EL DOMINIO DE LOS BOSQUES SECOS ESTACIONALES NEOTROPICALES Y LA PRESENCIA DEL ARCO PLEISTOCÉNICO EN LA REPÚBLICA DEL PARAGUAY

[Neotropical seasonally dry forests dominion and the pleistocenic arc presence in Paraguayan Republic]

LUIS J. OAKLEY & DARIÉN E. PRADO

Cátedra de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario.

Argentina
loakley@unr.edu.ar, dprado@unr.edu.ar

RESUMEN: En la presente contribución se analiza la distribución en el Paraguay del Dominio Fitogeográfico de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). Asimismo se describen las principales características diferenciales del mismo y se mencionan sus especies más emblemáticas.

Palabras clave: bosques secos, arco pleistocénico, vegetación del Paraguay.

SUMMARY: In the present contribution the Paraguayan distribution of the phytogeographical Dominion of the Neotropical Seasonally Dry Forests (SDTF) is analyzed. Their main differential characteristics are described and the most relevant species are mentioned as well.

Keywords: dry forest, pleistocenic arc, Paraguayan vegetation.

INTRODUCCIÓN

Durante largas décadas del siglo XX los bosques secos estacionales del centro de Sudamérica, al no presentar continuidad espacial, permanecieron conceptualmente sumergidos dentro de otras unidades vecinas de vegetación del continente, tales como el Chaco, las Yungas o dentro del Dominio Amazónico (v.g. Cabrera & Willink, 1973; Hueck, 1978). Sin embargo, a partir de exhaustivos mapeos de distribución de las especies leñosas de dichos bosques estacionales sudamericanos (Prado, 1991), y apoyado en técnicas de análisis numérico, se reveló un patrón fitogeográfico altamente coincidente entre algunas de sus especies arbóreas. Este patrón común atraviesa el continente en forma de arco, extendiéndose desde las Caatingas del nordeste brasileño hasta el sector ocupado por las Antiguas Misiones Jesuíticas del Brasil, E de Paraguay y NE de Argentina, la Chiquitanía boliviana, el Bosque Pedemontano Subandino del SW de Bolivia y NW de Argentina, y a lo largo de valles secos interandinos de Bolivia y Perú

Manuscrito recibido: 27 de abril de 2010. Manuscrito aceptado: setiembre de 2010. (Prado, 1991; Prado & Gibbs, 1993). Posteriormente se propuso establecer a esta distribución fragmentaria y disyunta de Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) como un nuevo dominio fitogeográfico: el '**Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales'**, con el árbol *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (*Mimosoideae, Fabaceae*) como su especie más paradigmática (Prado, 2000). Esto se basó fundamentalmente en que la semejanza florística de los BSEN entre sí, a pesar de su disyunción, es mayor que la de éstos con las unidades de vegetación que los rodean.

El concepto actual de los BSEN, en Sudamérica, abarca tipos de vegetación leñosa correlacionados con una fuerte estacionalidad climática, con una estación seca bien definida pero de duración muy variable. En términos generales los BSEN son casi completamente deciduos durante la estación seca, se asientan sobre suelos fértiles con pH desde ligeramente ácido, neutro a algo alcalino. En los mismos, dominan las *Fabaceae*, acompañadas por *Bignoniaceae* y *Anacardiaceae*, con flores conspicuas que abren hacia el final de la estación seca y con propágulos anemófilos, sotobosque con abundantes *Cactaceae* y *Bromeliaceae* y escasas gramíneas. Esta nueva interpretación de los BSEN conduce a varias derivaciones con impactos biogeográficos y paleobiogeográficos -'Teoría del Arco Pleistocénico'- (Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000), evolutivos -con estudios recientes a nivel molecular (v.g. Caetano *et al.* 2008)- y con impacto en otras ciencias (v.g. en Zoología, Werneck & Colli, 2006). En el presente trabajo se analiza la importancia de este dominio fitogeográfico y su vegetación en el territorio de la República del Paraguay.

MÉTODO

Para la realización de este trabajo se hizo una compilación de datos bibliográficos, fundamentalmente los referidos a los estudios de vegetación del Paraguay y regiones vecinas, llevados a cabo por diversos especialistas. Se trabajó con ejemplares depositados en los herbarios FCQ (Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Asunción) y CTES (Instituto de Botánica del Nordeste –IBONE-Argentina), con el fin de registrar y analizar la distribución de algunas especies arbóreas típicas de los BSEN en el Paraguay. Además se realizaron algunos viajes de prospección para identificar las formaciones vegetales, sin realizar en ninguno de los casos colectas botánicas.

ANTECEDENTES

La República del Paraguay abarca una superficie de 406.752 Km2, y se encuentra en el centro de América del Sur, entre los paralelos 19° 18' y 27° 3' S y entre los meridianos 54° 15' y 62° 38' W. La parte media del país es atravesada por el Trópico de Capricornio, el cual determina forzosamente sus características climáticas generales. En sentido norte-sur es atravesado por el río Paraguay que la separa en dos regiones, conocidas como Oriental y Occidental (López Villalba *et al.*, 2002). La primera forma parte de las

cuencas de los ríos 'Paraguay' y 'Paraná' y se caracteriza por su topografía ondulada con cerros pequeños, con una altura máxima de 842 m en la 'cordillera de Ybytyrusú', una abundante red de ríos y arroyos, extensos humedales en el suroeste ('Ypoa' y 'Ñeembucú') y zonas de suelos calcáreos en el norte (en la cuenca del río Apa). La Región Occidental, genéricamente conocida como 'Chaco Paraguayo' es una antigua llanura aluvial con algunos cerros aislados en el sector norte (López Villalba *et al.*, 2002).

Desde el punto de vista fitogeográfico el territorio de Paraguay fue estudiado por Bertoni (1907), Chodat & Vischer (1916), Fiebrig & Rojas (1933), Rojas & Cariaba (1945), Cabrera (1970) y Esser (1982). Por otra parte, desde el punto de vista biogeográfico los ecosistemas del Paraguay fueron ubicados en algunas de las ecorregiones en las que fue dividido el continente, como por ejemplo por Cabrera & Willink (1973), Udvardy (1975), Takhtajan, (1986) y Dinerstein *et al.* (1995). En ninguno de estos casos los BSEN fueron considerados como una entidad propia y casi siempre se consideró a la cuenca del río Paraguay simplemente como una transición entre ecosistemas chaqueños y paranaenses.

Dentro del marco de estudios de la vegetación sudamericana o del Paraguay en particular, los bosques de la Región Oriental fueron descriptos y clasificados de diversas maneras por varios autores. Así, Tortorelli (1967) los denomina "bosques húmedos semicaducifolios"; Holdridge (1969) "bosques húmedos templado cálidos"; Hueck (1978) "bosques subtropicales meridionales"; Veloso & Góes- Filho (1982) "Floresta Estacional Decidual" y "Floresta Ombrófila Mista" (pro parte); Sanjurjo (1992) "bosques húmedos y sub-húmedos semi-caducifolios"; Spichiger et al. (1992) "bosques de la Formación Alto Paranaense"; López Villalba et al. (2002) "bosques altos y bosques bajos húmedos". Adicionalmente, en un mapa de América del Sur elaborado por la UNESCO (1981), los sectores ocupados por los BSEN aparecen como "Bosque sempervirente estacional tropical (o subtropical) de baja altitud" (pro parte). En la actualidad existe la tendencia a incluir genéricamente a la mayoría de los bosques de la Región Oriental como parte del "Bosque Atlántico del Alto Paraná" (Dinerstein et al., 1995; Cartes, 2006). Esto parece una generalización excesiva del concepto de Bosque Atlántico, dado que tal como indica Mereles (2004): "se trata de una denominación poco clara que indica la continuación y el desarrollo de formaciones boscosas (remanentes) del Bosque Atlántico en el interior del continente, diferentes unas de otras, con sus características propias".

En cuanto al conocimiento de la vegetación de la **Región Occidental** o '**Chaco Paraguayo'**, se produjo un avance altamente significativo en los últimos 30 años. Un ejemplo claro de esto último, es que a inicios de la década del 70, Cabrera sostenía sólo como una probabilidad que las poblaciones de *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. ('coronillo', 'quebracho colorado santiagueño'), se extendieran más al norte de una faja a lo largo del río Pilcomayo!; en cambio, hoy se sabe que existen grandes extensiones de bosques dominados por esta especie en la Región Occidental. En esta región también han sido descriptas varias formaciones (López, 1984; Ramella & Spichiger, 1989;

Spichiger *et al.*, 1991; Mereles & Degen, 1994; Mereles 1998 y 2005; Navarro *et al.*, 2006) las que desde el punto de vista florístico están relacionadas con los BSEN.

DESARROLLO

A- Generalidades sobre el Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales:

El vínculo más fuerte entre los BSEN es su composición florística, lo cual ha sido demostrado tanto analizando los patrones de distribución biogeográfica de sus especies leñosas más importantes, como comparando su vegetación con análisis fitosociológico clásico y por medio de análisis numérico (Prado, 1991; 2000). Así, entre las especies arbóreas más características del Dominio, se cuentan las siguientes:

ANACARDIACEAE

Astronium urundeuva (Allemão) Engl. Schinopsis brasiliensis Engl.

APOCYNACEAE

Aspidosperma polyneuron Müll. Arg.

BIGNONIACEAE

Handroanthus heptaphyllus (Vell.) Mattos (=*Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo) *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos (=*Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl.)

BORAGINACEAE

Cordia americana (L.) Gottschling & J.S. Mill. (=Patagonula americana L.) Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.

CELTIDACEAE

Celtis pubescens (Kunth) Spreng.

COMBRETACEAE

Terminalia triflora (Griseb.) Lillo

FABACEAE

Amburana cearensis (Allemâo) A.C. Sm. Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong Geoffroea spinosa Jacq. Gleditsia amorphoides (Griseb.) Taub. Pterogyne nitens Tul. Tipuana tipu (Benth.) Kuntze MELIACEAE Cedrela fissilis Vell.

NYCTAGINACEAE Pisonia zapallo Griseb.

PHYTOLACCACEAE Phytolacca dioica L.

POLYGONACEAE Ruprechtia laxiflora Meisn.

RUBIACEAE
Calycophyllum multiflorum Griseb.

ULMACEAE Phyllostylon rhamnoides (J. Poiss.) Taub.

Como ya se mencionó, el patrón de fragmentos ocupados por los BSEN configura una especie de 'arco' que atraviesa Sudamérica desde las Caatingas hasta los valles secos interandinos de Bolivia y Perú (Mapa. 1). La evidencia geomorfológica acumulada (Ab'Sáber, 1977; 1982) permite también postular que hubo vínculos físicos entre los fragmentos aislados de dicha formación durante los ciclos climáticos secofrío/húmedo-cálido del Pleistoceno Superior, los que pudieron derivar en los actuales nexos florísticos. Por esto último se postuló la llamada 'Teoría del Arco Pleistocénico' (Prado & Gibbs, 1993) que establece que los actuales fragmentos de estos BSEN son relictos o remanentes de una distribución continua que habría tenido su máxima expresión en dicha época geológica. Dentro del 'Arco Pleistocénico', Prado & Gibbs (1993) reconocen tres 'núcleos' de distribución: 1- 'Núcleo Caatingas', 2- 'Núcleo Misiones' (que abarca buena parte de la Región Oriental del Paraguay) y 3- 'Núcleo del Pedemonte Subandino', cada uno de ellos caracterizados por aspectos florísticos (existencia de algunas especies endémicas) y del sustrato (diferencias geológicas, geomorfológicas, etc.), pero que tienen en común la presencia -en mayor o menor frecuencia- de las especies mencionadas más arriba. Se debe destacar que Spichiger et al. (1995) al analizar el origen y las afinidades de la dendroflora paraguaya, hacen mención a la 'Teoría del Arco Pleistocénico'. En dicho trabajo se hace referencia a dos tipos de flora que formarían parte del dominio aquí tratado: -"The Residual Pleistocenic Dry Seasonal Flora (Austro-Brazilian Flora)" y "The Paranean Flora (Lauriflora)".

El **Núcleo Caatingas** ocupa el nordeste semiárido del Brasil, sobre amplias porciones de los estados de Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia y sectores separados del valle de los ríos San Francisco y Jequitinhonha en Minas Gerais (Prado, 2003). Consiste de una planicie erosiva interplanáltica con

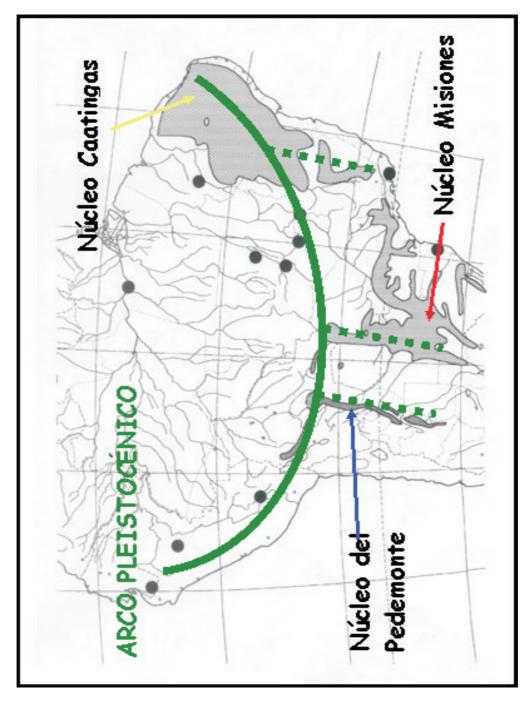
abundantes afloramientos rocosos y suelos con particulado muy grueso a grueso, y precipitaciones de 1000 mm hasta un mínimo de 250 mm en Patos (Paraíba), cubierta por distintas facies de vegetación que varían desde afloramientos rocosos cubiertos sólo por *Cactaceae* y *Bromeliaceae* a bosques altos semideciduos (Caatinga arbórea). Este núcleo se conecta con el siguiente, el Núcleo Misiones, a través de afloramientos rocosos calcáreos, en forma de pequeños morros distantes entre ellos, de pH neutro a alcalino en medio de los extendidos suelos ferralíticos muy ácidos y con niveles tóxicos de aluminio de los Cerrados del centro del Brasil.

El **Núcleo Misiones** se extiende a lo largo de la margen izquierda del Río Paraguay y parte del Alto Paraná, desde Mato Grosso do Sul en Brasil, buena parte del Paraguay Oriental y la provincia de Misiones en Argentina, junto con el este de Formosa y norte de Corrientes, incluyendo también sectores linderos del Brasil como por ejemplo el alto valle del río Uruguay. En algunas partes de este núcleo los BSEN se observan en una forma más vestigial, pues sus especies indicadoras suelen formar parte de bosques dominados por especies leñosas provenientes de los Bosques Atlánticos del sur del Brasil (Rodríguez et al., 2009). El Núcleo Misiones se caracteriza también por la presencia de las siguientes especies: Astronium balansae Engl. (Anacardiaceae), Balfourodendron riedelianum (Engl.) Engl. (Rutaceae), Diatenopteryx sorbifolia Radlk. (Sapindaceae), Holocalyx balansae Micheli (Fabaceae) y Peltophorum dubium (Spreng.) Taub. (Fabaceae). Este núcleo se conecta con el próximo a través de los bosques secos de la Chiquitanía, por ejemplo a lo largo de las laderas de las Serranías de Santiago y Chiquitos hasta la zona de Santa Cruz de la Sierra en Bolivia, pero también por medio de enclaves aislados dentro de la llanura del Chaco Paraguayo, como la vegetación boscosa estacional de las laderas de los Cerros León (Ramella & Spichiger, 1989) y Chovoreca (Navarro, 2005).

Finalmente, el **Núcleo del Pedemonte Subandino** abarca fundamentalmente la angosta franja de la Selva Pedemontana, el piso más inferior de lo que se ha conocido como la Provincia de las Yungas en el noroeste de Argentina y sureste de Bolivia (Cabrera & Willink, 1973). Estos bosques estacionales se extienden al pie de las Sierras Subandinas, sobre terrenos rocosos fértiles y algo escarpados (antes de entrar en contacto directo con los bosques y matorrales del Chaco Occidental) desde los 700 m a unos 1200 m s.n.m. Las Selvas Pedemontanas consisten de dos unidades esenciales: los bosques de 'palo blanco' (*Calycophyllum multiflorum* Griseb.) al norte y los de 'tipa' (*Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze) y 'cebil' (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil*) más al sur (Prado, 1995).

B- El 'Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales' en la Región Oriental del Paraguay:

De acuerdo a la información proveniente de distintos trabajos sobre la vegetación de la región, se pueden considerar como parte del Dominio de los BSEN a las siguientes unidades:



Mapa 1: Distribución de los BSEN en el centro de Sudamérica (modificado de Prado, 2000)

- Los "bosques altos semicaducifolios en isletas" que rodean espejos de agua y alternan con campos bajos inundables y esteros en la proyectada 'Reserva Estero Milagro', en el Dpto. San Pedro. Información obtenida en el Centro de Datos para la Conservación (CDC) de la Secretaría del Ambiente (SEAM).
- Los bosques dominados por *Amburana cearensis* en la 'Reserva Ecológica Serranía San Luis', en el Dpto. Concepción. Información obtenida en el Centro de Datos para la Conservación (CDC) de la Secretaría del Ambiente (SEAM).
- -Los bosques altos del 'Parque Nacional Cerro Corá', en el Dpto. Amambay (Basualdo *et al.*, 1997).
- -Los bosques altos de valles y laderas de cerros de la 'Serranía Sarambí', en el Dpto. Amambay (Basualdo & Soria, 1999).
- -Los bosques ubicados en las mesetas y laderas de la 'Serranía de Tobatí', en el Dpto. Cordillera (Degen *et al.*, 2004a).
- -Los bosques en el conjunto de mesetas del 'Macizo de Acahay', en el Dpto. Paraguarí (Degen *et al.*, 2004b).
- -Los bosques de laderas y cumbres de los cerros 'Koi' y 'Chorori' en el Dpto. Central (Soria & Basualdo, 2004).
- -Los bosques altos que cubren los cerros de la 'Cordillera de Ybyturuzú', en el Dpto. Guairá (Soria *et al.*, 2006).
- -Los bosques altos de la 'Reserva de Biosfera del Bosque Mbaracayú', en el Dpto. Canindeyú (Marín *et al.*, 1998; Céspedes & Mereles, 2006).
- -Los remanentes boscosos sobre llanos y mesetas, denominados "bosques húmedos semi-caducifolios" en la cuenca del 'río Capiibary' y "bosques sub-húmedos semi-caducifolios" del 'río Tebicuary'mí' (Mereles, 2004).
- -Los bosques húmedos semi-caducifolios que contactan con bosques higrófilos marginales o ribereños de la cuenca del 'arroyo Ñeembucú', en el Dpto. Ñeembucú (Vogt & Mereles, 2005).
- -Los bosques altos de la comunidad de Tava-i, en el Dpto. Caazapá (Basualdo et al., 2005).
- -El bosque húmedo descripto para la compañía 'Pikysyry' de Caacupé, en el Dpto. Cordillera (Degen *et al.*, 2009).

Además se pudo corroborar a campo, en algunos viajes de reconocimiento y prospección, la existencia de BSEN en las siguientes localidades:

- sobre cerros calcáreos de la margen izquierda del río Paraguay, como los aledaños a la ciudad de Vallemí, en el Dpto. Concepción, 22º 11' S / 57º 57' W (Julio, 2003).
- en bosques de la cuenca del río Aquidabán, en cercanías de la localidad de Paso Horqueta, Dpto. Concepción, 23° 09' S / 57° 22' W (Enero, 2009).
- en relictos de bosques cercanos a las localidades de Caacupé, San Bernandino y Loma Grande, Dpto. Cordillera (Junio y Septiembre, 2010).

Del análisis de material de herbario almacenado en FCQ se pudo constatar la presencia de gran parte de las especies citadas como más características de los BSEN (ver punto A), en las áreas descriptas en los trabajos revisados; así como también establecer más sitios donde la vegetación se correspondería con la típica del dominio de los BSEN. A modo de ejemplo se citan las siguientes localidades, con las especies colectadas y el ejemplar de herbario correspondiente:

- Dpto. Amambay, "Colonia Indígena Ndyva A": *Anadenanthera colubrina*, Basualdo & Soria 6681 (FCQ); *Amburana cearensis*, Basualdo & Soria 6686 (FCQ); *Cordia americana*, Basualdo & Soria 6920 (FCQ); *Holocalyx balansae*, Basualdo & Soria 6908 (FCQ).
- Dpto. Misiones, "Near a small canal, 2 km from Yacyretá administration building": *Anadenanthera colubrina*, Keel, Vera & Ibarra 1330 (FCQ); *Pterogyne nitens*, Keel, Vera & Ibarra 1321 (FCQ).

C- El 'Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales' en la Región Occidental del Paraguay ('Chaco'):

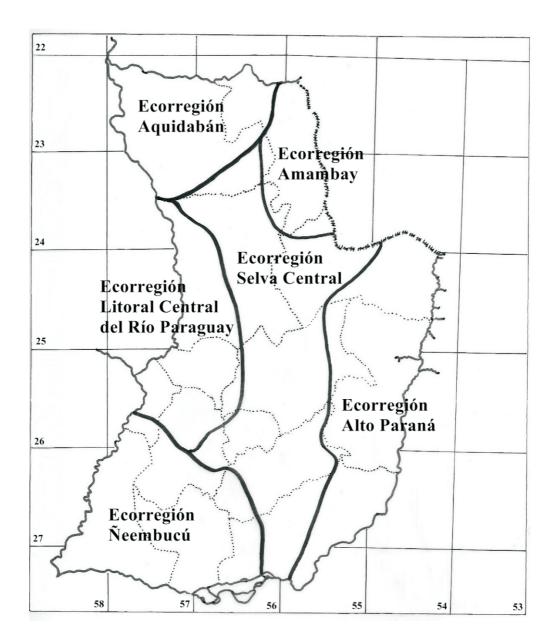
A los efectos de la presente contribución se analizaron los trabajos de Spichiger *et al.* (1991) y Mereles (2005), los cuales abarcan la totalidad de la región; así como también las descripciones de las formaciones vegetales de la "Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo" en el norte del mismo, llevadas a cabo por Navarro (2005) y Navarro *et al.* (2006). Así, consideramos como parte del Dominio de los BSEN a las siguientes unidades:

- Los "bosques xeromesófilos con *Schinopsis balansae* y *Astronium*" (pro parte) descriptos como unidades zonales del "Chaco Húmedo" por Spichiger *et al.* (1991), y renombrados "bosques mesoxerofíticos semi-caducifolios con *Schinopsis balansae*" por Mereles (2005). Estos bosques desarrollan sobre suelos arenosos y constituyen las islas de bosques incluidas en los sitios más elevados del mosaico bosques-sabanas-palmares del sudeste del Chaco Paraguayo (Mereles, 1998).

- Los "bosques higrófilos de galería de *Calycophyllum multiflorum* y los bosques claros higrófilos de *Geoffroea spinosa* o *Aporosella chacoensis*" (Spichiger *et al.*, 1991); a estas formaciones Navarro *et al.* (2006) las denominan "Bosques higrofiticos", con tres variantes de acuerdo a su composición florística. Estos bosques desarrollan sobre franjas lineares de ancho variable en los cursos de agua temporales o permanentes.
- Los "bosques transicionales del Chaco septentrional a la Chiquitanía sobre llanura aluvial" (pro parte) descriptos por Navarro *et al.* (2006). Estos desarrollan sobre paleo-albardones de la llanura aluvial del río Parapetí y se distribuyen en una franja situada al suroeste de las serranías onduladas peneplanizadas como las de Chovoreca (Navarro, 2005). Estas formaciones corresponderían en parte a los "bosques xerofíticos densos semicaducifolios de la unidad xerofítica" de Mereles (2005).
- Los "bosques chaqueños transicionales a la Chiquitanía sobre arenas" (pro parte) descriptos por Navarro *et al.* (2006), que desarrollan sobre suelos arenosos que ocupan la zona de contacto entre el extremo oriental de la llanura aluvial antigua del Parapetí y las serranías peneplanizadas onduladas del extremo suroccidental del escudo precámbrico brasileño (Navarro, 2005). Estas formaciones corresponderían a los "bosques abiertos semicaducifolios (cerradones) de la unidad xerofítica" de Mereles (2005).
- -Los "bosques mesófilos de colina de *Anadenanthera colubrina* (bosque de pendiente)", típicos de los accidentes tectónicos aislados del centro de la llanura chaqueña como el 'Cerro León', la 'Sierra de San Alfredo' y el 'Cerro Cabrera' (Spichiger *et al.*, 1991). Navarro (2005) hace un análisis más detallado de la vegetación de estos cerros, llamando a las formaciones como "bosques transicionales del Chaco septentrional a la Chiquitanía sobre cerros".

DISCUSIÓN

En la **Región Oriental** existen algunas comunidades típicas del Dominio de los BSEN —más específicamente del 'Núcleo Misiones'- prácticamente en la totalidad de los 14 departamentos en que está dividida desde el punto de vista político. Sin embargo, como ya se dijo, hacia la cuenca del río Paraná, sus especies típicas se observan en general en una forma más vestigial y como acompañantes, pues éstas suelen formar parte de bosques dominados por especies leñosas provenientes de los Bosques Atlánticos del sur del Brasil. Se trata de bosques generalmente altos, con ejemplares arbóreos que alcanzan un promedio de 25-30 m de altura, con 4-5 estratos de vegetación. Estas formaciones no son homógeneas, sino que presentan variantes, siendo las más importantes las determinadas por el número de especies dominantes y acompañantes, el porcentaje de lianas y epífitas, la abundancia de especies pioneras —v.g. *Cecropia pachystachya* Trécul, *Trema micrantha* (L.) Blume, *Solanum granulosum-leprosum*



Mapa 2. Ecorregiones de la Región Oriental del Paraguay (*Ilustración de la Lic. Gloria Delmás de Rojas*)

Dunal, etc.-, o la presencia de invasoras como *Citrus aurantium* L. y *Hovenia dulcis* Thunb. Las dos primeras situaciones puede estar dadas por las condiciones edáficas en las cuales desarrollan (v.g. suelos arenosos profundos vs. suelos rocosos de laderas de cerros, material originario del suelo, etc.), la orientación y pendientes topográficas; así como por el régimen pluviométrico –desde 1.700 mm anuales en cercanías del río Paraná hasta 1.300 mm en el litoral del río Paraguay (López Villalba *et al.*, 2002). En tanto, la abundancia de especies pioneras e invasoras parece estar ligada fuertemente a la acción antropogénica –tala indiscriminada, explotación minera, etc.- (Soria & Basualdo, 2004).

Resulta interesante que al analizar las Ecorregiones en que fue dividida la Región Oriental (CDC-Paraguay, 1990; Keel *et al.*, 1993) (**Mapa 2**) estas reflejan —en mayor o menor grado- los límites y yuxtaposiciones del Dominio de los BSEN con el Amazónico (por un lado lo que en realidad correspondería a la "Provincia Paranense" de Cabrera & Willink, 1973, lo que se llama actualmente el "Bosque Atlántico"; y por otro la "Provincia del Cerrado") y el Chaqueño. De acuerdo a esto tenemos que:

- -en la **Ecorregión Aquidabán** confluyen el Cerrado, el Chaco Oriental y el Núcleo Misiones.
- -en la Ecorregión Amambay confluyen el Cerrado y el Núcleo Misiones.
- -en la **Ecorregión Litoral Central del Río Paraguay** confluyen el Chaco Oriental y el Núcleo Misiones.
- -en la **Ecorregión Selva Central** predomina el Núcleo Misiones con algunas inclusiones del Bosque Atlántico y el Cerrado -v.g .en el Dpto. Caaguazú (Mereles, 2004).
- -en la **Ecorregión Alto Paraná** se superponen el Núcleo Misiones con el Bosque Atlántico.
- -en la **Ecorregión Ñeembucú** confluyen el Núcleo Misiones y el Chaco Oriental en una matriz de extensos humedales (Vogt & Mereles, 2005).

En la **Región Occidental** los BSEN se distribuyen básicamente en tres grupos bien definidos:

-1- constituyendo parches dentro de un 'mosaico de vegetación' en el 'Chaco Húmedo u Oriental' (Mereles, 1998), formando parte de bosques que ocupan albardones de ríos y arroyos o paleoalbardones del sistema aluvial del río Pilcomayo. Estos bosques se sitúan en los sitios más elevados del mosaico, en estrecho contacto con sabanas hidromórficas de *Copernicia alba* Morong (Mereles, 2005). Comunidades muy similares ocurren en la provincia de Formosa, Argentina (Placci, 1995); en estas últimas se demostró que las formaciones leñosas de distintos orígenes se mezclan íntimamente en toda área donde los factores ambientales así se lo permitan (Maturo, 2009). De este modo, se puede estar lado a lado con un bosque típicamente chaqueño de *Schinopsis balansae* Engl. sobre suelos con problemas de drenaje y mediando una distancia de

apenas unos pocos metros una majestuosa selva ribereña decidua o semidecidua sobre un albardón fértil, semejante a la de los BSEN. Sería interesante el estudio en detalle de estas formaciones en Paraguay para corroborar si también ocurre algo similar.

- -2- constituyendo formaciones boscosas que desarrollan sobre las serranías del Noroeste de la Región (Cerro Léon, Cerro Cabrera, etc.) y su área circundante; que serían la continuación de los "Bosques Chiquitanos" del Sureste de Bolivia (Navarro & Maldonado, 2002), región conocida como 'Chiquitanía'. Esta última se caracteriza por la presencia de comunidades arbóreas típicas de los BSEN, y bien podría ser considerada un nuevo distrito dentro del dominio aquí tratado. Los bosques chiquitanos del norte de Paraguay contactan con aquellos típicamente chaqueños del 'Chaco Seco u Occidental', v.g. "Bosques Chaqueños transicionales de llanura aluvial, medianamente drenados, con coronillo" (Navarro, 2005), por lo que según el criterio hasta aquí expresado- el intercambio de especies propias de unos y otros puede darse sin que ello sea necesariamente una transición fitogeográfica, de forma similar a lo que ocurriría en los bosques de albardón del Chaco Húmedo.
- -3- constituyendo parches de bosques higrófitos a lo largo de cauces o bordes de lagunas, en una matriz de bosques xerófitos de linaje puramente chaqueño, en el 'Chaco Seco u Occidental' (Spichiger *et al.*, 1991, Mereles, 2005). Estas formaciones son muy interesantes y podríamos plantear varias hipótesis sobre su vinculación con el resto de los fragmentos del Dominio de los BSEN. Por un lado, que son sólo penetraciones en el 'Chaco Seco' de elementos de los bosques en galería del 'Chaco Húmedo', a causa de la humedad edáfica favorable (Spichiger *et al.*, 1991), de modo similar a lo que ocurre con los palmares de *Copernicia alba* más occidentales. También podría ser que sean provenientes desde la 'Chiquitanía'. Pero no se debería descartar que en realidad se traten de relictos de una antigua extensión oriental del 'Núcleo del Pedemonte Subandino'.

Si bien no se trata de comunidades asociadas a los BSEN, se debe destacar en este punto que cuando se hace mención a la Provincia del Cerrado, en cuanto a su presencia en la región occidental, sólo deberían considerarse las formaciones descriptas como "Chaparrales" en todas sus variantes (Navarro, 2005; Navarro *et al.* 2006). Esta aclaración debe hacerse porque algunos autores consideran erróneamente a los BSEN de la "Chiquitanía" como parte de la "Provincia Biogeográfica del Cerrado" (v.g. Navarro & Maldonado, 2002).

CONCLUSIONES

En el Paraguay el Dominio de los BSEN está muy bien representado, principalmente en la Región Oriental, que forma parte del 'Núcleo Misiones', así como también en importantes sectores de la Región Occidental. Así, las regiones fitogeográficas que ocurren en el país formarían parte de tres Dominios: Amazónico, Chaqueño y de los BSEN; y no sólo de los dos primeros con una vasta área de transición a lo largo de la cuenca del río Paraguay, como se afirmaba hasta el presente (v.g. Cabrera, 1970; Cabrera & Willink 1973).

Lamentablemente buena parte del área ocupada por los BSEN en la región oriental ha sido afectada por una creciente acción antrópica, lo que provocó que grandes extensiones de bosques hayan sido deforestadas, fundamentalmente a causa de estar ubicados sobre suelos aptos para la agricultura. Por esto último, se observa un elevado grado de fragmentación de las formaciones boscosas (Mereles, 2004).

Los BSEN del continente sudamericano en general, y del Paraguay en particular, han recibido muy poca atención de académicos y conservacionistas comparado con los bosques tropicales lluviosos Amazónicos. Si estos bosques son artificialmente separados en distintas unidades en base a sus características fisonómicas, puede ser útil para algunas cuestiones de manejo debido a sus similitudes ecológicas, pero no será racional teniendo en consideración aspectos de la conservación de ecosistemas y la preservación de los recursos genéticos y de la biodiversidad de la República del Paraguay.

BIBLIOGRAFÍA

- Ab'Sáber, A. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos periodos glaciais quaternários. *Paleoclimas, São Paulo* 3: 1-19
- Ab'Sáber, A. 1982. *The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia*. In: Prance, G. (ed.) *Biological diversification in the tropics*, Pp. 41–59. Columbia University Press, New York.
- Basualdo, I.; N. Soria; S. Keel & N. Rivarola 1997. *Recursos Fitogenéticos-Parque Nacional Cerro Corá, Amambay. Plantas Útiles*. DPNVS-FCQ (UNA)-The Nature Conservancy. Asunción. 75 pp.
- Basualdo, I. & N. Soria 1999. La vegetación de la reserva de recursos manejados Cerro Sarambí, Dpto. Amambay, Paraguay. *Rojasiana* 5(1): 51-65.
- Basualdo, I.; N. Soria; R. Degen; M. Ortiz & E. Zardini 2005. Catálogo de la Flora vascular de Tavai, Dpto. Caazapa, Paraguay. *Rojasiana* 7 (1): 27-99.
- Bertoni, M. 1907. Resumen de Geografía Botánica del Paraguay. *Anales Ci. Parag.* 1 (2): 125-190.
- Cabrera, A. 1970. La vegetación del Paraguay en el cuadro fitogeográfico de América del Sur. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 11 (Supl.): 121-131.
- Cabrera, A. & A. Willink 1973. *Biogeografía de América Latina*. OEA, Serie Biología, Monografía Nº 13. 120 pp.
- Caetano, S.; D. Prado; R. Pennington; S. Beck; A. Oliveira-Filho; R. Spichiger & Y. Naciri 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (*Anacardiaceae*). *Mol. Ecol.* 17:3147–3159.

- Cartes, J. (ed.) 2006. *El Bosque Atlántico en Paraguay: Biodiversidad, Amenazas y Perspectivas*. Asociación Guyrá Paraguay/Conservation Internacional Center for Applied Biodiversity Science. Asunción. 236 pp.
- CDC-Paraguay 1990. Áreas prioritarias para la Conservación en la Región Oriental del Paraguay. Centro de datos para la Conservación. Asunción, Paraguay
- Céspedes, G. & F. Mereles 2006. Estudio de la vegetación y la flora en el área de Aguara Ñu, Reserva de la Biosfera del Bosque Mbaracayú, Paraguay Oriental I. *Rojasiana* 7 (2): 153-164.
- Chodat, R. & W. Vischer 1916 (reimpreso 1977). *La végétation du Paraguay*. J. Cramer, Vaduz. 558 pp.
- Degen, R.; E. Zardini & I. Basualdo 2004a. Catálogo de la flora vascular de la meseta Yvytu Silla, Serranía de Tobatí, Departamento de la Cordillera, Paraguay. *Rojasiana* 6(1): 7-42.
- Degen, R.; F. Mereles & M. Ortiz 2004b. Macizo Acahay: Estudio Fitosociológico de un Área Boscosa. *Rojasiana* 6(1): 81-93.
- Degen, R.; G. González Salema; C. Céspedes; Y. González; C. Vogt & G. Delmás 2009. Flora y Vegetación de la Compañía Pikysyry, Caacupé, Departamento de Cordillera, Paraguay. *Rojasiana* 8 (2): 65-80.
- Dinerstein, E.; D. Olsen; D. Graham; A. Webster; S. Primm; M. Book-Binder & G. Ledec 1995. *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. World Bank, WWF. Washington. USA. 135 pp.
- Esser, G. 1982. Vegetationsgliederung und Kakteenvegetation von Paraguay. *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* 38: 5-113.
- Fiebrig, C. & T. Rojas 1933. Ensayo Fitogeográfico sobre el Chaco Boreal. *Revista Jard. Bot. Mus. Hist. Nat. Paraguay* 3: 3-87.
- Holdridge, L. 1969. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica. 216 pp.
- Hueck, K. 1978. *Los bosques de Sudamérica*. Soc. Alem. Coop. Téc. (GTZ). Eschborn. 476 pp.
- Keel, S., A. Gentry & L. Spinzi 1993. Using Vegetation Analysis to Facilitate the Selection of Conservation Sites in Eastern Paraguay. *Conservation Biology* 7 (1): 66-75.
- López, O. 1984. *Formaciones Vegetales del Chaco Paraguayo*. Comisión Nacional de Desarrollo del Chaco. OEA. Serie de Información Básica nº 2. Asunción. 34 pp.
- López Villalba, A; E. Little Jr.; G. Ritz; J. Rombold & W. Hahn 2002. Árboles comunes del Paraguay: Ñande yvyra mata kuera. 2º ed. Cuerpo de Paz y Facultad de Ciencias Agrarias, UNA. Asunción. 458 pp.
- Marín, G.; B. Jiménez; M. Peña-Chocarro & S. Knapp 1998. *Plantas Comunes de Mbaracayú*. *Una Guía de las Plantas de la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú*, *Paraguay*. The Natural History Museum, London. 176 pp.
- Maturo, H. 2009. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual", Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario, Argentina. 113 pp.

- Mereles, F. 1998. Etude de la flore et de la végétatión de la mosaïque foret-savane palmeraie dans le Chaco Boreal, Paraguay. Thése. Faculté des Sciences, Université de Genéve, Suisse. 269 pp.
- Mereles, F. 2004. Una contribución al conocimiento de las formaciones vegetales de dos cuencas en la Región Oriental del Paraguay. *Rojasiana* 6(1): 43-70.
- Mereles, F. 2005. Una aproximación al conocimiento de las formaciones vegetales del Chaco Boreal, Paraguay. *Rojasiana* 6(2): 5-48.
- Mereles, F. & R. Degen 1994. Contribución al estudio de la flora y la vegetación del Chaco boreal paraguayo. *Rojasiana* 1 (2): 36-38.
- Navarro, G. 2005. *Unidades de Vegetación de la Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo*. En: Rumiz, D. & L. Villalba (eds) *Unidades Ambientales de la Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo*. Pp. 25-50. WCS Bolivia-F. DeSdelChaco.
- Navarro, G. & M. Maldonado 2002. *Geografia Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño. Cochabamba, Bolivia. 719 pp.
- Navarro, G.; J. Molina & L. Pérez de Molas 2006. Classification of the forests of the northern Paraguayan Chaco. *Phytocoenologia* 36 (4): 473-508.
- Pennington, R.; D. Prado & C. Pendry 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27: 261–273.
- Placci, L. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales de La Plata, Argentina. 169 pp.
- Prado, D. 1991. *A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America*. Ph. D. Thesis, University of St. Andrews, U.K. 283 pp.
- Prado, D. 1995. Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. Pp. 19-52. En: Brown, A. & H. Grau (eds), Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. L.I.E.Y. (UNT)/Proyecto de Desarrollo Agroforestal, Tucumán, Argentina.
- Prado, D. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystem to a new phytogeographic unit. *Edinb. Journ. Bot.*57 (3): 437-461.
- Prado, D. 2003. *As Caatingas da América do Sul*. Pp. 3-73. En: Leal, I., M. Tabarelli & J. Silva (eds), *Ecologia e Biogeografía da Caatinga*. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, CNPq.
- Prado, D. & P. Gibbs 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 902-927.
- Ramella, R. & 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.
- Rodríguez, M; A. Cardozo; J. Crivello & C. Percuoco 2009. *Estructura y Dinámica de una población de Calophyllum brasiliense* Cambess. (*Clusiaceae*) *en la Selva Ribereña del Sur de Misiones y Nordeste de Corrientes*, Informe de Avance. CIDET, UNAM. Posadas, Argentina. 23 pp.

- Rojas, T. & J. Cariaba 1945. Breve reseña de la vegetación paraguaya. En: Verdoorn, F. (ed.) Plants and Plant Science in Latin America. *Chron. Bot.* 16: 121-125.
- Sanjurjo, M. 1992. Regiones Forestales del Paraguay. La Revista Crítica 3(7): 53-64.
- Soria, N. & I. Basualdo 2004. La vegetación de los cerros Koi y Chorori, Dpto. Central, Paraguay. *Rojasiana* 6(1): 71-80
- Soria, N.; R. Degen; I. Basualdo, M. Ortiz & E. Zardini 2006. Catálogo de la Flora Vascular de Cordillera de Ybyturuzú, Dpto. Guaira, Paraguay. *Rojasiana* 7 (2): 117-152.
- Spichiger, R.; L. Ramella; R. Palese & F. Mereles 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco Paraguayo. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco III, *Candollea* 46: 541-564.
- Spichiger, R.; B.S. Bertoni & P. Loizeau 1992. The forests of the Paraguayan Alto Paraná. *Candollea* 47: 219-150.
- Spichiger, R.; R. Palese; A. Chautems & L. Ramella 1995. Origin, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea* 50: 515-537.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic Regions of the World*. University of California Press. 522 pp.
- Tortorelli, L. 1967. Formaciones forestales y maderas del Paraguay. *Bol. Inst. Forest. Latinoamer. Invest.* 24: 3-34.
- Udvardy, M. 1975. A classification of the Biogeographical Provinces of the World. IUCN Occasional Paper no 18. Morges, Switzerland. 48 pp.
- UNESCO 1981. Mapa de la vegetación de América del Sur. Nota explicativa. *Investigaciones sobre recursos naturales* 17: 1-189. UNESCO, París.
- Veloso, H. & L. Góes-Filho 1982. Fitogeografia brasileira, classificação fisionômicoecológica da vegetação neotropical. *Bol. Téc. Projeto RADAMBRASIL, Sér, Vegetação* 1:1-79
- Vogt, C. & F. Mereles 2005. Una contribución al estudio de los humedales de la cuenca del arroyo Ñeembucú, Dpto. de Ñeembucú, Paraguay. *Rojasiana* 7(1): 5-20.
- Werneck, F. & G. Colli 2006. The lizard assemblage from seasonally dry tropical forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic arc. *J. Biogeogr.* 33: 1983–1992.



Foto 1: BSEN en cerros calcáreos cercanos a Vallemí (Dpto. Concepción)

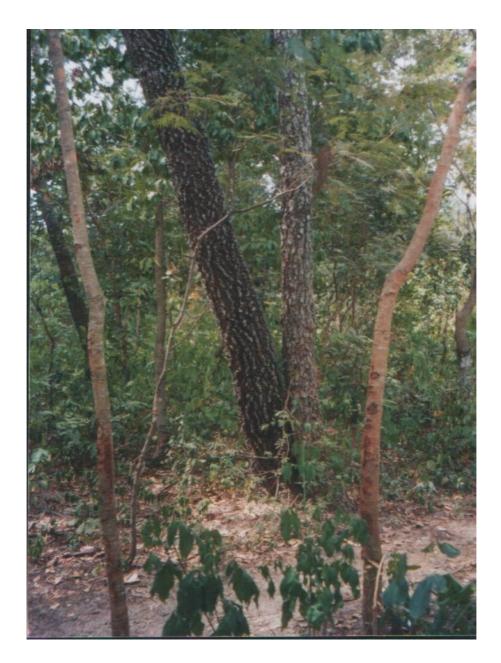


Foto 2: Anadenanthera colubrina y Astronium urundeuva creciendo juntos en un bosque de la Ecorregión Aquidabán (Dpto. Concepción)



Foto 3: Anadenanthera colubrina en San Bernandino (Dpto. Cordillera)

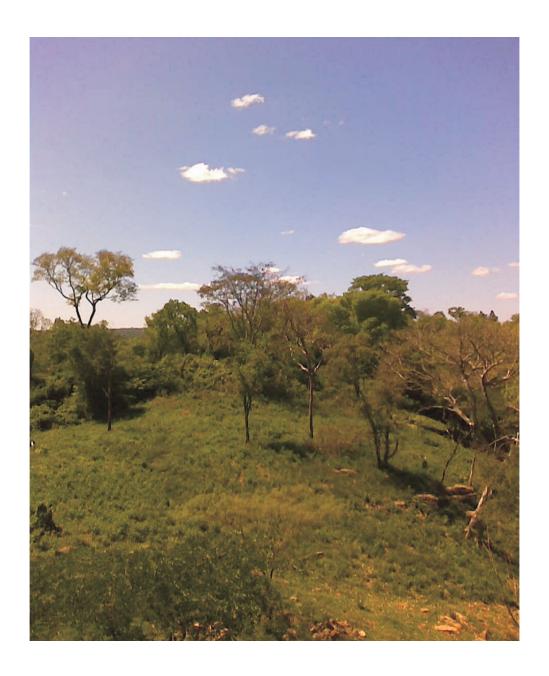


Foto 4: Especies típicas de los BSEN en San Bernandino (Dpto. Cordillera)