definir diferentes asociaciones vegetales e identificar patrones de ordenamiento de la vegetación en relación a la composición y abundancia relativa de especies y con respecto a diferentes variables ambientales.

Como resultado del análisis numérico de los datos de vegetación es posible identificar 7 asociaciones vegetales principales, caracterizadas por condiciones ambientales particulares e íntimamente relacionadas a los ambientes identificados en las fotografías aéreas (Figura 3).

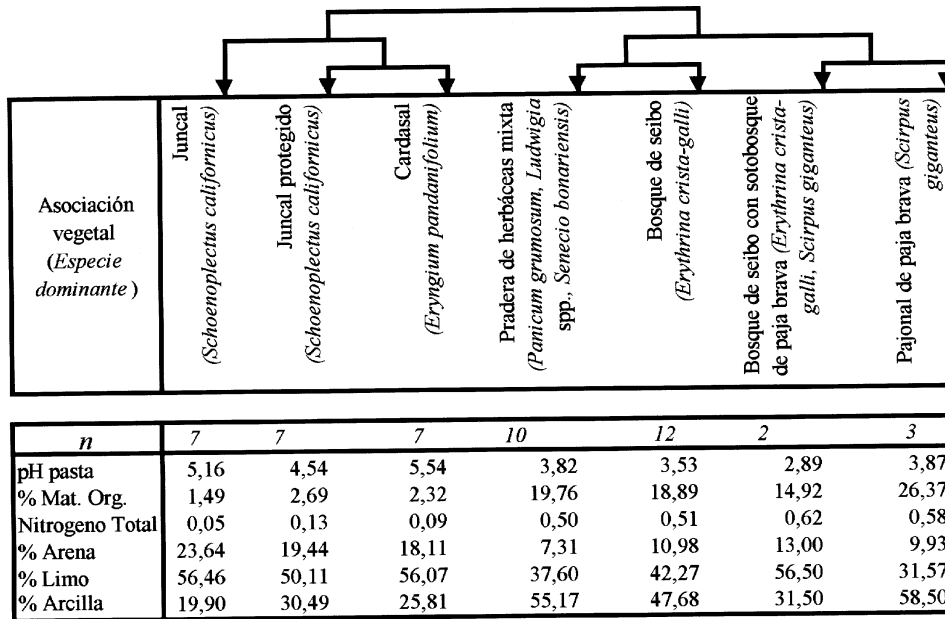


Fig 3: Dendrograma resultante de la clasificación numérica de los censos de vegetación. Las flechas indican las asociaciones vegetales, sus especies dominantes y los valores (medias) de las variables de los suelos asociadas. n = número de muestras consideradas. Fuente: Kandus (1997).

Por una parte se encuentran los juncuales caracterizados por la alta constancia y abundancia de *Schoenoplectus californicus*. Esta especie es la única registrada formando extensos stands monoespecíficos capaz de soportar el estrés físico producido por una alta tasa de sedimentación en los bancos de reciente depositación. Los juncuales se encuentran en sitios permanentemente sumergidos y sometidos a una intensa circulación del agua. En sitios permanentemente inundados, pero protegidos de la circulación directa de los cursos de agua, los juncuales presentan diversas especies acompañantes que pueden alcanzar considerables valores de abundancia (juncuales protegidos). Entre las mismas pueden ser mencionadas *Pontederia cordata*, *Eupatorium cabreriae*, *Ludwigia* spp., *Polygonum hispidum* y enredaderas como *Mikania* spp. Los juncuales, en general, están caracterizados por presentar un sustrato predominantemente limoso con muy bajos contenidos de materia orgánica o nitrógeno.

Muy relacionados a estos ambientes se encuentran los cardasales, aunque son muy diferentes en cuanto a su fisonomía, riqueza de especies y condiciones ambientales. Los cardasales constituyen una pradera de herbáceas y leñosas, que se desarrolla en las barras que emergen por sobre el nivel medio de las aguas debido a la depositación diferencial de los sedimentos durante las mareas pronunciadas. Si bien presentan un alto número de especies, existe un alto porcentaje de suelo desnudo. La especie más conspicua de esta asociación es *Eryngium pandanifolium*, aunque es importante destacar la presencia constante de *Erythrina crista-galli* (seibo).



Por otro lado, se encuentra otro grupo de asociaciones vegetales. Entre ellas es posible identificar una pradera de herbáceas mixta (graminiformes y latifoliadas), que se desarrolla en el interior de las islas. La misma está caracterizada por el codominio de *Panicum grumosum*, *Ludwigia* spp. y *Senecio bonariensis*. Estas especies también caracterizan gran parte del sotobosque del bosque de seibo.

El seibo constituye la única especie arbórea nativa presente en estas islas, la cual forma bosques puros bajos (altura menor de 6 m) y abiertos, desde las porciones altas del gradiente topográfico (barras y albardones) hacia los bajos del interior de las islas. En algunos casos el sotobosque de los seibales está dominado sólo por *Scirpus giganteus* (paja brava) la cual también forma asociaciones vegetales casi puras.

Estas últimas asociaciones de plantas corresponden a ambientes del interior de las islas que se encuentran relativamente desconectados de los cursos de agua. Los mismos presentan altos contenidos de materia orgánica y nitrógeno total, así como también una marcada disminución de los valores de pH, denotando una tendencia al predominio de ambientes reductores (Figura 3).

La formación de las barras en los bancos de sedimentos del frente de avance, colonizados por cardasales, constituye un primer nivel de heterogeneidad dentro de las islas. Esto se observa en la Figura 4, donde se expresa la abundancia relativa de las diferentes asociaciones de plantas en las islas del área de estudio. En dicha figura, las islas pueden ser discriminadas en tres grupos :

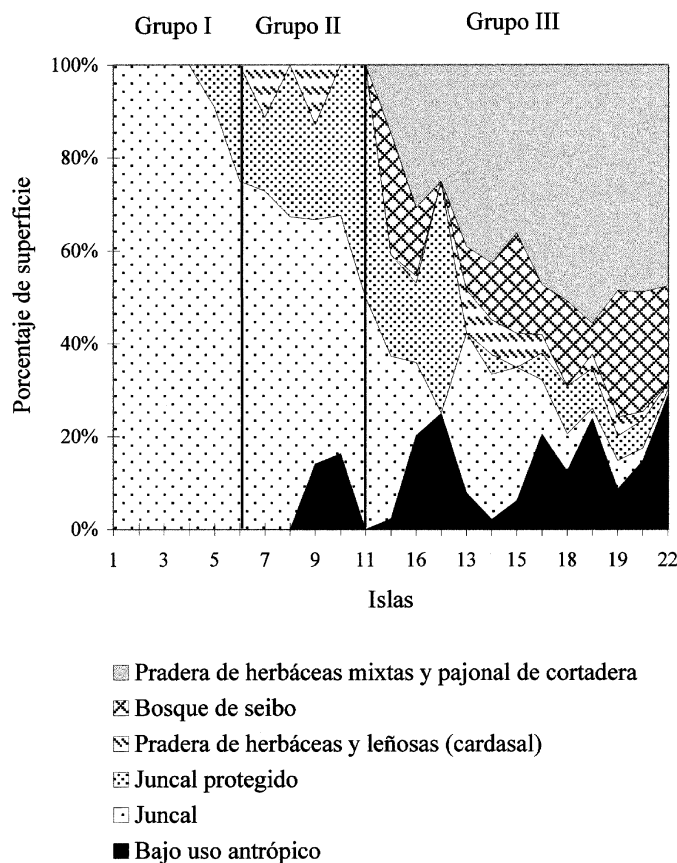


Fig 4: Abundancia relativa de las diferentes asociaciones vegetales en las islas. I, II y III indican grupos de islas resultantes de una clasificación numérica (distancia euclidiana y ligamiento promedio). La clasificación fue realizada a partir de los datos de cobertura de ambientes en cada isla calculados a partir del mapa de la Figura 2. Fuente: Kandus (1997).

El primero corresponde a bancos donde sólo se encuentran juncales. El segundo corresponde a bancos donde se encuentran juncales, barras con cardasales y juncales protegidos. Finalmente, en el tercer grupo de islas, se incluyen también praderas herbáceas mixtas, pajonales de paja brava y bosques de seibo.

En términos generales, es posible identificar cuatro grandes patrones de abundancia de especies en relación al gradiente topográfico y el proceso de cambio de las islas en forma semejante a la propuesta por Shaffer *et al.* (1992) en un análisis de la sucesión primaria de las islas del Delta del Atchafalaya en las costas de Louisiana:

1. Especies que ocupan y dominan las porciones bajas del gradiente topográfico al inicio del proceso de sucesión y que desaparecen en las islas maduras (*Schoenoplectus californicus*)
2. Especies relativamente estables en el tiempo en las porciones elevadas e intermedias del gradiente topográfico local (*Erythrina crista-galli*).
3. Especies que se expresan en un amplio rango del gradiente topográfico en estadíos intermedios de la sucesión pero que eventualmente desaparecen en islas maduras (*Panicum grumosum*, *Ludwigia* spp, *Senecio bonariensis*).
4. Especies que incrementan su abundancia en el tiempo en posiciones bajas e intermedias del gradiente topográfico y eventualmente se tornan dominantes (*Scirpus giganteus*).

Sin embargo, y de forma semejante a los procesos de sucesión descritos por Johnson *et al.* (1985) y Waldemarson Jensen (1979) en diferentes deltas, los patrones descritos así como la secuencia de reemplazo de la vegetación, no se expresan a través de un único camino.

A partir de los juncales de los bancos pueden establecerse dos tendencias fundamentales de cambio que se describen en el modelo de la Figura 5 y que involucran diferentes asociaciones vegetales y procesos ambientales.

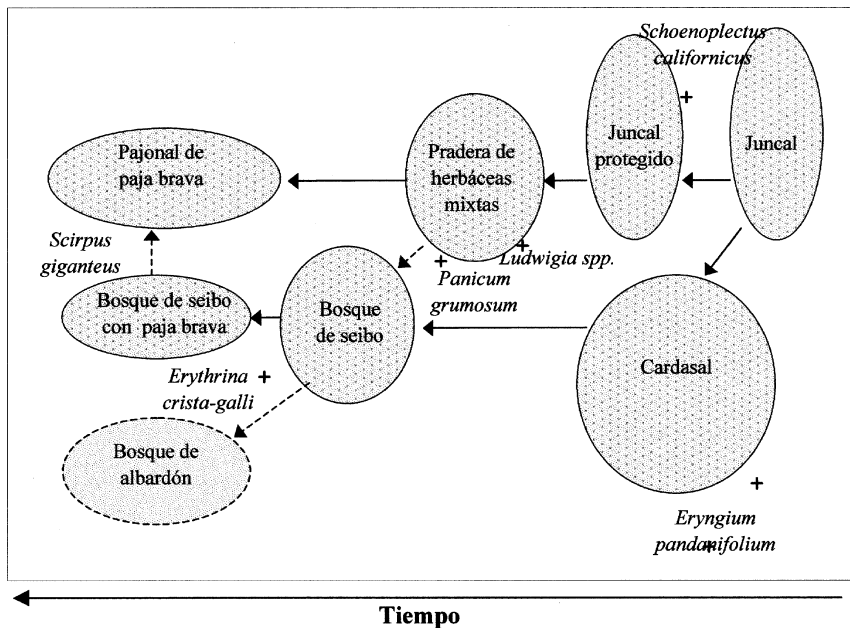


Fig 5: Modelo conceptual descriptivo del proceso de sucesión primaria en las islas del frente de avance del Bajo Delta del Río Paraná. Las flechas de trazo continuo señalan los caminos de reemplazo de la vegetación. Las flechas con trazo punteado indican caminos de cambio probables. Fuente: Kandus (1997).

En las barras o albardones el proceso tiende a la disminución del tiempo de anegamiento y lleva a la colonización por parte de leñosas así como al aumento de la riqueza específica y la complejidad estructural.

En los bajos del interior de las islas, en cambio, se registra un cambio desde sistemas abiertos con un predominio de flujos horizontales de alta energía, hacia sistemas relativamente cerrados caracterizados fundamentalmente por movimientos verticales del agua asociados a las oscilaciones de la napa freática. En este sentido, las asociaciones dominadas por *S. giganteus* no presentan una gran expresión espacial en las islas jóvenes, sin embargo, dominan las porciones bajas del gradiente topográfico y forman el sotobosque de los seibales de las islas maduras. Los ambientes donde *S. giganteus* es la especie dominante, constituirían sistemas simples desde el punto de vista de la estructura de la comunidad vegetal y, a su vez, desde el punto de vista ecosistémico serían estables y elásticos en cuanto a su capacidad de retornar a su estado anterior luego de una perturbación (Orians, 1980; May, 1980). Estas características permitirían considerar que, si bien *S. giganteus* es tardía en la sucesión, es altamente eficiente en la colonización y persistencia, lo cual puede ser interpretado en el contexto de un mecanismo de inhibición mediante el cual, en tanto se mantengan las condiciones ambientales, se imposibilitan los posteriores reemplazos de especies (Connell y Slatyer, 1977). Por otra parte, en los seibales de las islas maduras, donde el sotobosque está dominado por *S. giganteus*, no se registra la presencia de renovales de seibo. Esto indicaría un carácter transitorio del seibo en el proceso sucesional de estos sitios, dado que la falta de reclutamiento determinaría el retroceso de los bosques a expensas del pajonal de *S. giganteus*.

En el proceso de cambio que se establece en el interior de las islas, los mayores valores de riqueza de especies corresponden a situaciones intermedias de la sucesión. Si se considera que el predominio de flujos horizontales superficiales de alta energía, constituye un disturbio<sup>1</sup>, dada su capacidad de realizar trabajo en términos de erosión, remoción de biomasa y sedimentación, el esquema presentado puede interpretarse en términos de la hipótesis planteada por Connell (1978) acerca del “disturbio intermedio”. En este sentido, Malanson (1993) sugiere para los sistemas fluviales, que la mayor riqueza y diversidad en un sitio se debe a la coexistencia de especies adaptadas a niveles de disturbio altos y bajos, constituyendo una etapa de transición (en el tiempo) entre sistemas con alto nivel de disturbio y sistemas con bajo nivel de disturbio.

En conclusión, de acuerdo a los resultados obtenidos por Kandus (1997), a diferencia del modelo clásico de sucesión vegetal, en las islas del Bajo Delta del Río Paraná el proceso de reemplazo de especies no seguiría una única vía. En este sentido, la depositación diferencial de sedimentos en los bancos colonizados inicialmente por *S. californicus* determina una diferenciación del régimen hidrológico que condiciona los caminos subsiguientes del reemplazo de especies.

En las porciones más altas del gradiente topográfico, la tendencia hacia una disminución de la frecuencia y permanencia de la inundación conduce hacia asociaciones de bosque.

En los bajos del interior de las islas, donde el sustrato se encuentra permanentemente saturado, se produce un cambio desde sistemas de alta energía o alto nivel de disturbio, (circulación libre del agua mediante un flujo horizontal bidireccional) hacia sistemas comparativamente de baja energía y bajo disturbio (principalmente flujo vertical por oscilación de la napa) donde domina particularmente *S. giganteus*.

En las etapas iniciales de la sucesión, el único elemento biótico que introduce un componente autogénico en el proceso es *S. californicus*. Esta especie influenciaría la forma de depositación de sedimentos desacelerando los flujos de agua.

---

<sup>1</sup> El concepto de disturbio en este trabajo se define en términos de Grime (1979), como “el mecanismo externo que limita la biomasa vegetal causando su destrucción parcial o total”.

Recién hacia las etapas tardías del proceso de sucesión, existiría un mayor control por parte de factores bióticos. Tal es el caso de los pajonales de cortadera y de los bosques de albardón. En los primeros, la dominancia de *S. giganteus* inhibiría el establecimiento de otras especies y, en tanto las condiciones del régimen hidrológico regional se mantengan, esta asociación vegetal constituiría una etapa de alta permanencia y resiliencia. En los segundos, las relaciones establecidas por el alto número de especies y complejidad estructural que caracterizaban al Monte Blanco, determinarían que, si bien individuos nativos de la comunidad pueden encontrarse en forma aislada, la recuperación de la formación se halle sujeta no sólo a la disponibilidad y viabilidad del banco de semillas sino también a fenómenos de competencia con especies exóticas.

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue realizado mediante los subsidios EX135 y EX143 del Programa UBACyT de la Universidad de Buenos Aires.

## BIBLIOGRAFIA

- AUSTIN, M. P., 1981. Permanent quadrats: an interfase for theory and practice. *Vegetatio*, 46: 1-10.
- AUSTIN, M. P. Y L. BELVIN, 1981. An analysis of succession along an environmental gradient using data from a lawn. *Vegetatio*, 46: 19-30.
- BATES, C. C., 1953. Rational theory of Delta formation. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologist*. Vol 37, No 9, 2119-2162. En: American Association of Petroleum Geologists (ed), *Modern Deltas*. AAPG Reprint Series No. 18 (1976). Tulsa, Oklahoma, USA.
- BAZZAZ, F. A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. System.* 10: 351-371.
- BONFILS, C. G., 1962. Los suelos del Delta del río Paraná. Factores generadores, clasificación y uso. *Revista de Investigaciones Agrícolas*. T. XVI (3): 257- 370, Buenos Aires.
- BORMANN, F. H. Y G.E. LIKENS, 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, New York.
- BRAVARD, J. P., C. AMOROS Y G. PATOU, 1986. Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system.. *Oikos*, 47: 92-111.
- BRINSON, M., 1993. Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands*, vol 13, No. 2 : 65-74.
- BURKART, A., 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana*, 11(3), 457-561. Buenos Aires, Argentina.
- CLEMENTS, F. E., 1904. The development and structure of vegetation. *Botanical Survey of Nebraska*, 7. The Botanical Seminar, Lincoln, Nebraska.
- CLEMENTS, F. E., 1916. *Plant succession*. Carnegie Institute Washington Publication 242. Washington. D. C.
- CONNELL, J. H. Y R. O. SLATYER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.

- CONNELL, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- DELCOURT H. R., P. A. DELCOURT Y T. WEBB, 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 153-75.
- DRURY W. H. Y I. C. T. NISBET, 1973. Succession. *Journal of Arnold Arboretum.* 54, 331-368.
- FORMAN, R. T. T. Y M. GODRON, 1986. *Landscape Ecology.* John Wiley and Sons. New York
- GAUCH, H. G. Y R. H. WHITTAKER, 1981. Hierarchical classification of community data. *J. Ecol.* (69) 537-557.
- GILL, D., 1973. Floristics of a plants succession sequence in the Mackenzie Delta, Northwest territories. *Palarforschung* (43):55-65.
- GLEASON, H. A., 1927. Further view on the succession concept. *Ecology*, 8 : 299-326.
- GLEASON, H. A., 1939. The individualistic concept of the plant association. *Amer. Mid. Nat.* 21:92-110.
- GLENN-LEWIN, D. C. Y VAN DEL MAAREL, E., 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En : *Plant succession theory and prediction.* D. C. Glenn-Lewin, R. K., Peet and T. T. Veblen (eds). Chapman & Hall Population and Community Biology Series 11. University Press, Cambridge, 11-44.
- GORHAM, E., VITOUSEK, P. M. Y REINERS, W. A., 1979. The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. System*, 10 : 53-84.
- GRIME, J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* John Wiley and Sons, Chichester, England, 222 p.
- GRUBB, P. J., 1986. The ecology of establishment. En: *Ecology and design in landscape.* A. D. Bradshaw, D. A. Goode and E. H. P. Thorp (eds) Blackwell, Oxford, pp. 83-97.
- HEINSELMAN, M. L., 1973. Fire in the virgin forest of the Boundary Waters Canoe Area Minnesota. *Quat. Res.* (3): 329-282.
- HILL, M. O. Y H. G. GAUCH, 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- HILL, M. O., 1979a. TWINSpan - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of individuals and attributes. Cornell University Ithaca, N. Y., 90 pp.
- HORN, H. H., 1981. Succession. En: *Theoretical ecology: principles and applications.* R. M. May (ed). Blackwell, Oxford. pp. 253-271.
- IRIONDO, M. Y E. SCOTTA, 1979. The evolution of the Paraná River Delta. *Proceedings of the 1978 International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary.* São Paulo, Brasil. pp. 405-418.
- JOHNSON, W. B., C. E. SASSER Y J. G. GOSSELINK, 1985. Succession of vegetation in an evolving river delta, Atchafalaya Bay, Louisiana. *Journal of Ecology*, 73: 973-986.
- KANDUS, P., 1997. Análisis de patrones de vegetación a escala regional en el Bajo Delta Bonaerense del Río Paraná (Argentina). Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.

- MALANSON, G., 1993. Riparian landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain.
- MARGALEF, R., 1958. Information theory in ecology. *General Systems*. 3 : 36-71.
- MARGALEF, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*. 97 : 357-374.
- MARGALEF, R., 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.
- MARTINEZ ROMOS, M. E. ALVAREZ-BUYLLA Y J. SARUKHAN, 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, 70: 555-558.
- MAY, R. M., 1980. Estabilidad en los ecosistemas: algunos comentarios. En: Conceptos unificadores en ecología. W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnell (eds) Blume, Barcelona. 203-213.
- MCINTOSH, R. P., 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. En: The recovery process in damaged ecosystem. J. Cairns (ed), pp. 11-62.
- MILES, J., 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. En: Colonization succession and stability. A. J. Gray, M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds). Blackwell Scientific Pub., Oxford. pp. 1-29.
- MITCH, W. Y GOSSELINK, J., 1993. Wetlands. Van Nostrand, New York, 722 p.
- MORGAN, J. P., 1970. Deltaic sedimentation: modern and ancient. En: J. P. Morgan (ed). Society of Economic Paleontologist and Mineralogist Special Publication, 15.
- NOBLE, I. R. Y R. O. SLATYER, 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43: 5-21.
- ODUM, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- ODUM, E. P., 1971. Fundamentals of Ecology. 3ª edición, W. B. Saunders Co., Philadelphia. 544 p.
- ORIAN, G. H., 1980. Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En: Conceptos unificadores en ecología. W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnell (eds) Blume, Barcelona. 174-189.
- PARKER, G. Y S. MARCOLINI, 1992. Geomorfología del Delta del Paraná y su extensión hacia el Río de la Plata. *Rev. de la Asociación Geológica Argentina*, 47 (2): 243-249.
- PARKER, G., S. MARCOLINI, J. CAVALLOTO Y R. VIOLANTE, 1990. Modelo esquemático de dispersión de sedimentos en el Río de la Plata. *Ciencia y Tecnología del agua*. 1 (4): 68-80.
- PATOU, G. Y H. DESCAMPS, 1985. Ecological interactions between alluvial forests and hydrology of the Upper Rhone. *Archiv for Hydrobiologie* 104:13-37.
- PATOU, G., 1984. L'organisation des forêt alluviales dans l'axe Rhodanien entre Genève et Lyon: comparaison avec autres systèmes fluviaux. *Documents de Cartographie Ecologique* 31:73-96.
- PEET, R. K., 1992. Community structure and ecosystem function. En: Plant succession: theory and prediction. D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet and T. T. Veblen (eds). Population and community biology series 11. Chapman y Hall. London. pp.103-140.
- PICKET, S. T. A. Y P. S. WHITE; 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.

- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS Y J. J. ARMESTO, 1987a. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335-371.
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS Y J. J. ARMESTO, 1987b. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69: 109-114.
- PICKETT, S. T. A., 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist*, 110: 107-119.
- PICKETT, S. T. A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long term studies. En: *Long Term Studies in Ecology*. G. E. Likens (ed). Springer-Verlag, New York, pp.110-135.
- PRENTICE, C., 1992. Climate change and long-term vegetation dynamics. En: *Plant succession. theory and prediction*. Glenn Levin D. C., R. K. Peet y T. T. Veblen (eds) *Population and Community Biology Serie 11*. Chapman and Hall. London. 293-339.
- REJMÁNEK, M., C. E. SASSER Y J. G. GOSSELINK, 1987. Modeling of vegetation dynamics in the Mississippi River deltaic plain. *Vegetatio*, 69: 133-140.
- SCRUTON, P. C.; 1960. Delta building and delta sequence. Recent sediments, Northwest Gulf of México. AAPG Symposium Volume. En: *American Association of Petroleum Geologists (ed), Modern Deltas*. AAPG Reprint Series No. 18 (1976). Tulsa, Oklahoma, USA. pp: 82-102.
- SHAFFER G. P., C. E. SASSER, J. G. GOSSELINK Y M. REJMANÉK, 1992. Vegetation dynamics in the emerging Atchafalaya Delta, Louisiana, USA. *Journal of Ecology*, 80 : 677-687.
- SHUGART, H. H. JR. Y WEST D. C., 1981. Long-term dynamics of forest ecosystems. *Amer. Scientists* 69: 647-652.
- SHUGART, H. H. JR., T. R. CROW Y M. HETT, 1973. Forest succession models: a rationale and methodology for modeling forest succession over large regions. *Forest Sci.* 19: 203-212.
- SOUSA, W. P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Am. Rev. Ecol. System.* 15: 375-391.
- STRAHLER, A. N. Y A. H. STRAHLER, 1998. *Elements of physical geography*. John Wiley and Sons. New York. 4th. ed. 562 pp.
- TANSLEY, A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- TER BRAAK, C. J. F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- TER BRAAK, C. J. F., 1987a. The analysis of vegetation-environment relationship by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69: 69-77.
- TER BRAAK, C. J. F., 1987b. CANOCO - A FORTRAN program for canonical community ordination by partial, detrended, canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 95 pp.
- TILMAN, D., 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monograph*. 57: 189-214.

- TILMAN, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- VAN DER VALK, A. G., 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.
- VAN DER VALK, A. G., 1987. Vegetation dynamics of freshwater wetlands: A selective review of the literature. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 27: 27-39.
- WALDEMARSON JENSEN, E., 1979. Successions in relationship to lagoon development in the Laitaure delta, North Sweden. *Acta Phytogeographica Suecia*, 66.
- WATT, A. S., 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35: 1-22.
- WHITTAKER, R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*. 49: 207-264.
- WHITTAKER, R. H. Y S. A. LEVIN, 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theor. Pop. Biol.*, 12, 117-39.
- WRIGHT, L. D., J. M. COLEMAN Y M. W. ERICKSON, 1974. Analysis of major river systems and their deltas: morphologic and process comparisons. Technical Report, Coastal Studies Institute, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.
- WRIGHT, L. D., 1985. River Deltas. En: R. A. Davis (ed). *Coastal sedimentary environments*, Springer, New York, USA. pp. 1-76.
- ZONNEVELD, I. S., 1995. *Land ecology: An introduction to landscape ecology as a base for land evaluation, land management and conservation*. SPB Academic Publishing. Amsterdam.