

RELACION ENTRE LA DIVERSIDAD Y BIOMASA EN COMUNIDADES HERBÁCEAS DEL VALLE DE INUNDACIÓN DEL RIO DULCE (ARGENTINA CENTRAL). IMPORTANCIA PARA SU MANEJO

M. MENGHI, R. Del SUELDO Y H. CARELLI

Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad

Nacional de Córdoba. CONICET.

Av. Velez Sarsfield 299. 5000 Córdoba (Argentina)

e-mail: mmenghi@com.uncor.ar

RESUMEN

Se analizan seis comunidades higro-halófilas de interés forrajero comunes en el área de estudio. La mayor parte de la cobertura vegetal corresponde a pastos hemicriptófitos y geófitos suculentos perennes. Numerosas hierbas anuales de pequeño tamaño y variada morfología contribuyen más a la diversidad que a la cobertura y biomasa. Se registraron 40 especies en total; los valores extremos de diversidad general (0,259 y 0,855 bits) coincidieron inversamente con los de biomasa (471,78 y 102,9 g de peso seco/0,25 m², respectivamente); la tendencia no fue clara en valores intermedios de biomasa (145,95 a 285,4 g de peso seco/0,25 m²). El mejor ajuste de los modelos de regresión biomasa-diversidad se obtuvo con valores de densidad de especies derivado de modelos lineales en la mayoría de los casos. La relación fue débil y estadísticamente significativa ($r = -0,41$; $r^2 = 16,9\%$; $p < 0,0001$) entre comunidades ($n=79$) y para cuatro de las comunidades analizadas ($p < 0,05$) (juncal de *Scirpus*, pajonal de *Spartina* y praderas de *Distichlis-Cynodon* y *Distichlis-Salicornia*); la relación no fue significativa en el total de *Typha* y fue inexistente en la pradera de *Salicornia*. Según el tipo de comunidad, entre 13 y 45% de la variabilidad de la diversidad fue explicada por la biomasa. Los resultados sugieren interacciones abióticas-bióticas complejas directamente relacionadas al disturbio de la inundación en todos los casos. La biomasa sería secundaria como factor de manejo en el área.

Palabras clave: Humedal, vegetación herbácea, factores reguladores.

INTRODUCCIÓN

Con fines de uso sustentable de pastizales naturales se ha destacado el valor indicador de parámetros como la diversidad y biomasa, así como la importancia práctica de disponer de registros locales en distintos ambientes a fin de definir rangos de variación deseables que orienten el manejo del recurso en cada sitio en particular (Risser, 1995). Sin embargo, esos parámetros de la comunidad podrían permanecer inalterados junto a cambios cualitativos que impliquen un reemplazo florístico entre especies que difieren en el valor nutritivo y palatabilidad, por ejemplo, y tienen ciclo y tasa de crecimiento similares. Por tanto, con fines de sustentabilidad se requiere conocer tanto el valor local de la diversidad y producción de la comunidad y sus factores reguladores, como el valor como recurso (forrajero, tóxico, refugio, ornamental, medicinal, protector del suelo, etc.) de las especies asociadas.

La bibliografía es profusa en resultados de estudios que analizan la relación entre la diversidad y producción de biomasa de pastizales naturales y con el estrés ambiental y el disturbio (Grime, 1979; Huston, 1979; Day *et al.*, 1988), con muchos ejemplos en humedales (entre otros, Bakker, 1985; Bakker y Ruyter, 1981; Dwayne *et al.*, 1989; Belsky, 1992; García *et al.*, 1993; Gough *et al.*, 1994; Grace *et al.*, 2000). Bajo el estrés ambiental producido por la inundación-salinidad dominante en ese tipo de ecosistemas los resultados indican la existencia de interacciones bióticas-abióticas complejas entre la diversidad y la biomasa vegetales con tendencias diversas en los resultados respecto a las predicciones de modelos generales sobre los factores reguladores. En algunos sitios se ha destacado la importancia generalizada de los factores físicos a través del control de la riqueza potencial y de la dominancia de especies; en otros la biomasa aérea explica la mayor parte de la diversidad presente y los procesos reguladores predominantes deberían buscarse en interacciones bióticas. Mientras que en los primeros casos aparece limitada la posibilidad de regulación de la producción vegetal a partir de actividades antrópicas, en los últimos la biomasa emerge como factor factible de manejo mediante diversos tratamientos (segado, fuego, pastoreo).

Las comunidades herbáceas del sistema de humedales del área en estudio proveen hábitats y alimento a una variada fauna silvestre terrestre y acuática y soportan la principal actividad ganadera de la región. Sin embargo, dentro de la llanura chaco-pampeana, predominantemente agrícola, estos ecosistemas son considerados adversos, subvalorados desde el punto productivo y están amenazados. Al mismo tiempo, sus recursos naturales y los factores que los regulan no son suficientemente conocidos.

Estudios previos en el área mostraron a escala regional que la composición florística, las formas de vida (*sensu* Raunkiaer) y las estrategias (*sensu* Grime) de las plantas varían

especialmente en estrecha correspondencia con factores físicos como la salinidad, ciclos de inundación-sequía, fluctuación del nivel de agua (Menghi y Herrera, 1995, 1996, 1998; del Sueldo, 1994). A escala más localizada, se ha observado en zonas bajo uso ganadero más intenso la presencia de comunidades con cobertura vegetal densa y alta de pocas especies perennes macollantes de crecimiento rápido; esa estructura sugiere que en esos ambientes la importancia reguladora de las interacciones bióticas podría ser mayor.

Tanto con fines científicos de interés general, como prácticos para el área de estudio en particular, se ha considerado de interés: 1) describir la vegetación herbácea en términos de diversidad y de producción primaria; 2) analizar su relación; 3) discutir los procesos ecológicos relacionados y la posibilidad de control antrópico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Está situada a 29° 30'-31° S y 62°-63° 45' W en el sector inferior de la cuenca endorreica del Río Dulce; la cuenca ocupa aproximadamente 30 000 km² dentro de la llanura Chaco-Pampeana y en su sector inferior comprende la depresión de Mar Chiquita y a la laguna del mismo nombre (Figura 1). La mencionada depresión es un área plana a 70 m.s.n.m. con suelo arcilloso y drenaje impedido; tiene aproximadamente 100 km de ancho (E-O), 130 km largo (N-S) y una pendiente regional de 9 m /100 km. Con el relieve y la hidrología varían localmente la conductividad (de 5 a 62 mmhos/cm), el sodio intercambiable (de 15 a 54%), el pH (de 7,9 a 8,5) y la materia orgánica (de 9 a 1,5%) del suelo (del Sueldo, 1994). El clima es semiárido y subtropical con lluvias estivales cuyo promedio anual aumenta desde el oeste (600 mm) al este (824 mm) de la depresión. La temperatura media anual es 20°C con los valores máximo (25°C) y mínimo (10°C) en enero y julio respectivamente.

La descarga en el área de flujos superficiales y subterráneos en interacción con el relieve y con el suelo dan origen a un mosaico de humedales ribereños caracterizados por planicies bajas temporalmente inundadas, lagunas transitorias («bañados») y permanentes («esteros») poco profundas. La inundación es un proceso natural en el área, lento, variable entre años en la fecha de comienzo, duración y profundidad; en promedio comienza a mediados del verano (enero) y dura hasta el final del otoño (abril-mayo). En la actualidad la inundación depende también de la regulación del flujo hídrico en el sector medio de la cuenca (diques de Los Quiroga y Río Hondo, canales y derivaciones secundarios).

Las condiciones físicas reinantes y el acceso difícil al área contribuyen para que la misma conserve, en general, un estado de alteración bajo comparado con el de la llanura agrícola circundante. Predominan elementos nativos florísticos y faunísticos de linaje chaqueño (Lewis *et al.*, 1990; Adámoli, 1999); la vegetación se caracteriza por un mosaico de comunidades terrestres e higróhalófilas emergentes en estado seminatural, con riqueza florística baja (Menghi y Herrera, 1995); la vida animal es variada y particularmente rica en aves (Canevari *et al.*, 1998). Desde 1991 esta zona fue incluida como un Sitio Hemisférico de la Red de Reservas de Aves Playeras del Hemisferio Occidental (NGO Wetlands International) y en 1994 fue declarada «Reserva Provincial de Uso Múltiple» por el Gobierno provincial. Recientemente (2002) fue declarada Sitio Ramsar.

El pastoreo (vacuno, equino, ovino) y el fuego son las principales fuentes de disturbio humano directo sobre la vegetación. El pastoreo extensivo es una práctica generalizada, más intensa en las márgenes del Río Dulce y de las lagunas. El uso del fuego es más localizado, se practican quemas hasta dos veces en el año para mejorar la palatabilidad de *Spartina argentinensis* y para controlar el avance de arbustos en el pastizal.

Sitios de muestreo

Se seleccionaron 6 tipos de comunidades herbáceas comunes en la planicie inundable (Menghi y Herrera 1995). Durante la estación de crecimiento de 1997-98, desde setiembre hasta el pico de producción de biomasa en diciembre, se realizaron inventarios florísticos mensuales en 159 cuadrados de 50 cm x 50 cm. Se distribuyeron al azar entre 9 y 30 parcelas en cada uno de los 5 sitios planos (1,3,4,5,6) y siguiendo el gradiente hidro-topográfico de la depresión en el sitio 2 (Figura 1B); en todos los casos se evitaron áreas sobrepastoreadas y/o recientemente quemadas. Se registraron las especies vasculares presentes, su cobertura-abundancia (*sensu* Braun Blanquet), altura y forma de vida (*sensu* Raunkiaer) (Mueller-Dombois y ElleMBERG, 1974). La biomasa aérea de la comunidad se cosechó sólo en el pico de la producción de diciembre dentro de una submuestra de 79 cuadrados en total que implicó entre 9 y 20 cuadrados por comunidad. La biomasa en pie se cortó a nivel del suelo y se recolectó el mantillo; luego el material se secó en estufa a 70°C hasta peso constante.

Tratamiento de datos

Se analizaron en total ocho matrices de datos; seis correspondieron a cada tipo de comunidad y dos al total de observaciones con datos florísticos (n=154) y de biomasa (n=79) obtenidos en la fecha con máxima producción.

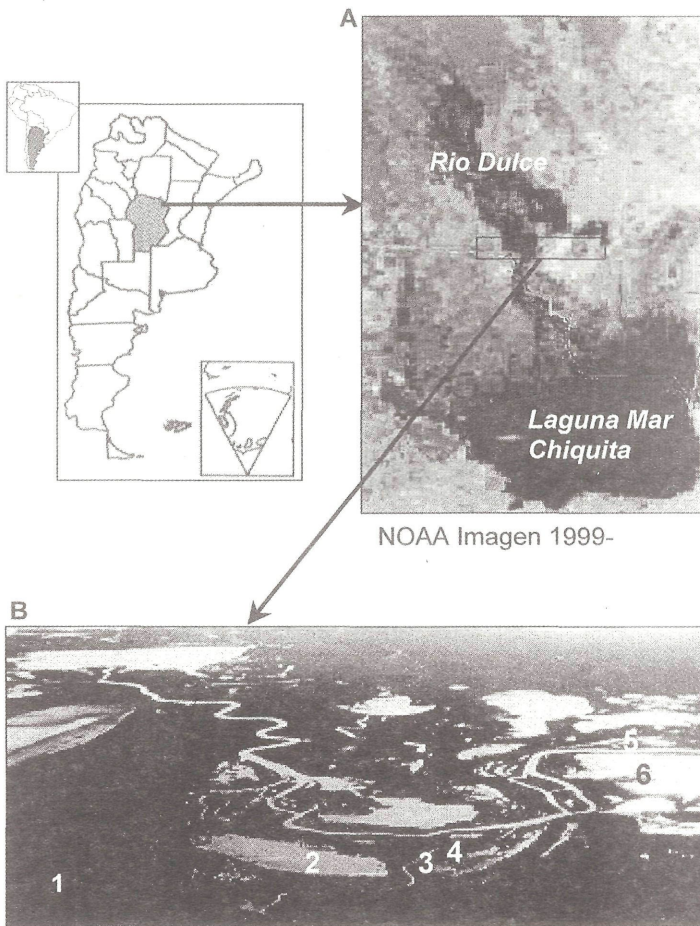


Foto Ricardo Luti

FIGURA 1

A- Localización del área de estudio. B Sitios de observaciones: (1) área plana en el segundo nivel de desborde del río, con escurrimiento laminar predominante; (2) área subcircular deprimida inundada temporalmente hasta 20 cm, con ciclos extremos de inundación-sequía; (3) área plana baja en la margen del río y (4) próxima al curso, inundadas transitoriamente; predomina la fluctuación horizontal del agua; (5) margen de laguna con inundación hasta 10 cm; (6) margen de laguna bajo inundación más profunda.

A. Study area location. B Observation sites: (1) plain lowland far from river course with predominant laminar water run off; (2) depressed sub circular area temporary flooded up to 20 cm under extreme wet-dry cycles; (3) plain lowland nearby and (4) close to river course, with predominant horizontal water fluctuation; (5) lagoon margin flooded up to 10 cm; (6) lagoon margin under deeper flooding.

Los análisis multivariantes (DCA-Detrended Correspondence Analysis y TW-Two Way Indicator Species Analysis) (Wildi y Orloci, 1990) fueron utilizados para detectar las principales tendencias de variación florística sobre una matriz de 159 observaciones x 18 especies, que excluyó a aquellas con frecuencia menor a 2%.

El análisis de diversidad comprendió a todas las especies registradas y se aplicó tanto a la matriz global como a cada tipo de comunidad. Se calcularon la diversidad general (H') utilizando el índice de Shannon ($H = -\sum P_i \ln P_i$) donde P_i es el centro del rango del valor de cobertura-abundancia para la especie i ; la uniformidad ($E = H'/\ln S$), la densidad de especies (spp /0,25 m²) (S), la riqueza de especies (R) y la proporción de especies anuales y perennes.

En la submuestra de 79 cuadrados se calcularon los promedios de biomasa de la comunidad y se analizó la relación biomasa-diversidad utilizando métodos de correlación y regresión (Statistical Graphics Co., 1996), tanto para toda el área (n=79), como para cada tipo de comunidad.

Sobre la base de los inventarios florísticos mensuales durante la estación de crecimiento se analizaron cambios en la composición aplicando índices de diversidad beta (Magurran 1983).

La nomenclatura sigue a Ragonese (1951), Parodi (1959), Cabrera (1967) y a Cabrera y Zardini (1978).

RESULTADOS

Análisis florístico

La estructura de los datos detectada por el análisis multivariante (Figura 2) indica diferencias florísticas netas entre las comunidades de estatura alta y media entre sí, segregadas hacia los extremos de los ejes I y II, y con las praderas más bajas situadas en posición intermedia del gradiente florístico principal. Predominan especies geófitas crasas con bajo porcentaje de peso seco (PS) (*Typha latifolia*; 30% PS, *Scirpus americanus*, 22 % PS) hacia la izquierda y un pasto macollante hemicriptófito (*Spartina argentinensis*), hacia la derecha. Las praderas intermedias son más ricas en especies y formas de vida, y se caracterizan por el predominio de pastos bajos y hierbas perennes suculentas que tienen entre el 10 y 15 % de PS, acompañados por numerosas especies anuales (Tabla 1).

TABLA 1

Composición florística y características estructurales de los grupos detectados por los análisis DCA y TW.

Floristic composition and structural characteristics of the groups detected by DCA and TW analysis

Comunidad vegetal	<i>Typha</i>	<i>Scirpus</i>	<i>Distichlis-Cynodon</i>	<i>Distichlis-Salicornia</i>	<i>Salicornia</i>	<i>Spartina</i>
Número de parcelas (N = 159)	9	30	30	30	30	30
Altura media (cm)	135	57	52	43	43	69
Cobertura vegetal (%)	100	100	100	95	77	100
Riqueza total	5	6	17	22	34	7
Riqueza en el pico de producción	5	6	8	11	9	5
Número de especies anuales (%)	0	16,7	31,2	27,3	35,3	28,6
Cobertura de especies anuales (%)	0	1,8	6,9	0,4	2	0
H <i>Spartina argentinensis</i> *						III5
G <i>Typha latifolia</i> L. *	III5					
G <i>Baccharis juncea</i> (Lehm.) Desf. *	III5	II3	+	+	III2	
G <i>Scirpus americanus</i> Pers. *	12	III5				
G <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. *	12	III2	III3	13	+	
T <i>Chenopodium macrospermum</i> Hook.		II1	+	+	11	+
T <i>Polygonum monspeliensis</i> (L.) Desf. *				III1	+	
T <i>Phyla canescens</i> (H.B.K) Greene.				III3	+	
G <i>Melilotus indicus</i> (L.) All. *			12	14	+	+
G <i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene *			III1	III4	+	+
G <i>Paspalum vaginatum</i> Sw. *			III5	III4	III3	
H <i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.			13	11	+	
T <i>Polygonum aviculare</i> L. *			11	+	III1	
H <i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron. *			III2	12	III2	
G <i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L. *		+	+	+	III2	12
T <i>Diplachne uninervia</i> (Presl.) Parodi			+	+	III2	
G <i>Cressa truxillensis</i> H. B. K.			+	+	12	III2
G <i>Salicornia ambigua</i> Michx. *	12	12	+	III4	III5	III4
H <i>Echinochloa heliodes</i> (Hack.) Parodi *					+	
T <i>Agrostis palustris</i> Huds. *					+	
T <i>Boopis anthemoides</i>				+	+	
T <i>Chaetotropis imberbis</i> (Phil.) Bjor. *				+	+	
G <i>Eleocharis macrostachya</i> Britt. *				+	+	
T <i>Frankenia pulverulenta</i> L.			+		+	
T <i>Gamochaeta</i> sp.					+	
T <i>Juncus bufonius</i> L. *					+	
T <i>Heliotropium curassavicum</i> L.					+	
T <i>Hordeum compressum</i> Gris. *					+	
T <i>Hymenoxis anthemoides</i> (Juss.) Cass.				+	+	
T <i>Holocheilus hieracioides</i> (Cham.) HERT.				+	+	
T <i>Lepidium bonariense</i> L. *				+	+	
T <i>Picrosia longifolia</i> Don.					+	
T <i>Petunia parviflora</i> Juss.					+	
T <i>Plantago myosurus</i> Lam. *				+	+	
T <i>Polygonum semiverticellatum</i> (Forsk.) Hyland. *			+		+	
G <i>Cyperus corimbosus</i> Rottb.			+		+	+
T <i>Spergularia laevis</i> (Spergularia laevis) (Cambess.) D. Dietrich.				+	+	
G <i>Distichlis laxiflora</i> Hack.					+	
G <i>Malvella leprosa</i> (Ort.) Krap.					+	

Referencias: valores de constancia (I <30%; II 30 - 60 %; III >60%) y de abundancia 1 (2-5%); 2 (5-25%); 3 (35-50%); 4 (50-75%); 5 (75-100%)
 Forma de vida terófito (T); geófito (G); hemicriptófito (H). + Especie rara. * Especie consumida.

References: constance (I <30%; II 30 - 60 %; III >60%) and abundance 1 (2-5%); 2 (5-25%); 3 (35-50%); 4 (50-75%); 5 (75-100%)
 Life form terophyte (T); geophyte (G); hemicriptophyte (H). + Rare species. * Consumed species.

Análisis de diversidad y biomasa

Se registraron 40 especies en total (Tabla 1), 20 de las cuales (62,5%) fueron registradas en el pico de producción y sólo las 18 primeras (45%) tuvieron un valor de frecuencia superior al 2%. Se obtuvieron los siguientes promedios en la densidad (3,4 especies/0,25 m²), diversidad (H' 0,457 bits) y uniformidad (0,472). Con excepción de la comunidad dominada por *Salicornia ambigua* (sitio 2), los porcentajes de cobertura de la comunidad fueron altos. Las praderas tuvieron en común especies ruderales, pastos perennes y hierbas suculentas y se distinguieron en la abundancia relativa de esos grupos. Los pastos perennes (*Distichlis spicata*, *Cynodon dactylon*, *Paspalum vaginatum*, entre otros) predominaron en zonas próximas al curso del río con mejores escurrimiento superficial y drenaje; las hierbas suculentas perennes de crecimiento lento (p. ej. *S. ambigua*, *Sesuvium portulacastrum*, *Malvella leprosa*) fueron más abundantes en las zonas deprimidas con agua estancada y mayor salinidad. En todos los casos se registraron especies anuales de crecimiento rápido (p.ej. *Baccharis juncea*, *Rumex obtusifolius*, *Chenopodium macrospermun*, *Polygonum aviculare*) que representaron poca cobertura y biomasa.

Las comunidades mostraron cambios florísticos a lo largo de la estación de crecimiento, con valores de diversidad beta particularmente altos en las praderas de *Distichlis-Cynodon* (2 y 0,37); *Distichlis-Salicornia* (1,04 y 0,52) y *Salicornia* (2,5 a 4,06) según los índices de Cody y de Wilson y Shmida, respectivamente.

Toda la vegetación analizada presentó en promedio $238,32 \pm 142,31$ g PS /0,25 m² de biomasa aérea, con un coeficiente de variación del 60%. Los promedios de diversidad (H') y biomasa (B) relativos a cada comunidad se muestran en la Tabla 2. El mejor ajuste de los modelos de regresión biomasa-diversidad fue obtenido con los valores de S (número de especies 0,25/ m²) derivado del modelo lineal para la mayoría de las comunidades. La relación entre ambos parámetros fue estadísticamente significativa ($p < 0,0001$) en el análisis global ($n=79$) ($S= 4,33 - 0,0039 B$; $r -0,41$; $r^2 16,9\%$; SE 1,25) y para cuatro tipos de comunidad ($p < 0,05$) (Tabla 2). El grado de asociación entre ambos parámetros (r) varió entre 39 y 67 % y la proporción de la diversidad explicada por la biomasa (r^2) entre 15 y 45 % dependiendo de la comunidad. La relación biomasa-diversidad no fue significativa en el «total» de *Typha* y el análisis no encontró relación entre los datos de la comunidad de *Salicornia*.

TABLA 2
Análisis de diversidad y biomasa en cada tipo de comunidad
Diversity and biomass analysis at community level

Comunidad (N= 79)	Densidad (S) (spp/0,25m ²)	Diversidad general (H') y uniformidad (E)	Biomasa (g 0,25m ²)	Modelo de regresión
<i>Typha</i> (n=9)	2,1 ± 0,60 CV 3,5 %	H'0,319 E 0,260	471,78 ± 76,68 CV 16,25	H'=1,09-0,0016B r -0,45; r ² 20,5 % SE 0,26; p 0,22
<i>Scirpus</i> (n=20)	2,95 ± 1,09 CV 37 %	H'0,322 E 0,275	141,95 ± 59,99 CV 45 %	S=1,53+0,010001B r 0,54; r ² 29,89 % SE 0,94; p 0,001
<i>Distichlis-Cynodon</i> (n=10)	3,1 ± 0,89 CV 32 %	H'0,465 E 0,496	285,4 ± 48,71 CV 17,06 %	S= 7,007-0,01369B r -0,67; r ² 44,98% SE 0,78; p 0,033
<i>Distichlis-Salicornia</i> (n=10)	4,1 ± 0,87 CV 21,30%	H'0,851 E 0,717	222,3 ± 53,27 CV 23,91 %	1/S=0,11+0,0006B r -0,58; r ² 34,75 % SE 0,049; p 0,073
<i>Salicornia</i> (n=10)	4,9 ± 1,79 CV 0,36%	H'0,855 E 0,691	102,9 ± 39,18 CV 38,07 %	-
<i>Spartina</i> (n=20)	3,4 ± 1,21 CV 35 %	H'0,253 E 0,242	248,4 ± 116,6 CV 46,94%	S=4,27- 0,00382B r -0,39; r ² 13,28% SE 1,27; p 0,0009

Referencias: número total de observaciones (N) y en cada comunidad (n). Se presentan el desvío standard y coeficiente de variación (CV) del promedio de biomasa (B).

References: total number of observations (N) and at each community type (n). The standard deviation and variation coefficient (CV) of mean biomass value (B) are shown.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

De acuerdo con estudios previos en el área (del Sueldo, 1994; Menghi y Herrera, 1995) el gradiente florístico principal (Figura 2, DCA I) aparece relacionado a un gradiente físico complejo desde áreas afectadas por un régimen de inundación prolongado cerca de las márgenes del río y lagunas, hacia zonas más elevadas caracterizadas por un período seco y salino prolongado. El presente estudio contribuyó a resaltar diferencias locales entre la vegetación del extremo más húmedo, en donde la

profundidad y duración de la inundación crecen desde el sitio 5 al 6 (Figuras 1; Figura 2, DCA 2), así como entre las praderas asociadas a ambientes intermedios del gradiente principal.

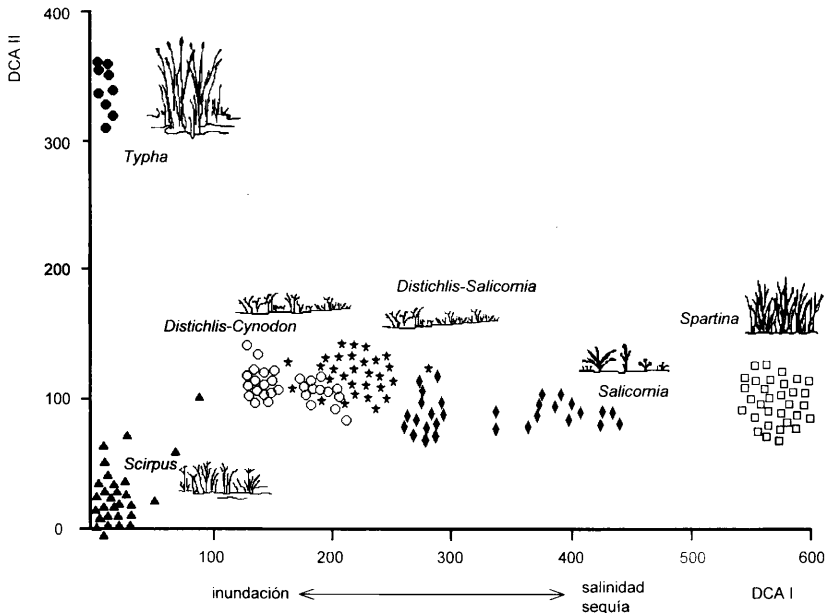


FIGURA 2

Principales tendencias de ordenación florística detectadas por el análisis de correspondencias (DCA I 42,7% y DCA II 36%). Los grupos se denominan con el nombre genérico de la especie dominante; se esquematiza la fisonomía vegetal. Se indica el gradiente ecológico relacionado a la variación florística principal.

Major floristic trends detected by correspondence analysis (DCA I 42,7% y DCA II 36%). The vegetation groups are named after the genus of the predominant plant species; the plant physiognomy is schematized. The ecological gradient related to the main floristic variation is indicated.

Es una característica común a toda el área el predominio de pocas especies muy abundantes, principalmente gramínoideas que representan el 75% al 95% de la cobertura; las comunidades con *Salicornia ambigua* como especie dominante son una excepción en donde los pastos fueron escasos o co-dominaron con hierbas perennes suculentas. Hierbas anuales de variada morfología contribuyeron más a la riqueza que a la diversidad y biomasa de las comunidades; esas especies explotarían recursos escasos u ocasionales

relacionados a hábitats transitorios causados por disturbios intermitentes (Grime *et al.*, 1986, Golluscio y Sala, 1993) como podrían ser las quemas, el pastoreo y la fluctuación en la salinidad y nivel de agua en el área de estudio.

Si bien se detectó una tendencia negativa significativa en la relación entre la diversidad y biomasa a escala regional, la misma fue débil; la predicción de la hipótesis intermedia con respecto a la biomasa y al estrés ambiental fué parcialmente confirmada por estos resultados ya que los valores más altos de diversidad se obtuvieron asociados tanto a valores intermedios de biomasa y salinidad (comunidad de *Salicornia-Distichlis*), como al valor más bajo de biomasa (comunidad de *Salicornia*) (Tabla2) y al mismo tiempo con la mayor salinidad edáfica (del Sueldo,1994).

El análisis dentro de cada comunidad muestra que la biomasa explicó una proporción menor ($r^2 = 15$ a $29,89$ %) de la diversidad en los tres tipos de vegetación con cobertura alta y densa. En contraste con resultados obtenidos en pastizales naturales manejados (Belsky,1992; Menghi *et al.*, 1993; Pucheta *et al.*,1998), se observó que la diversidad del pajonal de *S. argentinensis* decrece bajo el efecto del pastoreo y fuego, a pesar de la luz y espacio liberados por ambos disturbios (Lewis *et al.*, 1990; Menghi y Herrera,1998) . Por otra parte en el totoral y juncal del extremo más húmedo del gradiente florístico, se ha observado que las especies dominantes (*T. latifolia*, *S. californicus*, *S. americanus* y *B. juncea*) crecen relativamente rápido y desarrollan altura y cobertura en lapsos breves bajo condiciones de inundación prolongada y profunda, pero que las especies subordinadas (p.ej. *S. ambigua*, *D. spicata*, *C. dactylon* y *Ch. macrospermun*) fueron registradas siempre en zonas periféricas y/o localmente más elevadas que se caracterizan por tener más luz y también suelo más aireado y salino. Esas observaciones junto a otras evidencias (Wheeler y Giller,1982; Grace *et al.*, 2000), hacen pensar que la inundación, la salinidad y/o las quemas, según el caso, o alguna interacción entre esos factores, tendrían un efecto excluyente sobre las especies secundarias, más fuerte que el supuesto por atenuación de la luz debido a la cobertura densa y alta de la dominante.

Respecto a la pradera de *Salicornia* el resultado indica que tanto la riqueza potencial como la dominancia estarían bajo total control de factores físicos . En las dos praderas restantes, en cambio, una proporción mayor de la diversidad puede ser explicada por la biomasa (*Distichlis-Salicornia*, $r^2 = 34,75$ %; *Distichlis-Cynodon* , $r^2 = 44,98$ %), aunque bajo una estrecha interacción entre la inundación y el pastoreo. De lo observado en el área se desprende que cuando el Río Dulce se desborda (Figura 1, sitios 3,4) deposita nutrientes y propágulos en el área bañada al mismo tiempo que son lavadas las sales del suelo y es descompuesta y parcialmente removida la biomasa aérea inmersa. Al retirarse la inundación, numerosas especies nativas y exóticas de pastos y juncos (*Distichlis* spp.,

Agrostis stolonifera, *Paspalum vaginatum*, *Eleocharis macrostachya*, *Juncus bufonius*, etc.) y de hierbas (*Polygonum aviculare*, *B. juncea*, *Plantago myosurus*, *Melilotus indicus*, *Aster squamatus*, etc.) se regeneran a partir de semillas y órganos enterrados en condiciones de fertilidad del suelo mejoradas tras la inundación (del Sueldo, 1994); casi simultáneamente el área es accesible para el ganado y comienza el pastoreo. De acuerdo con referencias de otros pastizales (Bakker y Ruyter, 1981; Bakker, 1985; Sala *et al.*, 1986; Facelli *et al.*, 1988), ese disturbio controla la dominancia de pastos perennes, contribuye a incrementar la diversidad y promueve la producción de biomasa verde más variada y de mejor calidad. El conjunto permite a estas praderas sostener cargas animales altas durante el lapso sin inundación.

Consideraciones finales

De estos resultados se desprende que la relación entre la diversidad y biomasa es baja en gran parte del área estudiada y que esa interacción está vinculada a eventos de inundación, y/o a la fluctuación asociada en el nivel del agua y salinidad, aun en las comunidades con mayor presión de pastoreo en donde la biomasa resultó con el valor predictor más alto. Tal como se comenta para otros humedales (García *et al.*, 1993, Gough *et al.*, 1994; Menghi y Herrera, 2002) la biomasa de la comunidad por si sola no parece suficiente para explicar el proceso estructurador de la diversidad en este tipo de ambientes; sería un factor de manejo secundario para el área en general, con mayor importancia local. Contrariamente, los eventos de inundación periódica del Río Dulce serían vitales para sostener la fertilidad del suelo, la diversidad de hábitats, la calidad y productividad de la vegetación tanto con fines ganaderos como para conservar la diversidad florística y la vida animal silvestre asociada.

A partir de observaciones durante 9 años en el área (Menghi y Herrera, 1998) se estimó que el control del flujo del río creciente en el sector medio de la cuenca, gradualmente podría convertir a este sistema de humedales regulado por desbordes fluviales naturales, en uno con un mecanismo de descarga evaporativa predominante. En esas condiciones se espera la invasión de *Spartina argentinensis* en gran parte del área estudiada; esa especie muestra ser muy resistente a ciclos de inundación-sequía, a la salinidad, al pastoreo y a las quemas recurrentes que se requieren para mejorar su palatabilidad y valor nutritivo. Se estima que en ausencia de inundación, junto a la calidad del forraje de las praderas ribereñas, disminuirían la diversidad de hábitats y de especies de esas zonas naturalmente reguladas por la inundación fluvial.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ADÁMOLI, J., 1999. Los humedales del Chaco y del Pantanal. En: *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de sudamérica*, 85-93. Ed. I. MALVAREZ, UBA. Bs.As. (Argentina).
- 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.
- BELSKY, A. J., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* **3**, 187-200.
- CABRERA, A. L., 1967. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Ed. INTA. Buenos Aires (Argentina).
- CABRERA, A. L.; ZARDINI, E. M., 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Ed. ACME S.A.C.I., Buenos Aires, Argentina.
- CANEVARI, P.; BLANCO, D.E.; BUCHER, E.H.; CASTRO, G.; DAVIDSON, I., 1998. *Los Humedales de la Argentina: Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación*. Ed. Wetlands International Publ. 46. 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.
- Del SUELDO, R.A., 1994. La vegetación de los humedales de Mar Chiquita. Relación con el suelo y el agua. Tesina de Licenciatura. CERNAR-UNC. Córdoba (Argentina).
- DWAYNE, R.; MOORE, J.; KEDDY, P., 1989. The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. *Vegetatio*, **79**, 99-106.
- 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. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 417-424.
- GOLLUSCIO, R.; SALA, O., 1993. Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 839-846.
- GOUGH, L.; GRACE, J.; TAYLOR, K., 1994. The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables. *Oikos*, **70**, 271-279.
- GRACE, J.B.; ALLAIN, L.; ALLEN, C., 2000. Factors associated with plant species richness in a coastal tall-grass prairie. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 443-452.
- GRIME, J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Ed. Wiley and Sons. Chichester (Inglaterra).
- GRIME, J. P.; HOGDSON, J.G.; HUNT, R., 1986. *Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British species*. Ed. Unwin Hyman. London (England).
- HUSTON, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* **113**(1), 81-101.
- LEWIS, J.P.; PIRE, E.F.; PRADO, D.; STOFELLA, S.; FRANCESCHI, E.A.; CARNEVALI, N., 1990. Plant communities and phytogeographical position of a large depression in the Great Chaco, Argentina. *Vegetatio*, **86**, 25-38.
- MAGURRAN, A., 1983. *Ecological diversity and its measurement*. Ed. Chapman and Hall. Londres (England).
- MENGHI, M.; CABIDO, M.; ACOSTA, A.; PECO, B.; PINEDA, F., 1993. Changes in pasture communities subject to burning in the Cordoba Mountains, Argentina. *Coenoses*, **8**, 1-10.
- MENGHI, M.; HERRERA, M., 1995. Major vegetational trends in the Mar Chiquita wetlands (Argentina). *Coenoses*, **10**, 1-10.

- MENGHI, M.; HERRERA, M., 1996. Relaciones vegetación-ambiente en el valle de inundación del río Dulce. p 57-72. En: *Biodiversidad de pastizales y sabanas*, 57-72. Ed. G. SARMIENTO CIELAT-ULA, Mérida (Venezuela).
- MENGHI, 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.
- MENGHI, M., HERRERA, M., 2002. Cambios en la diversidad y producción de un pastizal inundable bajo pastoreo (SE Córdoba, Argentina). Actas V Congreso Latinoamericano de Ecología. Jujuy (Argentina).
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Ed. Wiley and Sons. Nueva York (EEUU).
- PARODI, L., 1959. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Ed. ACME. Bs. As. (Argentina).
- PUCHETA, E.; CABIDO, M.; DIAZ, S.; FUNES, G., 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, **19(2)**, 97-105.
- RAGONESE, A.E., 1951. Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. *Revista de Investigaciones agrícolas*, **5**, 1-233.
- RISSER, P., 1995. Indicators of grassland sustainability: A first approximation. En: *Defining and measuring sustainability. The biogeophysical foundations*, 309-319. Ed. M. MUNASINGHE, W. SHEARER. UNU Press and the World Bank. Washington DC (EEUU).
- SALA, O.E.; OESTERHELD, M.; LEÓN, R.; SORIANO, A., 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, **6**, 27-32.
- STATISTICAL GRAPHICS Co., 1986. *Statgraphics User's Guide*. Maryland (EEUU).
- WHEELER, B.D.; GILLER, K.E., 1982. Species richness of herbaceous fen vegetation in Broadland, Norfolk in relation to the above-ground plant material. *Journal of Ecology*, **70**, 179-200.
- WILDI, O.; ORLOCI, L., 1990. *Numerical exploration of community patterns*. SPB Academic Publishing. The Hague (Holanda).

AGRADECIMIENTOS

La profesora Nérida von Muller (CERNAR-UNC), el doctor Luis Ariza Espinar y la doctora Rosa Subils (IMBIV-UNC) identificaron especies. Mariano Herrera brindó asistencia técnica. El estudio fue parcialmente subsidiado por CONICOR (Sub.4001/97) y la Universidad Nacional de Córdoba.

BIOMASS-DIVERSITY RELATIONSHIP OF HERBACEOUS COMMUNITIES IN THE RIO DULCE FLOODPLAIN (CENTRAL ARGENTINA). MANAGEMENT IMPLICATIONS

SUMMARY

Six common hygro-halophyllous herbaceous communities with forage value are analysed. Perennial graminoids, mainly hemicriptophyte grasses and succulent geophytes account for most of the plant cover. Small annual forbs of varied morphology contribute to diversity much more than to biomass and to plant cover. Forty plant species were recorded; the extreme diversity values (H' 0.259 and 0.855) were inversely related to biomass values (471.78 and 102.9 g dry weight/0.25 m², respectively); the trend at the intermediate biomass values (from 145.95 to 285.4 g dry weight/ 0.25 m²) was not clear. The best fit biomass-diversity regression models were obtained with species density values derived from the linear model in most cases. The biomass-diversity relationship was weak and statistically significant (r -0.41; r^2 16.9%; $p < 0.0001$) among communities ($n=79$) and at four community types ($p < 0.05$) (*Scirpus* reedland, *Spartina* grassland and *Distichlis-Cynodon* and *Distichlis-Salicornia* prairies); the relationship was non significant in the *Typha* cattail and it was non existent in the *Salicornia* prairie. According to the community type, from 13 to 45 % of diversity variability was explained by biomass. The results suggest complex local biotic-abiotic interactions linked to flooding process in all the studied vegetation. Biomass appears to be secondary as factor of management.

Keywords: Wetland, herbaceous vegetation, regulating factors.