Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida

William B. Batista; Miguel A. Taboada; Raúl S. Lavado; Susana B. Perelman y Rolando J.C. León

Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, C1417DS Buenos Aires, Argentina

Introducción

La Pampa Deprimida es una extensa llanura que se extiende hacia el noreste y sudoeste de las sierras de Tandilia en la provincia de Buenos Aires (Fig. 1) e incluye las áreas denominadas como la Depresión del Salado (Vervoorst, 1967) y la Región de Laprida (Etchevehere, 1961). El paisaje de la Pampa Deprimida, desarrollado sobre el relleno sedimentario de una gran fosa de hundimiento tectónico, fue modelado por sucesivas ingresiones del Océano Atlántico y por la acción eólica que actuó durante los períodos de clima desértico asociados con las glaciaciones (Vervoorst, 1967; Tricart, 1973). Estos agentes geomorfológicos dejaron formas residuales de relieve costero, como cordones de conchilla y acantilados, y de relieve eólico, como médanos y cubetas de deflación,



FIGURA 1. Ubicación de la Pampa Deprimida dentro de la Llanura Pampeana. La Pampa Deprimida incluye la Depresión del Río Salado al noreste y la denominada Región de Laprida al sudoeste.

WILLIAM B. BATISTA; MIGUEL A. TABOADA; RAÚL S. LAVADO; SUSANA B. PERELMAN Y ROLANDO J.C. LEÓN

que no corresponden a la humedad del clima actual (TRICART, 1973; MOVIA Y BURKART,1976). Debido al relieve plano, el agua de escurrimiento no alcanza a modelar una red de drenaje desarrollada y por eso los sistemas fluviales son muy escasos (Etchevehere, 1961; Tricart, 1973). Si bien el clima es templado sub-húmedo con lluvias distribuidas a lo largo de todo el año, es característico que haya exceso de lluvias en invierno y déficit en verano (Walter, 1967; Vervoorst, 1967; Damario y Pascale, 1988; Lemcoff, 1991). Los suelos más comunes de la Pampa Deprimida son los Natracuoles, que forman asociaciones con Natracualfes y Natralboles. Estos suelos tienen típicamente un horizonte arcilloso, baja permeabilidad y alto contenido de sales sódicas (Salazar Lea Plaza y Moscatelli, 1989; Lavado, 1991). Los excesos de lluvia invernales y los déficits estivales, el drenaje lento, y el carácter salino sódico de los suelos determinan que, en gran parte de la Pampa Deprimida, sea frecuente la alternancia de anegamiento y sequía.

La vegetación predominante en la Pampa Deprimida es el pastizal natural. Los árboles nativos, en cambio, son muy escasos y su distribución ha estado restringida a sitios singulares como los cordones de conchilla o las terrazas del Río Salado (Vervoorst, 1967). Esta escasez de árboles ha sido atribuida a las frecuentes seguías estivales intensificadas por la escasa profundidad y por la salinidad de los suelos (Walter, 1967; Vervoorst, 1967; Lemcoff, 1991). En las últimas décadas del siglo XX. algunos árboles nativos, como Celtis tala o Jodina rhombifolia, v exóticos, como Gleditsia triacanthos v Phoenix canariensis, probablemente favorecidos por un aumento de las lluvias (Sierra ET AL., 2001), han invadido sitios con suelo profundo a lo largo de los alambrados (Ghersa y León, 1997). El pastizal de la Pampa Deprimida es en realidad un mosaico formado por estepas graminosas y praderas con diferente cobertura y altura de pastos, hierbas y arbustos. Este mosaico sólo es interrumpido por los bañados con vegetación palustre alta dominada por Scirpus spp. y Typha spp. (Vervoorst, 1967). Desde fines del siglo XIX, los pastizales de la Pampa Deprimida están subdivididos por alambrados y sometidos a un intenso pastoreo por ganado doméstico que mantiene su fisonomía notablemente homogénea a través del paisaje. Sin embargo, a pesar de su aspecto monótono, el pastizal tiene una notable heterogeneidad en la composición florística que ha permitido reconocer diferentes comunidades vegetales.

La heterogeneidad florística del pastizal de la Pampa Deprimida fue descripta primero por Vervoorst (1967) y luego analizada en detalle en una serie de estudios fitosociológicos conducidos por Rolando León y sus colaboradores (León et al., 1979; Batista et al., 1988; Burkart et al., 1990; Burkart et al., 1998). Los diferentes estudios fitosociológicos fueron luego sintetizados en una clasificación general de las comunidades vegetales del pastizal en 5 grandes grupos (ver Caja conceptual: la vegetación como indicadora del ambiente): las Praderas de Mesofitas, las Praderas Húmedas de Mesofitas, las Praderas de Hidrofitas o Vegas de Ciperáceas, las Estepas de Halofitas y las Estepas Húmedas de Halofitas (Perelman et al., 2001). Cada uno de estos grandes grupos reúne dos

o tres variantes o tipos de comunidad que pueden ser reconocidas en el campo por una particular combinación de grupos de es-pecies vegetales definidos en una tabla fitosociológica (ver Perelman et al., 2001). En parte, esta heterogeneidad en la composición florística del pastizal está asociada con gradientes climáticos latitudinales que se desarrollan a lo largo de distancias de cientos de kilómetros a través de la región (Burkart, 1975; Perelman et al., 2001). Sin embargo, las principales variantes florísticas del pastizal pueden ser encontradas a lo largo de distancias de unos pocos kilómetros dentro de los paisajes locales. En buena medida, la heterogeneidad florística de escala regional es simplemente una repetición sucesiva del patrón de heterogeneidad que apare-ce en distancias cortas (Perelman et al., 2001).

En la escala de paisaje, la heterogeneidad florística del pastizal de la Pampa Deprimida está asociada con la heterogeneidad geomorfológica y edafológica. El pastizal está típicamente constituido por un mosaico de *stands* de superficie variable entre algunas decenas de metros cuadrados y varias decenas de hectáreas. Estos *stands* tienen límites claramente reconocibles y, dentro de ellos, la composición florística es relativamente homogénea. Los *stands* de los diferentes tipos de comunidades ocupan posiciones más o menos determinadas en el paisaje y se corresponden con tipos de suelo definidos (Cuadro 1). La correspondencia de las diferentes comunidades vegetales del pastizal de la Pampa Deprimida con suelos con diferentes características es evidente al observador y ha sido señalada repetidamente en las descripciones de la vegetación (Vervoorst, 1967; León *et al.*, 1979; Batista *et al.*, 1988; Burkart *et al.*, 1990; León,

CUADRO 1. Geoformas y tipos de suelo más comúnmente asociados con los grandes tipos de comunidad del pastizal de la Pampa Deprimida.

TIPO DE COMUNIDADES	GEOFORMAS GRANDES GRUDE SUELOS	
Praderas de Mesofitas	Áreas convexas o con relieve positivo comúnmente originadas en antiguos depósitos eólicos. Argiudoles Hapludoles Natracuoles	
Praderas Húmedas de Mesofitas	Planicies ligeramente sobreelevadas.	Natracuoles Natralboles
Praderas de Hidrofitas o Vegas de Ciperaceas	Áreas bajas con relieve plano o plano cóncavo frecuentemente anegadas. Argialboles Argiacuoles	
Estepas de Halofitas	Planicies deprimidas, bordes de depósitos eólicos o de lagunas.	
Estepas Húmedas de Halofitas	Planicies aluviales. Natracualfes	

1992; Burkart *et al.*, 1998). Algunos estudios han abordado directamente la caracterización de la asociación entre suelos y vegetación mediante la obtención y análisis con datos apareados de suelo y vegetación (León *et al.*, 1975; Berasategul y Barberis, 1982; Collantes *et al.*, 1988; Batista, 1991; Batista y León, 1992). Este tipo de caracterizaciones constituyen la base para formular hipótesis acerca de factores y procesos determinantes de la estructura y funcionamiento de los pastizales y el conocimiento necesario para utilizar a la vegetación como indicadora del ambiente (ver Caja conceptual: la vegetación como indicadora del ambiente). En este capítulo se reseñan los resultados de dos de los trabajos citados (Batista, 1991; Batista y León, 1992). Las carac-terísticas del ambiente relacionadas con la humedad y con la salinidad de los suelos serían los principales controles de la heterogeneidad del pastizal de la Pampa Deprimida (Perelman *et al.*, 1982; Batista *et al.*, 1988; Perelman *et al.*, 2001). A lo largo de esos gradientes, varían la estructura, la composición florística, la diversidad y la productividad del pastizal.

Estudios correlativos de vegetación y suelo

Castelli-Pila: Comunidades y suelos del centro de la Depresión del Salado

Los pastizales del centro de la Depresión del Salado fueron estudiados en detalle a lo largo de una transección con rumbo ENE-WSW que abarca los partidos de Castelli, Pila y parte de Rauch entre los 36° y los 36°30′ de latitud sur. Allí se obtuvo una clasificación fitosociológica que incluye a 4 tipos de comunidad vegetal del pastizal y sus variantes (León, 1975, Movia y Burkart, 1976; Burkart *et al.*, 1990). A partir de esta clasificación, Berasategui y Barberis (1982) y Ferrari (1982) caracterizaron los suelos asociados con un total de 22 *stands* de las diferentes comunidades. La información obtenida por estos autores fue posteriormente sintetizada por Batista y León (1992).

LA VEGETACIÓN COMO INDICADORA DEL AMBIENTE

En cada paisaje terrestre, la vegetación está formada por un conjunto relativamente reducido de combinaciones de las especies de la flora local. Estas combinaciones son los diferentes tipos de comunidad vegetal que se repiten en diferentes sitios dentro del paisaje formando un diseño característico. En cada sitio, la fisonomía y la composición florística de la comunidad vegetal resultan de numerosos factores ecológicos activos que han actuado hasta el momento (Long 1968). Estos factores ecológicos activos pueden ser clasificados en 3 grupos: los procesos bióticos, los disturbios y las restricciones ambientales (Urban et al.,1987). Según este modelo, los procesos bióticos determinantes de la presencia o ausencia de las especies en cada comunidad son la dispersión de semillas u otros propágulos a través del paisaje y las interacciones entre especies tales como la competencia, la depredación o el mutualismo que limitan o promueven el establecimiento y la persistencia de las poblaciones vegetales. Los disturbios son eventos de corta duración, tales como incendios o inundaciones, que

Las praderas de mesofitas de esta área tienen alta diversidad de especies entre las cuales *Paspalum dilatatum*, *Bothriochloa laguroides*, *Stipa neesiana* y *Piptochaetium bicolor* son las dominantes más frecuentes (comunidad A, Burkart *ET AL.*, 1990). Esta comunidad está típicamente asociada con los antiguos depósitos de origen eólico que constituyen los sitios más elevados en los paisajes de la Pampa Deprimida (Tricart, 1973; Movia y Burkart, 1976). Los suelos correspondientes son Hapludoles o Argiudoles con horizonte superficial profundo, bien drenados, ácidos y no salinos en todo el perfil.

Las praderas húmedas de mesofitas presentan en esta área numerosas variantes comúnmente dominadas por diversas especies de pastos cespitosos como *Piptochaetium montevidense* o *Stipa papposa* acompañadas por *Stenota-phrum secundatum*, un pasto cundente y por *Ambrosia tenuifolia*, una hierba rizomatosa (comunidad B, Burkart *ET AL.*,1990). Estas comunidades aparecen típicamente en planicies muy ligeramente onduladas (Movia y Burkart, 1976). Allí, están asociadas con Natracuoles, suelos con horizonte superficial poco profundo, ácidos y no salinos en superficie pero salinos y alcalinos en profundidad.

Las praderas de hidrofitas están comúnmente dominadas por *Eleocharis* spp., *Leersia hexandra* y *Alternanthera philoxeroides*, entre otras (comunidad C *sensu* Burkart *et al.*,1990): Esta comunidad se encuentra principalmente en depresiones ligeramente anegadas durante gran parte del año que aparecen incluídas tanto en las planicies como en los depósitos elevados (Movia y Burkart, 1976). Allí, está asociada con una diversidad de suelos de los Grandes Grupos Natracuoles, Arguiacuoles o Argialboles. Estos suelos tienen horizonte superficial poco profundo, son ácidos y no salinos en superficie pero frecuentemente son alcalinos en profundidad.

La estepa de halofitas, típicamente dominada por *Distichlis spicata*, presenta variantes con *D. scoparia*, *Paspalum vaginatum*, *Ambrosia tenuifolia*, *Salicornia ambigua* y *Spartina densiflora* (comunidad D *sensu* Burkart *et al.*.1990).

periódicamente eliminan una proporción substancial de la biomasa. Los disturbios pueden ser esenciales para el establecimiento de algunas especies o para prevenir la dominancia y exclusión competitiva. Donde ocurren repetidamente, los disturbios constituyen un componente normal del ambiente de las comunidades. Las restricciones ambientales son características del ambiente abiótico relacionadas con la disponibilidad y con la tasa de asimilación de recursos como la luz, el agua y los nutrientes. Se las denomina de este modo porque no son causas positivas de la presencia de las especies, como la dispersión de semillas, sino fuerzas que seleccionan aquellas especies de la flora capaces de tolerar las condiciones del ambiente local. Estas restricciones están asociadas con las características del clima, la topografía y el suelo. El diseño de los diferentes tipos de comunidad en el paisaje refleja la heterogeneidad espacial de las influencias de estos tres tipos de factores activos. Cuando la asociación entre las características de la vegetación y los factores activos es conocida, es posible utilizar a la vegetación como indicadora de las características del ambiente. En este sentido, la comunidad vegetal es típicamente un indicador mucho más preciso que las especies individuales cuya distribución y abundancia está influida en mayor medida por procesos estocásticos.

Esta comunidad, que también aparece fuera de la Pampa Deprimida (Ringuelet, 1938; RAGONESE Y COVAS, 1947; CARNEVALE *ET AL.*,1987; CANTERO Y LEÓN, 1999) está asociada con Natracualfes, suelos con horizonte superficial muy somero, salinos y alcalinos en todo el perfil, con alta concentración de sales en la superficie.

Región de Laprida: Análisis de gradiente

Las comunidades vegetales del pastizal de la porción más austral de la Pampa Deprimida (Región de Laprida, Etchevehere, 1961) fueron estudiadas en detalle dentro de un área representativa de 100 km² (Batista *et al.*,1988). El paisaje de esta área incluye lagunas, planicies con relieve plano o plano cóncavo y áreas con relieve positivo originadas en antiguos depósitos eólicos (Fig. 2). Allí fueron identificados cinco tipos de comunidad del pastizal que fueron deno-

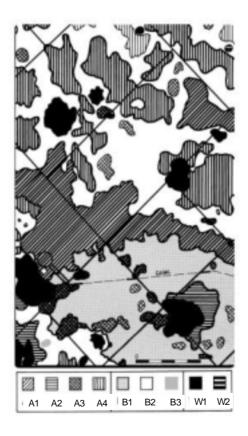


FIGURA 2. Heterogeneidad del paisaje del centro de la Región de Laprida en un área representativa. A1-A4, Áreas con relieve positivo relacionadas con depósitos eólicos en forma de cordones o asociados con cubetas de deflación. B1-B3, Planicies y áreas plano cóncavas. W1-W2, Lagunas.

minadas respectivamente I, II, III, IV y V (BATISTA ET AL.,1988). Sobre los antiguos depósitos eólicos aparecen dos tipos de pradera de mesofitas, un pastizal alto, pobre en especies dominado por *Stipa caudata* (comunidad I) y un pastizal muy diverso dominado por *Stipa trichotoma* (comunidad II). En las planicies aparece una pradera húmeda de mesofitas dominada por *Stipa formicarum* y *Distichlis spicata* (comunidad III), una pradera de hidrofitas o vega de ciperáceas dominada por *Stipa formicarum*, *Eleocharis bonariensis*, *E. haumaniana*, y *Leersia hexandra* (comunidad IV) y una estepa de halofitas dominada por *Distichlis spicata* (comunidad V).

Las comunidades II, III, IV y V pueden ser ordenadas a lo largo de dos gradientes de variación florística (Fig. 3). El primero, que separa a los *stands* de

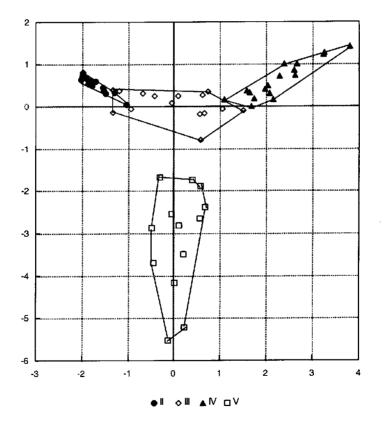


FIGURA 3. Ordenamiento de los censos de vegetación del pastizal de la Región de Laprida basado en el Análisis de Correspondencias (HILL, 1974). Los puntos representan a los censos de vegetación, la distancia entre los puntos en el plano del ordenamiento refleja la dissimilitud florística entre los stands correspondientes. Los polígonos rodean las mínimas áreas convexas que incluyen a los censos de cada comunidad en el ordenamiento.

WILLIAM B. BATISTA; MIGUEL A. TABOADA; RAÚL S. LAVADO; SUSANA B. PERELMAN Y ROLANDO J.C. LEÓN

las comunidades II, III y IV, representa la variación continua desde la pradera de mesofitas hasta la pradera de hidrofitas o vega de ciperáceas. Este gradiente está claramente asociado con la variación en la topografía y en los regímenes de anegamiento y desecación. El segundo gradiente separa a la estepa de halofitas (comunidad V) de las restantes comunidades y está asociado con las diferencias en la salinidad de los suelos. La asociación entre la variación florística y las diferencias entre los suelos fue documentada a partir de mediciones combinadas de propiedades del suelo y de la composición florística del pastizal realizadas en 60 stands de estas comunidades (Batista, 1991).

Las mediciones mostraron que los dos gradientes florísticos que diferencian a las comunidades del pastizal estudiadas se corresponden con diferencias entre los suelos (Batista 1991). Un análisis de estos datos especialmente dirigido a identificar las características de los suelos asociadas con la heterogeneidad florística mostró que la asociación más estrecha es la que existe entre el grado de salinidad del suelo y el gradiente que separa los stands de estepas de halofitas (comunidad V) del resto de las comunidades (Fig. 4). A lo largo de dicho gradiente se separan también parcialmente los stands de la pradera húmeda de mesofitas (comunidad III) de los de la pradera de mesofitas (comunidad II). Un segundo gradiente asociado con la heterogeneidad florística es el de profundidad del horizonte superficial del suelo que separa las praderas de mesofitas (comunidades II v III) de la pradera de hidrofitas (comunidad IV) (Fig. 4). Este gradiente está inversamente relacionado con el contenido de fósforo asimilable por las plantas. Ambas variables edáficas están asociadas con la topografía; los suelos más profundos y más pobres en fósforo están ubicados en las áreas con relieve positivo y los más someros y ricos en fósforo en las áreas plano cóncavas (Fig. 2). El análisis mostró que la heterogeneidad florística está también asociada con la variación en el contenido de carbono en el horizonte superficial del suelo que es mínimo en la estepa de halofitas, intermedio en las praderas de mesofitas y máximo en la pradera de hidrofitas (Fig. 4).

Las diferentes comunidades del pastizal se corresponden con ubicaciones específicas en el paisaje y con rangos característicos de propiedades de los suelos. Las praderas de mesofitas (comunidad II) están asociadas con Hapludoles o con Natracuoles desarrollados sobre los antiguos depósitos eólicos (Cuadro 2). Estos suelos tienen el horizonte superficial profundo, pobre en fósforo y bajo contenido de sales en superficie y en el subsuelo (Fig. 5). Los *stands* de las restantes comunidades aparecen en las planicies siguiendo un intrincado mosaico de suelos. Las praderas húmedas de mesofitas (comunidad III) están asociadas con suelos de los Grandes Grupos Natracuol, Natralbol y Natracualf (Cuadro 2) con horizonte superficial menos profundo y frecuentemente más rico en fósforo que los asociados con la comunidad II, y frecuentemente salinos en profundidad (Fig. 5). Las praderas de hidrofitas (comunidad IV) están asociadas con Alboles con mayor o menor contenido de sodio en el subsuelo (Cua-

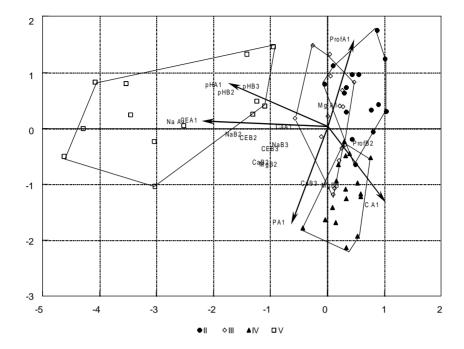


FIGURA 4. Ordenamiento de los censos de vegetación y de las propiedades de los suelos de la Región de Laprida basado en el Análisis de Correspondencia Canónica (Ter Braak, 1986). Esta técnica de análisis multivariado permite identificar entre las variables edáficas medidas aquellas más estrechamente asociadas con las diferencias en composición florística y describir la heterogeneidad florística asociada. Los puntos representan a los censos de vegetación y las flechas a las diferentes propiedades del suelo incluidas en el análisis. Las flechas señalan la dirección de máximo aumento de las diferentes propiedades del suelo y su longitud es proporcional a su grado de asociación con la variación florística. Las proyecciones de los puntos sobre las flechas permiten comparar aproximadamente los censos en relación con las propiedades del suelo. Los polígonos rodean las mínimas áreas convexas que incluyen a los censos de cada comunidad en el ordenamiento.

dro 2). Estos suelos tienen el horizonte superficial somero, no salino, rico en fósforo y especialmente rico en carbono orgánico (Fig. 5). Frecuentemente tienen mayor contenido de calcio en profundidad que los suelos asociados con las praderas de mesofitas. Las estepas de halofitas (comunidad V) aparecen exclusivamente asociadas con Natracualfes que típicamente tienen carbonatos cementados a poca profundidad (Cuadro 2). Estos suelos son fuertemente alcalinos y salinos en superficie, salinos en profundidad y muy pobres en carbono orgánico (Fig. 5). Esta correspondencia permite caracterizar una secuencia típica de comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Región de Laprida (Fig. 6)

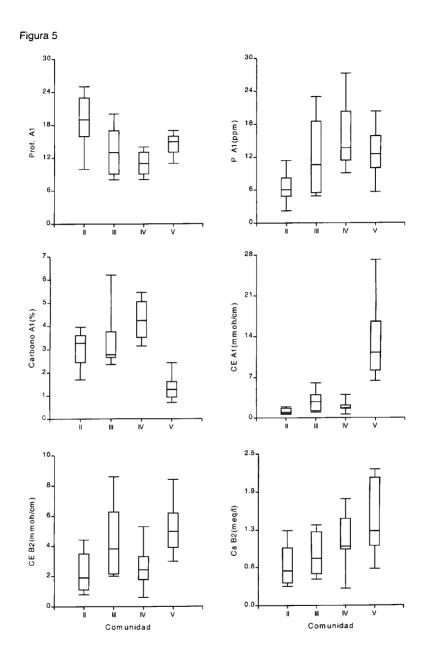


FIGURA 5. Diagramas de cajas que reflejan las distribuciones de frecuencias de los valores de las principales características del suelo en las diferentes comunidades de la Región de Laprida. Para cada variable, se representan la mediana (línea horizontal interior a la caja), los cuantiles 0,25 y 0,75 (bordes de la caja) y los cuantiles 0,05 y 0,95 (extremos de los bigotes).

CUADRO 2. Correspondencia entre comunidades vegetales y grupos de suelo en el pastizal de la Región de Laprida. En el cuadro se indican los números de *stands* correspondientes a cada combinación observada (Total=60).

	Hapludol	Natracuol	Natralbol	Argialbol	Natracualf
Pradera de mesofitas (Comunidad II)	4	11			
Pradera húmeda de mesofitas (Comunidad III)		11	3		1
Pradera de hidrofitas (Comunidad IV)			13	4	
Estepa de halofitas (Comunidad V)					13

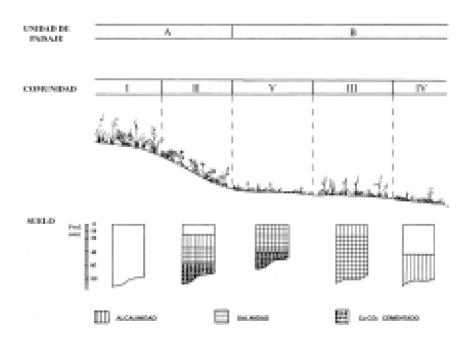


FIGURA 6. Esquema de la distribución de las comunidades vegetales de la Región de Laprida en el paisaje y de su correspondencia con las características de salinidad y alcalinidad de los suelos.

Valor indicador de las comunidades de la Pampa Deprimida

La asociación entre los suelos y las comunidades vegetales del pastizal de la Pampa Deprimida permite utilizar a la vegetación como indicadora de las características de los suelos. Las observaciones reseñadas aquí sobre suelos asociados con las diferentes comunidades pueden ser extrapoladas a diferentes stands del pastizal una vez que el tipo de comunidad correspondiente es identificado mediante la tabla fitosociológica apropiada (León ET AL. 1979: BATISTA ET AL.1988: BURKART ET AL.1990: BURKART ET AL..1998: PERELMAN ET AL.. 2001). Las Praderas de Mesofitas, las Praderas de Hidrofitas y las Estepas de Halofitas tienen grupos de especies exclusivas que constituyen per se especies indicadoras de las características de los suelos asociados con la comunidad correspondiente. En el pastizal de la Región de Laprida por ejemplo esto permite reconocer un grupo de especies cuya distribución está relativamente restringida a la comunidad II (ver Batista Et Al., 1988) que resulta indicadora de los suelos profundos, no salinos (Cuadro 3). Otro grupo de especies, características de la comunidad IV, es indicadora de los suelos orgánicos, húmedos, no salinos (Cuadro 3). Las especies exclusivas y un grupo de especies frecuentes en la comunidad V resultan indicadoras de diferentes niveles de salinidad del suelo (Cuadro 3), En cambio, las Praderas Húmedas de Mesofitas, como la comunidad B del área de Castelli-Pila (Burkart ET AL., 1990) o la comunidad III de Laprida (BATISTA ET AL., 1988), no contienen especies exclusivas. En consecuencia, ningún grupo florístico indica específicamente la presencia de un horizonte salino debajo de un horizonte superficial no salino, que es característica de sus suelos asociados con este tipo de comunidad (Batista y León, 1992). Por eso, esta condición sólo puede ser reconocida a través de la composición florística cuando este tipo de comunidad es identificado mediante una lista florística completa del stand en cuestión.

Importancia de las características de los suelos en el control de la heterogeneidad del pastizal

La correspondencia entre suelos y comunidades vegetales en el pastizal de la Pampa Deprimida permite suponer que la heterogeneidad del ambiente edáfico controla en buena medida la distribución de las especies vegetales en el paisaje (Batista, 1991; Perelman, 1996). En algunos casos el control edáfico operaría de modo directo, seleccionando especies tolerantes, por ejemplo, a la deficiencia de fósforo, a la salinidad o a los regímenes de anegamiento y desecación que caracterizan al suelo en cada punto del paisaje (Rubio ET Al., 1995). En otros casos, el control edáfico operaría de modo indirecto, influyendo sobre componentes del ambiente biótico tales como la herbivoría o la intensidad de la competencia entre las especies vegetales. Los regímenes ambientales asociados con los diferentes suelos seleccionarían, entre las especies de la

CUADRO 3. Grupos de especies indicadoras de diferentes condiciones del suelo en el pastizal de la Región de Laprida.

do la rrogion do Eaphida.	
SUELOS SOMEROS, FUERTEMENTE SALINOS	SUELOS FUERTE O MODERADAMENTE SALINOS
Pastos Diplachne uninervia Hordeum pusillum Puccinellia glaucescens Sporobolus pyramidatus Hierbas Lepidium parodii Spergula ramosa Algas Nostoc spp.	Pastos Chaetotropis elongata Distichlis scoparia Distichlis spicata Poa resinulosa Graminoides Juncus balticus Hierbas Hypochoeris microcephala Lepidium spicatum Plantago spp. Portulaca oleracea
SUELOS PROFUNDOS, NO SALINOS	SUELOS ORGÁNICOS, HÚMEDOS, NO SALINOS
Pastos Bothriochloa laguroides Bromus auleticus Bromus mollis Bromus unioloides Melica rigida Piptochaetium bicolor Piptochaetium montevidensis Stipa trichotoma Hierbas Centaurea calcitrapa Chaptalia spp. Geranium molle Euphorbia serpens Paronychia brasiliana Scoparia montevidensis Stenandrium trinerve Turnera pinnatifida	Pastos Leersia hexandra Stipa formicarum Graminoides Eleocharis bonariensis Eleocharis haumaniana Juncus microcephalus Lilaea scilloides Eryngium ebracteatum Hierbas Rumex crispus Pteridofitas Sellaginella mucosa Marsilea concinna
Generalistas	
Pastos Lolium multiflorum Setaria geniculata Graminoides Carex bonariensis Cyperus reflexus Sisyrinchium spp. Hierbas Phyla canescens Spilanthes stolonifera	

WILLIAM B. BATISTA; MIGUEL A. TABOADA; RAÚL S. LAVADO; SUSANA B. PERELMAN Y ROLANDO J.C. LEÓN

flora de la región, aquellas capaces de establecerse en cada *stand* (Mueller Dombois y Ellenberg, 1974; Shmida y Wilson, 1985; Ricklefs, 1987; Acker, 1990).

La correspondencia con los suelos es clara para las Praderas de Mesofitas. las Praderas de Hidrofitas o Vegas de Ciperáceas y las Estepas de Halofitas. Estas comunidades tienen diferencias de estructura asociadas con la heterogeneidad del ambiente edáfico. Normalmente, las Praderas de Mesofitas están dominadas por pastos cespitosos invernales y estivales, las Praderas de Hidrofitas por ciperáceas graminoides y Pteridofitas y las Estepas de Halofitas por pastos rizomatosos de verano y el alga Nostoc spp. Las Praderas Húmedas de Mesofitas, en cambio, aparecen asociadas con suelos cuyos regímenes de aireación y humedad serían intermedios. A su vez, estas comunidades no contienen grupos florísticos exclusivos sino que están formadas por especies cuya distribución es relativamente amplia entre los diferentes tipos de comunidad (Batista et al., 1988; Burkart et al., 1990; Perelman et al., 2001). Estas diferencias sugieren que los regímenes de aireación y humedad del suelo, variables en relación con la topografía y con la permeabilidad y la salinidad de los suelos. serían los principales controles de la composición de estos pastizales (BATISTA ET AL., 1988). Los cambios en los regímenes de anegamiento y desecación de los suelos, debidos a fluctuaciones plurianuales del régimen lluvias (Sierra ET AL., 2001) o a la alteración del escurrimiento superficial por canales y terraplenes artificiales, pueden determinar extinciones locales e invasiones de especies vegetales que resultaran en un reemplazo dinámico entre diferentes tipos de comunidad (Batista y León, 1992). Por ejemplo, resultados experimentales mostraron que el anegamiento de un stand de la Estepa de Halofitas modificó las condiciones del Natracualf asociado y resultó en el reemplazo de esta comunidad por la Pradera de Hidrofitas (Alconada ET Al., 1993).

La humedad característica de los suelos del pastizal varía en el paisaje en relación con la topografía y con la permeabilidad y el contenido de sales de los suelos. En este sentido, la humedad es mínima en los suelos salinos asociados con la Estepa de Halofitas, que están frecuentemente sujetos a extremos de desecación, intermedia en los asociados con las Praderas de Mesofitas v con las Praderas Húmedas de Mesofitas y máxima en los suelos asociados con las Praderas de Hidrofitas. Estas diferencias están asociadas con un gradiente de contenido de carbono del suelo que reflejan diferencias en la tasa de mineralización de la materia orgánica, en la cohesión de las substancias húmicas al suelo y en la productividad primaria de estas comunidades (SALA ET AL., 1988; LAVADO Y ALCONADA, 1994). La variación de la diversidad a lo largo de dicho gradiente (Fig. 7) es consistente con el modelo que propone que la diversidad de la vegetación es máxima cuando la disponibilidad de recursos que limitan la producción de biomasa es intermedia (GRIME, 1977; 1979). Este resultado sugiere que el agua es el recurso que limita la productividad de estos pastizales y que el régimen de humedad es el control principal de su estructura v composición florística.

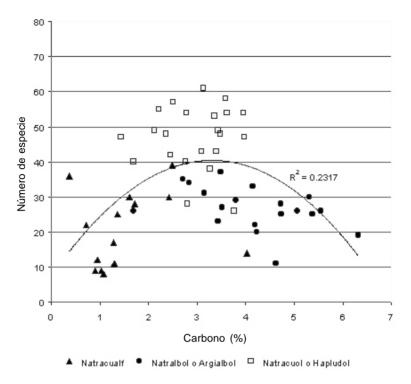


FIGURA 7. Relación entre la diversidad de especies de las comunidades del pastizal de la Región de Laprida y contenido de carbono orgánico del suelo. Los puntos corresponden a diferentes *stands* censados y los símbolos indican el grupo al que pertenecen los suelos asociados.

Bibliografía

- -ACKER, S.A. 1990. Vegetation as a component of a non-nested hierarchy: a conceptual model. *Journal of Vegetation Science* 1: 683-690.
- -ALCONADA, M.; O.E. ANSIN; R.S. LAVADO; V.A. DEREGIBUS; G. RUBIO and F.H. GUTIÉRREZ. 1993. Effect of run-off water retention and grazing on soil and vegetation characteristics of a temperate humid grassland. *Agricultural Water Management* 23(3): 233-246.
- -BATISTA, W.B. 1991. Correspondencia entre comunidades vegetales y factores edáficos en el pastizal de la Pampa Deprimida (Argentina). Tesis de Magister Scientiae. Escuela para Graduados. Facultad de Agronomía. UBA. 178 pp.
- -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.
- -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: 465-480.
- -BERASATEGUI, L.A. y L.A. BARBERIS. 1982 Los suelos de las comunidades vegetales de la región de Castelli-Pila, Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Revista Facultad de Agronomía de Buenos Aires 3: 13-25.
- -BURKART, A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America-Taxon 24: 53-66.

WILLIAM B. BATISTA; MIGUEL A. TABOADA; RAÚL S. LAVADO; SUSANA B. PERELMAN Y ROLANDO J.C. LEÓN

- -BURKART, S.E.; R.J.C. LEÓN y C. P. MOVIA. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la depresión del Salado (Prov. 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 natural communities of the southern rio Salado basin Coenoses 13: 17-27.
- -CANTERO, J.J. and R.J.C. LEÓN. 1999. The vegetation of saltmarshes in central Argentina. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 71: 203-242.
- -CARNEVALE, N.J.; P.S. TORRES; S.I. BOCCANELLI and J.P. LEWIS. 1987. Halophilous communities and species distributions along environmental gradients in southeastern Santa Fe province, Argentina. *Coenoses* 2: 49-60.
- -COLLANTES, M.; M. KADE; C. MIACZINSKI y O. SANTANATOGLIA. 1988. Distribución de especies en función de factores edáficos en un pastizal natural de la Depresión del Río Salado. Studia Oecologica V: 77-93.
- -DAMARIO, E.A. y A.J. PASCALE.1988. Caracterización agroclimátca de la Region Pampeana. Revista de la Facultad de Agronomía de Buenos Aires 9: 41-54.
- -ETCHEVEHERE, P. 1961. Bosquejo de regiones geomorfológicas y de drenaje de la República Argentina. *IDIA* 162: 7-25.
- -FERRARI, M.C. 1982. Valor indicador de halomorfismo de algunas comunidades vegetales de un área de la Depresión del salado (Provincia de Buenos Aires). Trabajo de Intensificación. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- -GHERSA, C.M. and R.J.C. LEÓN. 1997. Successional changes in the agroecosystems of the rolling pampas. *In:* L. Walker (ed.) Ecosystems of disturbed grounds.
- -GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- -GRIME, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. New York, Wiley.
- -HILL, M.O. 1974. Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *Applied Statistics* 23: 340-354.
- -LAVADO, R.S. 1992. Río de la Plata Grasslands. Soils. *In:* Coupland, R.T. (ed.). Ecosystems of the World 8A: Natural Grasslands, Elsevier, Amsterdam. 377-380.
- -LAVADO, R.S. and M. ALCONADA. 1994. Soil properties behavior on grazed and ungrazed plots of a grassland sodic soil. *Soil Technology* 7: 75-81
- -LEMCOFF, J.H. 1992. Río de la Plata Grasslands. Climate. *In* Coupland, R.T. (ed.). Ecosystems of the World 8A: Natural Grasslands. Elsevier. Amsterdam. 376-377.
- -LEÓN, R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región de Castelli-Pila. *En:* Productividad Primaria Neta de Sistemas Herbáceos. Monografías 5: 75-107. C.I.C. La Plata.
- -LEÓN, R.J.C. 1992. Río de la Plata Grasslands. Regional sub-divisions. *In:* Coupland, R.T. (ed.). Ecosystems of the World 8A: Natural Grasslands, Elsevier, Amsterdam. 376-407.
- -LEÓN, R.J.C.; S.E. BURKART y C.P. MOVIA. 1979, Relevamiento Fitosociológico del Pastizal del Norte de la Depresión del Salado: La Vegetación de la República Argentina. Serie Fitogeográfica N° 17. Buenos Aires, INTA, 90 p.
- -LEÓN, R.J.C.; C. MOVIA y R.F.J. VALENCIA. (1975) Relación entre unidades de paisaje, suelo y vegetación en un área de la región Castelli-Pila. Monografías CIC 5: 109-132.
- -LONG, G. 1968. Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégré de la végétation et de son écologie. Doc. N 46. Centre d'études phytosociologies et écologiques. CNRS, Montpellier.
- -MOVIA, C.P. and S.E. BURKART. 1976. Relaciones entre unidades fisiográficas y comunidades vegetales en un área de la Pampa Deprimida (Argentina). *Photointerprétation* 76: 42-52.
- -MUELLER-DOMBOIS, D. and H. ELLENBERG. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York. Wiley, 547 p.

- -PERELMAN, S.B. 1996. Análisis multivariado descriptivo aplicado al estudio de las comunidades de pastizal de la Pampa Deprimida. Tesis de Magister Scientiae. Escuela para Graduados. Facultad de Agronomía. UBA. 133 pp.
- -PERELMAN, S.; 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 Facultad de Agronomía de Buenos Aires* 3: 27-40.
- -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.
- -RAGONESE, A.E. y G. COVAS. 1947. La flora halófila del sur de la provincia de Santa Fe. *Darwiniana* 7: 401-496.
- -RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- -RINGUELET, E. 1938. Estudio fitogeográfico del Rincón de Viedma. Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata 21:15-185.
- -RUBIO, G.; G. CASASOLA and R.S. LAVADO. 1995. Adaptations and biomass production of two grasses in response to water logging and soil nutrient enrichment. *Oecologia* 102: 102-105
- -SALA, O.E.; W.J. PARTON; L.A. JOYCE and W.K. LAUENROTH. 1988. Primary production of the Central Grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-45.
- -SALAZAR LEA PLAZA, J.C. y G. MOSCATELLI. 1989. Mapa de suelos de la Pcia. de Buenos Aires. SAGyP INTA. Buenos Aires. 525 p.
- -SHMIDA, A. and M. WILSON. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- -SIERRA, E.M.; R.H. HURTADO y L. SPESCHA. 2001. Corrimiento de las isoyetas anuales medias decenales en la Región Pampeana 1941-1990. *Revista Argentina de Agrometeorología* 1: 95-99.
- -SIERRA, E.M. y E.R. MONTECINOS. 1990. Cronología de inundaciones y sequías en la Depresión del Salado. *Revista de la Facultad de Agronomía de Buenos Aires* 11: 35-45.
- -TER BRAAK, C.F.J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- -TRICART, J.L.F. 1973. Geomorfología de la Pampa Deprimida. Buenos Aires. INTA. 202p.
- -URBAN, D.L.; R.V. O'NEILL and H.H.J. SHUGART. 1987. Landscape Ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *Bioscience* 37: 119-127.
- -VERVOORST, F.B. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. La Vegetación de la República Argentina, Serie Fitogeográfica N° 7. Buenos Aires INTA. 259 p.
- -WALTER, H. 1967. Das Pampaproblem in Vergleichend Okologischer Betrachtung und seine Losung. *Erdkunde* 21: 181-203.