

2

TRABAJOS CIENTÍFICOS

DIVERSIDAD Y PRODUCCIÓN PRIMARIA DE UN PASTIZAL INUNDABLE NO PASTOREADO EN LA ESTEPA PAMPEANA (ARGENTINA CENTRAL).

M. MENGHI*², N. MONTANI¹, N. MONACO¹, M. HERRERA² Y M. ROSA¹

¹Ecología Vegetal Aplicada. Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad Nacional de Río Cuarto. 5800 Río Cuarto. Córdoba (Argentina). ²Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables. Facultad de Ciencias Ex. F. y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Av. V. Sarfield 299. 5000 Córdoba (Argentina). *CONICET.

Correo-e: mmenghi@gtwing.efn.uncor.edu.ar.

RESUMEN

Se describe y analiza la estructura y producción de fitomasa aérea de un pastizal de *Distichlis spicata*, sin pastoreo por 15 años. Desde 1995 a 1997 se efectuaron censos y cosechas mensuales de fitomasa aérea en 10 parcelas de 0,25 m² distribuidas al azar. La abundancia actual de especies halófilas obligadas y resistentes a la salinidad, que difieren en la forma de crecimiento y estrategia de vida, serían el resultado de complejas interacciones entre factores físicos y la ausencia de pastoreo. La influencia de factores estresantes, como los ciclos de inundación-sequía y la salinidad, es destacada por el predominio de pocas especies perennes tolerantes a la salinidad, y por la presencia de fluctuaciones intra-anales en la diversidad y producción de fitomasa. Esas fluctuaciones ocurrieron alrededor de valores crecientes en los promedios anuales de fitomasa aérea seca y en el mantillo, y decrecientes de la productividad primaria neta de la fitomasa verde. Mientras que los valores de diversidad y fitomasa son similares a los encontrados en otros pastizales naturales no pastoreados por períodos prolongados, la producción primaria neta anual resultó inferior en un 40% a la predicha para pastizales naturales de zonas subhúmedas. A partir del estado actual del pastizal, se deduce que la inundación temporaria limitó la riqueza potencial del área y la tasa de crecimiento de la vegetación, y que a largo plazo, las modificaciones ocasionadas por las fluctuaciones intra-anales asociadas a ese proceso físico, resultan enmascaradas por incrementos en la fitomasa aérea y disminución en la diversidad promovidos, en mayor medida, por la ausencia de pastoreo.

Palabras clave: Inundación, salinidad, exclusión.

INTRODUCCIÓN

El estrés ambiental, la dominancia y el disturbio son procesos destacados por distintos autores (Grime, 1979; Huston, 1979; Day *et al.*, 1988) como reguladores de la diversidad y producción de comunidades vegetales. Por otra parte se destaca el valor de esos atributos de la vegetación como indicadores de sustentabilidad de pastizales naturales (Risser, 1995), y la necesidad de mediciones específicas en el terreno para definir los rangos deseables en cada caso.

La relación entre la riqueza de especies y la fitomasa aérea fue discutida y analizada en una amplia variedad de ambientes, y los humedales están entre los que más atención recibieron en ese sentido (Gough *et al.*, 1994). Numerosos autores, de acuerdo con el modelo de Grime (1979), destacan la importancia de factores físicos en la regulación de la diversidad a través del control de la expresión de la dominancia y afectando la riqueza potencial; otros, a partir de estudios realizados en zonas inundables, resaltan a la biomasa como factor principal. La idea generalizada de que en condiciones ambientales extremas tanto la diversidad como fitomasa son reducidas, es discutible en zonas salinas e inundables, en donde ambas características varían en estrecha correspondencia con gradientes hidro-topográficos, y es común observar comunidades vegetales de pocas especies que toleran aquellos factores ecológicos, y producen gran cantidad de fitomasa aérea (García *et al.*, 1993; Menghi y Herrera, 1995a; Montani *et al.*, 1997).

Por otra parte los estudios centrados en el análisis del pastoreo como factor regulador, destacan la relación del mismo con la presencia de exóticas, con cambios en la riqueza de especies, en la forma de crecimiento, en la concentración y calidad de la biomasa aérea, en la distribución de nutrientes en el cuerpo de la planta (Bakker y Ruyter, 1981; Bakker, 1985; Sala *et al.*, 1986; Facelli *et al.*, 1987; Facelli *et al.*, 1988). En general, la ausencia de pastoreo por períodos prolongados promovió el predominio de poáceas, de pocas especies perennes de tamaño grande, la acumulación de fitomasa aérea seca y muerta de bajo valor nutritivo.

La posibilidad de regulación de la estructura y funcionamiento de la vegetación de humedales por medio del pastoreo, parece estar inversamente relacionada al grado de influencia de la salinidad e inundación. Se ha observado que la salinidad, las fases húmeda y seca, y su transición componen un gradiente ambiental espacial y temporal oportunamente utilizado por distintas especies de crecimiento lento (Menghi y Herrera, 1995a). Ese reemplazo florístico y la descomposición y producción de fitomasa asociados a los ciclos de inundación-sequía tuvieron un efecto rejuvenecedor en la vegetación constante a lo largo de 9 años de observaciones, que destaca a la inundación como proceso regulador (Menghi y Herrera, 1998). Interesa analizar en el área

características estructurales y funcionales de un pastizal temporariamente inundable sin pastoreo por un período prolongado.

En el presente trabajo se analiza un pastizal de *Distichlis spicata*, con los siguientes objetivos: 1) describir y analizar la composición florística, los grupos funcionales predominantes y la producción de fitomasa; 2) contrastar estos resultados con la respuesta de otros pastizales sin pastoreo por períodos prolongados; 3) discutir sobre los procesos predominantes en la regulación de la estructura y funcionamiento del pastizal.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio está situada al SE de la provincia de Córdoba (Argentina central) entre 33°00' - 33°20' S y 63°30' - 64°00' W (Fig.1), en la pampa arenosa (Jarsum, 1993). El paisaje rural actual comprende terrenos planos relativamente elevados bajo uso agrícola generalizado, y aproximadamente 12.000 ha de zonas deprimidas con lagunas o anegamientos temporarios (Fig. 1B), de las cuales 7000 ha tienen complejos de suelos hidromórficos afectados por salinidad y alcalinidad sódica, drenaje impedido y la freática fluctuando próxima a la superficie. La vegetación nativa asociada a esas depresiones se presenta como islas de extensión variable, inmersas en el mar de cultivos que las circundan, y son parte del remanente de la estepa pampeana (Soriano *et al.*, 1992) con mayor cobertura en la provincia (Luti *et al.*, 1979).

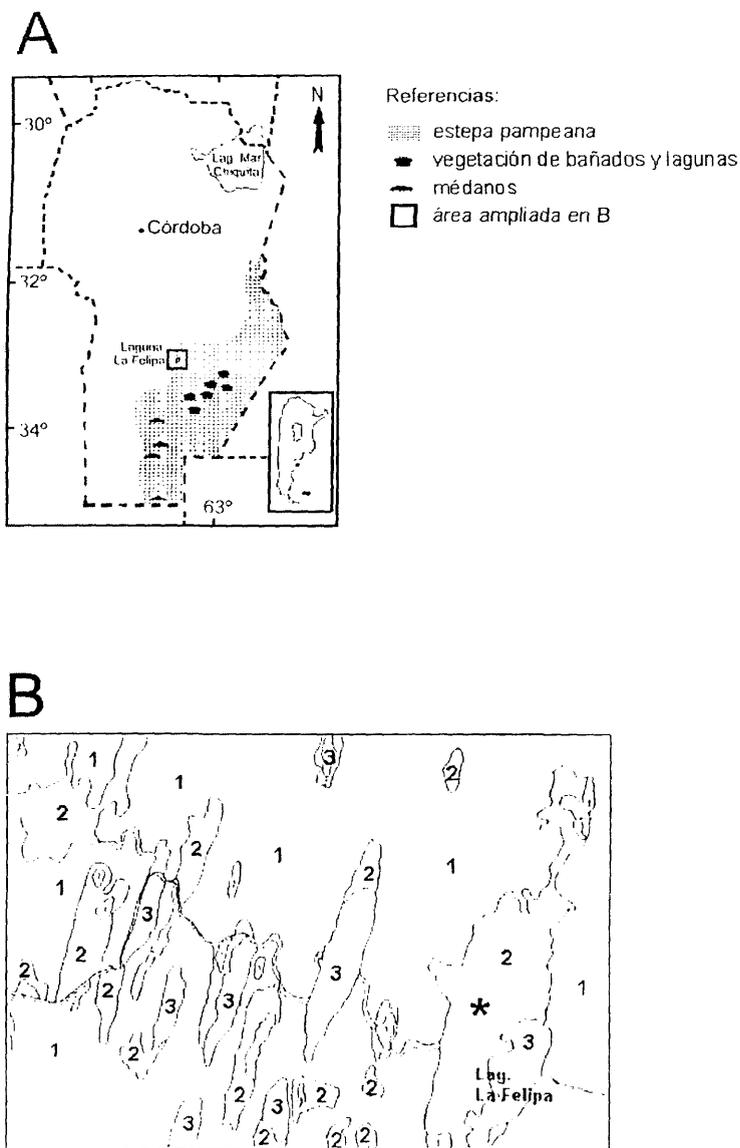


FIGURA 1

A) Área potencial de la estepa pampeana en la provincia de Córdoba (Luti *et al.*, 1979) y localización del área de estudio. **B)** Relieves predominantes: 1 zona plana alta, 2 zona intermedia, temporariamente inundable; 3 zona baja con lagunas permanentes. * Sitio de observaciones.

*A) Potential area of pampas steppe at Córdoba province (Luti *et al.*, 1979) and study area localization. B) Predominant relief: 1 high plain; 2 intermediate zone, temporarily flooded; 3 lowland, with permanent lagoons. * Observations site.*

La vegetación del área en estudio presenta variaciones espaciales en la fisonomía, en la diversidad florística, en la fitomasa aérea y calidad forrajera en estrecha correspondencia con la topografía (Montani *et al.*, 1997; Menghi *et al.*, 1998). Las comunidades dominadas por *D. spicata* cubren extensas superficies en posiciones topográficas bajas e intermedias con variaciones locales en el elenco de acompañantes; las mismas son utilizadas en distintas épocas del año, con cargas animales altas por períodos breves.

La actividad ganadera se apoya en la diversidad topográfica del paisaje, y su sustentabilidad requiere del manejo apropiado e integrado del cultivo de especies forrajeras y del pastizal natural inundable. Con frecuencia se propone desecar los bajos con el fin de incrementar la producción agrícola, sin conocer el valor del recurso vegetal nativo, ni el costo ecológico y económico de su reemplazo.

La precipitación media anual es de 780 mm, ocurre en verano y otoño; la temperatura media del mes más cálido (enero) es de 24,9 °C y la del mes más frío (julio) 9,6 °C.

La inundación es ocasionada tanto por afloramiento de la freática como por drenaje impedido del agua pluvial. El proceso es lento y gradual, el agua llega a escurrir por períodos breves, derriba y sumerge material en pie, facilitando así su desintegración y descomposición. Comienza generalmente en verano y se extiende en el otoño, con variaciones espaciales e interanuales en la fecha de inicio, en la profundidad y duración. En las posiciones topográficas intermedias es breve y somera, y con la evaporación del agua se saliniza la superficie.

Las mediciones se realizaron en la Reserva Natural de Fauna "Laguna La Felipa" (Ucacha, Dpto. J. Celman) en un área de la que se tienen referencias precisas de la ausencia de pastoreo por 15 años. El sitio muestreado está localizado en el sector medio del gradiente hidro-topográfico entre la periferia de la depresión y el espejo de agua de la laguna La Felipa (Fig. 1B), en un pastizal de *D. spicata*. Durante el período de estudio el sitio presentó un pH de 8,2, y la salinidad varió entre 7,24 y 2,08 mS/cm entre el invierno y verano respectivamente.

Relevamiento florístico y cosecha de biomasa

Durante dos períodos anuales consecutivos comprendidos entre los meses de agosto de 1995 y 1997, se analizó la composición florística sensu Braun-Blanquet (Ellenberg y Mueller-Dumbois, 1974), se registró la fenología, la altura de las especies, y se cosechó la fitomasa aérea en pie y el mantillo. De acuerdo con estudios previos y con recursos disponibles, se efectuaron mediciones en 10 parcelas de 0,25 m² distribuidas al azar, con lapsos variables entre 20 y 50 días.

Procesamiento de datos

Análisis florístico

Se analizó una matriz de 27 especies x 100 observaciones (10 parcelas x 10 censos) correspondiente a todos los censos efectuados durante el período 1995/96. Para analizar la diversidad florística se consideró el total de especies censadas utilizando el centro de clase del rango de cobertura asignado como valor de importancia (p_i). Se calcularon la diversidad general $H' = - \sum (p_i \times \ln p_i)$; equitatividad $E = H' / \ln N$, y densidad $S = \text{No.spp} / 0,25 \text{ m}^2$ (Magurran, 1983).

Tras eliminar las especies con una frecuencia inferior al 5 % en el total de censos, se efectuó un análisis de clasificación (PCORD, Cluster) (Wildi y Orloci, 1990).

La comparación entre años se basó en censos de verano e invierno con picos de producción (Two sample analysis) (Statistical Graphics Co., 1986).

Grupos funcionales

Se analizó la composición florística considerando la longevidad (anual y perenne), el ciclo de crecimiento (invernal y estival), la tolerancia a la salinidad (Flowers *et al.*, 1977; Yeo, 1983), y las formas de vida (*sensu* Raunkiaer), y se calculó el porcentaje de cobertura representado por cada grupo.

Producción primaria aérea

La fitomasa en pie se clasificó en tres grupos: poáceas, ciperáceas-juncáceas, y dicotiledóneas. En cada grupo se separó la fitomasa verde (Fv) y seca (Fs), sin discriminar las partes senescentes de las muertas. Toda la fitomasa aérea se secó en estufa a 70° C hasta peso constante.

Se calcularon los promedios anuales de la fitomasa aérea total de la comunidad (Ft), en pie (verde y seco), en el mantillo, y por grupo botánico mencionado, se representó la variación temporal intra e interanual en la producción, y se comparó la producción de fitomasa aérea de los dos años (Two sample analysis) (Statistical Graphics Co. 1986).

Se consideró que la cantidad de Fv proporciona el dato más confiable de la producción del período en análisis, por tanto el cálculo de la productividad primaria neta (PPN) diaria se basó en sus incrementos ($\Delta Fv / \Delta t$), y la PPN anual en la sumatoria de los mismos (Singh *et al.*, 1975; Singh y Yadava, 1974). La tasa de crecimiento relativo (TCR) resultó del cociente $PPNFv / Fv$.

RESULTADOS

Diversidad: aspectos estructurales y funcionales

El pastizal presenta un estrato vegetal cerrado de 40 cm. de altura aproximadamente, compuesto en su mayor parte por especies de crecimiento rastrero (*D. spicata*, *Muhlebergia asperifolia*), y matas dispersas de especies macollantes de 60 a 90 cm de altura (*Poa ligularis*, *Hordeum stenostachys* y *Juncus acutus*).

Se registraron 27 especies, nativas la mayoría (Anexo 1). Las poáceas constituyen el 92% de la cobertura; las ciperáceas y juncáceas el 5,6%, y las dicotiledóneas el 2%. Predominan especies perennes (84%) y entre éstas las geófitas (55%); las hemicriptófitas representan el 26% y las caméfitas el 3%. El 62% de la cobertura corresponde a especies estivales, y las halófitas obligadas representan el 60%.

Se registró un promedio anual de 3,2 spp/0,25 m², y una diversidad (H') media de 0,768 bits. El valor de H' mas bajo (0,668) se detectó en el invierno, y el más alto (1,082) en el verano. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre años, ni en la diversidad de la comunidad, ni en la abundancia de las especies mas frecuentes correspondientes a las fechas con picos de producción invernal y estival (Tabla 1).

TABLA 1
Variación estacional y anual en la diversidad del pastizal
Seasonal and annual variation in grassland diversity

Componentes de la diversidad	Invierno		verano	
	1996	1997	1996	1997
Riqueza de especies	8	8	11	9
Densidad especies /0,25 m ²	3,4	2,6	4,2	3,7
Equitatividad	0,694	0,671	0,734	0,814
Diversidad general H'	0,872	0,668	1,083	1,024
Especies más frecuentes (% cobertura)	Disspi (32); Muhasp (23); Poalig (17,5)	Disspi (27); Muhasp (20); Poalig (8,25)	Poalig (28); Muhasp (24,5); Disspi (20,63)	Disspi (28); Poalig (21,3); Muhasp (4)

Referencia: ver abreviatura en el Anexo 1.

Reference: see abbreviations in Annex 1.

Entre las especies con frecuencia igual o superior al 5% (Tabla 2) hay diferencias en el hábito de crecimiento, en la estrategia de vida, en la tolerancia a la salinidad, en el ciclo y en la digestibilidad de bovinos (*Menghi et al.*, 1998). El análisis multivariado (Fig. 2) destaca un grupo de especies con altos porcentajes de cobertura y frecuencia (*D. spicata*, *M. asperifolia*, *J. acutus*, *P. ligularis*), y dos grupos de especies menos abundantes que difieren en su tolerancia a la salinidad. Exceptuando a *Lamium amplexicaule*, las halófitas obligadas *Chloris halophila*, *Salicornia ambigua*, *D.*

laxifolia, y *Aster squamatus* presentaron mayor cobertura y frecuencia que las resistentes a la salinidad: *Carduus pycnocephalus*, *Gamochaeta af. filaginea*, *Baccharis pingraea*, *Setaria geniculata*.

TABLA 2

Abundancia y características funcionales de especies con frecuencia igual o superior al 5%*Abundance and functional characteristics of plant species present with a frequency of or over 5 %*

Especie	Frecuencia %	Cobertura %	Longevidad	Ciclo	Salinidad	Bioforma
1 Disspi*	90	45	P	E	T	G
2 Muhasp	33	40	P	E	T	G
3 Junacu*	20	36	P	I	R	G
4 Poalig*	58	23	P	I	R	H
5 Chlhal*	5	25	P	E	T	H
6 Salam*	6	34	P	E	T	H
7 Astsqu*	34	20	A	E	T	Ter
8 Lamamp	9	28	A	E	R	Ter
9 Dislax	9	34	P	E	T	G
10 Carpic	6	13	A	E	T	Ter
11 Gamfil	6	9	P	E	R	G
12 Setgen*	10	7	P	E	R	H
13 Bacpin	6	11	P	E	R	G

Referencias:

Las especies están ordenadas de acuerdo al dendrograma (Fig. 3); véase la abreviatura en el Anexo 1. *Consumida. Longevidad: P perenne, A anual. Ciclo: E estival; I invernal. Salinidad: T tolerante; R resistente. Bioforma: Ter terófito; G geófito; H hemicriptófito.

References

The species are ordered according to dendrogram (Fig. 3); see abbreviations in Annex 1.

* Consumed. Longevity: P perennial; A annual. Cycle: E estival; I wintry. Salinity: T tolerant; R resistant. Lyfe form: Ter terophyte; G geophyte; H hemicriptophyte.

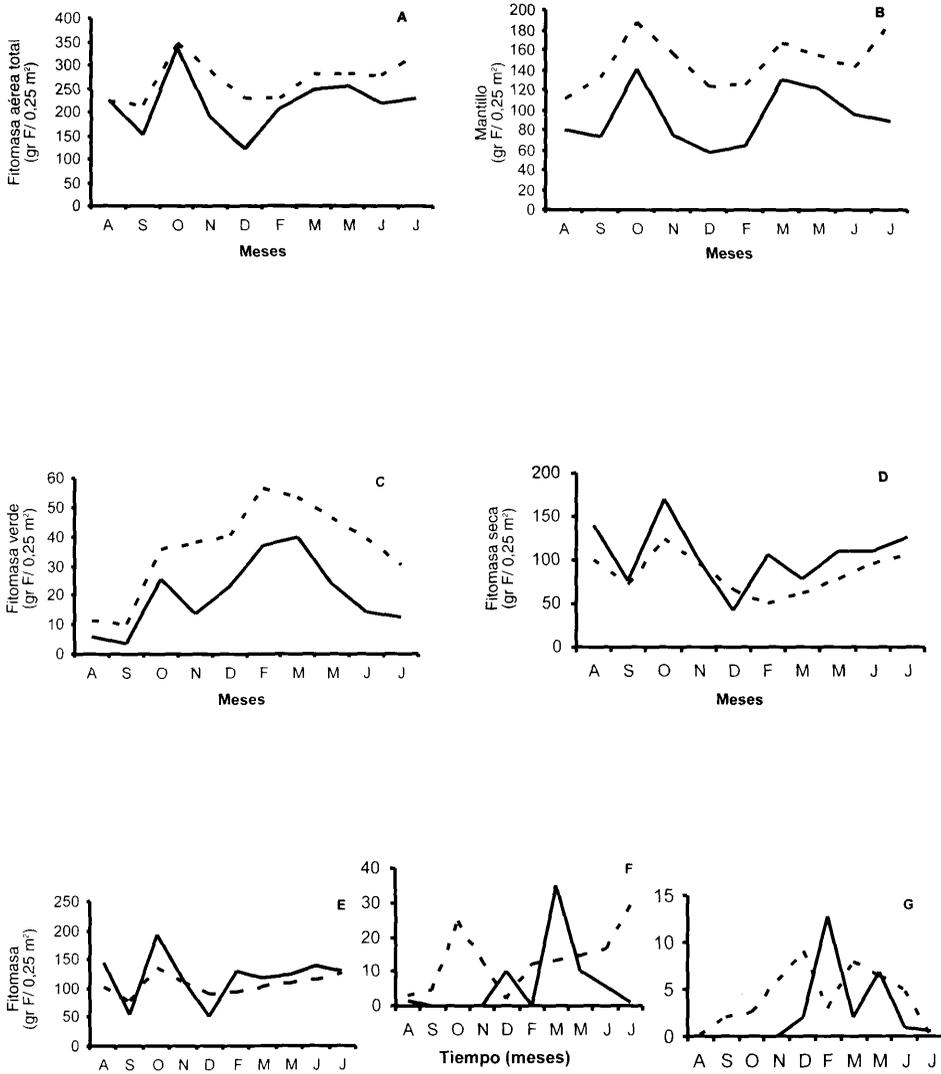


FIGURA 2

Variación intra e interanual en la producción de fitomasa aérea total (A), en el mantillo (B), en pie verde (C) y seca (D), y en los grupos botánicos: poáceas (E), juncáceas y ciperáceas (F) y dicotiledóneas (G). Periodos 1995/96 y 1996/97

Intra and inter-annual variation in total phytomass production (A), litter (B); green (C) and dry (D) standing crop, and in botanical groups: Poaceae (E); Ciperaceae and Juncaceae (F) and Dicotyledoneae (G) Periods 1995/96 and 1996/97

Producción primaria: cantidad y variación temporal

La variación temporal en la Ft mostró un patrón bimodal, con pulsos productivos máximos desfasados entre las poáceas (primaveral), dicotiledóneas (estival) y ciperáceas-juncáceas (otoñal) (Fig.3). Los dos grupos últimos tuvieron una actividad vegetativa breve e intensa con diferencias interanuales en la fecha de mayor producción; la actividad de las poáceas fue más prolongada, con un período sostenido y menos intenso en verano y otoño, y con picos de productividad en invierno (agosto) y primavera (octubre). Durante el invierno y comienzo de la primavera, período frío y seco, la cantidad de Fv fue escasa, incrementaron la Fs y el M, y aún con la actividad de poáceas invernales, el balance en la PPN de la comunidad resultó negativo. En verano y otoño aumentaron el número de especies en producción y la tasa diaria de PPN de Fv. Las cantidades de Ft y Fv variaron desde 460 g/m² y 12 g/m² respectivamente a fines del invierno, hasta un máximo de 1428 g Ft/m² en la primavera, y 224 g Fv/m² en el verano. Considerando los dos años (Tabla 3) el promedio fue de 956,4 g Ft/m², de los cuales 493,80 g /m² (51%) están en pie en estado seco la mayor parte, y el resto (49,34%) en el mantillo. Tanto el M como la Fv aumentaron significativamente (p<0,05) el segundo año, aunque la última siempre representó un porcentaje bajo del total (entre el 9 y 13%), y tuvo alta variación espacial. Las poáceas aportaron el 93% de la fitomasa en pie, las dicotiledóneas el 2%, y las juncáceas-ciperáceas el 5%.

TABLA 3

Variación anual en la fitomasa aérea total (Ft), en pie (verde Fv, seca Fs) y en el mantillo (M). Se indican el número de observaciones (n), el promedio (x); la desviación standard (SD) y el coeficiente de variación (CV)

Annual variation in total aerial phytomass (Ft), standing crop (green Fv, dry Fs) and litter (M). The number of observations (n), the averages (x), the standard deviation (DS) and variation coefficient (CV) are indicated

Período	1995/96 n = 10			1996/97 n = 10			1995/97 n = 20		
	x	DS	CV %	X	DS	CV%	x	DS	CV%
Gr/0,25 m ²									
Ft	219,19	58,65	26	265,23	50,54	19	239,1	55,35	23
Fv *	19,95	12,26	61	36,36	17,20	47	27,72	14,79	45
Fs	106,23	35,67	33	82,61	27,46	33	95,73	32,34	33
M *	92,88	28,87	31	149,38	27,08	27	117,99	28,10	27

Referencia: *diferencia significativa entre años (p<0,05)

Reference: *significant difference among years (p<0.05)

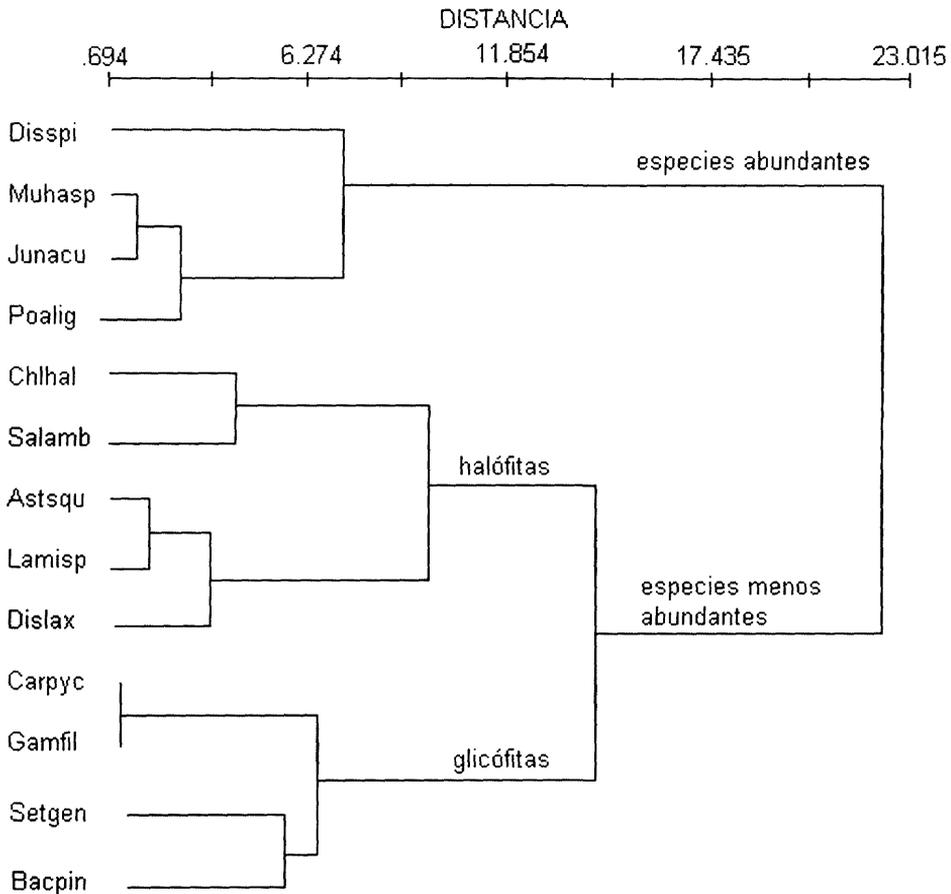


FIGURA 3

Principales grupos de especies detectados por el análisis de clasificación de acuerdo a la distancia euclídeana relativa y al vecino más lejano (encadenamiento 4,88%). Véanse las abreviaturas en Anexo 1

Main plant species groups detected by classification analysis, according to euclidean relative distance and furthest neighbour (chaining 4.88%). See abbreviations in Annex 1

El pastizal tuvo incrementos netos de Fv alrededor de 150 días entre septiembre y marzo (Tabla 4), y durante un lapso mayor el grupo de las poáceas (190 días). Con excepción de un período breve entre septiembre y octubre en el que la PPN fue superior a 30 kg /ha/día, predominaron valores de 2 a 7 kg/ha/día. Durante el segundo año aumentó la fitomasa aérea, pero la PPN diaria y la TCR fueron menores. La PPN anual de Fv disminuyó de 194,68 a 185,92 g /m²/año.

TABLA 4

Variación en la producción primaria neta (PPN; g/0,25 m²/día) y tasa de crecimiento relativo (TCR) de la fitomasa verde

Variation in net primary productivity (PPN; g /0.25m²/day) and relative growth rate (TCR) of green phytomass

Período	1995/96 (154 días)		1996/97 (168 días)	
	PPN	TCR	PPN	TCR
setiembre-octubre	0,96	0,28	0,77	0,077
octubre-diciembre	0,18	0,013	0,07	0,002
diciembre-febrero	0,27	0,011	0,23	0,004
febrero-marzo	0,11	0,004	-	-

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El estudio puso de manifiesto características estructurales y funcionales en la vegetación que resultan de la interacción compleja de factores físicos y de la falta de pastoreo.

Del análisis multivariado se deduce una estructura espacial de grano grueso definida por una matriz de especies con mayor cobertura y distribución amplia, y parches de composición florística variable y de especies menos abundantes. Aunque el control del medio físico es destacado por el predominio de halófitas obligadas (*D. spicata* y *M. asperifolia*) que se caracterizan por tener hábito rastrero, conservar estructuras y acumular reservas subterráneas (Rosa *et al.*, 1999), el ambiente es tolerado por especies glicófitas de buena calidad forrajera como *P. ligularis* y *H. stenostachys* (Menghi *et al.*, 1998), que son hemicriptófitas macollantes de mayor estatura. Estudios en marcha de los autores, ponen de manifiesto que *D. spicata* (estrés-tolerante) hace la contribución mas importante al crecimiento estival sostenido y lento de las poáceas, y las dos últimas especies mencionadas (estrategia competidora) a los pulsos de producción invierno-primaverales.

El efecto de la inundación temporaria puede ser apreciado a dos escalas temporales. Cada año se registraron fluctuaciones en la diversidad general y producción primaria coincidentes con ciclos de inundación-sequía y con variaciones climáticas estacionales. Los incrementos en ambos atributos se produjeron en el período estivo-otoñal, cuando la humedad y temperatura son mayores, y se produce liberación de recursos (nutrientes, espacio, luz) tras la inundación, que son oportunamente utilizados por distintas especies de dicotiledóneas, ciperáceas y juncáceas.

Contrariamente a lo observado en otros humedales de la región central del país (Menghi y Herrera, 1998), el reemplazo de especies y la fluctuación observada en la diversidad y producción primaria se produjo alrededor de una cantidad creciente de

fitomasa aérea, en particular en los compartimentos seco y en el mantillo, y de valores decrecientes en la PPN. Se interpreta que la inundación no fue suficiente para revertir el proceso sucesional debido a la ausencia de pastoreo, y que el estrés causado por la inmersión y/o salinidad, solo afectó la velocidad del proceso productivo.

Los promedios anuales en la diversidad, cantidad y tasa de producción de la fitomasa aérea, parecen reflejar mejor el resultado de muchos años de interacción de la inundación temporaria con la ausencia de pastoreo. El valor de la diversidad general (H') es semejante al encontrado en algunos pastizales naturales no pastoreados (Facelli *et al.*, 1987; Risser, 1995), y resultó inferior que en otros casos (Sala *et al.*, 1986; Pucheta, 1995), posiblemente por la menor riqueza potencial del área estudiada. El valor de fitomasa aérea total, por su parte, cae dentro del rango citado para pastizales de climas subhúmedos, pero la PPN aérea anual fue inferior en un 40% a la predicha por distintos modelos globales a partir de variables climáticas (Lieth, 1980; Milchunas *et al.*, 1988; Sala *et al.*, 1988; Milchunas y Lauenroth, 1993) y la fertilidad de suelo (Gomez y Gallopín, 1995). Aunque se encontró una buena relación entre la producción de Fv de este pastizal y algunas variables meteorológicas (Menghi *et al.*, 1998), la dinámica de la productividad del pastizal estaría ligada a interacciones mas complejas.

A partir del estado actual, se concluye que el efecto regulador de la inundación en este pastizal fue secundario, y que a largo plazo sólo impuso un ritmo más lento al proceso productivo. Por la arquitectura del follaje y por las diferencias morfológicas y funcionales entre las especies más abundantes, el pastizal sería modificable con pastoreo, de acuerdo con el modelo propuesto para clima subhúmedo (Milchunas *et al.*, 1983). Se supone que la acción reguladora de la inundación en el área, se acentuaría en presencia de pastoreo, aún moderado, por un efecto sinérgico negativo de ambos disturbios sobre especies glicófitas, menos tolerantes a la salinidad e inundación, que son preferidas por los animales.

AGRADECIMIENTOS

El estudio se realizó con fondos SECyT-UNRC (Sub. No. 300/95 y 96), CONICOR (Sub. No. 1211/95), y CONICET (PEI/97).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKKER, J. P., 1985. The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio*, **62**, 391-398.
- BAKKER, J. P.; RUYTER, J. C., 1981. Effects of five years of grazing on a salt-marsh vegetation. *Vegetatio*, **44**, 81-100.
- CABRERA, A. L.; ZARDINI, E. M. 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME S.A.C.I. Buenos Aires (Argentina).
- CABRERA, A. L., 1967. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. INTA. Buenos Aires (Argentina).
- DAY, R.; KEDDY, P.; MCNEILL, J., 1988. Fertility and disturbance gradients: a summary model for riverine marsh vegetation. *Ecology*, **69** (4), 1044-1054.
- ELLENBERG, H.; MUELLER-DUMBOIS., D., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley and Sons, Nueva York (EEUU).
- FLOWERS, T. J.; TROKE, P. F.; YEO, A. R., 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **28**, 89-121.
- FACELLI, J.; D'ANGELA, E.; LEON, R., 1987. Diversity changes during pioneer stages in a subhumid pampean grassland succession. *Am. Midl. Nat.*, **117**, 17-24.
- FACELLI, M.; LEON, R.; DEREGIBUS, A., 1988. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the flooding pampa, Argentina. *Am. Midl. Nat.*, **121**, 125-133.
- GARCIA, L. V.; MARAÑÓN, T.; MORENO, A.; CLEMENTE, L., 1993. Above-ground biomass and species richness in a mediterranean salt marsh. *J. Veg. Sci.*, **4**, 417-424.
- GOMEZ, I.; GALLOPÍN, G., 1995. Oferta ecológica en la América Latina: productividad y producción de los grandes ecosistemas terrestres. En: *El futuro ecológico de un continente. Una visión prospectiva de la América Latina*, 445-496. G. GALLOPÍN (Comp.). Fondo de Cultura Económica. México.
- GOUGH, L.; GRACE, J.; K. TAYLOR, K., 1994. The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables. *Oikos*, **70**, 271-279.
- GRIME, J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester. Wiley and Sons, 222 pp. Londres (Reino Unido).
- HUSTON, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, **113** (1), 81-101.
- JARSUN, B. (Coord.), 1993. *Carta de Suelos de la República Argentina*. Plan Mapa de Suelos. Hoja 3363-20 Uacha. INTA-Ministerio de Agricultura, Ganadería y Recursos Naturales. 72 pp. Córdoba (Argentina).
- LIETH, H., 1980. Productividad primaria en los ecosistemas: análisis comparado de modelos globales. En: *Conceptos unificadores de la Ecología*, 85-110. Ed. W. H. VAN DOBBEN, R.H. LOWE, MC CONNELL. Blume Ecología. Barcelona (España).
- LUTI, R.; SOLÍS, A.; GALERA, M.; FERREYRA, N.; NORES, M.; BERZAL, M.; HERRERA, M.; BARRERA, J. C., 1979. Vegetación. En: *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*, 297-368. Eds. J.B. VÁZQUEZ, R. MIATELLO, M. ROQUE. Boldt. Buenos Aires (Argentina).
- MAGURRAN, A., 1983. *Ecological diversity and its measurement*. Chapman and Hall, 179 pp. Londres (Reino Unido).
- MENGI, M.; HERRERA, M., 1995a. Biomass and diversity relationships in inland wetlands. *IAVS Symposium. Abstracts*, 54. Houston. Texas (EEUU).
- MENGI, M.; HERRERA, M., 1995b. Major vegetational trends in the Mar Chiquita wetlands (Argentina). *Coenosis*, **10**, 1-10. Gorizia, (Italia).

- MENGGI, M.; HERRERA, M., 1996. Relaciones vegetación ambiente en el valle de inundación del río Dulce. En: *Biodiversidad de pastizales y sabanas*, 57-72. Ed. G. SARMIENTO. Mérida (Venezuela).
- MENGGI, M.; HERRERA, M., 1998. Un modelo de estados y transiciones para comunidades herbáceas del valle de inundación del Río Dulce (Córdoba, Argentina). *Ecotrópicos*, **11** (2), 1-10
- MENGGI, M.; SEILER, R.; MONTANI, N.; MONACO, N., 1998. Productividad primaria en áreas inundables de Córdoba en relación con la variabilidad climática inter-anual. *Rev. Arg. Prod. Anim.* **18** (1), 179.
- MENGGI, M.; MONTANI, N.; MONACO, N.; HERRERA, M.; CUFRE, G., 1998. Diversity, primary productivity and forage quality of a flooding grassland. En: Ed. E. SJORGREN *et al.*. *Studies in plant ecology*, **23**, 100. Uppsala (Suecia).
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O.; LAUENROTH, W. K., 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.*, **132**(1), 87-106.
- MILCHUNAS, D. G.; LAUENROTH, W. K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol. Monogr.*, **63** (4), 327-365.
- MONTANI, N.; MONACO, N.; RASPO, C.; HERRERA, M.; MENGGI, M., 1997. Características estructurales de pastizales naturales de la pampa ondulada (S Córdoba). *Resúmenes*, **90**. AAE. Buenos Aires (Argentina).
- PARODI, L., 1959. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. ACME, Buenos Aires (Argentina).
- PUCHETA, E., 1995. *Efectos del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de un pastizal natural de montaña del centro de Argentina*. Tesis doctoral. 112 pp. UNC. Córdoba (Argentina).
- RISSE, P., 1995. Indicators of grassland sustainability: A first approximation. En: *Defining and measuring sustainability*, 309-319. Ed. M. MUNASINGHE; W. SHEARER. UNU Press.
- ROSA, M.; MONACO, N.; MONTANI, N.; MENGGI, M., 1999. Biomasa subterránea de un pastizal de *D. spicata* en relación a dos historias de uso. *Resúmenes*, AAE, Tucumán.
- SALA, O. E.; PARTON, W. J.; JOYCE, L. A.; LAUENROTH, W. K., 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, **69** (1), 40-45.
- SORIANO, A., 1992. Río de La Plata grasslands. En: *Ecosystems of the world. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*, 367-407. Ed. R. T. COUPLAND. Elsevier. New York (EEUU).
- SINGH, J. S.; YADAVA, P. S., 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecol. Monogr.*, **44**, 351-376.
- SINGH, J. S.; LAUENROTH, W. K.; STEINHORST, R. K., 1975. Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data. *Bot. Rev.*, **41**, 181-232.
- STATISTICAL GRAPHICS CO., 1986. *Statgraphics User's Guide*. Maryland (EEUU).
- WILDI, O.; ORLOCI, L., 1990. *Numerical exploration of community patterns*. SPB Academic Publishing, 124 pp. The Hague (Holanda).
- YEO, A. R., 1983. Salinity resistance: physiologies and prices. *Physiol. Plant.*, **58**, 214-222.

ANEXO I

Especies de plantas censadas en el pastizal estudiado en la estepa pampeana
 Plant species recorded in the studied pampas steppe grassland

Especie	Abreviatura
MONOCOTYLEDONEAE	
Cyperaceae	
<i>Cyperus corimbosus</i> Rottb	
<i>Scirpus americanus</i> Pers.	
Juncaceae	
<i>Juncus acutus</i> L.	Junacu
Poaceae	
<i>Chloris halophila</i> Parodi	Chlhal
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Disspi
<i>Distichlis laxifolia</i> Hackel.	Dislax
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertner.	
<i>Hordeum stenostachys</i> Godr.	
<i>Muhlenbergia asperifolia</i> (Nees et Mey.) Parodi	Muhasp
<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	
<i>Poa ligularis</i> Nees.	Poalig
<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.	Setgen
<i>Agropyron elongatum</i> (Host.) Beauv.	
DICOTYLEDONEAE	
Asteraceae	
<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.	Astsqu
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	
<i>Baccharis juncea</i> (Lehm.) Desf.	
<i>Baccharis pingraea</i> D.C.	Bacpin
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	Carpyc
<i>Gamochoaeta af. filaginea</i> (D.C.) Cabr.	Gamfil
<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabr.	
Brassicaceae	
<i>Descurainia argentina</i> O.E. Schulz	
<i>Brassica oleraceae</i> L.	
Chenopodiaceae	
<i>Salicornia ambigua</i> Mich.	Salamb
Euphorbiaceae	
<i>Euphorbia serpens</i> H.B.K.	
Fabaceae	
<i>Medicago lupulina</i> L.	
Lamiaceae	
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	Lamamp

rencia: la nomenclatura sigue a Cabrera, A. L. y E. M. Zardini (1978); Cabrera (1967) y Parodi (1959).

DIVERSITY AND PRIMARY PRODUCTIVITY OF AN UNGRAZED, INUNDATED GRASSLAND IN THE CENTRAL ARGENTINE PAMPAS STEPPE

SUMMARY

The structure and phytomass production of a *Distichlis spicata* grassland, ungrazed for 15 years, were analysed. Surveys and aerial biomass harvests in ten randomly distributed quadrats (0.25 m²) were carried out every month from 1995 to 1997. The abundance of halophyllous and glicophyllous salt resistant plant species, which differ in growth form and life strategy, suggests complex interactions among physical factors and lack of grazing. The influence of stress factors, like wet-dry cycles and salinity, is pointed out by both the predominance of few salt-tolerant, perennial species and by intra-annual fluctuations in diversity and primary production values. These fluctuations occurred around increasing annual averages in dry phytomass and litter, and decreasing net primary productivity of green phytomass. While diversity and aerial phytomass values are similar to those referred for other grasslands undisturbed for long periods, the detected annual net primary productivity is 40 % under the predicted value for sub-humid grasslands. Present results suggest that temporary flooding limited the potential richness and productive growth rate of grassland, but over the years, the changes promoted by annual fluctuations, seem to be masked by increasing aerial phytomass and decreasing diversity, mainly related to the absence of grazing.

Key words: Flooding, salinity, exclosure.
