

MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES PARA PASTIZALES DEL VALLE DE INUNDACIÓN DEL RÍO DULCE (DEPRESIÓN DE MAR CHIQUITA, CÓRDOBA, ARGENTINA)¹

STATE AND TRANSITIONS MODEL FOR GRASSLANDS AT THE RIO DULCE FLOODING PLAIN (DEPRESIÓN DE MAR CHIQUITA, CÓRDOBA, ARGENTINA)

Mirta Menghi y Miguel Herrera

CONICET, Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables- Universidad Nacional de Córdoba, Av. V. Sarfield 299- 5000 Córdoba, Argentina. E-mail: mmenghi@gtwing.efn.uncor.edu.

RESUMEN

Se analizan cambios en la diversidad y biomasa en un complejo de comunidades herbáceas higrófilas y halófilas de un sistema de humedales localizado a 30°S y 63° W. De acuerdo a características estructurales y funcionales se describen 9 estados agrupados en comunidades de hidrófitas emergentes, pajonales y praderas, y se consideran 5 transiciones. Una de estas últimas es una especulación sobre el impacto de la supresión de la inundación por lapsos mayores que los observados. La acción combinada de variaciones en el régimen hídrico ocurridos entre 1989 y 1997 (inundación anual temporaria, o su ausencia por dos o tres años), y manejo del pastizal (pastoreo extensivo y distintas frecuencias de quema) promovieron cambios en la vegetación que se interpretan como fluctuaciones de los mismos estados, con magnitud y características particulares para cada caso. De las tendencias observadas se desprende que esos estados mostrarían diferentes estabilidad local y regional frente a la ausencia prolongada de inundación y a la consecuente salinización del sistema, y que podrían ser afectadas la diversidad y productividad del ecosistema a distintos niveles (paisaje, habitats, comunidades, especies vegetales y animales). Se propone que la retracción del área de bañados hasta donde puede ser mantenida sólo por descargas subterráneas y precipitaciones, implicaría la disminución de las comunidades de hidrófitas emergentes y el reemplazo de praderas por pajonales de *Spartina argentinensis*. Se discute sobre el impacto de esa transformación del paisaje en la calidad del forraje, disponibilidad de agua dulce y técnica de manejo, en áreas actualmente reguladas por inundación fluvial.

Palabras clave: variación temporal, estabilidad, diversidad, biomasa, uso, modelos.

ABSTRACT

Changes in diversity and biomass of hygrophylous and halophyllous plant communities in a wetland system at 30°S y 63° W are analyzed. Based on structural and functional characteristics, nine vegetation states grouped within emergent hydrophytic communities, prairies and grasslands are described, and five transitions are considered. One of the transitions is just a speculation about the impact on the vegetation and ecosystem of flooding suspension for periods longer than those observed. The flooding variability (annual temporary flooding, or its absence for two or three years), and grassland management (extensive grazing and different frequency of burnts) which occurred from 1989 to 1997 promoted vegetation changes which are interpreted as fluctuations of the same states, with magnitude and characteristics variables according to the analyzed vegetation. These trends suggest different local and global stability of major vegetation types against long drought periods and increasing salinity. It is proposed that the diversity and productivity of the ecosystem could be affected at different levels (landscape, habitats, communities, plant and animal species). Wetlands should shrink to smaller areas, feeded only by rain and groundwater outcrops; the aquatic communities would be reduced, and the *Spartina argentinensis* grasslands could replace the praires. We discuss about the impact of these landscape changes on the forage quality, free water and management technique proper of areas usually regulated by fluvial flooding.

Key words: temporal variation, stability, diversity, biomass, land use, models.

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

INTRODUCCIÓN

El concepto de estados múltiples de la vegetación y el modelo de estados y transiciones (Westoby *et al.* 1989) proponen orientar el manejo de pastizales naturales, basándose en criterios opuestos a los del modelo sucesional clásico, que considera un único estado estable (climax). El modelo identifica estados relativamente estables, transiciones entre ellos y umbrales. Los estados estables deberían ser fácilmente reconocibles, de forma tal que se pueda predecir si una estrategia de manejo producirá un cambio o no. Las transiciones son las fuerzas que operan para introducir cambios y el umbral es un límite entre dos estados. Se interpreta que un cambio inicial atraviesa ese límite cuando no es reversible en una escala práctica de tiempo sin la intervención sustancial de quien maneja el sistema (Laycock 1991; Friedel 1991).

Con fines prácticos, surgen dudas respecto a los criterios para interpretar la modificación en el valor de un parámetro, en su rango de variación, sus alcances espacial y temporal, y por tanto su efecto en distintos niveles jerárquicos del ecosistema.

De acuerdo a Glenn-Lewin y van der Marel (1992), los cambios temporales podrían ser considerados en plazos cortos (dominio de las fluctuaciones); intermedios (usualmente dominio de la sucesión), y largos (dominio de la historia de la vegetación a lo largo de milenios). Como los cambios son función de escalas temporales y espaciales, de acuerdo a las mismas, la división puede resultar arbitraria, particularmente entre los dos primeros procesos, y requiere del tratamiento particular de cada caso. Se destacan las siguientes generalidades:

Las fluctuaciones comprenden variaciones no permanentes de la vegetación y de factores ecológicos relacionados (como temperatura, precipitación, duración de la sequía o inundación, presión de pastoreo, etc.). El cambio en la vegetación es fundamentalmente cuantitativo alrededor de un valor promedio que permanece constante; persisten las mismas especies dominantes o diagnóstico de la comunidad. Cuando cesa la fuerza promotora del cambio, el sistema vuelve a sus valores anteriores.

La sucesión es un cambio observable en un período de décadas o centurias; es fundamentalmente cualitativo, implica un reemplazo en las especies dominantes, con efecto en la estructura y función

de la comunidad. Suele estar acompañado de cambios en la madurez del suelo, y/o en el clima. Muestra una tendencia uni o multidireccional.

En algunos casos no hay un reemplazo de especies, ni cambio de la dominante, y el sistema de todos modos podría estar cruzando un umbral hacia otro estado de equilibrio. Friedel (1991) llama la atención sobre la importancia cualitativa de cambios cuantitativos en las mismas especies dominantes, que afectan la cantidad de forraje, la duración del ciclo productivo, la cobertura, fertilidad y/o erosión del suelo, y/o la técnica de manejo de la comunidad.

En relación al ecosistema estudiado, interpretamos que en el plazo temporal analizado tuvimos la ocasión de observar fluctuaciones en distintas características estructurales y funcionales de la vegetación, sobre cuya trascendencia sucesional, no es posible concluir. Los cambios cuantitativos y cualitativos en la composición, abundancia, producción y calidad de la fitomasa aérea, promovidos por la acción combinada de eventos naturales (inundación-sequía) y acciones antrópicas (pastoreo, quema), se evaluaron aplicando criterios propuestos por los autores citados.

El modelo es una primera aproximación basada en observaciones efectuadas durante 9 años. Se consideraron cambios en superficies pequeñas ocurridos en el término de meses, y de 1 a 3 años; y cambios en el paisaje regional en plazos mayores. Esas observaciones han permitido, fundamentalmente, mostrar tendencias y plantear hipótesis.

ÁREA DE ESTUDIO

Está situada a 30°S y 63°W (Córdoba, Argentina central). Es parte del sector inferior de la cuenca sin desagüe de los ríos Sali-Dulce (20.000 km²), en la Depresión de Mar Chiquita, y constituye una zona de descarga regional de flujos superficiales y subterráneos.

El clima es templado y subhúmedo, con una temperatura máxima media de 25°C (enero) y una mínima media de 10°C (julio). Las lluvias son estivales con un promedio creciente de oeste (594 mm) a este (845 mm). Durante el invierno hay déficit hídrico (100 a 200 mm).

Los sedimentos son de origen fluvio-lacustre y los suelos halohidromórficos. El desagüe impedido, el relieve plano (9 m 100 km⁻¹) y el drenaje insuficiente contribuyen a la formación de un

sistema de humedales que ocupan una superficie aproximada de 1.000.000 ha entre Córdoba y Santiago del Estero.

Aunque el anegamiento del área depende de tres procesos muy relacionados (precipitaciones, descarga de agua subterránea y aportes del río), la inundación más significativa por extensión y duración se produce por desborde fluvial, durante el verano. Al entrar en la depresión el tramo inferior del río Dulce es sinuoso, pierde energía, sedimentos, y progresivamente se carga de sales. Para que desborde se requieren varios días con un módulo superior a los $100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Cortés *et al.* 1983).

La zona está cubierta por un complejo de comunidades herbáceas higrófilas y halófilas (Sayago 1969) que sustentan la producción secundaria de especies nativas e introducidas, es hábitat de aves acuáticas, roedores, etc. El área ha sido declarada Sitio Hemisférico (NGO Wetlands for Américas) por ser asiento de aves migratorias, e incorporada a la red de reservas de aves playeras. El uso ganadero es extensivo, con subsidio escaso a nulo, y transhumante por variación espacial y estacional en los sitios que ofrecen agua y forraje. El área es poco poblada, y el acceso limitado.

MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES

En el valle de inundación del río Dulce hay tres mosaicos principales de comunidades herbáceas (Figura 1), que constituyen estados relativamente estables (*sensu* Westoby *et al.* 1989) a escala regional. Los mismos están vinculados a eventos naturales y a procesos que operan en estrecha correspondencia con la topografía, profundidad del nivel freático y frecuencia de la inundación. Entre los mosaicos hay diferencias conspicuas en la composición florística y grupos funcionales predominantes, en la fitomasa aérea y en su relación con la diversidad (Carelli 1992, Menghi y Herrera 1995b, 1996), asociadas a variaciones en el relieve y en las características físico-químicas del suelo (del Suelo 1995, Fernández *et al.* 1992).

A una escala mayor la vegetación de esos ambientes presenta variaciones espaciales (Menghi y Herrera 1995a, Menghi *et al.* no publicado) que son el resultado de la acción combinada de eventos naturales (inundación temporaria anual, o su ausencia) y acciones antrópicas (quema y pastoreo) más localizadas. Se describen 9 estados

relativamente estables y 5 transiciones (Figura 2):

Mientras que los tres estados dominantes a escala regional (Figura 1) son estables dentro del rango de variación anual de las inundaciones (T5), nuestra propuesta es poco auspiciosa frente a un manejo del régimen hídrico del río (Dique Río Hondo, Canal Federal, otras derivaciones), que implique ausencia prolongada de la inundación y mayor salinización de todo el sistema.

A partir de cambios observados en la diversidad, cantidad y calidad de la biomasa de algunas comunidades, impulsados durante una sequía breve (T2), se propone que de intensificarse la sequía (T1), se acentuarían las tendencias observadas hasta atravesar umbrales (Friedel 1991, Laycock 1991) entre zonas dominadas por formas de vida distintas, con impacto en la biodiversidad, en la calidad del recurso y en el manejo actual de gran parte del valle de inundación del río Dulce.

Bajo el efecto de una sequía prolongada las comunidades vegetales predominantes mostrarían diferencias en su estabilidad local y global, con tendencias generales que quedan bien reflejadas en alguno de los tres esquemas propuestos por Krebs (1985) (Figura 1) con el modelo de la pelota (comunidad) que se desplaza en una superficie topográfica que representa un rango de condiciones ambientales.

Se propone que en una escala práctica de tiempo (<10 años) la diversidad y productividad del ecosistema serían afectadas a distintos niveles (paisaje, hábitats, especies vegetales y animales). Es posible que el actual sistema de bañados se retraiga hasta donde puede ser mantenido sólo por descargas subterráneas y precipitaciones locales, o bien deje de funcionar como tal. La mayor parte de las comunidades de hidrófitas desaparecerían y la fauna asociada se desplazaría del área. Al mismo tiempo, el aumento de superficie seca susceptible de pastoreo, estaría ligado a la transformación de praderas de buena calidad forrajera, en pajonales de *Spartina argentinensis* poco palatables, al uso generalizado del fuego y a la falta de agua dulce.

CATÁLOGO DE ESTADOS

Se describen características generales comunes a toda la vegetación de cada mosaico (Figura 1) y a continuación estados detectados dentro de los mismos. Se presenta un diagrama de flujo más detallado sólo para los mosaicos II y III (Figura 2), ya que por razones de acceso no fueron

posibles mayores mediciones en las comunidades de hidrófitas.

Estado I: Mosaico de comunidades de hidrófitas emergentes.

Está asociado a relieves plano-cóncavos y cóncavos con agua en la superficie en forma temporaria y/o permanente. Es el típico paisaje de bañados de gran belleza escénica y diversidad faunística. Constituye el hábitat de fauna nativa (aves acuáticas, roedores, reptiles, etc.) con valor naturalístico, científico, alimenticio, pilífero. Las comunidades vegetales tienen en común baja diversidad, tanto por la escasa variedad como por el predominio de pocas especies de crecimiento rápido, adaptadas a la inundación. La biomasa aérea es conspicua por la altura y cobertura, pero tiene escasa proporción de materia seca y alta digestibilidad (40 al 60%) para el ganado vacuno. No se tienen referencias de la carga animal existente.

Se propone que este complejo sería el más afectado (Figura 1a) en caso de operar la T1, con mayor impacto sobre el total de *Typha latifolia* (I₁). Se observó que la comunidad dominada por *Scirpus americanus* (I₂) podría transformarse en una pradera baja, similar a la del estado III 7.

Estado II: Totoral de *Typha latifolia*.

Constituye un estado relativamente estable en bordes de cubetas (que pueden tener una profundidad próxima a los 2 m con agua permanente, aunque con un espejo variable). Hay 100% de cobertura de geófitas perennes de estrategia competidora (Grime 1979) que producen gran cantidad de semillas. El estrato dominante es muy cerrado, tiene 0,90 a 2 m de altura, y una estructura horizontal en mosaico compuesto por parches puros de *T. latifolia* de mayor cobertura, por una parte, y de *Baccharis juncea* por otra con ejemplares aislados de *S. californicus*. En zonas periféricas

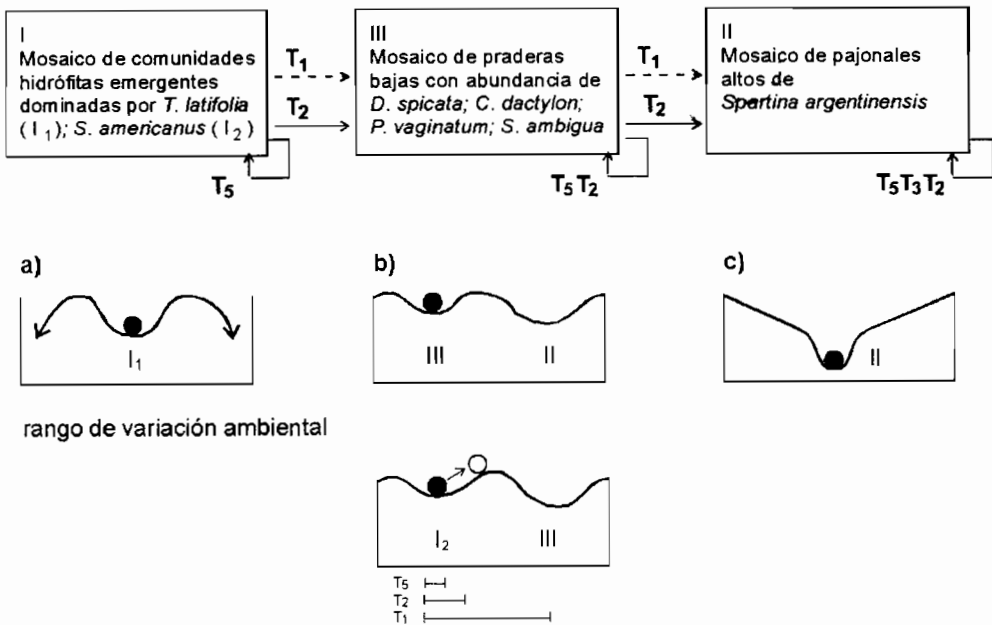


Figura 1. Estados (I, II,III) y transiciones (T1 a T5) predominantes a escala regional en el NE de Córdoba, Argentina central. Al operar la T2 se observó variación local en la respuesta de la vegetación del mosaico de las praderas. Adaptado de Krebs (1985): a) grandes perturbaciones podrían causar extinciones de algunas especies en la comunidad y colonización por nuevas formas (Ej. I₁); b) la comunidad es localmente estable pero si se perturba más allá de un rango crítico, se desplazará hacia una nueva configuración (Ej. I₂ ; III); c) la comunidad es local y globalmente estable (Ej. II).

mejor iluminadas, y/o menos profundas, se desarrolla un estrato de 0,20 a 0,60 m de altura con escasa cobertura, compuesto por *S. americanus*, *Salicornia ambigua*, *Cynodon dactylon*. No se registraron anuales. La diversidad general (H') es 0,320. El 85% de la biomasa en pie está verde y, aunque es voluminosa, tiene escasa proporción de materia seca (1.720 gr m^{-2}); el mantillo inmerso es prácticamente imposible de separar del fango del fondo, y se descompone rápidamente. El 80% de las especies tiene alta digestibilidad (36,61% *T. latifolia*; 52% *B. juncea*; 60% *S. ambigua*; 44% *S. americanus*).

Al retraerse el espejo de agua y disminuir su profundidad, la estructura de la comunidad fluctúa desde la situación descrita a otra que se caracteriza porque *T. latifolia* se seca rápidamente y produce gran cantidad de mantillo, incrementa la biomasa de *B. juncea*, los espacios entre matas son ocupados por las especies subdominantes de menor

porte, y el área y los recursos forrajeros son accesibles para el ganado. La magnitud y red de tallos y raíces subterráneos, expuestos durante la sequía, garantizan el anclaje de las especies y su rápido rebrote tras el anegamiento.

Estado 12: Comunidad de *Scirpus americanus*.

Constituye un estado relativamente estable en relieves bajos, plano-cóncavos, de escasa profundidad, que mantienen el suelo saturado o con 5 cm agua en superficie durante la fase húmeda, y es accesible para el ganado la mayor parte del tiempo. Predomina *S. americanus*, geófito macollante suculenta, con 100% de cobertura en un estrato continuo de 0,60 m de altura, con ejemplares dispersos de *B. juncea* de 0,80 m de altura. Hay un estrato de 0,15 a 0,30 m con 20% de cobertura de *C. dactylon*, *Chenopodium macrospermum*, ejemplares aislados de *S. ambigua*, *Polygonum aviculare*, *Sesuvium portulacastrum*. La diversidad general (H') es 0,310. Se detectó un 16% de especies anuales con

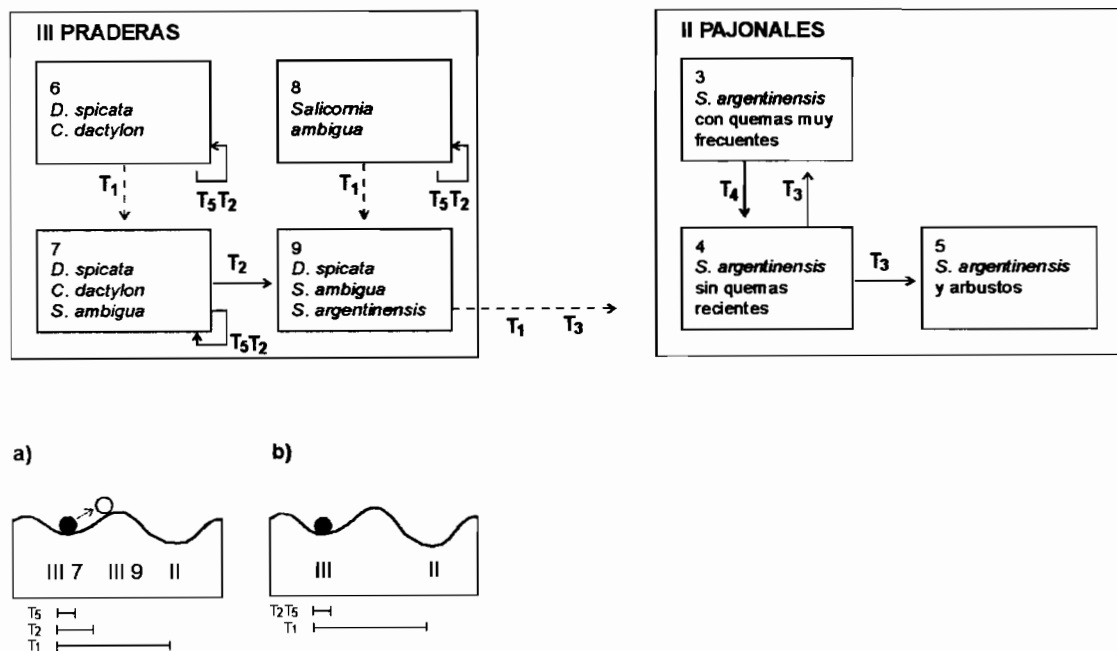


Figura 2. Estados (3 a 9) y transiciones (T1 a T5) dentro de zonas dominadas por praderas (III) y por pajonales (II) en el NE de Córdoba, Argentina central. En a) y b) se representan tendencias de cambio observadas (T2 y T5) y probables (T1) en comunidades de praderas.

baja cobertura. El 95% de la biomasa en pie corresponde a *S. americanus*, está verde, contiene 22% de materia seca que representan 620 gr m⁻², con una digestibilidad del 44%.

En la fase más seca de un año con inundación (T5), mejora el drenaje, el suelo se oxigena y saliniza, y aumenta la biomasa de *S. ambigua*, aunque sigue siendo un componente secundario de la comunidad.

La prolongación de la sequía durante tres años (T2) fue suficiente para que la cobertura de *S. ambigua* se aproxime al 50%, y aumente la presencia de dos poáceas (*D. spicata* y *S. argentinensis*). Ese cambio implica dominio de otra bioforma y de una estrategia estrés tolerante más resistente a la salinidad, menos productiva, con mayor digestibilidad (60%). Se interpreta que la T2 promovió un desplazamiento de la comunidad (Figura 1a), y que la intensificación de la sequía (T1) podría llevarla a otra configuración (III7).

Estado II: Mosaico de comunidades dominadas por una hemicriptófita macollante de gran porte (pajonales 3,4,5) (Figura 2).

Comprende una serie de estados sucesionales relativamente estables asociados al segundo nivel de desborde del río Dulce, en campos abiertos bajo pastoreo itinerante durante todo el año, con cargas animales relativamente bajas.

Las comunidades de este complejo tienen en común el predominio de un estrato de 0,80 a 1 m de altura compuesto exclusivamente por *S. argentinensis*, hemicriptófita macollante con estrategia competidora y muy resistente al fuego. Los pajonales difieren en la diversidad general, en las estructuras vertical y horizontal. En todos los casos observados la estructura es mantenida por la acción combinada de inundación temporaria, pastoreo y quema, utilizada para controlar la invasión de arbustos, y estimular el rebrote de *Spartina*, que es de baja calidad nutritiva pero palatable.

La especie dominante ha mostrado alta estabilidad local y global (Figura 1c) frente a distinto tipo y rango de perturbaciones (fuego, inundación, pastoreo, sequía).

Estado II 3: Pajonal de *S. argentinensis* (quemadas una a dos veces en el año).

Es un mosaico de *stands* que difieren en la fecha del último fuego. En todos los casos hay una estructura horizontal homogénea y una vertical simple, y el predominio absoluto de *S. argentinensis* (entre el 75 y 100% de cobertura).

La riqueza y diversidad general son bajas, y el mantillo está prácticamente ausente. Los acompañantes representan valores ínfimos de cobertura y biomasa.

El *stand* con menor frecuencia de fuego se caracteriza por tener una riqueza de alrededor de 7 especies, y una diversidad general (H') de 0,375. Las subdominantes son perennes la mayoría *Cressa truxillensis*, *S. portulacastrum*, *S. ambigua*, *D. spicata*, *Ch. macrosperum*, *Thichloris crinita*. Durante la inundación, aumenta la proporción de *Cyperus corimbosus*, la cual se seca al retirarse el agua y sus restos son eliminados por el fuego, por lo que es poco frecuente en la época en que estos pajonales son accesibles para su inventario. La biomasa aérea total representó 850 gr m⁻², con 50% de biomasa en pie verde.

Con la frecuencia de la quema disminuyen la altura y cobertura de las matas, la cantidad y variedad de acompañantes (desde 7 a 3), la presencia de mantillo y la cantidad de biomasa total, aumentando la proporción de biomasa verde, la palatabilidad y el suelo expuesto. Estos cambios se revierten con el progreso de la estación de crecimiento.

Estado II 4: Pajonal de *S. argentinensis* (2 ó más años sin quemadas).

La falta de quemadas tras la retracción de la inundación promueve cambios en la cobertura y diversidad de los estratos alto y bajo, y en la biomasa aérea. La riqueza total asciende a 14 especies, con mayor cantidad y cobertura de anuales que en el caso anterior.

La cobertura media del estrato dominante es del 75%, tiene mayor frecuencia de *C. corymbosus* (70%) y *Mikania periplosifolia* (30%). La altura, cobertura y biomasa total de *S. argentinensis* son semejantes a las del Estado 3, con mayor cantidad de biomasa seca, mayor cobertura (20%) y diversidad en el estrato bajo. Este último tiene la misma composición que la pradera del estado 7: *C. truxillensis*, *Spergularia platensis*, *Plantago myosurus*, *P. aviculare*, *Aster squamatus*, *B. juncea*, *Frankenia pulverulenta*, *Lepidium aletes*, *S. ambigua*, *Boopis anthemoides*. Hay arbustos aislados. La suspensión de la quema por más tiempo promueve el estado 5.

Estado II 5: Mosaico de pajonal y arbustal.

Comunidad relativamente estable en zonas más alejadas del río, en contacto con comunidades dominadas por leñosas, donde el fuego se utiliza para mejorar la calidad de *S. argentinensis*

y controlar la invasión de arbustos. El parche con *Spartina* presenta las características generales expuestas en los estados 3 ó 4. El parche con arbustos es conspicuo, tiene de 1 a 2,50 m de altura, y está asociado a un relieve levemente elevado respecto al del pajonal vecino. La estructura de la vegetación leñosa contribuye a retener sedimentos, mantillo, semillas, y protege del pastoreo a ejemplares de especies preferidas (*T. crinita*). Las especies predominantes son *Maytenus vitis-idaea* (50%), *Atriplex cordobensis* (40%), *Allenrolfea vaginata*, *Cyclolepis genistoides*, *Lycium* spp., *S. ambigua*. El estrato herbáceo es más diverso y discontinuo, y el conjunto menos combustible que el pajonal anexo. Las especies leñosas constituyen arbustales puros en ambientes que permanecen anegados durante largos períodos, o con el agua freática, muy salina, fluctuando próxima a la superficie.

Estado III: Mosaico de comunidades dominadas por geófitas rastreras y caméfitas de porte bajo (praderas 6, 7, 8 y 9) (Figura 2).

Es relativamente estable en el primer nivel de desborde del río Dulce. Las comunidades vegetales presentan alto porcentaje, en número y biomasa, de halófitas facultativas. Son praderas de alta calidad forrajera tanto por su palatabilidad como digestibilidad, lo cual, sumado a su proximidad al agua dulce, las expone a gran presión de pastoreo. El fuego está ausente como disturbio.

La inundación es temporaria y de escasa profundidad en todos los casos, aunque puede ser más frecuente que en el segundo nivel de desborde. Diferencias locales en el relieve (morfología y topografía) condicionan el movimiento del agua superficial de modo que es predominantemente horizontal en las zonas planas, y vertical en las cóncavas, con efectos locales en la fertilidad del suelo (del Sueldo 1995). En las zonas con mayor lavado de sales y depósito de nutrientes (más próximas a la costa del río) abundan geófitas rastreras competidoras, y en el extremo más salino (cubetas) caméfitas estrés tolerantes. Las ruderales son un componente secundario presente en todas las situaciones.

La diversidad, la proporción de biomasa verde y seca en pie, y en el mantillo, así como la importancia relativa de anuales y perennes aparecen relacionadas con la inundación temporaria (T5). Durante el período de inmersión la biomasa se descompone rápidamente, las sales del suelo son lavadas, se depositan semillas y nutrientes. Al retirarse y/o evaporarse el agua, quedan espacios

vacíos, germinan semillas y se reactiva el proceso de la fotosíntesis.

Las praderas mostraron estabilidad (Figura 2b) tras la ausencia de inundaciones por tres años, con excepción de un caso (Figura 2a) en el que la sequía sumada a la mayor salinidad y suelo expuesto, habrían favorecido la invasión de *S. argetinensis*. Se estima que de operar la T1, se promoverían las mismas características edáficas y la invasión del pajonal en todas las praderas, y que llevaría más tiempo transformar el estado III 6.

Estado III 6: Pradera de *Distichlis spicata* y *Cynodon dactylon*.

Esta comunidad está dominada por poáceas tolerantes y resistentes a la salinidad. Constituye un estado relativamente estable en zonas ribereñas planas, con el mayor porcentaje de materia orgánica y menor salinidad edáfica de toda el área. (del Sueldo 1995). Es la pradera con mayor valor forrajero tanto por la variedad como calidad de la biomasa, y es objeto de cargas animales (vacunos, ovinos y equinos) muy altas cuando el área es accesible.

Se censaron 34 especies, con una diversidad general de 0,625. Hay 100% de cobertura vegetal total de un estrato próximo a 0,30 m de altura, en el que predominan geófitas perennes de hábito rastrero *C. dactylon* (50%), *D. spicata* (15%), y están presentes, entre otras, *Rumex obtusifolius* (7%) y *Agrostis palustris* (4%). Aunque las ruderales representan el 35% de la composición florística, su biomasa es ínfima. Son componentes secundarios de esta comunidad, *Aster squamatus*, *P. vaginatum*, *B. juncea*, *P. aviculare*, *Melilotus indicus*, *Ambrosia tenuifolia*, *Spergularia platensis*, *Lepidium bonariense*, *Boopis anthemoides*, *Eleocharis macrostachya*, *Phyla canescens*, *Malvella leprosa*.

Se midió una biomasa de 918 gr m⁻², con escasa cantidad en estado seco en pie y en el mantillo; la mayor proporción corresponde a especies con características intermedias entre la estrategia competidora y estrés tolerante (*sensu* Grime 1979).

La T2 provocó un desplazamiento de la estructura de la comunidad hacia un punto caracterizado por menor diversidad general, mayores alturas del estrato dominante (0,45 m) y cobertura de perennes (98%). Entre las últimas aumentaron las halófitas obligadas *D. spicata* (45%) y *P. vaginatum* (33%), en detrimento de *C.*

dactylon (15%). Se duplicó la cantidad de biomasa aérea total, y aumentó la proporción de la fracción muerta (70%) en pie y en el mantillo. Se observaron ejemplares aislados de *S. ambigua* y menor cantidad de anuales.

La recurrencia de la inundación (1997) promovió un retorno claro del sistema al punto anterior a la sequía, evidente en la altura, cobertura y cantidad de biomasa, pero menos definido en la composición florística. Dado que entre el 70 y 90% de la biomasa siguió en el mismo grupo de poáceas, se considera que la mayor proporción de *P. vaginatum*, podría ser transitoria en la estación de crecimiento, y que se requieren más observaciones a fin de definir la tendencia en las dominantes.

Estado III 7: Pradera de *Distichlis spicata* y *Salicornia ambigua*.

Constituye un estado estable en zonas con relieve plano, más elevado, salino y alejado de la costa del río (del Sueldo 1995) que el estado 6.

Es una pradera con predominio de poáceas, con 85 a 95% de cobertura vegetal, y afloramientos de sal. La composición florística es mixta entre las praderas de los estados 6 y 8. Se censaron 22 especies y la diversidad (H') fue de 0,870.

Hay un estrato de 0,50 m de altura con *D. spicata* (50%) y *S. ambigua* (40%) y otro inferior de 0,10 a 0,20 m compuesto, entre otras, por las siguientes especies: *P. vaginatum*, *C. dactylon*, *P. canescens*, *Polipogon monspeliensis*, *P. semiverticillatus*, *Hordeum compresus*, *F. pulverulenta*, *Spergularia laevis*, *P. aviculare*, *E. macrostachya*, *M. indica*, *C. truxillensis*, *Juncus bufonius*, *Picrosia longifolia*, *Petunia parviflora*. Se midió una biomasa aérea de 800 gr m², con mayor porcentaje de biomasa seca en pie que en el estado 6.

La T2 promovió aumentos de la cobertura y altura de la vegetación, en particular de especies perennes halófitas obligadas (*D. spicata*, *P. vaginatum* y *S. ambigua*). Incrementaron la biomasa total, la fracción seca en pie y el mantillo.

La recurrencia de la inundación (1997) mostró tendencias distintas en dos sitios vecinos de la misma comunidad. En un caso se observó el retorno al estado previo a la sequía, con las características comentadas para el estado 6 (Figura 3c). En el otro, caracterizado por menor cobertura vegetal, la T2 fue suficiente para desplazar la comunidad hacia otra configuración (estado III 9) (Figura 3a).

Estado III 8: Pradera de *Salicornia ambigua*.

Constituye un estado relativamente estable asociado a cubetas de escasa profundidad (0,20 m) y diámetro (~ 400 m) que pueden permanecer inundadas 2 ó 3 meses, y al evaporarse el agua queda una playa salina que es paulatinamente revegetada en forma centrípeta.

Es la pradera con mayor altura y menor cobertura vegetal (70%). Se registraron alrededor de 16 especies, con el mayor porcentaje de cobertura de anuales (7%) medido en todas las praderas. El estrés ambiental y la baja productividad de la dominante explicarían que esta comunidad tenga la mayor diversidad ($H'=0,90$) de toda el área (Menghi y Herrera 1995b). Con la estación de crecimiento, aumentan la sequía, la salinidad y la cobertura de un grupo reducido de especies.

Predomina un estrato discontinuo de 0,50 m de altura con *S. ambigua*, como especie dominante, acompañada por un grupo de especies de menor porte (*C. truxillensis*, *Frankenia pulverulenta*, *Ch. macrospermun*, *P. aviculare*, *R. obtusifolius*) que se destaca durante un período breve menos salino, tras la retracción del espejo de agua. Las poáceas (*Diplachne uninervia*, *D. spicata*, y *P. vaginatum*) tiene escasa cobertura y biomasa en esta comunidad. Se midieron 600 gr m² de biomasa aérea muy suculenta (el peso seco es 30% del peso fresco), y el mantillo está prácticamente ausente.

La T2 impulsó el aumento de la altura y cobertura vegetal total, del mantillo, y de *D. spicata* y *P. vaginatum*. Se observaron matas de *S. argentinensis* y de arbustos (*Baccharis salicifolia*, *Atriplex cordobensis*) muy aislados.

La recurrencia de la inundación (1997) promovió el retorno a la situación dominante previa a la sequía, evidente en el alto porcentaje de suelo expuesto y de afloramiento de sales, en la ausencia de mantillo, y en la mayor proporción de biomasa verde de *S. ambigua* y de anuales.

Estado III 9: Pradera de *D. spicata* con *S. argentinensis*.

Podría ser una comunidad transicional entre los estados III 7 y II (Figura 2a). Está asociada al mismo ambiente descrito para el estado 7, pero con mayor proporción de suelo expuesto y afloramiento de sal, y 70 a 80% de cobertura vegetal. Tres años sin inundación (T2) fueron suficientes para que *S. argentinensis*, ausente en censos anteriores, constituya un estrato abierto pero fisonómicamente conspicuo con 26,3% de cobertura, y una densidad media de

0,32 matas m⁻². La naturaleza agresiva de *S. argentinensis* en la región, y el hecho de que no se detectaran matas muertas tras la recurrencia de la inundación en 1997, inducen a pensar que su presencia y abundancia constituyen cambios cuali- cuantitativos significativos en la diversidad de la pradera, en la biomasa aérea (mayor cantidad y de menor calidad) y en el uso del fuego. Se requieren más observaciones para definir la tendencia futura de esta comunidad. La T3 entre III9 y II sólo sería posible cuando la invasión del pajonal en la pradera alcance una cobertura (> 50%) con suficiente biomasa combustible.

CATÁLOGO DE TRANSICIONES

Se basa en las consideraciones siguientes: Cambios en la vegetación observados (Carelli 1992, del Sueldo 1995, Menghi y Herrera 1995a, 1996, Menghi *et al.* no publicado) durante un lapso de 9 años, caracterizado por una secuencia con inundación anual temporaria (1989-1993), una serie seca (1994-1996) y recurrencia de la inundación (1997).

La inundación anual es temporaria, principalmente de origen fluvial, y comprende un ciclo con fases de inmersión y sequía, de duración variable con el relieve y proximidad al río.

La ausencia de inundación implica un año con precipitaciones normales para la región, y la posibilidad de anegamiento por descarga de aguas subterráneas y/o por lluvias.

Todos los estados fueron objeto de mediciones durante las fases seca y de inmersión de un año con inundación. Sólo en praderas y pajonales fue posible analizar la respuesta de la vegetación a una sequía más prolongada.

El pastoreo se asume como un proceso continuo en los lapsos en que el área es accesible, con características semejantes en toda el área.

La quema se practica en parches e implica la combustión de toda la biomasa aérea. Sólo opera donde el pajonal supera el 50% de cobertura y siempre está asociada a pastoreo e inundación temporaria.

No fueron consideradas transiciones promovidas por eventos climáticos extremadamente húmedos (inmersión prolongada).

Transición 1: Ausencia de inundación por más de tres años. No fue observada. Es probable por eventos climáticos extraordinarios, y/o por acciones antrópicas que reduzcan el flujo fluvial.

Transición 2: Ausencia de inundación por dos o tres años.

Transición 3: Quema una a dos veces al año.

Transición 4: Suspensión de la quema por dos o más años.

Transición 5: Inundación temporaria anual.

LITERATURA CITADA

- CARELLI, H. G. 1992. Variación de la vegetación a lo largo de un gradiente geomorfo-hidrológico en la depresión de Mar Chiquita, Córdoba. Pp. 1-58. CERNAR, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- CORTÉS, J., C. FERREYRA, E. GASTAMINZA, W. TREJO y E. VELEZ. 1983. Estudio regional del área de bañados del río Dulce. Coloquio Internacional de Grandes Llanuras, CONAPHI. Santiago del Estero, Argentina.
- DEL SUELDO, R. 1995. La vegetación de los humedales de Mar Chiquita. Relación con el suelo y el agua. Pp. 1-44. CERNAR, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- FERNÁNDEZ, G., M. HERRERA y M. MENGHI. 1992. Influencia geomorfo-hidrológica en la depresión de la Laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). II Congreso Latino-Americano de Ecología, Resúmenes: 80-81. Sociedade de Ecologia do Brasil, Brasil.
- FRIEDEL, M. H. 1991. Range condition assessment and the concept of thresholds: A viewpoint. *Journal of Range Management* 44(5):422-426.
- GLENN-LEWIN, D. y E. van der MAREL. 1992. Pattern and processes of vegetation dynamics. Pp. 11-59, in D. Glenn-Lewin, XX (eds.): *Plant succession: theory and prediction*. Chapman and Hall, London.
- GRIME, P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons Publications, Chichester.
- KREBS, C. 1985. *Ecología: Análisis experimental de la distribución y abundancia*. Editorial Pirámide, Madrid.
- LAYCOCK, W.A. 1991. Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: A viewpoint. *Journal of Range Management* 44(5): 427-433.
- MENGHI, M. y M. HERRERA. 1995a. Major vegetational trends related to relief and hydrology. *Coenosis* (10)1: 1-10.
- MENGHI, M. y M. HERRERA. 1995b. Biomass and diversity relationships in an inland wetland. Abstracts:54. 38th IAVS Symposium. Texas, EE.UU.
- MENGHI, M. y M. HERRERA. 1996. Relaciones vegetación-ambiente en los humedales de Mar

MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES PARA PASTIZALES INUNDABLES

- Chiquita. Pp. 57-75, *in* G. Sarmiento y M. Cabido, (eds.): Biodiversidad y funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina. CYTED-CIELAT Ediciones. Mérida, Venezuela.
- SAYAGO, M. 1969. Estudio fitogeográfico del norte de Córdoba. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 46(2-3-4):123-427.
- WESTOBY, M., B. WALKER, y I. NOY MEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
-

Recibido 10 septiembre 1998; revisado diciembre 1998; aceptado 17 febrero 1999.