

Las comunidades potenciales del pastizal pampeano bonaerense

*Silvia E. Burkart; Martín F. Garbulsky; Claudio M. Ghera;
Juan P. Guerschman; Rolando J.C. León; Martín Oesterheld;
José M. Paruelo y Susana B. Perelman (ex aequo)*

IFEVA. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. CONICET
Burkart@ifeva.edu.ar

Introducción

La vegetación de una región está constituida por el mosaico de comunidades vegetales que pueblan los distintos paisajes que la definen. En la Pampa argentina, a pesar de su relativa uniformidad topográfica, climática, de vegetación y de uso, es posible reconocer subregiones con características propias (LEÓN, 1991). Las estepas y praderas herbáceas, los pajonales de hidrófitas y algunas vegas de ciperáceas que son las fisonomías comunes a toda la Pampa, están conformadas en cada una de las subregiones por las mismas o a veces por distintas comunidades vegetales combinadas en proporciones diferentes. En esta heterogeneidad general están representadas una serie de funciones y de propiedades singulares, que se manifiestan con mayor relevancia cuando se analiza el impacto del uso agrícola sobre los ecosistemas. En el fragmentado paisaje cultural actual de la Región Pampeana predominan comunidades con estructura muy simple, diseñadas y establecidas por el hombre a costa de subsidios de diferente naturaleza. Constituyen lo que reconocemos como cultivos (vegetación mélica "para ser cosechada"), comunidades de sustitución o reemplazo (TÜXEN, 1956; POLI, 1962), dominadas por la especie doméstica sembrada (soja, maíz, girasol, sorgo o alfalfa en verano; trigo, cebada, avena, centeno o lino en invierno y primavera), acompañada de especies invasoras que raramente superan las dos decenas y que, generalmente, son poco importantes en la comunidad. En ciertas áreas no son raras las comunidades denominadas agrónomicamente praderas polifíticas, constituidas por una mezcla de especies forrajeras, sembradas con el objeto de lograr un perfil productivo anual continuo. En ellas la biomasa se reparte entre varias especies exóticas de los géneros *Festuca*, *Phalaris*, *Lolium*, *Dactylis*, *Trifolium*, *Medicago*, *Agropyron* o alguna nativa tal como *Bromus unioloides* o *Paspalum dilatatum*. Estas pasturas envejecen (sufren un cambio sucesional) e incorporan especies del banco de semillas, nativas y exóticas, transformándose en comunidades seminaturales (pastizal natural) (LEÓN Y OESTERHELD, 1982). Esta situación es la predominante en las subregiones de la Pampa denominadas Pampa Ondulada, Pampa Austral y Pampa Interior (León,

1991). En ellas los pastizales naturales son poco frecuentes y corresponden sólo a superficies no cultivadas recientemente o nunca aradas, con comunidades en equilibrio con el pastoreo. Se relacionan generalmente con los relieves negativos del paisaje, asociados a valles fluviales, áreas de deflación, albuferas con arroyos y lagunas permanentes o temporarias, y humedales de aguas dulces o salinas. La Pampa Deprimida, en cambio, debido a su posición relativa tanto geográfica como topográfica, posee características edáficas e hídricas que limitaron fuertemente las actividades agrícolas. Su paisaje, caracterizado por una pendiente casi nula y por la baja proporción de áreas topográficas positivas, no permitió el desarrollo de una actividad agrícola frecuente. La cría del ganado ha predominado hasta la actualidad en la mayor parte del área y, en consecuencia, los pastizales naturales (no cultivados o correspondientes a etapas sucesionales muy alejadas del cultivo) constituyen la vegetación predominante. Las descripciones de comunidades del pastizal pampeano de los últimos decenios casi se restringen a esta subregión (VERVOORST, 1967; LEÓN *ET AL.*, 1979; COLLANTES *ET AL.*, 1981; BURKART *ET AL.*, 1998, 1990; BATISTA *ET AL.*, 1988; PERELMAN *ET AL.*, 2001) o a los ambientes azonales de las otras (LEWIS *ET AL.*, 1985; FAGGI, 1986; CANTERO Y LEÓN, 1999).

La vegetación de la Pampa no constituye una excepción si se considera el estado de la vegetación de otros continentes. En todos los ambientes de climas favorables para el desarrollo de la especie humana se produjo una modificación de la vegetación acorde con el grado de civilización alcanzado por los distintos grupos que la habitaron. En Europa, casi la totalidad de las comunidades vegetales tienen su origen en un determinado manejo humano, repetido durante los últimos siglos (ELLENBERG, 1963). En Irlanda, menos del 1% del área está cubierta con el bosque nativo (CROSS, 1998). La dehesa del sur de España, una sabana abierta con una matriz de pastos anuales y árboles aislados de especies del género *Quercus*, es una formación originada por el uso agrícola esporádico, el pastoreo y la recolección de los frutos o de la corteza de los árboles (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, 1981). En el norte de los Alpes, el Molinietum, un pastizal bien definido florísticamente, pierde su identidad no bien deja de ser cortado en otoño, o es cortado más de una vez por año o es fertilizado (LEÓN, 1968) y las praderas de *Arrhenatherum* sp. dejan de serlo si se interrumpe la fertilización primaveral o los cuatro cortes de heno primavero-estivales (ELLENBERG, 1968).

En Europa se produjo un gran desarrollo de los estudios de la vegetación, con un especial acento en lo florístico (ZERBE, 1998). Los fitosociólogos definieron las comunidades existentes y las relacionaron con los distintos factores ambientales (clima, suelo, uso) y con los estados sucesionales (dinámica sucesional en cada sitio determinado), permitiendo así la descripción de la vegetación de la región y su uso como indicadora del ambiente (ELLENBERG, 1950, 1963; GAUSSEN, 1961; BRZEZIECKI *ET AL.*, 1993).

Los requerimientos y tolerancias de las especies que componen la vegetación determinan que exista una asociación muy estrecha entre ella y el ambiente.

Cada especie posee requerimientos mínimos y/o tolerancias máximas de una infinidad de factores ambientales. Por ejemplo, puede vivir sólo por encima de ciertos valores de temperatura o de disponibilidad de agua en el suelo y no tolerar temperaturas o contenidos hídricos que excedan un determinado valor, lo cual se puede representar como un par de «segmentos» de estas dos variables dentro de los cuales se puede observar esta especie. Cuando se consideran, al menos conceptualmente, todos los factores ambientales (tanto bióticos como abióticos), se genera un conjunto muy numeroso de segmentos, uno para cada factor, cuya combinación determina un hiperespacio, que no es otra cosa que el nicho ecológico de la especie. Si se conocen los requerimientos y tolerancias de una especie para algunos factores ambientales, la presencia de esa especie en la vegetación puede ser utilizada para inferir características del ambiente. Cuando en lugar de considerar una especie sola se analiza un conjunto de ellas, o una comunidad entera, el grado de precisión de tal inferencia aumenta considerablemente, ya que la comunidad refleja la intersección de todos los nichos ecológicos de las especies que la componen, lo cual es un «espacio» mucho más reducido que el que indica cualquiera de los nichos por separado o la suma de todos ellos. Por lo tanto, una comunidad vegetal puede ser considerada como indicadora de un ambiente determinado.

En el presente, la vegetación actual sólo coincide con la vegetación original en ambientes en los que, por sus características climáticas extremas, el hombre nunca pudo jugar un rol importante. La acción del hombre a lo largo de los siglos ha modificado de distinta manera la vegetación original de las diversas regiones de la Tierra: ha disminuido la densidad de ciertas formas de vida o de especies o las ha extinguido localmente, ha modificado la proporción en que cada una de ellas contribuye a la comunidad actual, ha incorporado (voluntaria o involuntariamente) nuevas especies de comunidades vecinas o distantes, ha modificado ciertas características del ambiente físico (perfil de energía lumínica; perfil de fertilidad, y/o contenido de materia orgánica del suelo), ha incorporado poblaciones exóticas de animales de gran impacto sobre la vegetación, ha reemplazado a través de talado, incendio, roturado, siembra y riego la comunidad original por comunidades de sustitución (MUELLER-DOMBOIS Y ELLENBERG, 1974). No obstante, es frecuente la existencia de áreas que escapan por períodos de tiempo considerables a la acción directa del hombre. Los mecanismos sucesionales operan cambios en ellas que, en alguna medida, tienden al restablecimiento de una estructura y funcionamiento similar al de la comunidad original (en equilibrio con las condiciones macroambientales) pero incorporando los aportes genéticos nuevos y los cambios microambientales generados por la actividad humana anterior. Esta vegetación, producto del cese de la actividad humana, pero en equilibrio con las nuevas condiciones meso- y microambientales, se denomina vegetación natural potencial (TÜXEN, 1956; POLI, 1962; KÜCHLER, 1964; MUELLER-DOMBOIS Y ELLENBERG, 1974; KÜCHLER, 1974; MORAVEC, 1998).

TÜXEN (1956) define a la “vegetación natural potencial” como aquella que se establecería si cesara la intervención humana y se cumplieran todas las

etapas de la sucesión bajo las condiciones edáficas y climáticas actuales (incluidas las originadas por la anterior acción humana). Es una abstracción conceptual que se establece mediante el conocimiento de la vegetación actual, sus tendencias sucesionales y sus relaciones con las condiciones del sitio. Los mapas de vegetación potencial se preparan teniendo en cuenta los conocimientos sobre la vegetación actual y su relación con los suelos, la vegetación relictual, los mapas de suelos y la información histórica (HÄRDTLE, 1995). En todos los casos se basa en el conocimiento de las comunidades no cultivadas, no fertilizadas (y con el menor impacto pastoril) ya que las comunidades originales son desconocidas por no existir verdaderos relictos en el mundo actual (BEGON *ET AL.*, 1988). Si se considera a la comunidad vegetal como indicadora del ambiente, es de importancia definir las comunidades vegetales que forman los pastizales pampeanos. Por otro lado, surge frecuentemente en regiones profundamente afectadas por la actividad humana, la necesidad de conocer la vegetación potencial. La importancia de los mapas de vegetación natural potencial reside en que son una representación de áreas de parecido o igual potencial biológico, indicando biotopos ecológicamente equivalentes y delimitando zonas isopotenciales (REY, 1962), que constituyen el mosaico de cada paisaje (KÜCHLER, 1967). En los pastizales aquí estudiados se asimila el concepto de vegetación natural potencial al de las comunidades que, sin cultivo ni riego ni fertilización, llegan a un equilibrio con un pastoreo leve omnipresente (de 1 ó menos cabezas de ganado/ha) y que presentan como dominantes a las gramíneas nativas perennes de la flora pampeana. Esas son las comunidades descritas por los diversos autores y las que se postula que potencialmente ocuparían (colonizarían los distintos tipos de suelos) de cesar el laboreo y mantenerse sin grandes cambios las condiciones climáticas regionales.

En este trabajo, el objetivo es presentar un mapa de la distribución de dicha vegetación natural potencial en la Pampa bonaerense. La aproximación utiliza a la comunidad vegetal como indicadora del ambiente y se basa en modelos empíricos de la relación entre el ambiente (fundamentalmente características edáficas) y la vegetación. Mediante la inversión de dichos modelos se estima la distribución de los principales grupos de comunidades vegetales del pastizal pampeano bonaerense a partir de la distribución de las características edáficas más estrechamente asociadas a la heterogeneidad de la vegetación.

Métodos

La vegetación de la Pampa bonaerense corresponde a varias subregiones del pastizal pampeano (Fig.1), cuya vegetación ha sido estudiada con aproximaciones de bastante detalle. Para la Pampa Deprimida, existen relevamientos de la vegetación seminatural (muy poco o ligeramente modificada por la agricultura,

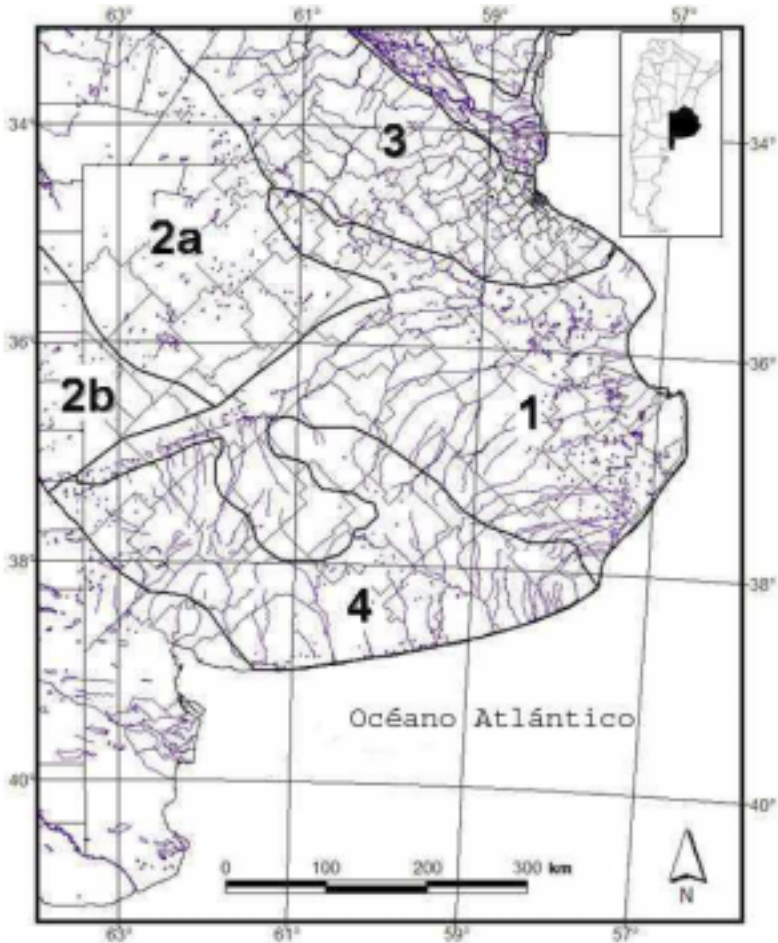


FIGURA 1. Subregiones de los pastizales pampeanos bonaerenses. 1: Pampa Deprimida; 2: Pampa Interior, a. Plana, b. Occidental; 3: Pampa Ondulada; 4: Pampa Austral.

pero con algún impacto ganadero) en distintas áreas: en el norte, en los partidos de Magdalena y Brandsen (LEÓN *ET AL.*, 1979), en el centro-este, en los partidos de Castelli, Pila y Rauch (BURKART *ET AL.*, 1990), en el sur-centro-este, en los partidos de General Madariaga y Ayacucho (BURKART *ET AL.*, 1998) y en el suroeste, en el área de la Depresión de Laprida (BATISTA *ET AL.*, 1988). En la Pampa Interior también se han realizado estudios fitosociológicos: en la Interior Occidental (LEÓN Y ANDERSON, 1983) y en la Interior Plana, en los escasos “stands” de vegetación

correspondientes a suelos profundos, con bajo impacto de la agricultura, que abarca un extenso gradiente latitudinal (BURKART *ET AL.*, 1999). En la Pampa Ondulada, también existen descripciones para el partido de La Plata (CABRERA, 1949) y para el área centro-sud de Santa Fe (LEWIS *ET AL.*, 1985). Finalmente, un estudio de los pastizales del sur de Córdoba puede ser utilizado para inferir la heterogeneidad del norte de la Pampa Interior (CANTERO Y LEÓN, 1999) que enriquece la descripción existente de las estepas de halófitas del sur de Santa Fe (RAGONESE Y COVAS, 1947). Todos estos trabajos han resultado en la definición de comunidades vegetales y en asociaciones entre éstas y grandes rasgos ambientales, como la topografía, el régimen hídrico y la salinidad y alcalinidad edáfica. La Pampa Austral incluye ambientes de serranías asociados a los sistemas orográficos de Tandilia y Ventania (afloramientos rocosos) con pastizales de altura y matorrales que no se incluyen en este trabajo.

Existen también algunos trabajos más específicos y detallados que han estudiado la relación entre las comunidades vegetales definidas por los trabajos mencionados más arriba y las distintas características de los suelos sobre los que éstas se ubican (RAGONESE Y COVAS, 1947; LEÓN *ET AL.*, 1975; BERASATEGUI Y BARBERIS, 1982; BATISTA Y LEÓN, 1992; CANTERO *ET AL.*, 1998). Estos estudios, en combinación con los anteriores, permiten generar un modelo conceptual de las relaciones entre las comunidades vegetales libres de influencia agrícola y los suelos y la topografía de toda la región. La Fig. 2 resume los criterios incluidos en el modelo de relación vegetación-ambiente usado en la generación del mapa de comunidades potenciales. Este modelo conceptual fue aplicado al mapa de suelos (INTA, 1989) de la región y utilizado para inferir las comunidades potenciales en las áreas modificadas por la agricultura. La escala de este proyecto y el grano relativamente fino de la heterogeneidad de la vegetación de la región determinaron que la representación cartográfica de los resultados de este modelo consistiera en la caracterización de complejos de grandes unidades de vegetación (GUV: grupos de comunidades, PERELMAN *ET AL.*, 2001) y en la identificación de proporciones de las mismas en cada uno de los complejo existentes en el terreno, ya que el mapeo de comunidades individuales es dificultoso aún en escalas relativamente detalladas, como 1:20.000 (BURKART *ET AL.*, 1990). Sobre la base del esquema de la Figura 2 se asignaron las distintas unidades cartográficas del mapa de suelos, en escala 1:1.000.000 elaborado por el INTA (1989), a cada una de las grandes unidades de vegetación. En la representación cartográfica, a cada GUV se le asignó un color. La proporción en el complejo de cada una de las grandes unidades se indicó mediante la intensidad del color correspondiente. El color más intenso correspondió a la dominancia de una gran unidad particular. El mapa de la vegetación potencial (comunidades potenciales) surgió de asignar una de las grandes unidades definidas a cada una de las bandas de una imagen falso color compuesto. El procesamiento de la información se realizó usando ERDAS Imagine 8.2.

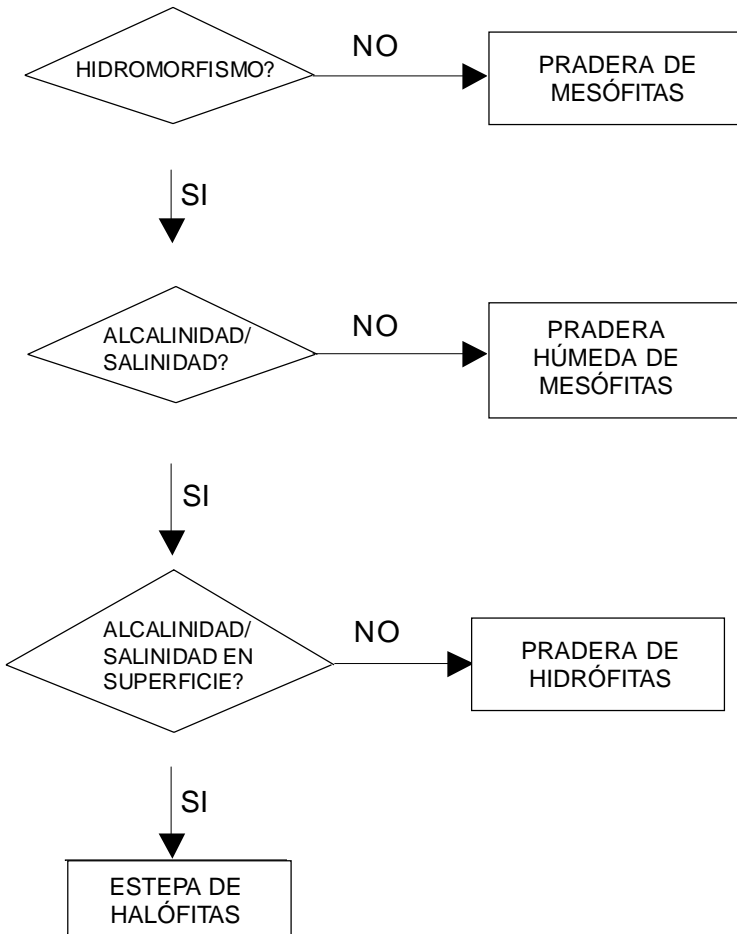


FIGURA 2. Modelo de relación ambiente-vegetación utilizado para la generación del mapa de la vegetación potencial.

Resultados

Una síntesis de los distintos relevamientos de vegetación permitió encontrar similitudes entre las distintas comunidades vegetales y ordenarlas de acuerdo con su respuesta a la topografía, régimen hídrico y salinidad/sodicidad edáfica.

CUADRO 1. Las grandes unidades de vegetación definidas en este estudio y las comunidades vegetales a las que corresponden según denominación original de los trabajos que las definieron (adaptado de Perelman *et al.*, 2001). GUV I: pradera de mesófitas; GUV II: pradera húmeda de mesófitas; GUV III: pradera de hidrófitas; GUV IV: estepa de halófitas.

	Pampa Deprimida			Pampa Ondulada-Pampa Interior			
Grandes unidades de vegetación (GUV)	Comunidades vegetales definidas para la región de:						
	Castelli-Pila (Burkart <i>et al.</i> 1990)	Gral.Madariaga -Ayacucho (Burkart <i>et al.</i> , 1998)	Laprida (Batista <i>et al.</i> , 1988)	Magdalena-Brandesen (León <i>et al.</i> , 1979)	Transección PO-PI ⁽¹⁾ (Burkart <i>et al.</i> , 1999)	Sur Santa Fe (Lewis <i>et al.</i> , 1985)	Sur Córdoba (Cantero y León, 1999)
I	A1-A2-B1	S1	I-II	A1-A2-C	Segmentos este (A), centro (B), oeste (C)	B-C-D-E	A-B
II	B2-B3-B4-C1-C2	S2-S3-V-R1-M-R2		D1-D2-E1-E2		N-O	C-E-F
III	C3	N	IV	F-G		H	N-M
IV	D1-D2-D3	P1-P2-L-K	III-V-VI	H-I-J		I-J	F-I-J-K-L

⁽¹⁾ PO= Pampa Ondulada, PI= Pampa Interior.

LA VEGETACIÓN NATURAL POTENCIAL

Describir la estructura y el funcionamiento de la vegetación potencial y su variabilidad temporal y espacial impone un serio desafío. Para poder identificar los efectos del cambio climático, la desertificación o el uso de la tierra es necesario contar con una descripción del ecosistema que pueda ser asimilada a un estado de referencia. TÜXEN (1956) definió el concepto de vegetación natural potencial como la vegetación que se encontraría si fuesen removidos los efectos de la influencia humana sobre la superficie de la Tierra, y de esa forma intentó resolver las discusiones acerca de la vegetación climáx. Actualmente, la definición de Tüxen es la más utilizada para la construcción de mapas de vegetación a escala regional o con escala de poco detalle. La vegetación natural potencial es una construcción hipotética, la cual no puede ser observada en la realidad en toda el área de estudio, pero resulta de gran valor para objetivos prácticos como la planificación y evaluación del uso de la tierra. La vegetación natural potencial debe ser asociada a un momento en particular, excluyendo las etapas serales de la sucesión (ZERBE, 1998).

La forma más común de describir la vegetación potencial es interpolando y/o extrapolando datos puntuales provenientes de remanentes de vegetación natural o áreas poco disturbadas. Frecuentemente esas generalizaciones espaciales se basan en modelos de la relación entre atributos de la vegetación y variables climáticas (Box 1981a; PRENTICE *ET AL.*, 1992) o variables edáficas (BRZEZIECKI *ET AL.*, 1993) o combinaciones de ambas. Una aproximación común para cartografiar la vegetación potencial ha sido el uso de relaciones empíricas entre el clima y la estructura de la vegetación, las cuales fueron o no formalmente corroboradas (por Ej. IVERSON Y PRASAD, 1998 Y HOLDRIDGE, 1947). Modelos más sofisticados acerca de la relación entre el clima y la vegetación incorporan las restricciones fisiológicas de los distintos tipos funcionales o de las formas de vida (por ejemplo Box 1981b; PRENTICE *ET AL.*, 1992). La descripción de la vegetación potencial en Norteamérica se ha basado principalmente en atributos estructurales de la vegetación, como la fisonomía, las especies dominantes, las proporciones de los tipos funcionales, la cobertura total o las comunidades (KÜCHLER, 1964; STEPHENSON, 1990; LEEEMANS Y VAN DER BORN, 1994). En cambio, en Europa se han utilizado principalmente aproximaciones fitosociológicas (ELLENBERG, 1950, 1963). La vegetación potencial de nuestro país en zonas extrapampeanas ha sido mapeada principalmente a escalas fitogeográficas mediante la descripción de la fisonomía o las especies dominantes pero sin una descripción fitosociológica (FRENGUELLI, 1941; SORIANO, 1956; HAUMAN *ET AL.*, 1947; PARODI 1964; CABRERA 1976; HUECK Y SEIBERT, 1981; LEÓN *et al.*, 1998). Sólo algunos de esos trabajos incluyen explícitamente el concepto de vegetación potencial (SORIANO *ET AL.*, 1980).

La necesidad de contar con una situación de referencia para evaluar el impacto de las actividades humanas sobre la vegetación le asigna particular importancia a la descripción de la vegetación potencial de un área. A partir del concepto definido por Tüxen y el interés actual sobre los mapas de vegetación potencial, existieron diferentes redefiniciones o actualizaciones de los conceptos. Aunque haya sido frecuentemente relacionada sólo con características estructurales, es decir la composición de especies o las comunidades presentes, el uso del concepto de vegetación potencial puede ser expandido a su funcionamiento, es decir el intercambio de materia y energía con la atmósfera (p.Ej. evapotranspiración o productividad primaria). La descripción del funcionamiento de la vegetación potencial podría incluir también los valores promedio y la variabilidad espacial y temporal de los atributos principales del funcionamiento de la vegetación. La descripción del funcionamiento en áreas de referencia y la relación con variables ambientales podrían proveer una forma de generar mapas del funcionamiento potencial a escala regional y representar la situación de referencia para la evaluación del impacto del uso de la tierra sobre distintos procesos ecosistémicos.

Se definieron cuatro grandes unidades de vegetación (Cuadro 1). La *GUV I* corresponde a las praderas de mesófitas, la *GUV II* son las praderas húmedas de mesófitas, la *GUV III* corresponde a la pradera de hidrófitas y la *GUV IV* a la estepa de halófitas (PERELMAN *ET AL.*, 2001). El análisis de la distribución de los complejos de grandes unidades de vegetación permitió cartografiar la vegetación potencial del pastizal Pampeano bonaerense (Fig.3) y estimar el área que ocuparían (Cuadro 2). La *GUV I* fue asignada a la banda verde de la imagen falso color compuesto, las *GUV II* y *III* a la azul y la *IV* a la roja. En el mapa de vegetación potencial, la *GUV I* se representó con verde, la *II* y la *III* con azul y la *IV* con rojo.

Grandes unidades de vegetación potencial

Pradera de mesófitas (*GUV I*)

Esta unidad corresponde a la vegetación que ocuparía las posiciones topográficas más positivas del paisaje en las distintas subregiones del área de estudio. Son comunidades que se asocian con suelos bien drenados o ubicados en posiciones altas del relieve, como Argiudoles, Hapludoles (excepto taptóná-

CUADRO 2. Superficie ocupada (km²) por las grandes unidades de vegetación descritas en cada una de las subregiones de los pastizales pampeanos. Abajo entre paréntesis, el porcentaje relativo a la superficie total de la subregión. «Otros» incluye la superficie ocupada por rocas, lagunas, ríos y complejos de suelos indiferenciados.

		Pradera de mesófitas (<i>GUV I</i>)	Pradera húmeda de mesófitas (<i>GUV II</i>)	Pradera de hidrófitas (<i>GUV III</i>)	Estepa de halófitas (<i>GUV IV</i>)	Otros	Superficie relativa (%) de cada subregión
1. Pampa Deprimida		44.415 (42%)	32.097 (30%)	6.217 (6%)	16.854 (16%)	5.963 (6%)	40
2. Pampa Interior	a. Plana	37.369 (80%)	4.973 (11%)	1.079 (2%)	2.563 (7%)	940 (2%)	18
	b. Occidental	8.338 (97%)	0	0	235 (3%)	3 (<<1%)	3
3. Pampa Ondulada		23.910 (67%)	2.063 (6%)	4.267 (12%)	4.030 (11%)	1.656 (5%)	13
4. Pampa Austral		53.302 (79%)	8.021 (12%)	2.479 (4%)	2.223 (3%)	1.779 (3%)	26
Total		167.335 (63%)	47.154 (18%)	14.044 (5%)	25.906 (10%)	10.343 (4%)	

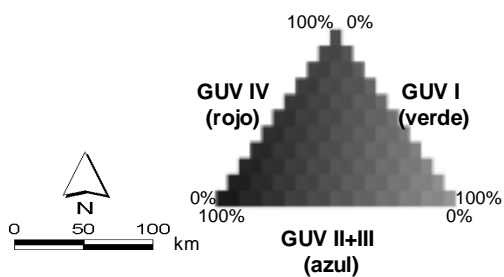


FIGURA 3. Mapa de la vegetación natural potencial de los pastizales bonaerenses.

tricos), Rendoles, Paleudoles, Ustoles (Haplustoles, Argiustoles), Cromudertes típicos, Psamentes (Cuarzipsamentes, Torripsamentes).

Debido a las características geomorfológicas y edáficas de las distintas subregiones, estas comunidades potenciales presentan distinto grado de impor-

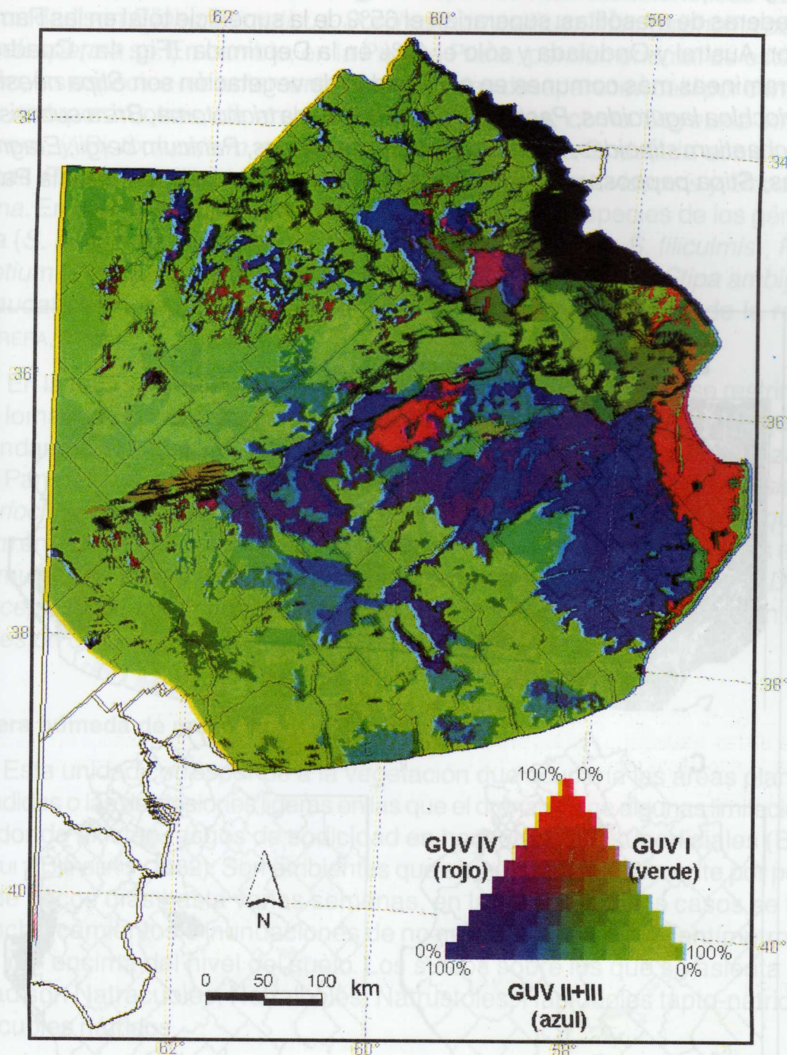


FIGURA 3. Mapa de la vegetación natural potencial de los pastizales bonaerenses.

tricos), Rendoles, Paleudoles, Ustoles (Haplustoles, Argiustoles), Cromudertes típicos, Psamentes (Cuarzipsamentes, Torripsamentes).

Debido a las características geomorfológicas y edáficas de las distintas subregiones, estas comunidades potenciales presentan distinto grado de impor-

tancia y composición en las distintas subregiones. En todas ellas predominarían las praderas de mesófitas: superarían el 65% de la superficie total en las Pampas Interior, Austral y Ondulada y sólo el 40% en la Deprimida. (Fig. 4a.; Cuadro 2). Las gramíneas más comunes en esta unidad de vegetación son *Stipa neesiana*, *Bothriochloa laguroides*, *Paspalum dilatatum*, *Stipa trichotoma*, *Briza subaristata*, *Piptochaetium stipoides*, *P. bicolor*, *Bromus uniolooides*, *Panicum bergii*, *Eragrostis lugens*, *Stipa papposa* y *Schizachyrium* sp. En la parte occidental de la Pampa

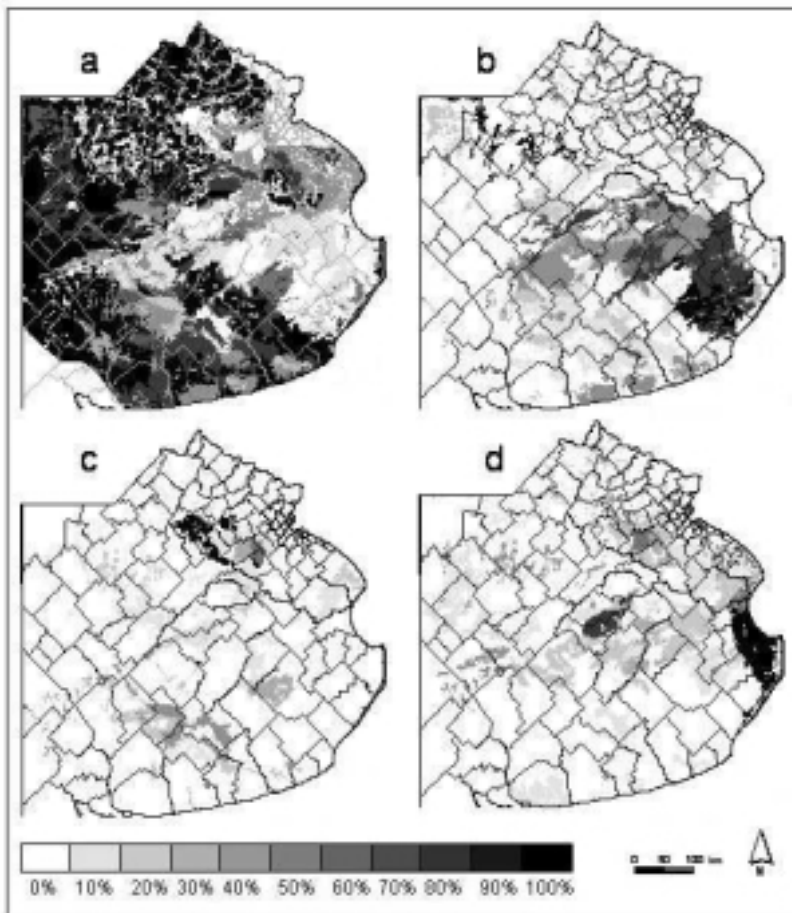


Figura 4: Distribución de las grandes unidades de vegetación: a) pradera de mesófitas (GUV I), b) pradera húmeda de mesófitas (GUV II), c) pradera de hidrófitas (GUV III), d) estepa de halófitas (GUV IV). La escala de colores del blanco al negro representa el porcentaje de la cobertura de cada GUV dentro de la correspondiente unidad cartográfica.

Interior (Pampa Interior Occidental), las especies más características de esta comunidad son *Elionurus muticus*, *Sorghastrum pellitum*, *Macrosiphonia petraea* y *Thelesperma* sp. En cambio, en la Pampa Plana, porción oriental de esta subregión, las especies recientemente mencionadas desaparecen casi por completo y se incorporan otras, de ambientes más húmedos, como *Deyeuxia viridiflavescens*, y *Piptochaetium montevidense*. En la Pampa Ondulada son características *Panicum millioides*, *Stipa hyalina*, *Agrostis montevidensis* y *Stipa charruana*. En la Pampa Austral, el pastizal es muy rico en especies de los géneros *Stipa* (*S. neesiana*, *S. clarazii*, *S. trichotoma*, *S. tenuissima*, *S. filiculmis*), *Piptochaetium* (*P. napostaense*, *P. montevidense*) y *Poa* (*P. ligularis*). *Stipa ambigua* y *S. caudata* se comportan como dominantes en muchos "stands" de la región (CABRERA, 1976).

En la Pampa Deprimida, esta unidad de vegetación potencial se restringiría a las lomadas y altos con suelos con textura generalmente más gruesa que los circundantes. Muchas de las especies más importantes que la caracterizaban en la Pampa Interior, como *Stipa trichotoma*, *Briza subaristata*, *Stipa neesiana* y *Bothriochloa laguroides*, son comunes también aquí, así como *Paspalum quadrifarium* en situaciones relictuales. También se han podido identificar algunas especies muy fieles a este tipo de ambientes, como *Oxypetalum solanoides*, *Diodia dasycephala*, *Margyricarpus pinnatus* y *Sida rhombifolia*. En la subregión de la Depresión de Laprida, se agregan *Stipa caudata* y *Bromus unioloides*.

Pradera húmeda de mesófitas (GUV II)

Esta unidad corresponde a la vegetación que ocuparía las áreas planas y extendidas o las depresiones ligeras en las que el drenaje tiene algunas limitaciones y en donde existen rasgos de sodicidad en horizontes subsuperficiales (BERSATEGUI Y BARBERIS, 1982). Son ambientes que se inundan regularmente por períodos de pocos días hasta varias semanas, en la mayoría de los casos se trata de encharcamientos o inundaciones de no más de unos pocos centímetros de agua por encima del nivel del suelo. Los suelos sobre los que se asienta esta unidad son Natracuoles, Natralboles, Natrustoles, Hapludoles tapto-nátricos y Duracuoles nátricos.

En contraste con la unidad anterior, esta vegetación potencial ocuparía porciones más importantes de los paisajes de la Pampa Deprimida (30%) que en el resto de las subregiones (<20%). (Fig.4b; Cuadro 2). Las especies más características de estas comunidades son *Danthonia montevidensis*, *Mentha pulegium*, *Chaetotropis elongata*, *Sporobolus indicus*, *Eclipta bellidioides*, *Leontodon taraxacoides*, *Ambrosia tenuifolia* y *Alternanthera philoxeroides*. Se trata de una unidad heterogénea ya que abarca desde comunidades sujetas a mínimas y poco frecuentes inundaciones, que retienen una buena parte de las especies características de la GUV I, hasta comunidades en las que las inundaciones son prácticamente anuales y de varias semanas de duración y que carecen de

las especies características de la GUV I e incorporan especies de ambientes muy húmedos, como *Leersia hexandra*, *Paspalidium paludivagum*, *Panicum gouinii* y *Paspalum vaginatum*. Probablemente, debido a los altos niveles de sodio subsuperficial de los suelos en que se ubica, esta comunidad incluye especies características de ambientes halomórficos, como *Distichlis* sp. Las observaciones realizadas indican que la composición de esta comunidad en la Pampa Interior no es muy diferente a la de la Pampa Deprimida, aunque para los pastizales del sur de Córdoba sugieren que en estos ambientes predominan las variantes de esta comunidad que poseen especies de ambientes algo salinos (CANTERO Y LEÓN, 1999).

Pradera de hidrófitas (GUV III)

Esta unidad corresponde a las comunidades que ocuparían los suelos con mayores problemas de drenaje, pero sin rasgos de sodicidad superficial o subsuperficial. Se ubica sobre suelos Argiacuales, Argialboles, Cromuderts acuenticos, Calciacuales y Udifluventes. En los paisajes, se restringe a cubetas generalmente circulares en las que permanecen decenas de centímetros de agua en superficie por largos períodos, todos los años. También se las encuentra en forma de anillos, alrededor de cuerpos de agua permanentes o de totorales o juncuales. La pequeña dimensión que suelen tener los “stands” de estas comunidades hace que su representación cartográfica a la escala que requiere este estudio, tenga menor significado (Fig. 4c). A esta escala, aparecería ligada fundamentalmente a los grandes sistemas de lagunas. Es una comunidad muy atomizada en cada paisaje y de no muy amplia distribución (2 a 12% de la superficie), (Cuadro 2). Probablemente representaría un ambiente de crucial importancia para la vida silvestre que depende de cuerpos de agua (aves, anfibios, etc.).

Estos ambientes carecen totalmente de las especies características de la GUV I, pero pueden poseer muchas de las especies del extremo más húmedo del gradiente de comunidades que compone la GUV II. Sin embargo, la GUV III se diferencia claramente de aquella por la alta abundancia de esas especies (*Ludwigia peploides*, *Mentha pulegium*, *Solanum glaucophyllum*) y por el agregado de algunas casi exclusivas, como *Glyceria multiflora*, *Polygonum punctatum*, *Gratiola peruviana*, *Echinochloa helodes* y el helecho *Marsilea concinna*.

Estepa de halófitas (GUV IV)

Esta unidad corresponde a las comunidades que ocuparían los suelos con altos niveles de salinidad y sodicidad desde la superficie o muy cerca de la superficie. Se asocia con Alfisoles (Natracuafes, Natrudalfes, Fragiacuafes, Natrustalfes, etc.), Pelluderts típicos y Cromuderts ácuicos. En el paisaje están usualmente asociadas a áreas planas, tendidas, a pequeños manchones y a anillos ubicados en torno a ambientes húmedos.

Dentro de la región que nos ocupa, esta unidad estaría más representada en la Pampa Deprimida (16%, Cuadro 2), particularmente en el área de la albufera atlántico-platense (Fig. 4d). Si bien esta unidad es muy fácilmente diferenciable de las otras desde el punto de vista florístico, reúne a una heterogeneidad bastante amplia de comunidades (Cuadro 1). Los rasgos más comunes son la alta dominancia de especies del género *Distichlis* y, en los extremos más salino-sódicos, la dominancia de especies de los géneros *Spartina* y *Salicornia*. Las especies acompañantes más frecuentes son *Sporobolus pyramidatus*, *Hordeum stenostachys*, *Puccinellia glaucescens*, *Pappophorum mucronulatum*, *Spergula* sp., *Lepidium* sp., *Acicarpa procumbens*, *Heliotropium curassavicum* y *Limonium brasiliense*.

Discusión

La heterogeneidad más importante de la región bajo estudio es, a una escala de bajo detalle, la de las grandes subregiones pampeanas para ella definidas (LEÓN, 1991) y, a una escala de mayor detalle, la de las comunidades que forman cada unidad de paisaje. A la escala de bajo detalle, la Pampa Deprimida se diferencia claramente de la Pampa Ondulada, Pampa Interior y la Pampa Austral. En estas tres predominan las comunidades de suelos bien drenados, mientras que en aquella adquieren mayor importancia las comunidades de suelos anegables con o sin salinidad o sodicidad en superficie. A la escala de mayor detalle, se observa que en cada paisaje está contenida la mayor parte de la heterogeneidad de vegetación de toda la región (PERELMAN ET AL., 2001). Por lo tanto, las comunidades no son marcadamente diferentes entre las grandes subregiones. Lo que varía es su proporción dentro de los paisajes y la de los paisajes dentro de las subregiones.

Las comunidades correspondientes a la GUV I y una pequeña proporción del complejo de comunidades que componen la GUV II son las que han sufrido el mayor impacto agrícola. Debido al diseño del paisaje en cada subregión, este reemplazo de pastizales por agricultura ha sido casi completo en las subregiones de la Pampa Ondulada, Pampa Interior y la Pampa Austral. En la Pampa Deprimida esta gran unidad también ha recibido un fuerte impacto agrícola, pero allí el diseño particular del paisaje y las modalidades productivas de la Región han determinado que se conservaran pequeños "stands" de estas comunidades con escasa o nula intervención de la agricultura.

En este proceso de definición de comunidades potenciales está implícito el supuesto de que la vegetación recuperará su condición original si la presión de la agricultura es eliminada o relajada. Algunas evidencias sugieren que este

supuesto tiene más fundamento en algunas subregiones pampeanas que en otras. En el norte de la Pampa Deprimida, por ejemplo, la vegetación seminatural que está más o menos en equilibrio con clima, suelo y pastoreo, se recupera relativamente rápido (5 a 10 años) después de la intervención con agricultura y la implantación de pasturas permanentes (LEÓN Y OESTERHELD, 1982; LEÓN *ET AL.*, 1984; OESTERHELD Y LEÓN, 1987). En cambio, en la Pampa Interior la exclusión de la agricultura e incluso del pastoreo no resultan en una recuperación semejante, ni siquiera después de tiempos más prolongados (OMACINI *ET AL.*, 1995). Es muy probable que esta diferencia esté ligada al distinto patrón de distribución espacial de las comunidades en el paisaje a la que hicimos referencia más arriba, lo cual está asociado con la fragmentación del hábitat que genera la agricultura. En la Pampa Deprimida, la menor intensidad y extensión de la agricultura permitiría la existencia de parches de la comunidad que actuarían como fuente de propágulos para el restablecimiento de la vegetación. En cambio, en la Pampa Interior la continuidad de la intervención agrícola y su amplia distribución espacial determinarían una escasa disponibilidad de relictos de comunidad seminatural que aporten propágulos para la recuperación de la vegetación.

La mayor parte del complejo de comunidades de la GUV II y la totalidad de las III y IV están afectadas fundamentalmente por el pastoreo y las inundaciones. El pastoreo por ganado vacuno es el modelador más importante de la estructura y el funcionamiento actual de estas comunidades. Evidencias de campo, fundamentalmente a partir de la observación de la respuesta a la exclusión del pastoreo, muestran que el pastoreo ha cambiado la estructura del canopeo, reducido la productividad, aumentado la diversidad puntual de especies, pero disminuido la heterogeneidad entre ambientes, entre otros efectos (SALA *ET AL.*, 1986; SALA, 1988; FACELLI *ET AL.*, 1989; LEÓN Y BURKART, 1998; RUSCH Y OESTERHELD, 1997). El pastoreo ha resultado en la simplificación del canopeo, lo que ha conducido a la invasión del pastizal por malezas nativas (INSAUSTI *ET AL.*, 1995) y, fundamentalmente, exóticas (LEÓN *ET AL.*, 1984; OESTERHELD Y SALA, 1990), las cuales disminuyen su importancia cuando se lo excluye. El pastoreo atomiza la estructura de matas y la diversidad específica: bajo pastoreo, el tamaño de las matas de las gramíneas dominantes se reduce y la mayor parte de la diversidad de especies de un "stand" de vegetación se encuentra representada en unos pocos metros cuadrados de superficie, mientras que en ausencia de pastoreo se observan grandes matas y un número similar de especies pero distribuidas en superficies mucho mayores. El pastoreo, como factor ambiental de gran peso, tiende a borrar las diferencias florísticas que determinan las variaciones sutiles en posición topográfica, suelos y régimen hídrico (SALA *ET AL.*, 1986; CHANETON *ET AL.*, 2002).

El régimen hídrico, en particular las inundaciones y sequías, es otro de los fuertes determinantes de la estructura y la heterogeneidad de estas unidades cartográficas de vegetación e interacciona a su vez con el pastoreo. Si bien los "stands" de estas comunidades suelen tener límites definidos en el terreno, la

composición florística del conjunto parece reflejar un gradiente de intensidad y frecuencia de períodos de anegamiento, lo cual se refleja claramente en la asociación de ellas con suelos que presentan distinto grado de hidromorfismo (BERASATEGUI Y BARBERIS, 1982, BATISTA Y LEÓN, 1992) y en los rasgos morfológicos y fisiológicos de tolerancia a la anoxia subterránea de las especies que las componen (OESTERHELD, 1990; INSAUSTI Y SORIANO, 1987; INSAUSTI *ET AL.*, 1995; LORETI Y OESTERHELD, 1996). La composición florística de las comunidades parece reflejar el régimen promedio de inundaciones y sequías de cada ambiente, pero aquellas inusualmente intensas y prolongadas, que pueden cubrir áreas que normalmente sólo se encharcan por unos días con un manto de agua de un par de decenas de centímetros de espesor que permanece varias semanas, alteran drásticamente el balance entre las especies (CHANETON *ET AL.*, 1988). Estas inundaciones extraordinarias presentan una interesante interacción con el pastoreo, ya que tienden a eliminar de la comunidad a las especies que el pastoreo favorece, fundamentalmente, a las dicotiledóneas exóticas y a *Ambrosia tenuifolia*, una compuesta nativa muy agresiva bajo pastoreo (CHANETON *ET AL.*, 1988). Las inundaciones extraordinarias pueden entonces provocar una modificación de la composición de la comunidad semejante a la que se genera mediante la exclusión del ganado por varios años. Algunos pastizales dominados por gramíneas cespitosas de gran porte son manejados con fuego. Los de *Paspalum quadrifarium* suelen ser frecuentes en algunas áreas de la Pampa Deprimida (LATERRA, 1998; PERELMAN *ET AL.*, 2003) y de áreas relictuales (corredores viales) de la Pampa Interior (MACHERA *ET AL.*, 2001).

También se debe tener en cuenta que, en mayor o menor grado, en todas las subregiones la recuperación de la vegetación potencial se ve también amenazada por la invasión de leñosas exóticas a la región o al país. Especies como *Gleditsia triacanthos* y *Parkinsonia aculeata* invaden con frecuencia las áreas abandonadas modificando la trayectoria de la sucesión que restablecería la vegetación potencial descripta (GHERSA Y LEÓN, 1999). Los pastizales húmedos de los valles fluviales de la Pampa Ondulada son especialmente susceptibles a esta invasión (GHERSA *ET AL.*, 2002).

Agradecimientos

Javier López de Casenave, como revisor, y Martín Aguiar, como editor, aportaron valiosos comentarios para mejorar este trabajo.

Bibliografía

-BATISTA, W.B.; R.J.C. LEÓN y S.B. PERELMAN. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la región de Laprida (Prov. de Buenos Aires, Argentina). *Phytocoenologia* 16: 519-534.

- 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.
- BEGON, M.; J.L. HARPER y C.R. TOWNSEND. 1988. *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega, Barcelona.
- BERASATEGUI, L.A. y L.A. BARBERIS. 1982. Los suelos de las comunidades vegetales de la región Castelli-Pila, Depresión del Salado (Prov. de Bs. As.). *Revista de la Facultad de Agronomía*, 3: 13-25.
- BOX, E.O. 1981a. Macroclimate and plant forms: An introduction to predictive modeling in phytogeography. *Tasks for vegetation Science* 1. Junk, The Hague. 258 p.
- BOX, E.O. 1981b. Predicting physiognomic vegetation types with climate variables. *Vegetatio* 45: 127-139.
- BRZEZIECKI, B.; F. KIENAST and O. WILDI. 1993. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. *Journal of Vegetation Science* 4: 499-508.
- BURKART, S.B.; R.J.C. LEÓN y C.P. MOVIA. 1990. (*ex aequo*). Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. de Bs.As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30: 27-69.
- BURKART, S.E.; R.J.C. LEÓN; S.B. PERELMAN and M. AGNUSDEI. 1998. The grasslands of the Flooding Pampa (Argentina): Floristic heterogeneity of plant communities of the southern Rio Salado basin. *Coenoses* 13: 17-27.
- BURKART, S.E.; S.B. PERELMAN y R.J.C. LEÓN. 1999. Gradiente longitudinal de los pastizales pampeanos zonales. Factores asociados a la composición florística. *XIX Reunión Argentina de Ecología*, Tucumán, Argentina: 92.
- CABRERA, A.L. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (Prov. Bs.As., Rep. Argentina) *Lilloa* XX: 269-376.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *En: L.R. Parodi. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* II: 1-85. Ed. Acme, Buenos Aires.
- CANTERO, J.J.; R.J.C. LEÓN; A. CANTERO and J.M. CISNEROS. 1998. Habitat structure and vegetation relationships in central Argentina saltmarsh landscapes. *Plant Ecology* 137: 79-100.
- CANTERO, J.J. and R.J.C. LEÓN. 1999. The vegetation of saltmarshes in central Argentina. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 71: 203-242.
- CHANETON, E.J.; J.M. FACELLI and R.J.C. LEÓN. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management* 41: 495-500.
- CHANETON, E.J.; S.B. PERELMAN; M. OMACINI and R.J.C. LEÓN. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- COLLANTES, M.B.; M. KADE y A. PUERTO. 1981. Empleo de técnicas de análisis factorial y análisis diferencial en el estudio de un área de pastizales de la depresión del Río Salado (Pcia. de Buenos Aires). *Estudio Ecológica* 1: 89-107.
- CROSS, R. 1998. An outline and map of the potential natural vegetation of Ireland. *Applied Vegetation Science*, 1: 241-252.
- ELLENBERG, H. 1950. Unkraut Gemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie* I. Stuttgart. 141p.
- ELLENBERG, H. 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. *In: Walter, H. Einführung in die Phytologie* IV. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. 1968. Zur Stickstoff- und Wasserversorgung ungedüngter und gedüngter Feuchtwiesen- ein Nachwort. *Veröffentlichungen des Geobotanisches Institutes der Eidg. Technische Hochschule*, 41: 194-200.
- FACELLI, J.M.; R.J.C. LEÓN and V.A. DEREGIBUS. 1989. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the Flooding Pampa, Argentina. *American Midland Naturalist* 121: 125-33.

- FAGGI, A. 1986. Mapa de vegetación de Alsina, provincia de Buenos Aires. *Parodiána* 4: 381-400.
- FRENGUELLI, J. 1941. Rasgos principales de la Fitogeografía Argentina. *Revista Museo de la Plata III Botánica* 13: 5-181.
- GAUSSEN, H.(ed.) 1961. Méthodes de la cartographie de la végétation. Paris. Centre National de la Recherche Scientifique. 97th International Colloquium, Toulouse. 1980.
- GHERSA, C.M. and R.J.C. LEÓN. 1999. Landscape changes induced by human activities in the rolling pampas grassland. *Proceedings VI International Rangeland Congress* 2: 624-628. Queensland, Australia.
- GHERSA, C.M.; E.B. de la FUENTE; S. SUÁREZ and R.J.C. LEÓN. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88: 271-278.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. 1981. Ecología y Paisaje. Blume Ediciones, Madrid.
- HAUMAN, L.; A. BURKART; L.R. PARODI y A.L. CABRERA. 1947. La vegetación de la Argentina. *En: Geografía de la República Argentina* 8: 5-349.
- HÄRDITL, W. 1995. On the theoretical concept of the potential natural vegetation and proposals for an up-to-date modification. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 30: 263-276.
- HOLDRIDGE, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105: 367-368.
- HUECK, K. and P. SEIBERT. 1981. Vegetationskarte von Südamerika, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- 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 and R.A. SÁNCHEZ. 1995. Effects of flood-influenced factors on seed germination of *Ambrosia tenuifolia*. *Oecologia* 103: 127-132.
- IVERSON, L.R. and A.M. PRASAD. 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* 68: 465-486.
- INTA. 1989. Mapa de Suelos de la Provincia de Buenos Aires. SAGyP-INTA. 525 p.
- KÜCHLER, A.W. 1964. The potential natural vegetation of the conterminous United States. *American Geographical Society* New York.
- KÜCHLER, A.W. 1967. Vegetation Mapping. The Ronald Press Company. New York.
- KÜCHLER, A.W. 1974. A new vegetation map of Kansas. *Ecology* 55: 586-604.
- LEEMANS, R. and J. van den BORN. 1994. Determining the potential distribution of vegetation, crops and agricultural productivity. *Water, Air, and Soil Pollution* 76: 133-161.
- LATERRA, P. 1998. Estados y transiciones en pajonales de *Paspalum quadrifarium* en la Depresión del Río Salado (Prov. Bs. As., Argentina). *I.N.I.A. Serie Técnica* 94. Tacuarembó. Uruguay.
- LEÓN, R.J.C. 1968. Balance d'eau et d'azote dans les prairies a litière des alentours de Zürich. *Veröffentlichungen des Geobotanisches Institutes der Eidgen. Technische Hochschule* 41: 1-67.
- LEÓN, R.J.C.; C.P. MOVIA y R.J. VALENCIA. 1975. Relación entre unidades de paisaje, suelo y vegetación en un área de la región Castelli-Pila. *En: Productividad primaria neta de sistemas herbáceos. Monografías* 5: 75-107. C.I.C. La Plata.
- LEÓN, R.J.C.; S.E. BURKART y C.P. MOVIA. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del Norte de la Depresión del Salado (Pcia. de Buenos Aires). La vegetación de la República Argentina. *Serie Fitogeográfica* 17, INTA, 90 p.
- LEÓN, R.J.C. y M. OESTERHELD. 1982. Envejecimiento de pasturas implantadas en el norte de la Depresión del Salado. Un enfoque sucesional. *Revista de la Facultad de Agronomía* 3: 41-49.

- LEÓN, R.J.C.; G.M. RUSCH y M. OESTERHELD. 1984. Pastizales pampeanos- impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201-218.
- LEÓN, R.J.C. 1991. Regional subdivisions: 373. In: A. Soriano (ed.): Rio de la Plata grasslands, Chapter 19. Edited R. Coupland. Ecosystems of the World 8 A. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier. Amsterdam.
- LEÓN, R.J.C. y D.L. ANDERSON. 1993. El límite occidental del pastizal pampeano. *Tuexenia* 3: 67-82.
- LEÓN, R.J.C. y S.E. BURKART. 1998. El pastizal de la Pampa Deprimida: Estados alternativos. *Ecotrópicos* 11: 121-130.
- LEÓN, R.J.C.; D. BRAN; M. COLLANTES; J.M. PARUELO y A. SORIANO. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- LEWIS, J.P.; M.B. COLLANTES; E.F. PIRE; N.J. CARNEVALE; S.I. BOCCANELLI; S.L. STOFELLA and D.E. PRADO. 1985. Floristic groups and plant communities of southeastern Santa Fe, Argentina. *Vegetatio* 60: 67-90.
- LORETI, J. and 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.
- MACHERA, M.; E. CHANETON; H. TREBINO and R.J.C. LEÓN. 2001. El impacto de disturbios de diferente escala espacial sobre un pastizal relicto de la Pampa Interior. XX Reunión Argentina de Ecología, Bariloche, Argentina: 153.
- MORAVEC, J. 1998. Reconstructed natural versus potential natural vegetation in vegetation mapping - a discussion of concepts. *Applied Vegetation Science* 1: 173-176.
- MUELLER-DOMBOIS, D. and H. ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley & Sons. 547 p.
- OESTERHELD, M. y R.J.C. LEÓN. 1987. El envejecimiento de las pasturas implantadas. Su efecto sobre la productividad primaria. *Turrialba* 37: 29-36.
- OESTERHELD, M. 1990. The effect of grazing and flooding on plant growth and allocation. PhD Thesis. Syracuse University.
- OESTERHELD, M. and 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.
- OMACINI, M.; E.J. CHANETON; R.J.C. LEÓN and W.B. BATISTA. 1995. Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 6: 309-316.
- PARODI, L.R. 1964. Las regiones fitogeográficas argentinas. En: L.R. Parodi, Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería 2: 1-14. Editorial ACME, Buenos Aires.
- PERELMAN, S.B.; R.J.C. LEÓN and M. OESTERHELD. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562-577.
- PERELMAN, S.B.; S.E. BURKART and R.J.C. LEÓN. 2003. The role of a native tussock grass (*Paspalum quadrifarium*) in structuring plant communities in the Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 12: 225-238.
- POLI, E. 1962. La cartografia della vegetazione a Stolzenau-Weser. *Bellettino dell'Istituto Botanica Università di Catania*, Serie 3, III: 54-86.
- PRENTICE, I.C.; W. CRAMER; S.P. HARRISON; R. LEEMANS; R.A. MONSERUD and A.M. SOLOMON. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal Biogeography* 19: 117-134.
- RAGONESE, A.E. y G. COVAS. 1947. La flora halófila del sur de la provincia de Santa Fe (Rep. Arg.). *Darwiniana* 7: 401-496.
- REY, P. 1962. Écologie et agronomie: la cartographie de la végétation à l'épreuve de l'agronomie. *Bulletin technique d'information des services agricoles* 172: 1-3.
- RUSCH, G.M. and 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.; M. OESTERHELD; R.J.C. LEÓN and A. SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.

- SALA, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. *In*: M.J.A. Werger; P.J.M. van der Aart; H.J. During and J.T.A. Verboeven, editors. Plant form and vegetation structure: 317-330 SPB Academic Publishing, The Hague.
- SORIANO, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista Investigaciones Agropecuarias* 10: 323-347.
- SORIANO, A.; O.E. SALA y R.J.C. LEÓN. 1980. Vegetación actual y vegetación potencial en el pastizal de Coirón Amargo (*Stipa* spp.) del SW de Chubut. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19: 309-314.
- STEPHENSON, N.L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *American Naturalist*, 135: 649-670.
- TÜXEN, R. 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angewandte Pflanzensoziologie* (Stolzenau, Weser) 13: 5-42.
- VERVOORST, F.B. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires). *Serie Fitogeográfica* 7. INTA. Buenos Aires.
- ZERBE, S. 1998. Potential natural vegetation: validity and applicability in landscape planning and nature conservation, *Applied Vegetation Science* 1: 165-172.