

EL PASTIZAL DE LA PAMPA DEPRIMIDA: ESTADOS ALTERNATIVOS¹

THE FLOODING PAMPA GRASSLAND: ALTERNATIVE STATES

Rolando J. C. León y Silvia E. Burkart

Departamento de Ecología e IFEVA, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Avenida San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina. E-mail: burkart@IFEVA.edu.ar

RESUMEN

La dinámica de los pastizales de la Pampa Deprimida se describe a través de la definición de una serie de estados alternativos y de sus transiciones. Se postulan cinco estados. Cuatro de ellos se refieren a situaciones analizadas en los últimos 28 años sobre la base de observaciones y experimentos realizados en el pastizal pastoreado y relacionados con: i) los cambios inducidos por la exclusión del pastoreo (clausuras), ii) la reapertura al pastoreo de clausuras de diferente edad, y iii) las inundaciones. El quinto estado es totalmente hipotético y está basado en referencias históricas. Para la descripción de estos estados se usan características de la comunidad, tales como formas de vida dominantes, cobertura por grupos funcionales, diversidad florística, productividad primaria, fenología y consumo por parte de vacunos, y algunas características del suelo como salinidad, temperatura superficial y ritmo promedio de evaporación.

Palabras clave: dinámica de pastizales, Pampa Deprimida, modelo de estados y transiciones.

ABSTRACT

The dynamics of the Flooding Pampa grasslands is described using the state and transition model. We define five states and eight transitions between them. Four states are based on results from observations and experiments conducted during the last 28 years in a grazed grassland and related to: i) changes induced by lack of grazing by large herbivores (enclosures), ii) the reinitiation of grazing of different age enclosures and iii) flooding. The fifth is a hypothetical state based on historical references. The different states are described using community characteristics: dominant life forms, cover of the different functional groups, floristic diversity, phenology, primary productivity, cattle forage consumption and some soil characteristics (salinity, top soil temperature and mean evaporation rate).

Key words: grassland dynamics, Flooding Pampa, state and transition model.

INTRODUCCIÓN

En los pastizales pampeanos, la actividad agropecuaria que comenzó hace 400 años, se intensificó durante la segunda mitad del siglo XIX. El uso del alambrado y el empleo de maquinaria agrícola modificaron profundamente estos ecosistemas (Ghersa *et al.* 1998, Soriano *et al.* 1992). Los adelantos tecnológicos del siglo XX contribuyeron a hacer más profundo y generalizado este cambio, desplazando en el norte y el oeste decenas de km el límite entre el pastizal y las

formaciones leñosas (León y Anderson 1983).

Los agroecosistemas han reemplazado el pastizal en la mayor parte de la región pampeana y sólo en áreas con impedimentos serios para la agricultura se conservan pastizales semi-naturales extensos (León *et al.* 1984, León 1992). Esto es así en la Pampa Deprimida, con frecuentes inundaciones, la Pampa Plana Occidental, con precipitaciones insuficientes y la Pampa Austral con las serranías de Tandil y Ventana. No es fácil encontrar pastizal natural, en cambio, en los distritos de la Pampa Ondulada, Pampa Mesopotámica,

¹ Este trabajo fue presentado en el Taller de la Red de Pastizales y Sabanas de CYTED, realizado en Cuba, julio 1997; ver ECOTROPICOS 10(2) 1997.

Pampa Austral y Pampa Interior Plana, donde sólo hay escasos relictos en áreas ferroviarias abandonadas y en parcelas que han sido aradas y cultivadas esporádicamente (Figura 1).

En la Pampa Deprimida, en un área de alrededor de 60.000 km² (Vervoorst 1967), los pastizales aún ocupan una superficie importante a pesar de que han sido pastoreados por herbívoros domésticos durante los últimos siglos, y por ello, sus comunidades no pueden ser consideradas climácicas. Desde el punto de vista florístico se han incorporado muchas especies exóticas, se ha modificado la proporción original de especies nativas y se han perdido localmente algunas de las especies dominantes originales.

En las últimas décadas esas comunidades han sido caracterizadas (Batista *et al.* 1988, Burkart *et al.* 1990, León *et al.* 1979, Perelman 1996) y algunas de ellas han sido objeto de estudios que analizan su estructura y su funcionamiento (Sala 1992).

La topografía, la intensidad y frecuencia sus suelos determina un mosaico de cuatro comunidades y sus variantes. Dos comunidades, la

de *Piptochaetium montevidense*, *Ambrosia tenuifolia*, *Eclipta bellidioides*, *Mentha pulegium* y la de *Mentha pulegium*, *Leontodon taraxacoides*, *Paspalidium paludivagum*, forman la matriz principal del paisaje en buena parte de la región (Burkart *et al.* 1990). Ambas tienen un mínimo o nulo impacto agrícola y gran valor pastoril (Deregibus *et al.* 1995). Están relacionadas con relieves planos más o menos inundables. La secuencia de horizontes de los suelos y los perfiles de conductividad eléctrica asociados con ambas comunidades son semejantes. Las variantes con *Briza subaristata* de la primera y típica con *Alternanthera philoxeroides* y *Trifolium repens* de la segunda se relacionan con suelos de tipo Natraquoll típico (Batista y León 1992). Son suelos con drenaje imperfecto a pobre debido a la presencia de un horizonte subsuperficial (B2t) de escasa a nula permeabilidad que restringe el movimiento del agua en el suelo (Berasategui y Barberis 1982). Tienen un horizonte A limoso, con 23,6% de arcilla y un horizonte B nátrico (Lavado y Taboada 1987, 1988).

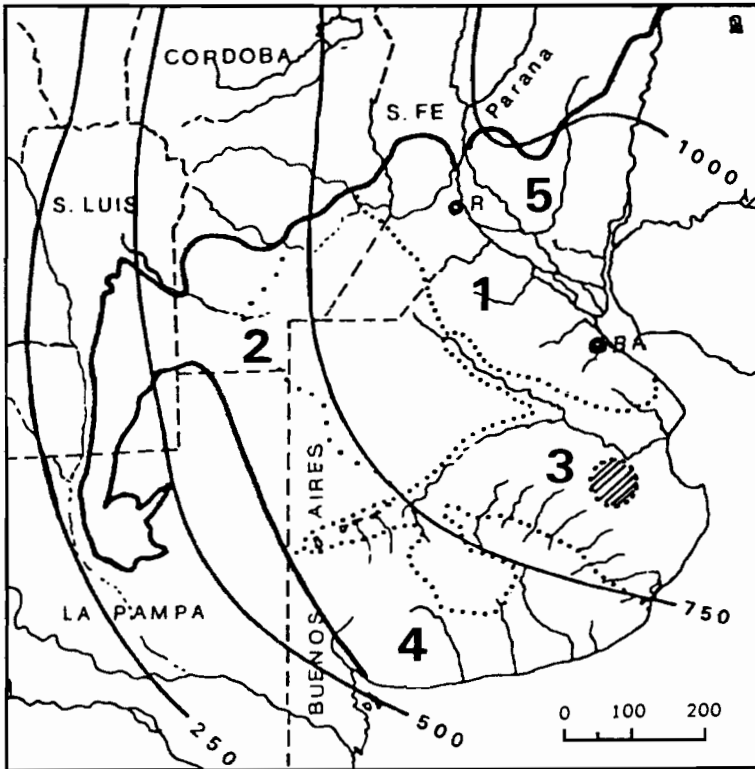


Figura 1. Límites de los pastizales pampeanos y sus subregiones. El círculo ubica el área en donde se realizaron las observaciones y experimentos en los que se basa este trabajo. Se indican las isoyetas (Pp anual en mm) del período 1921-50.

1: Pampa Ondulada, 2: Pampa Interior, 3: Pampa Deprimida, 4: Pampa Austral, 5: Pampa Mesopotámica.

R: Rosario, BA: Buenos Aires.

Entre estas dos comunidades existe un gradiente de composición florística (Perelman *et al.* 1982) que estaría asociado con leves diferencias en la posición topográfica (Burkart *et al.* 1990). A lo largo de esta variación se genera una ecoclina relacionada con un gradiente en el régimen hídrico y en la frecuencia y duración de los anegamientos estacionales o extraordinarios. Cambios dinámicos en el régimen hídrico y en las condiciones edáficas podrían determinar, a través del tiempo, reemplazos entre estas dos comunidades (Batista y León 1992).

Las comunidades asociadas a suelos francamente halomórficos y a suelos más profundos y aireados no serán objeto de este análisis. Las primeras son las menos productivas y frecuentemente son reemplazadas por pasturas de *Agropyron* sp. y *Melilotus* sp., y las últimas han sido cultivadas y en ellas se encuentran la mayor parte de los asentamientos humanos.

Esta región ha sido clasificada climáticamente por Burgos y Vidal (1951) como sub-húmeda húmeda mesotérmica, (C2B'2ra', según Thornthwaite). Sobre la base del climadiagrama de Walter (Figura 2), la región se encuadra en el tipo V: cálida templada, siempre húmeda, con marcada variación estacional de la temperatura, pero con la estación fría poco o nada notable (Voorst 1967, Walter 1967). Frecuentes períodos de inundación invernales o primaverales, y de déficit hídrico estival constituyen importantes características de esta región (Lemcoff 1992, Paruelo y Sala 1990).

La dinámica de las comunidades aquí tratada ha sido interpretada por Oosterheld y Sala (1994) utilizando el modelo de estados y transiciones (Westoby *et al.* 1989) y en ese marco presentamos la información disponible sobre su estructura y funcionamiento^(*). Sobre esta base se han descrito cinco estados y nueve transiciones (Figura 3). El presente trabajo resume la información producida en las últimas décadas sobre estas dos comunidades, las más importantes por su extensión en la Pampa Deprimida.

La designación numérica de los estados (cifras romanas) sigue un orden de modificación antrópica, así el I es el pastizal supuestamente prístino y el V el estado que se considera más alejado de la condición original. En la descripción de los estados comenzamos por ambos, los más contrastados y seguiremos en orden II, III y IV, tomando como referencia el V que es el más profundamente estudiado y aquel en el que se han analizado los cambios provocados por la exclusión al pastoreo y la inundación.

CATÁLOGO DE ESTADOS

Estado I

No se cuenta con descripciones del pastizal original de la Pampa anteriores a la llegada de los colonizadores europeos. Hay, en cambio, referencias de la existencia de abundantes manadas de caballos salvajes (Falkner 1774) y de ganado vacuno (Coni 1941) ya en 1774, 200 años después de su introducción. Darwin (1876) diferencia dos tipos de pastizal, al tiempo de su viaje por la Pampa (1833): uno al norte del río Salado, bajo y de pastos tiernos con especies europeas (sólo identifica los cardos), y otro al sur dominado por matas de pastos duros. El primero puede ser asimilado estructuralmente (aunque no florísticamente) al que en este trabajo denominamos estado V; el segundo, al que probablemente se haya parecido al pastizal (pajonal) climácico de la región, que llamamos aquí estado I. En el terreno de las conjeturas y recogiendo las ideas de algunos especialistas (Frenguelli 1941, Parodi 1947, Voorst 1967) podríamos imaginar a ese pastizal como biestratificado, con una trama de pastos fuertes (matas de 20 a 40 cm de diámetro basal y 1 a 1,50 m de altura) y otra mucho más diversa, de 30 a 50 cm de altura, compuesta por graminoides cespitosas o no y dicotiledóneas herbáceas o semileñosas. Ambos componentes probablemente variaban espacialmente en su distribución: desde extensiones grandes con el primero como componente único hasta otras situaciones en que ambos compartían la dominancia con diseños variados. Los fenómenos naturales tales como sequías, inundaciones, fuegos, pulsos de herbivoría (cervidos, camélidos, acrídeos, dasipódidos) constituían los factores que moldeaban su estructura y funcionamiento.

Hay algunas evidencias que apoyan la idea de la prolongada existencia de este pastizal prístino en la llanura pampeana. Los tipos de pastos dominantes durante el período de pedogénesis han sido los mismos, según lo demuestran recientes estudios sobre forma y tamaño de los sílico fitolitos de los suelos (Tecchi 1983). Los registros de polen fósil indican predominancia de Poáceas y Asteráceas en la flora (promedio 50%) seguidas por herbáceas de las familias Chenopodiáceas, Brasicáceas, Rubiáceas, Malváceas y Verbenáceas. Estos registros, correspondientes al área de Tapalqué (centro de la Provincia de Buenos Aires), dan valores ínfimos de especies arbustivas xerofíticas (<1%) (Prieto 1996).

No obstante varios autores han opinado diversamente respecto de la originalidad del pastizal pampeano (Ellenberg 1962, Facelli y León 1986, Parodi 1942, Schmieder 1927, Walter 1967).

Estado V

Pastizal formado por un estrato rastrero dominado por dicotiledóneas y exóticas planófilas y otro de 10 cm de altura, ralo, donde predomina un alto número de pequeñas matas de pastos o de macollos unitarios (distancia media entre individuos=2,9 cm) (Sala 1992). Las formas de vida dominantes son geófitas (cobertura relativa 27%), terófitas (26%) y hemicriptófitas (17%) (Torri 1990). El índice de área foliar varía a lo largo del año entre 0,4 y 0,8, encontrándose la mayor parte de la materia verde en los primeros 5 cm de altura (Sala *et al.* 1986). Las monocotiledóneas (representadas por gramíneas y *Carex phalaroides*) equivalen a 65% de la cobertura total del pastizal. La cobertura basal relativa de las principales gramíneas (*Briza subaristata*, *Danthonia montevidensis*, *Sporobolus indicus*, *Stipa neesiana*) es de 43% (SE±15%), la de especies anuales es de 22% (SE±0,7%) y la de hierbas es de 30% (SE±12%) (Sala 1992). En comunidades muy pastoreadas, la máxima frecuencia corresponde a *Phyla canescens*, una verbenácea nativa con estolones radicales, seguida por las exóticas *Leontodon saxatilis* (roseta), *Mentha pulegium* (primer crecimiento en roseta) y *Bupleurum tenuissimum* (anual), y las nativas *Gamocheta* sp. (roseta), *Paspalum vaginatum* y *Stenotaphrum secundatum* (Tabla 1). Las gramíneas nativas perennes más importantes, como *Danthonia montevidensis*, *Panicum millioides*, *Leersia hexandra*, *Paspalidium paludivagum*, no superan valores de frecuencia de 40% mientras que un segundo grupo de especies, como *Panicum sabulorum* y *P. bergii* no superan el 10% (León *et al.* 1984). La riqueza florística total (diversidad γ) de este pastizal es de 224 especies (Perelman 1996), mientras que su diversidad α , expresada como exp. $H^{(2)}$ es de 13,2 (SD±3,8) con una riqueza media de 38,2 (SD±2,4) especies (Chaneton *et al.* 1995). La información sobre la dinámica de la biomasa y de la productividad primaria neta aérea muestra que este pastizal no tiene una estación de crecimiento bien definida, siendo su producción bastante pareja a lo largo del año (Rusch y Oesterheld 1997). Sin embargo, el 64% de las especies son de crecimiento invernal (Torri 1990). Fonseca *et al.* (1976) estimaron valores de biomasa verde en pie de 117 g m⁻² y midieron 600 kg ha⁻¹ de

materias secas. Estos autores encontraron que *Ambrosia tenuifolia*, una nativa (aromática) perenne, constituye el 50% de las dicotiledóneas y el 30% de la biomasa verde en el período primavera-verano, cuando se manifiesta su pico de productividad. Sin embargo, esta especie es afectada severamente después de inundaciones prolongadas en esa época (Insausti y Soriano 1987, Insausti *et al.* 1999). La biomasa total de raíces medida es de 1.688 g m⁻² (Soriano *et al.* 1977), con una productividad neta radical de 623 g m⁻² año⁻¹, lo cual equivale a una tasa de reemplazo de 31% (Sala 1992).

En relación con la fenología de las especies de este pastizal, se pueden puntualizar las siguientes características: a) presencia simultánea de más de un estado fenológico en el mismo individuo de una población; b) presencia constante de ramificaciones vegetativas en las especies perennes a lo largo del año; c) la larga duración de las fenofases reproductivas (4 meses en *Paspalum dilatatum*); sólo las especies anuales presentan una progresión clara y rápida de sus estados fenológicos; e) prolongado período de activo desarrollo vegetativo (*Briza subaristata* y *Danthonia montevidensis* de abril a agosto, *Sporobolus indicus* y *S. platensis* de diciembre a abril, *Paspalum dilatatum* de octubre a marzo, *Carex phalaroides* de marzo a octubre); f) reposo reproductivo de dos meses (junio-julio); g) presencia de reposo invernal definido sólo en una gramínea perenne (*Bothriochloa laguroides*), y h) restricción de la floración de *Leersia hexandra* y *Paspalidium paludivagum* a veranos precedidos por inviernos lluviosos (León y Bertiller 1982). Estas particularidades fenológicas contrastan con las de otros pastizales de zonas templadas en donde el período de crecimiento es mucho más definido (French y Sauer 1974).

El consumo animal en *Danthonia montevidensis*, *Sporobolus indicus* y *Panicum milioides*, se relaciona con la disponibilidad de la especie en la comunidad, más que con su estado fenológico. *Carex phalaroides* es comida en invierno y primavera. *Bothriochloa laguroides* es poco consumida en otoño. El consumo de *Lolium multiflorum* se relaciona con su aumento de biomasa durante primavera. *Paspalum dilatatum* es consumida en verano, sin relación con su área basal que suele ser baja y se reduce con su encañazón. *Briza subaristata* es consumida a partir del otoño y sólo disminuye con la encañazón. En resumen, especies primavera-invernales presentan máximo consumo en primavera y mínimo en verano. En las estivo-otoñales en cambio, algunas son consumidas

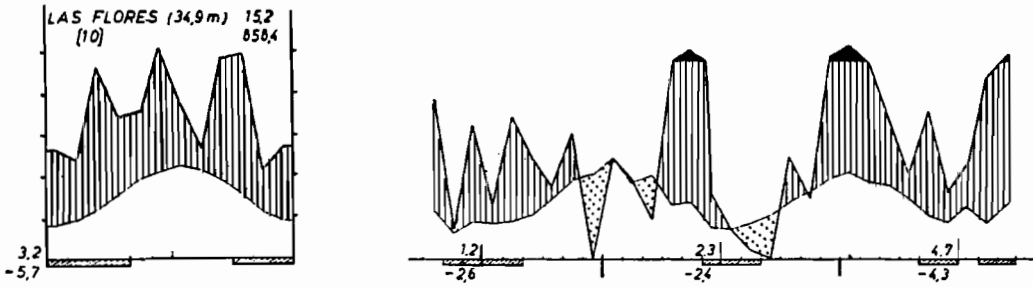


Figura 2. Climadiagrama de Las Flores en la Pampa Deprimida: a) usando datos medios (10 años) y b) una secuencia de tres años en los que se muestran períodos de excesos y déficits hídricos (Vervoort 1967).

durante todo el año, otras durante el verano y otras en primavera tardía (Deregibus *et al.* 1995, Lemcoff *et al.* 1978).

El dosel abierto, característico de este estado, permite procesos que atenúan el efecto del pastoreo sobre las poblaciones de algunas gramíneas muy consumidas. La exposición a la radiación solar directa con alta relación rojo/rojo lejano de semillas y yemas axilares promueve la germinación de *Lolium multiflorum* y de *Paspalum dilatatum*, y el macollaje de ambas, además del de *Bothriochloa laguroides* y *Sporobolus indicus* (Casal *et al.* 1985, 1987, Deregibus *et al.* 1985).

La salinidad del suelo superficial de este pastizal es baja. La conductibilidad eléctrica varía entre 0,8 y 1,2 dS m⁻¹ en el horizonte A1 y entre 1 y 2,5 dS m⁻¹ en el B1. La salinidad de la napa freática, que se encuentra a 2 m de profundidad, es también baja (1,05 dS m⁻¹). Se midieron contenidos hídricos en el suelo de 0,14 a 0,36 g g⁻¹. La temperatura del suelo superficial medida en verano (enero) varió entre 26,4°C y 32,7°C y el ritmo promedio de evaporación fue de 2,13 mm d⁻¹ (Lavado y Taboada 1987).

Estado II

Pastizal de alrededor de 50 cm de altura, dominado por gramíneas cespitosas. Dominan matas grandes de gramíneas (hemiscriptófitas), distanciadas en promedio 4,4 cm (SE±0,9cm) (Sala 1992). El índice de área foliar no varía mayormente en relación al estado V (0,5 - 1), pero cambia la distribución vertical de la biomasa verde, la cual

está repartida homogéneamente hasta los 40 cm de altura, con el máximo entre los 10 y 30 cm. La cobertura total de monocotiledóneas (gramíneas y *Carex phalaroides*) es de 95% (Sala *et al.* 1986). La cobertura basal relativa de las especies de gramíneas más importantes (*Briza subaristata*, *Danthonia montevidensis*, *Sporobolus indicus*, *Stipa neesiana*) es de 97% (SE±2%), mientras que es prácticamente nula la de hierbas de hoja ancha y especies anuales (Sala 1992). En estos pastizales, con varios años de exclusión al pastoreo de grandes herbívoros o con muy bajo nivel de pastoreo, las máximas frecuencias corresponden a *Danthonia montevidensis* o a especies de *Eleocharis*, seguidas por *Leersia hexandra*, *Panicum millioides*, *P. sabulorum*, *P. bergii*, *Paspalidium paludivagum*, *Stenotaphrum secundatum*, *Briza subaristata* (León *et al.* 1984), *Stipa baviensis*, *S. neesiana*, *Paspalum dilatatum*, *Bothriochloa laguroides* y *Deyeuxia viridiflavescens* (León datos no publicados). La diversidad florística de este estado es inferior a la del estado V (exp. H²= 9,2 SD=1,6; riqueza florística media=23,8 SD=3,0) (Chaneton *et al.* 1995). Fonseca *et al.* (1976) obtuvieron valores máximos de biomasa verde en pie de 210 g m⁻² y de material seco de 1.600 kg ha⁻¹. Sala (1992) da valores de productividad primaria neta aérea de 532 g m⁻² año⁻¹ de materia seca, es decir, 1,46 g m⁻² d⁻¹. La biomasa radical total es de 1.956 g m⁻² (Soriano *et al.* 1977) con una productividad radical neta de 496 g m⁻² año⁻¹, equivalente a una tasa de reemplazo de 23% (Sala 1992).

La fenología de las especies de este pastizal

se diferencia levemente de la correspondiente al estado V: presenta una floración más concentrada de alguna de las especies (*Chaetotropis elongata*, *Stipa papposa*) y un atraso en el desarrollo vegetativo de *Sporobolus indicus* y *Chaetotropis elongata* (León y Bertiller 1982).

La salinidad de los horizontes superficiales es levemente inferior al del estado V ($0,5-1 \text{ dS m}^{-1}$), mientras que no se encontraron diferencias en las características de la napa freática. El contenido hídrico del suelo superficial, medido a lo largo del año, varió entre $0,17$ y $0,41 \text{ g g}^{-1}$. La temperatura del suelo superficial y el ritmo promedio de evaporación son similares a los del estado V (Lavado y Taboada 1987).

Estado III

Pastizal dominado por pastos rastreros y con baja proporción de especies en roseta (Oosterheld y Sala 1994). La cobertura basal total es de alrededor de 15%, correspondiendo el 12% a monocotiledóneas y el 3% restante a dicotiledóneas. De la cobertura total, el 4,5% corresponde a pastos rastreros. La riqueza florística de este estado es más alta que la de los estados II y V: en primavera se encontraron 42 especies, de las cuales 9 eran especies anuales; también mayor número que en los otros dos estados (Facelli 1988). La escasa invasión de especies características de los pastizales pastoreados (estado V) (*Leontodon taraxacoides*, *Mentha pulegium*, *Phyla canescens*, *Spilanthes stolonifera*, *Polygala darwiniana*, *Panicum sabulorum*, *Chaetotropis elongata*, *Pamphalea bupleurifolia*, *Eryngium echinatum*) ha sido atribuida, en parte, a su ausencia en el banco de semillas y a la baja capacidad de dispersión de sus propágulos (Oosterheld y Sala 1990). Este estado es probablemente el de mayor valor forrajero debido a la alta proporción de gramíneas, la baja cantidad de material seco en pie y a la alta concentración de biomasa verde (Oosterheld y Sala 1994).

Estado IV

Pastizal bajo dominado por pastos rastreros con baja proporción de dicotiledóneas, consecuencia de la reducción en la importancia de dicotiledóneas exóticas (Oosterheld y Sala 1994). La cobertura basal de este grupo de especies es de $1,07\% \pm 0,25$, equivalente al 10% de la cobertura basal total del pastizal, y además equivalente a una reducción de alrededor de 90% con respecto al estado V (Chaneton *et al.* 1988). Por otro lado, la cobertura basal de gramínoideas es de 18%, lo cual corresponde

a un 90% de la cobertura basal relativa de este pastizal. Como resultado de una inundación de gran magnitud, el porcentaje de dicotiledóneas planófilas disminuye de 50% a 5%. Por otro lado, aumenta la importancia de algunos pastos y especies gramínoideas, y hay una predominancia de especies nativas. El aumento de las gramínoideas, sobrecompensa la disminución de las dicotiledóneas en términos de biomasa aérea total de la comunidad. Las inundaciones promueven el reemplazo de exóticas de bajo valor forrajero por nativas de mayor valor (Insausti *et al.* 1999). La biomasa radical de este pastizal es semejante a la del estado V (Insausti y Soriano 1987).

Durante e inmediatamente después de una gran inundación, se produce un marcado incremento en el contenido salino de los horizontes superficiales (A1 y B1) de estos suelos, hasta valores de conductibilidad eléctrica de 6 dS m^{-1} (Lavado y Taboada 1987).

CATÁLOGO DE TRANSICIONES

Los estados que presenta el pastizal en las condiciones de manejo actuales son el IV y el V. El primero se encuentra sólo durante los períodos posteriores a las inundaciones de intensidad y duración considerables que no ocurren anualmente (Paruelo y Sala 1990). Anegamientos temporarios no modifican el estado V que es el más generalizado (único presente) en años con precipitaciones normales y con el régimen de pastoreo continuo más frecuente (1 cabeza ha^{-1}) (Sala *et al.* 1986). El estado II se obtuvo con exclusiones al pastoreo de por lo menos 4 años y el estado III con reinicio del pastoreo y su mantenimiento durante 3 a 5 años, luego de logrado el cambio estructural del estado II (Facelli 1988). El estado I es hipotético.

La transformación del pastizal del estado V al II (transición 2) es consecuencia de la exclusión prolongada al pastoreo de grandes herbívoros. Esto produce un cambio en la fisonomía del pastizal: de un pastizal bajo con alto porcentaje de dicotiledóneas planófilas, en su mayoría exóticas, a un pastizal alto dominado por gramíneas nativas con gran acumulación de material seco; y una disminución de la riqueza florística y de la cobertura basal. La reactivación del pastoreo de un área clausurada durante varios años (transición 3), transforma el pastizal del estado II, nuevamente en un pastizal bajo, pero dominado por gramíneas bajas y rastreras, con pocas hierbas en roseta. Esto es posiblemente consecuencia del agotamiento de propágulos de

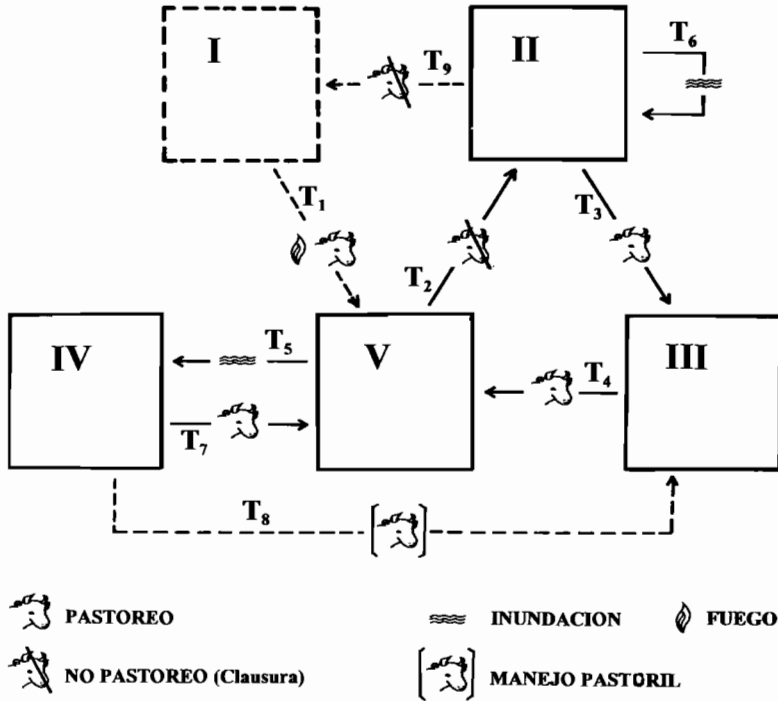


Figura 3. Estados (I-V) y transiciones (T1-T9) del pastizal inundable de la Pampa Deprimida. Trazos continuos corresponden a situaciones observadas, discontinuos a situaciones hipotéticas.

estas especies en el banco del suelo (Oesterheld y Sala 1990). El pastoreo continuo por períodos prolongados lleva a este pastizal nuevamente al estado V (transición 4). Esto es consecuencia del consumo preferencial de pastos por los vacunos, que altera el balance competitivo entre ellos y las dicotiledóneas y de la reinvasión de dicotiledóneas rastreras y anuales por la entrada de propágulos desde áreas vecinas.

Las grandes inundaciones también afectan a estos pastizales. En los pastizales pastoreados (estado V), estas producen una reducción importante en la proporción de dicotiledóneas, las cuales son menos tolerantes a estas condiciones. Al mismo tiempo, conducen a un aumento de la proporción de pastos y especies graminoides, (transición 5) (Insausti *et al.* 1999). Esta situación es revertida rápidamente con la reanudación del pastoreo ya que no parece que las inundaciones afecten el banco de propágulos (transición 7), sino que, al contrario, rompen la dormición de las semillas de algunas especies (Insausti *et al.* 1995). Estas revierten parcialmente los efectos del pastoreo sobre la composición florística del pastizal (Chaneton

et al. 1988, Insausti *et al.* 1999). Insausti y Soriano (1987), encontraron que la dominancia de especies como *Ambrosia tenuifolia*, especie nativa indeseable para el ganado, disminuye fuertemente con las inundaciones. Estas también producen un aumento en la cantidad de material seco en pie (de 1.700 a 2.200 kg ha⁻¹). El anegamiento prolongado actúa en este pastizal como un subsidio para las graminoides y como un factor de estrés para las dicotiledóneas, tal circunstancia permite considerar a las inundaciones como un “servicio de la naturaleza” capaz de revertir, al menos en parte, el deterioro provocado por el pastoreo. Desde el punto de vista del uso, dicho “servicio” mejora la cantidad y calidad del forraje disponible (Insausti 1995, Insausti *et al.* 1999).

El pastizal no pastoreado (estado II), en cambio, es poco afectado por la inundación (transición 6), ya que las especies que lo componen parecen ser tolerantes a las inundaciones (Loreti y Oesterheld 1996, Oesterheld 1990).

El modelo de Oesterheld y Sala (1994) incluye una transición hipotética del estado III al IV (transición 8) que estaría condicionada por un manejo

especial del pastizal que ha estado inundado. Este manejo debería llevar al pastizal recientemente inundado a uno con una composición florística menos vulnerable a la reinvasión de las dicotiledóneas.

No se conocen los cambios que se producirán con el tiempo en el pastizal sin pastoreo de grandes herbívoros (estado II). En las clausuras existentes (la más prolongada es de 27 años) se ha observado la aparición o el aumento de importancia de algunas herbáceas robustas (*Senecio tweediei*, *Baccharis pingrae*), pero no hay estudios que permitan predecir la estructura del nuevo estado del pastizal luego de varias décadas sin pastoreo de grandes herbívoros. Se postula que la ausencia de pastoreo probablemente conduzca a un estado estructural y florísticamente parecido al estado hipotético I (transición 9).

El estado V, omnipresente en la actualidad, es producto de varios siglos de uso pastoril con ganado diverso (vacuno, ovino y caballar) vagabundo al principio, confinado en los últimos 140 años (Sbarra 1964, Sbarra 1973). Es probable que los incendios frecuentes durante el siglo pasado también tuvieran un rol importante en este cambio (transición 1).

(*) La Red de Biodiversidad en Pastizales y Sabanas, del programa internacional CYTED-Ciencia y Tecnología para el Desarrollo-, ha recomendado adoptar ese modelo para la presentación de los conocimientos existentes sobre los pastizales y las sabanas iberoamericanas. Esto facilitará su análisis, su comparación y la identificación de patrones generales que permitan una mejor comprensión del funcionamiento de estos ecosistemas.

(**) H^2 = índice de Shannon-Weiner (Peet 1974).

LITERATURA CITADA

- BATISTA, W.B., R.J.C. LEÓN y S.B. PERELMAN. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la Región de Laprida, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Phytocoenologia* 16:465-480.
- BATISTA, W.B. y R.J.C. LEÓN. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral* 2:47-55.
- BERASATEGUI, L.A. y L.A. BARBERIS. 1982. Los suelos de las comunidades vegetales de la región de Castelli-Pila, Depresión del Salado (Provincia Buenos Aires). *Revista de la Facultad de Agronomía* 3(1):13-25.
- BURGOS, J.J. y A.L. VIDAL. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thonhwaite. *Meteoros* 1:3-32.
- BURKART, S.E., R.J.C. LEÓN y C.P. MOVIA. 1990. Inventario fitosociológico del Pastizal de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30:27-69.
- CASAL, J.J., V.A. DEREGIBUS y R.A. SÁNCHEZ. 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far red irradiation. *Annals of Botany* 56:553-559.
- CASAL, J.J., R.A. SÁNCHEZ y V.A. DEREGIBUS. 1987. The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. *Annals of Botany* 59:1-7.
- CHANETON, E.J., J.M. FACELLI y R.J.C. LEÓN. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management* 41:497-501.
- CHANETON, E.J., M. OMACINI y R.J.C. LEÓN. 1995. Plant Diversity in relation to grazing, topography and scale on a humid pampean grassland. 5th International Rangeland Congress: 91-92.
- CONI, E.A. 1941. Agricultura, Comercio e Industria Coloniales (siglos XVI-XVIII). El Ateneo, Buenos Aires.
- DARWIN, C. (1845) 1876. *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries visited during the voyage of HMS Beagle round the world*. Murray, London.
- DEREGIBUS, V.A., R.A. SÁNCHEZ, J.J. CASAL y M.J. TRILICA. 1985. Tillering response to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22:199-206.
- DEREGIBUS, V.A., E. JACOBO y A. RODRÍGUEZ. 1995. Improvement in rangeland condition of the Flooding Pampa of Argentina through controlled grazing. *African Journal of Range & Forage Science* 12:92-96.
- ELLENBERG, H. 1962. *Wald in der Pampa Argentinien?* *Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich* 37:39-56.
- FACELLI, J.M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78:21-25.
- FACELLI, J.M. y R.J.C. LEÓN. 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa: Un enfoque experimental. *Phytocoenologia* 14(2):263-274.
- FALKNER, T. 1774. *A description of Patagonia and the adjoining parts of South America*. Biblioteca Centenaria 1911, Universidad de La Plata.
- FONSECA, E.A., E.E. GOBBÉE y O.E. SALA. 1976. Estimación de la biomasa aérea de un pastizal natural de la Depresión del Salado. Monografía 6, CIC. La Plata.
- FRENCH, N. y R. SAUER. 1974. Phenological studies and modeling in grasslands. Pp. 227-236, in H. Lieth (ed.): *Phenology and Seasonality Modeling: Ecological Studies* 8. Springer Verlag, Berlin.
- FRENGUELLI, J. 1941. Rasgos principales de fitogeografía argentina. *Revista del Museo de La Plata, sección Botánica* 3:65-181.
- GHERSA, C.M., M.A. MARTÍNEZ-GHERSA y R.J.C. LEÓN. 1998. Cambios en el paisaje pampeano y sus efectos sobre los sistemas de soporte de la vida. Pp. 38-

- 71, in O.T. Solbrig (ed.): Hacia una agricultura productiva y sostenible en la pampa. Harvard Univ.-Cons. Profes. Ing. Agr.- Banco Nación Argentina, Buenos Aires.
- INSAUSTI, P. y A. SORIANO. 1987. Efecto del anegamiento prolongado en un pastizal de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires-Argentina): Dinámica del pastizal en conjunto y de *Ambrosia tenuifolia* (Asteraceae). *Darwiniana* 28:397-403.
- INSAUSTI, P., A. SORIANO y R. SÁNCHEZ. 1995. Effects of flood influenced factors on seed germination of *Ambrosia tenuifolia*. *Oecologia* 103:127-132.
- INSAUSTI, P. 1995. Respuestas estructurales y funcionales a las inundaciones de un pastizal de la Depresión del Salado. Facultad de Agronomía (UBA). Tesis Magister Scientiae - Area Recursos Naturales. Escuela para graduados - Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- INSAUSTI, P., E. CHANETON, A. SORIANO. 1999. Flooding reverted grazing effects on plant community structure in mesocosms of lowland grassland. *Oikos* 84.
- LAVADO, R.S. y M.A. TABOADA. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. *Soil Use and Management* 3:143-148.
- LAVADO, R.S. y M.A. TABOADA. 1988. Water, salt and sodium dynamics in a Natraquoll in Argentina. *Catena* 15:577-594.
- LEMCOFF, J.H. 1992. Río de la Plata Grasslands: Climate. Pp. 367-407, in R.T. Coupland (ed.): *Ecosystems of the World 8A: Natural Grasslands*. Elsevier, Amsterdam.
- LEMCOFF, J.H., O.E. SALA, V.A. DEREGIBUS, R.J.C. LEÓN y T. SCHLICHTER. 1978. Preferencia de los vacunos por los distintos componentes de un pastizal de la Depresión del Salado. *Monografía* 8:57-70. C.I.C. La Plata.
- LEÓN, R.J.C. 1992. Río de la Plata Grasslands. Regional subdivisions. Pp. 367-407, in R.T. Coupland (ed.): *Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands*. Elsevier, Amsterdam.
- LEÓN, R.J.C. y M. BERTILLER. 1982. Aspectos fenológicos de dos comunidades del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs.As.). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 20:329-347.
- LEÓN, R.J.C. y D.L. ANDERSON. 1983. El límite occidental del Pastizal pampeano. *Tuexenia* 3:67-83.
- LEÓN, R.J.C., S. BURKART, y C. MOVIA. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del Norte de la Depresión del Salado. *Serie Fitogeográfica* 17. I.N.T.A. Buenos Aires.
- LEÓN, R.J.C., G.M. RUSCH y M. OESTERHELD. 1984. Pastizales Pampeanos-impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201-218.
- LORETI, J. y M. OESTERHELD. 1996. Intraspecific variation in the resistance to flooding and drought in populations of *Paspalum dilatatum* from different topographic positions. *Oecologia* 108:279-284.
- OESTERHELD, M. 1990. Effect of grazing and flooding on plant growth and allocation. Ph.D. Thesis. Syracuse University. NY.:1-163.
- OESTERHELD, M. y O.E. SALA. 1990. Effects of grazing on seedling establishment. The role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* 1:353-358.
- OESTERHELD, M. y O.E. SALA. 1994. Modelos ecológicos tradicionales y actuales para interpretar la dinámica de la vegetación: El caso del pastizal de la Pampa Deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal* 14:9-14.
- PARODI, L.R. 1942. Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonariense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva? *Revista del Centro de Estudios de Agronomía* 30: 387-390.
- PARODI, L.R. 1947. La estepa pampeana. Pp. 143-207, in L. Hauman, A.E. Burkart, L.R. Parodinn y A.L. Cabrera, (eds.): *La Vegetación de la Argentina, G.A.E.A. Geografía de la República Argentina*.
- PARUELO, J.M. y O.E. SALA. 1990. Caracterización de las inundaciones en la Depresión del Salado (Buenos Aires, Argentina): dinámica de la capa freática. *Turrialba* 40:5-11.
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:285-307.
- PERELMAN, S.B., R.J.C. LEÓN y V.A. DEREGIBUS. 1982. Aplicación de un método objetivo al estudio de las comunidades de pastizal de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). *Revista de la Facultad de Agronomía* 3:27-40.
- PERELMAN, S.B. 1996. Análisis multivariado descriptivo aplicado al estudio de las comunidades de pastizal de la Pampa Deprimida. Tesis MSc, Fac. Agr., Universidad de Buenos Aires: 1-126.
- PRIETO, A.R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grasslands of Argentina. *Quaternary Research* 45:76-88.
- RUSCH, G. y M. OESTERHELD. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78:519-526.
- SALA, O.E. 1992. Río de la Plata Grasslands. Structure and Function. Pp. 367-407, in R.T. Coupland (ed.): *Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands*. Elsevier, Amsterdam.
- SALA, O.E., M. OESTERHELD, R.J.C. LEÓN y A. SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67:27-32.
- SBARRA, N.H. 1964. Historia del alambrado en la Argentina. EUDEBA, Buenos Aires.
- SBARRA, N.H. 1973. Historia de las aguadas y el molino. EUDEBA, Buenos Aires.
- SCHMIEDER, O. 1927. The pampa, a natural or culturally induced grassland? University of California Publications in Geography 2:255-270.
- SORIANO, A., H. ALIPPE, V.A. DEREGIBUS, J.H.

EL PASTIZAL DE LA PAMPA DEPRIMIDA: ESTADOS ALTERNATIVOS

- LEMCOFF, R.J.C. LEÓN, O.E. SALA, T. SCHLICHTER y R. TRABUCCO. 1977. Ecología de los pastizales de la Depresión del Salado. *Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 21:5-18.
- SORIANO, A., R.J.C. LEÓN, O.E. SALA, R.S. LAVADO, V.A. DEREGIBUS, M. A. CAHUEPÉ, O.E. SCAGLIA, C.A. VELÁZQUEZ y J.H. LEMCOFF. 1992. Río de la Plata Grasslands. Pp. 367-407, *in* R.T. Coupland (ed.): *Ecosystems of the World 8A 19: Natural Grasslands*. Elsevier, Amsterdam.
- TECCHI, R.A. 1983. Contenido de sílico fitolitos en suelos del sector sudoriental de la Pampa Ondulada. *Ciencia del Suelo* 1:75-82.
- TORRI, M.E. 1990. Estructura de las comunidades del pastizal natural del centro de la Depresión del Salado. Trabajo de Intensificación. Fac. Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- VERVOORST, F.B. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires). *Serie Fitogeográfica* 7. I.N.T.A. Buenos Aires.
- WALTER, H. 1967. Das Pampa Problem in vergleichend ökologischer Betrachtung und seine Lösung. *Erdkunde* 21:181-203.
- WESTOBY, M., B. WALKER y I. NOY-MEIR, 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266-274.

Recibido 12 noviembre 1998; revisado diciembre 1998; aceptado 14 diciembre 1998.