

RESTABLECIMIENTO DEL CANOPEO EN UN PASTIZAL NATURAL FRENTE A PERTURBACIONES EXPERIMENTALES DE DISTINTA NATURALEZA *

N. O. Maceira y C. A. Verona (1)

Recibido: 12/3/82
Aceptado: 27/4/82

RESUMEN

Las modalidades de restablecimiento del canopeo, tras la aplicación de distintos tipos de disturbio, fueron estudiadas experimentalmente en un pastizal natural del sudeste de la Depresión del Salado, en Balcarce, Provincia de Buenos Aires. La restauración del canopeo con posterioridad a la remoción de la totalidad de la biomasa aérea, regeneró una comunidad muy similar al control en términos de composición florística, produciéndose un descenso en la diversidad específica (H') debido a una menor equitatividad (J'). Los canopeos restablecidos después de la remoción de la biomasa aérea y de los órganos subterráneos de regeneración vegetativa (rizomas, bulbos y bases de tallos con yemas subsuperficiales), difirieron drásticamente de los de la comunidad inalterada, disminuyendo la proporción de gramíneas y graminiformes y aumentando notablemente la de dicotiledóneas herbáceas. En este tratamiento la diversidad bajó tanto por una disminución de la equitatividad como de la riqueza de especies (S). Los dos tratamientos afectaron en forma similar el diseño de distribución vertical de la materia verde, aumentando la densidad de la misma en los estratos inferiores y disminuyéndola en los superiores. La cantidad total de materia también disminuyó en ambos tratamientos, respecto de la comunidad inalterada, pero la cantidad de materia verde aumentó significativamente con el tratamiento de corte.

La diferente estabilidad mostrada por la comunidad ante disturbios de su parte aérea o de su parte aérea y subterránea, indica el importante papel que juegan los procesos de regeneración vegetativa en el mantenimiento de su composición y estructura. Mientras el sistema adquiere estabilidad global al contar con un espectro de formas de vida rico en geófitas y hemicriptófitas, el ingreso al banco de semillas del suelo de una importante cantidad de terófitas adventicias, en condiciones de germinar frente a cualquier disturbio importante que comprometa la regeneración por vía vegetativa, puede ser considerado como un indicio de fragilidad.

En este trabajo se analizan, por un lado, las características adaptativas del proceso de restablecimiento vegetativo, que resultan al verse favorecidas formas de vida seleccionadas a lo largo de una determinada historia evolutiva y, por otro, el papel de un régimen de disturbios aleatorios, mediados posiblemente por el fuego, las labores y el pastoreo, sobre el ingreso al sistema de terófitas adventicias.

* Trabajo realizado en la Cátedra de Ecología de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMP). Casilla de Correo 276 - (7620) Balcarce, Argentina.

(1) Jefe de Trabajos Prácticos y Profesor Titular de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNMP). El primer autor participó del presente trabajo como alumno tesista del Curso de Post-grado en Producción Animal. (UNMP-INTA).

CANOPY RE-ESTABLISHMENT IN A NATURAL GRASSLAND COMMUNITY IN RESPONSE TO DIFFERENT KINDS OF EXPERIMENTAL PERTURBATIONS

SUMMARY

Canopy re-establishment caused by two kinds of perturbation was studied in a natural grassland community at the SE of the Salado River Basin (Buenos Aires, Argentina). When all aerial biomass was removed, botanical composition after restoration was similar to the control, while species diversity (H') diminished by a lessening in equitativity (J'). When aerial biomass and vegetative propagules (bulbils, tubers and subterranean buds of stems) were removed, botanical composition changed drastically, decreasing grasses and grass-like species and increasing forbs, while diversity diminished lowering both equitativity and species richness (S). Treatments also affected the amount of total and green material and their vertical distribution. The differential stability showed by the community after aerial (global stability) or subterranean disturbance (fragility) indicated the importance of the vegetative regeneration processes in maintaining its species assemblage. That these responses are due to the presence of a great number of geophytes and hemicryptophytes is discussed in relation to the probable evolutionary history of these natural grassland. The incoming of the adventitious therophytes, on the other hand, is related with perturbations randomly distributed in space and time.

INTRODUCCION

Las formas de propagación de las especies que integran comunidades naturales constituyen un aspecto decisivo de sus estrategias bionómicas (Southwood, 1976) y una información de alto contenido funcional (Whittaker, 1975). En las comunidades densas y relativamente cerradas de los pastizales de la pampa deprimida, tales estrategias están probablemente ligadas a una historia evolutiva caracterizada por ambientes de alta competencia, interrumpida, en forma irregular en el espacio y en el tiempo, por perturbaciones relacionadas con el impacto del fuego y del pastoreo de herbívoros silvestres y, en el último siglo, por la depredación particularmente intensa de los herbívoros domésticos. El impacto de los depredadores puede tener importantes efectos sobre la forma en que los miembros de la comunidad vegetal particionan entre sí los recursos del ambiente (Pianka, 1975) y de hecho, la eliminación del pastoreo en estos pastizales produce rápidas respuestas a nivel de la estructura de la comunidad (Soriano *et al.*, 1977).

El espectro florístico de los pastizales de zonas húmedas está frecuentemente domina-

do por gramíneas y especies graminiformes capaces de formar céspedes densos y de sobrevivir en situaciones donde la reproducción por semillas puede resultar difícil (Couland, 1979). En estos sistemas, la posesión de órganos subsuperficiales de regeneración vegetativa también significa la posibilidad de sobrevivir a situaciones de sequía y de pastoreo intenso y de rebrotar rápidamente cuando se restablecen las condiciones apropiadas.

Tanto la naturaleza del espectro florístico como la canalización de energía hacia órganos subterráneos, son aspectos de los pastizales de la Depresión del Salado gracias a los cuales estos sistemas pueden recuperarse, en un período relativamente breve, de los efectos del pastoreo de los grandes herbívoros (Alippe y Brinnand, 1976; Soriano *et al.*, 1977).

El objetivo del presente trabajo ha sido analizar las modalidades de restauración del canopeo en un pastizal natural sometido a dos tipos de disturbio: 1) corte de la fitomasa aérea y 2) corte más remoción de órganos subterráneos de propagación vegetativa. Con estos tratamientos se procuró evaluar la importancia relativa de los procesos de regeneración vegetativa y de restablecimiento a partir de semillas en la organización de la comunidad.

MATERIALES Y METODOS

El experimento se llevó a cabo en un pastizal natural del partido de Balcarce, Provincia de Buenos Aires, ubicado en la Reserva 7 de la Estación Experimental Regional Agropecuaria local del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), a 37° 47' de latitud Sur y 58° 17' de longitud Oeste y aproximadamente 103 m sobre el nivel del mar. El potrero pertenece a los típicos "campos bajos" de la región, similares, por sus características topográficas, edáficas y florísticas, a los de la Depresión del Salado, dentro de la que se ubica en su extremo sur. De acuerdo a la clasificación de las comunidades herbáceas realizada por León (1975) para la zona de Castelli y Pila, podría considerarse que se trabajó sobre una variante de la comunidad B y de acuerdo a Vervoorst (1967) se estaría dentro del flechillar típico.

Dentro del potrero mencionado, el trabajo se realizó en un área clausurada al pastoreo de herbívoros domésticos veinte meses antes del inicio del experimento. El procedimiento seguido consistió en delimitar sistemáticamente sobre el terreno parcelas de 1,5 por 0,5 m, a partir de las cuales 10 fueron seleccionadas por su homogeneidad florística, siendo asignadas a los siguientes tratamientos: 1) Testigo (comunidad no alterada; 4 repeticiones); 2) Corte (corte de fitomasa aérea; 3 repeticiones); y 3) Remoción (corte de la fitomasa aérea más remoción de los órganos subterráneos de propagación vegetativa; 3 repeticiones).

Los tratamientos fueron iniciados en Julio de 1980. En el tratamiento Corte se eliminó con tijera todo el material vegetal por encima del nivel del suelo, mientras que en el tratamiento Remoción, luego de cortar la fitomasa aérea, se extrajeron de cada parcela los primeros 22 a 25 cm de suelo (aproximadamente la profundidad del horizonte A), los que fueron separados en dos estratos (el superior de unos 6 cm y el inferior constituido por el resto). De ambos estratos fueron

extraídos manualmente los rizomas, bulbos y bases de tallos, para luego regresar el suelo a su ubicación original en el terreno. Con la separación en estratos se procuró preservar en la medida de lo posible la distribución de las semillas en el perfil del suelo, mientras que la elección de la profundidad total fue tomada con la intención de garantizar la remoción de la mayor parte de los órganos subterráneos de renuevo, ya que en estos pastizales y particularmente bajo condiciones de clausura, entre el 70 y 80% de la biomasa subterránea total está concentrada en los primeros 20 cm de suelo (Alippe y Brinnand, 1976).

La estructura aérea de las parcelas fue relevada mediante un método no destructivo, basado en el sistema de muestreo puntual (Brown, 1954), explorando el canopeo en cinco estratos horizontales ubicados a 4, 8, 16, 32 y 64 cm desde el nivel del suelo, mediante un bastidor de sustentación horizontal (Maceira y Verona, 1980) que permitiría recorrer el ancho de cada estrato (35 cm) cada 5 cm. De esta manera se contaba con un registro del número de toques sobre materia verde y seca; en todos los casos cuando el toque se producía sobre materia verde, se procedía a la determinación botánica de la especie. Los relevamientos se llevaron a cabo en agosto de 1980 y enero de 1981 en las parcelas testigo y en enero de 1981 en los tratamientos Corte y Remoción.

RESULTADOS

Estructura florística de la comunidad

La composición botánica de la comunidad resultó diferencialmente afectada por los tratamientos aplicados, clasificándose las especies en cinco grupos de acuerdo a su respuesta frente a los mismos (Cuadro 1).

Las gramíneas y graminiformes perennes del grupo I y las dicotiledóneas del grupo V presentaron el comportamiento más extre-

CUADRO 1: Composición botánica de las parcelas al finalizar el período experimental (1).

Grupo (2)	Especies	T1	T2	T3	T4	C1	C2	C3	R1	R2	R3
I	<i>Agropyron elongatum</i>		14								
	<i>Bothriochloa laguroides</i>		21	9	24	16	24	76	1		
	<i>Bromus auleticus</i>	118		1	57	48	72	134			2
	<i>Bromus brevis</i>			1				1			
	<i>Distichlis spicata</i>	1	6	2	9	5					
	<i>Festuca arundinacea</i>		12								
	<i>Lolium perenne</i>	3	10	5	2	16	1				3
	<i>Melica brasiliana</i>		1	1							
	<i>Panicum sp.</i>		1								
	<i>Paspalum dilatatum</i>	43	6	64	23	26	18	22	6		
	<i>Piptochaetium spp</i> (3)	35	2	5	6	17	48	51			5
	<i>Poa lanigera</i> (4)		9	9	4	11	6				
	<i>Sporobolus indicus</i>		6		8		4	1			
	<i>Carex spp</i> (5)	2	10	24	10	20	2	6			
	<i>Juncus balticus</i>	4	21	7		8	4				
	<i>Juncus imbricatus</i>	6		4		4					
	<i>Stipa spp</i> (6)	47	47	37	13	45	32	32	94	78	44
II	<i>Stipa papposa</i>	5	55	21	44	20	28	5	1	4	
	<i>Stipa trichotoma</i>	2		2	2	40	29	9	4		1
III	<i>Bromus unioloides</i>			2							
	<i>Lolium multiflorum</i>	1	22	6	5	3			7	25	13
IV	<i>Eragrostis virescens</i> (7)						2				3
	<i>Setaria geniculata</i>					1	1	4	6		
V	<i>Ambrosia tenuifolia</i>								5	168	38
	<i>Apium leptophyllum</i>								101		
	<i>Cardus acanthoides</i>								6		6
	<i>Cirsium vulgare</i>								20	4	26
	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>										11
	<i>Glandularia pulchella</i>										14
	<i>Hypochaeris radicata</i>							2			
	<i>Leontodon nudicaulis</i>					4			36		
	<i>Medicago lupulina</i>					8			20	1	11
	<i>Sonchus asper</i>						1				
	<i>Spergularia media</i>			1							2
	<i>Phyla canescens</i>								1		
	Dicotiledóneas no identificadas	1	1	2							

- (1) Los números indican toques de materia verde por especie. Las letras que identifican a las parcelas corresponden a los tratamientos Testigo (T), Corte (C) y Remoción (R), mientras que los subíndices indican el número de repetición dentro de cada tratamiento.
- (2) I: Gramíneas y gramínoformes perennes, excluido el género *Stipa*; II: Gramíneas perennes del género *Stipa*; III: Gramíneas anuales de ciclo otoño-invierno-primaveral; IV: Gramíneas anuales o perennes ruderales (*sensu* Grime, 1979) de ciclo primavera-estivo-otoño; V: Dicotiledóneas herbáceas.
- (3) En el pastizal estudiado se han determinado las siguientes especies: *P. bicolor*, *P. montevidense* y *P. stipoides* var. *verruculosum*.
- (4) Probablemente se hayan incluido bajo esta denominación otras especies del mismo género, aunque la referida parece ser la más importante.
- (5) Incluye a *C. bonariensis* y *C. phalaroides*.
- (6) Incluye a las especies de este género que presentan láminas no filiformes. En el pastizal estudiado se han determinado *S. clarazii*, *S. formicarum* y *S. neesiana*.
- (7) Es necesaria la confirmación a nivel de especie.

En todos los casos en que se han agrupado varias especies bajo una misma designación, esto se debe a que han existido dificultades para su determinación en estado vegetativo.

mo, caracterizando las primeras a la comunidad inalterada y al tratamientos Corte y el segundo grupo al tratamiento Remoción. Las especies del género *Stipa* (Grupo II) presentaron, en cambio, altos valores de importancia en los tres tratamientos, particularmente las agrupadas bajo la denominación de *Stipa spp.* Las gramíneas anuales de ciclo otoño-inverno-primaveral (Grupo III) resultaron afectadas negativamente por el tratamiento Corte pero positivamente por el tratamiento Remoción, mientras que las gramíneas anuales o perennes ruderales de ciclo primavera-estivo-otoñal (Grupo IV) parecen haber sido favorecidas por ambos tratamientos experimentales.

La distribución del número de toques de materia verde entre las distintas especies, ordenadas según su importancia a nivel de composición promedio por tratamiento (Cuadro 2 y Figura 1), indica que la diferencia más importante entre los mismos está en la posición relativa que ocupan las especies de los distintos grupos (representados con

símbolos diferentes). En cuanto al diseño de las distribuciones, se aprecia en la parte media de la curva del tratamiento Testigo una mayor concentración de especies, que le confiere a la misma una convexidad en esa zona.

En la misma curva puede verse también que el primer puesto aparece prácticamente compartido por cuatro especies, mientras que en los tratamientos Corte y Remoción existe una dominancia más neta de una o dos especies. Estas diferencias aparecen asociadas con los mayores valores de diversidad florística, ligados al componente equitatividad, presentados por el testigo respecto a los tratamientos Corte y Remoción (Cuadro 3). Los menores valores de diversidad correspondieron al tratamiento Remoción, debido tanto a una menor riqueza como a una menor equitatividad, situación que a nivel de parcela (Cuadro 1) puede apreciarse en las escasas 9 especies de la repetición 3 o en la fuerte dominancia de *Ambrosia tenuifolia* en la repetición 2.

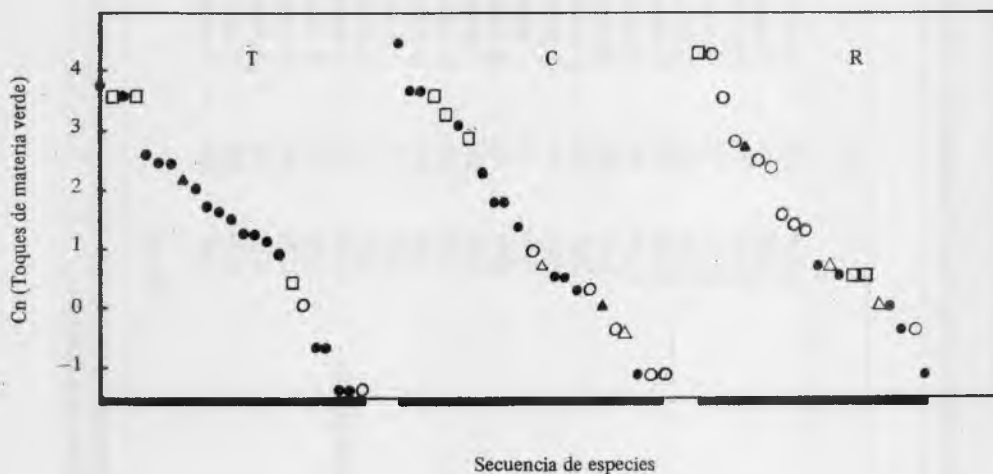


Figura 1: Distribución de valores de importancia de las especies (logaritmo natural de los toques de materia verde) por tratamientos (Véase el Cuadro 2). Las especies se han representado con distintos símbolos según pertenezcan a los siguientes grupos: gramíneas y graminiformes perennes excluidas las pertenecientes al género *Stipa* (●), gramíneas perennes del género *Stipa* (□), gramíneas anuales de ciclo otoño-inverno-primaveral (▲), gramíneas anuales de ciclo primavera-estivo-otoñal (△), y dicotiledóneas herbáceas (○) (Véase el Cuadro 1). Las líneas de mayor espesor en abscisas son proporcionales a la cantidad de especies por tratamiento.

CUADRO 2: Composición botánica promedio por tratamiento al finalizar el período experimental (*).

	T		C		R			
	x	CV	x	CV	x	CV		
1 <i>B. auleticus</i>	44,00	127	<i>B. auleticus</i>	84,67	52	<i>Stipa spp.</i>	72,00	35
2 <i>Stipa spp.</i>	36,00	45	<i>B. laguroides</i>	38,67	84	<i>A. tenuifolia</i>	70,33	123
3 <i>P. dilatatum</i>	34,00	74	<i>Piptochaetium spp.</i>	38,67	49	<i>A. leptophyllum</i>	33,67	173
4 <i>S. papposa</i>	31,25	72	<i>Stipa spp.</i>	36,33	21	<i>C. vulgare</i>	16,67	68
5 <i>B. laguroides</i>	13,50	82	<i>S. trichotoma</i>	26,09	60	<i>L. multiflorum</i>	15,00	61
6 <i>Piptochaetium spp.</i>	12,00	129	<i>P. dilatatum</i>	22,00	18	<i>L. nudicaulis</i>	12,00	173
7 <i>Carex spp.</i>	11,50	80	<i>S. papposa</i>	17,67	66	<i>M. lupulina</i>	10,67	89
8 <i>L. multiflorum</i>	8,50	109	<i>Carex spp.</i>	9,33	101	<i>G. pulchella</i>	4,67	173
9 <i>J. balticus</i>	8,00	114	<i>L. perenne</i>	5,67	158	<i>C. acanthoides</i>	4,00	87
10 <i>P. lanigera</i>	5,50	79	<i>P. lanigera</i>	5,67	97	<i>C. leucantemum</i>	3,67	173
11 <i>L. perenne</i>	5,00	71	<i>J. balticus</i>	4,00	100	<i>P. dilatatum</i>	2,00	87
12 <i>D. spicata</i>	4,50	82	<i>M. lupulina</i>	2,67	173	<i>S. geniculata</i>	2,00	87
13 <i>A. elongatum</i>	3,50	200	<i>S. geniculata</i>	2,00	87	<i>Piptochaetium spp.</i>	1,67	173
14 <i>S. indicus</i>	3,50	118	<i>D. spicata</i>	1,67	173	<i>S. papposa</i>	1,67	125
15 <i>F. arundinacea</i>	3,00	200	<i>S. indicus</i>	1,67	125	<i>S. trichotoma</i>	1,67	125
16 <i>J. imbricatus</i>	2,50	120	<i>J. imbricatus</i>	1,33	174	<i>E. virescens</i>	1,00	173
17 <i>S. trichotoma</i>	1,50	67	<i>L. nudicaulis</i>	1,33	174	<i>L. perenne</i>	1,00	173
18 Dicotiledóneas no identificadas	1,00	82	<i>L. multiflorum</i>	1,00	173	<i>B. auleticus</i>	0,67	172
19 <i>M. brasiliense</i>	0,50	115	<i>H. radicata</i>	0,67	172	<i>S. media</i>	0,67	172
20 <i>B. unioides</i>	0,50	200	<i>E. virescens</i>	0,67	172	<i>B. laguroides</i>	0,33	175
21 <i>B. brevis</i>	0,25	200	<i>B. brevis</i>	0,33	175			
22 <i>Panicum sp.</i>	0,25	200	<i>S. asper</i>	0,33	175			
23 <i>S. media</i>	0,25	200	<i>P. canescens</i>	0,33	175			
Toques totales	230,50			302,67			255,36	

(*) Las especies están ordenadas dentro de cada tratamiento por su valor de importancia, en toques de materia verde. x = promedio, CV = coeficiente de variación. Demás referencias como en el Cuadro 1.

CUADRO 3: Diversidad (H' ; Índice de Shannon-Wiener), equitatividad (J') y riqueza florística (S) a nivel de composición promedio por tratamiento al fin del período experimental. Las últimas dos columnas presentan los valores de Esperanza de H' y Varianza de H' (Poole, 1974); las diferencias estadísticamente significativas entre los valores de diversidad se indican con letras distintas ($p = 0,05$).

	H'	J'	S	$E(H')$	$Var(H')$
Testigo	2,4543 a	0,7827	23	2,4046	0,0037
Corte	2,2660 b	0,7227	23	2,2296	0,0033
Remoción	2,0575 c	0,6868	20	2,0202	0,0047

CUADRO 4: Similitud florística promedio intra e inter-tratamientos, según un índice cualitativo (CCJ) y un cuali-cuantitativo (PSBC), al fin del período experimental (*).

		PSBC	CCJ
Intra-tratamientos	T	46,78	59,83
	C	63,10	53,00
	R	47,03	37,66
Inter-tratamientos	T-C	49,61	52,41
	T-R	20,93	22,08
	C-R	16,39	24,44

(*) CCJ = Coeficiente de comunidad de Jaccard, PSBC = Porcentaje de similitud de Czekanowsky modificado por Bray y Curtis (Ellenberg y Mueller-Dombois, 1974), Denominación de las parcelas, como en el Cuadro 1.

Finalmente se analizó el grado de similitud entre las parcelas de los tres tratamientos mediante un índice cualitativo y uno cuali-cuantitativo, construyéndose con los valores obtenidos sendas matrices de similitud. Una síntesis de estos resultados se presenta en el Cuadro 4, donde se aprecia que el número de especies comunes (similitud cualitativa) entre las parcelas pertenecientes a un mismo tratamiento, resultó mínimo en el tratamiento Remoción, presentando el tratamiento Corte una situación intermedia y cercana al Testigo; estos datos indican el grado de homogeneidad en la composición botánica, presentado por las parcelas de un mismo tratamiento. En términos cuali-cuantitativos, en cambio, el tratamiento Corte presentó el índice más alto, indicando que algunas de las especies comunes de las parcelas de este tratamiento presentaron, además, valores de importancia alto en las tres repeticiones; éste fue particularmente el caso de *Bromus auleticus* (Cuadro 1).

La similitud entre tratamientos resultó alta entre Testigo y Corte, pero notablemente baja entre estos tratamientos y Remoción, tanto en términos cualitativos como cuali-cuantitativos, reflejando la importante modificación que este tratamiento ocasionó en la estructura florística de la comunidad.

Cantidad y distribución vertical del material verde y seco

Al finalizar el período experimental (enero) los tratamientos Corte y Remoción presentaban una cantidad de toques de materia total significativamente menor que el Testigo ($P \leq 0,01$), pero una proporción mucho más alta de material verde (Figura 2). La cantidad absoluta de material verde resultó, incluso, significativamente mayor en el tratamiento Corte que en el Testigo ($P \leq 0,05$). El diseño de distribución vertical de la mate-

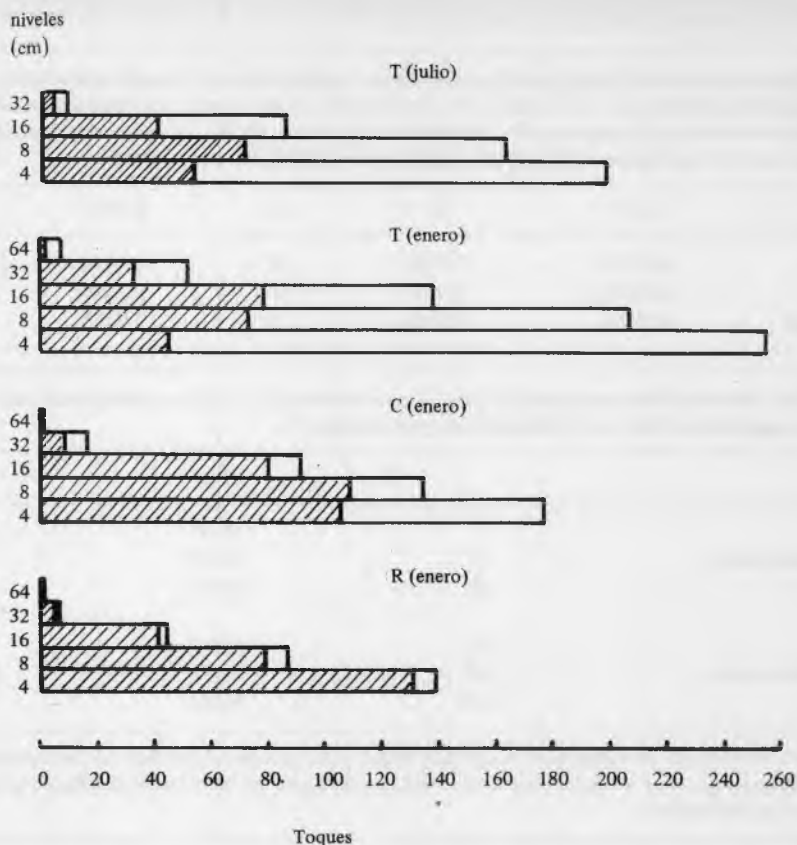


Figura 2: Distribución vertical de la densidad de vegetación, expresada como toques por nivel del material verde (rayado) y material seco (sin rayar), en los tratamientos Testigo (T), Corte (C) y Remoción (R). Las épocas indicadas corresponden al inicio (agosto de 1980) y fin del experimento (enero de 1981).

ria verde también resultó afectado por los tratamientos Corte y Remoción, aumentando el número de toques en los estratos inferiores y disminuyendo en los superiores, respecto al Testigo. La estratificación de la materia total presentó, en cambio, un diseño similar en los tres casos. En la misma figura se muestra también el diseño presentado por el tratamiento Testigo al comenzar el período experimental, a fin de apreciar su evolución en dicho lapso.

DISCUSION

Efectos sobre la estructura florística de la comunidad

El diferente comportamiento mostrado

por las especies de los cinco grupos descritos, puede explicarse admitiendo: 1) la coexistencia en el sistema estudiado de dos reservorios de información de diferente naturaleza en relación al restablecimiento de la cobertura vegetal y 2) que la participación relativa de uno u otro reservorio en la restauración del canopeo, depende de la naturaleza de los mismos y de la medida en que resulten afectados por distintos tipos de perturbaciones. Los reservorios propuestos son los siguientes:

Reservorio Organos subsuperficiales de regeneración vegetativa

(Reservorio vegetativo), que incluye rizomas, bulbos y bases de tallos con yemas que no superan el nivel del suelo.

Reservorio Semillas

Presentes en el perfil del suelo, incluyendo las que pudieran haber ingresado luego de aplicado los tratamientos.

Ambos reservorios difieren en la cantidad de energía asociada a sus yemas de renuevo y en el efecto que las condiciones del ambiente ejercen sobre su expresión. En el pastizal no perturbado o cuando sólo su parte aérea es afectada, la mayor proporción relativa de energía asociada a las yemas del reservorio vegetativo permite el predominio de geófitas y hemicriptófitas. Cuando tal reservorio es eliminado y el suelo removido, el establecimiento de las plántulas a partir del reservorio semillas no debe enfrentar las rigurosas condiciones de competencia que significa el rebrote de plantas con regeneración vegetativa.

Tras la remoción, además, las semillas presentes en el suelo se ven expuestas a una serie de estímulos (aireación, radiación, humedad) que pueden resultar muy importantes para la germinación de muchas especies del grupo V (dicotiledóneas herbáceas), como ha sido sugerido por Insausti y Soriano (1982) al analizar el efecto del laboreo sobre el establecimiento de *Ambrosia tenuifolia*, en un pastizal de características similares al aquí estudiado. Los mismos autores revisan bibliografía donde se citan casos en que la germinación de dicotiledóneas herbáceas resulta positivamente afectada por la remoción del suelo y negativamente por la presencia de un canopeo denso. Esto explica el efecto leve pero positivo del corte o pastoreo sobre la germinación de *Ambrosia tenuifolia* encontrado por Insausti y Soriano (*l. c.*), lo que concuerda con el pequeño aumento de especies dicotiledóneas registrado en el tratamiento Corte y cuya explicación debiera buscarse nuevamente en la disminución de la competencia y/o en la modificación de las condiciones que regulan o condicionan la germinación, introducidas con el corte de la biomasa aérea.

En resumen, las especies del grupo V aparecen como un conjunto de poblaciones que para permanecer o propagarse en estos sistemas cuentan con un importante caudal de información en el banco de semillas del suelo, a partir del cual se reinstalan y reproducen rápidamente toda vez que merma el potencial de restablecimiento mediado por el reservorio vegetativo. Mientras estas situaciones, normalmente desencadenadas por algún tipo de disturbio, no se repitan con la frecuencia adecuada, las hemicriptófitas y geófitas de la comunidad recuperarán el terreno perdido gracias a las ventajas competitivas que, a largo plazo y en un canopeo denso, representa contar con órganos de regeneración vegetativa y hojas erectas (Harper, 1977; Grime, 1979). Es interesante señalar que algunas especies del grupo V, como es el caso de *Ambrosia tenuifolia*, pueden además canalizar parte de su energía al reservorio vegetativo, manifestando de este modo una estrategia alternativa frente a comunidades cerradas, donde el establecimiento de las plántulas se torna difícil (Insausti y Soriano, 1982).

Las gramíneas y gramíniformes perennes del grupo I presentaron un comportamiento contrario a las dicotiledóneas del grupo V, predominando en los tratamientos Testigo y Corte por ser, aparentemente, las mejor representadas en el reservorio vegetativo en el sistema estudiado y porque, al no verse afectado este reservorio en los tratamientos mencionados, su expresión resultó dominante en el mantenimiento o restauración del canopeo. Su escasa presencia en el tratamiento Remoción parecería indicar que estas especies están mal representadas en el reservorio semillas, que su germinación no fue estimulada por la remoción del suelo o que el posterior establecimiento de las plántulas no pudo superar la presión competitiva impuesta por las especies del grupo V.

Las gramíneas anuales o perennes ruderales de los grupos III y IV también garantizan su propagación a través del reservorio semillas, pero su porte erecto y, tal vez, diferencias en sus requerimientos de germinación,

facilitan su establecimiento en condiciones en que las dicotiledóneas herbáceas no prosperan. Este comportamiento sería el responsable de que *Setaria geniculata* y *Eragrostis virescens* estuvieran presentes en los tratamientos Corte y Remoción. La escasa presencia de *Lolium multiflorum* en el tratamiento Corte puede explicarse por el desplazamiento competitivo que le provocan las gramíneas y graminiformes perennes en una época del año que no es la óptima para su establecimiento. Las plantas de esta especie que pudieran haberse establecido en las parcelas asignadas al tratamiento Corte en el otoño previo, no fueron aparentemente capaces de rebrotar después de haber sido eliminada su parte aérea.

Las especies del género *Stipa* (grupo II) fueron, a juzgar por su comportamiento en el tratamiento Remoción, las gramíneas mejor representadas en el reservorio semillas. A su vez, los altos valores de importancia que mantuvieron en el tratamiento Corte parecerían indicar que el reservorio vegetativo es igualmente importante en su restablecimiento, aunque en este experimento no resulta posible establecer la participación relativa de cada fuente de información.

La diversidad florística de los canopeos restablecidos luego del Corte y la Remoción (Cuadro 3), descendió con el nivel de la perturbación producida, lo que parece estar de acuerdo con ciertos postulados clásicos al respecto (Margalef, 1963 y 1968; Odum, 1969).

En el tratamiento Corte, la caída de la equitatividad parece estar relacionada básicamente con el predominio logrado por *Bromus auleticus*, que podría haber sido colocado en una situación competitivamente favorable al aplicar el tratamiento, tal vez debido a que esta especie presentó un crecimiento más activo, inmediatamente después de aplicado el corte, que otras especies del grupo 1 pero de ciclo estival, como *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides*. En el tratamiento Remoción, la caída en riqueza y equitatividad, puede deberse a varias razones: 1) la eliminación de la información contenida

en el reservorio vegetativo; 2) la cantidad de semillas en condiciones de germinar luego de aplicado el tratamiento y su distribución espacial y 3) las relaciones de competencia que dichas especies mantuvieron entre sí durante el proceso de restauración del canopeo. En este sentido, la velocidad de desplazamiento competitivo entre las especies con posterioridad al disturbio provocado con la remoción, puede haber jugado un importante papel respecto a la diversidad registrada en el momento en que se relevaron las parcelas (Huston, 1979). Las condiciones particulares impuestas por uno u otro tratamiento durante el lapso relativamente breve del período experimental, aparecerían entonces favoreciendo selectivamente a determinadas especies o grupos de especies, lo que resulta en diseños de distribución de valores de importancia con especies dominantes netas y menores valores de diversidad que la comunidad inalterada.

En cuanto a las relaciones de similitud entre parcelas (Cuadro 4), los resultados a nivel de los tratamientos Testigo y Corte resultan coherentes con las argumentaciones ya presentadas, reforzando la idea de que el establecimiento por rebrote es el que predomina en el mantenimiento de la cobertura de la comunidad inalterada o en su restauración luego del corte, aumentando en este último caso el predominio de algunas especies temporariamente favorecidas. La baja similitud entre las parcelas del tratamiento Remoción y el resto, en cambio, indica la presencia de información alternativa acumulada en el banco de semillas del suelo, que no es la que predomina en los procesos de renovación de la comunidad no alterada, pero que juega un papel importante en los procesos de repoblamiento de zonas fuertemente disturbadas. Su baja similitud interna, por otro lado, estaría asociada al hecho de que la restauración del canopeo a partir de semillas es un proceso que se conduce sobre fuertes gradientes espaciales, relacionados con una desuniforme distribución de las semillas de cada especie en el banco del suelo.

Efectos sobre la cantidad y distribución vertical del material verde y seco

Los efectos registrados respecto a la cantidad de toques y su estratificación (Figura 1) fueron similares en ambos tratamientos. Los mayores valores de materia verde y su diferente diseño de distribución vertical en relación al control, podrían explicarse por la acumulación de material seco que se produce en las parcelas no disturbadas, particularmente en los estratos inferiores. Este efecto modificaría la calidad y cantidad de radiación que alcanza a las partes fotosintéticamente activas en el interior del canopeo, produciendo en consecuencia un desplazamiento hacia arriba de la fitomasa verde y una disminución de su productividad. Los mayores valores de materia total en el testigo se deben a la acumulación de biomasa seca producida desde el comienzo de la clausura, ya que este compartimiento continúa aumentando por varios años una vez eliminado el pastoreo (Soriano *et al.*, 1977).

Significado biológico de los tratamientos aplicados

Los tratamientos Corte y Remoción presentaron para el sistema la eliminación de biomasa de diferente calidad. En el caso del corte, se eliminó material esencialmente transitorio, vinculado funcionalmente a la producción fotosintética y de vida media breve. Por otro lado, y como se comentó en la Introducción, el sistema pastizal, por su espectro de formas de vida, resulta particularmente bien adaptado a este tipo de disturbios (Tivy, 1971). En consecuencia, el corte no significó una perturbación inédita para la mayor parte de las especies presentes en la comunidad, que lograron restablecer un canopeo similar al control.

En el caso de la remoción de los órganos subterráneos de regeneración vegetativa, se eliminó un compartimiento naturalmente protegido, por estar en la zona históricamen-

te menos sujeta a disturbios y funcionalmente ligada a la perpetuación de las especies en el sistema. La susceptibilidad mostrada ante este tratamiento por las especies de la comunidad inalterada, así como el ingreso de muchas especies adventicias que se produjo al aplicarlo, estarían relacionados con la falta de coevolución de la flora prístina con tales tipos de disturbios, situación que habría llevado a "reconocer" a la zona subsuperficial como un lugar "seguro" dentro del sistema. La canalización hacia órganos subterráneos de la energía asociada a la perpetuación y propagación vegetativa, resultaron entonces mecanismos selectivamente favorecidos y se correlacionaron, en algunos casos, con una disminución en la asignación de recursos a la reproducción (Verona *et al.*, inédito).

La eliminación experimental del reservorio vegetativo afectó la estabilidad global del sistema (Lewontin, 1969), dejando a las semillas presentes en el perfil del suelo o a las que pudieran ingresar al mismo como única alternativa para el restablecimiento del canopeo. Además, a juzgar por la composición botánica de las parcelas del tratamiento Remoción, el espectro florístico representado en ambos reservorios tiene escasa superposición y la regulación de su expresión obedece a principios diferentes. El reservorio semillas resultó mucho más "contaminado" con especies adventicias y, aparentemente, su expresión estuvo subordinada a la remoción del suelo y eliminación del reservorio vegetativo; ambas características revisten importancia en la estabilidad del pastizal y sería deseable que pudieran ser tomadas en consideración al diseñar estrategias de manejo para estos sistemas.

CONCLUSIONES

El rebrote y la germinación se presentaron como dos vías en gran medida alternativas para el restablecimiento del canopeo. El predominio de una u otra vía de regeneración dependió del tipo de perturbación produci-

da. Cuando el canopeo fue cortado predominó el rebrote y cuando el horizonte A fue removido, eliminando los órganos subsuperficiales de regeneración vegetativa, el restablecimiento de la cobertura vegetal se realizó a partir de la germinación de las semillas contenidas en el banco del suelo.

El canopeo restablecido difirió según el proceso de regeneración puesto en juego. Mientras que el rebrote reprodujo en gran medida la comunidad control aunque aumentando el predominio de algunas gramíneas perennes, la germinación dió lugar a una comunidad alternativa, rica en dicotiledóneas adventicias. La comunidad natural, representada por el testigo, mostró, por lo tanto, en las condiciones del experimento, un comportamiento globalmente estable (Lewontin, 1969) frente a perturbaciones de su parte aérea, pero acusó fragilidad (Sutherland, 1981) ante la perturbación del compartimiento subterráneo, indicando que su permanencia está fuertemente sustentada en la regeneración vegetativa a partir de órganos presentes en este compartimiento.

El espectro florístico obtenido a partir del compartimiento semillas, permite inferir que parte de la información acumulada en el mismo se genera a partir de perturbaciones recurrentes, las que probablemente ocurren en forma irregular en el mismo tiempo y en el espacio, a juzgar por las marcadas diferencias presentadas entre las parcelas del tratamiento Remoción de órganos vegetativos. La falta de un tratamiento que permitiera discernir entre el efecto físico de la remoción del suelo y la competencia de las plantas que rebrotan, sobre el establecimiento a partir de semillas, limitó las posibilidades de interpretación de los mecanismos que regulan la expresión de ambos reservorios de información.

La acumulación de biomasa seca como consecuencia de la clausura al pastoreo de herbívoros domésticos, actuó limitando la producción de materia verde de la comunidad, la que resultó incrementada por el tratamiento de corte. Tanto este último tratamiento como la remoción de los órganos subsuperficiales de regeneración vegetativa,

afectaron la distribución vertical de fitomasa verde del canopeo respecto al testigo, aumentando la densidad de la misma en los estratos inferiores y disminuyéndola en los superiores.

La diferente estabilidad puesta de manifiesto por la comunidad ante perturbaciones de su parte aérea (estabilidad global) o subterránea (fragilidad) podría explicarse por una coevolución con el primer tipo de perturbaciones pero no con el segundo y resulta importante cuando se pretende realizar su aprovechamiento racional como recurso forrajero.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subsidiado en parte por la Universidad Nacional de Mar del Plata (Res. Rec. N° 711/79) y en parte por la Subsecretaría de Ciencia y Técnica de la Nación (Res. N° 655/80; Subsidio N° 9.585/80-15), instituciones a quienes los autores quedan agradecidos. L. Montes y S. Alonso han colaborado en las determinaciones sistemáticas, S. Langer y L. Batocletti, han prestado su ayuda en los relevamientos de campo y C. Del Barba en la aplicación de los tratamientos. A todos ellos también se les debe un especial reconocimiento.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Alippe, H. A. y R. Brinnand, 1976. Distribución dinámica de la biomasa subterránea de un pastizal natural de la Depresión del Salado, Provincia de Buenos Aires. Inédito.
- 2) Brown, D., 1954. Methods of Surveying and Measuring Vegetation. *Commonw. Bur. Pasture Field Crops*, Hurley, Berkshire, Bull.
- 3) Coupland R. T., 1979. The Nature of Grassland *En*: R. T. Coupland (ed.). *Grassland Ecosystems of the World. Analysis of Grasslands and their Uses*. IBP 18. Cambridge University Press. Cambridge.
- 4) Ellenberg, H. y D. Mueller-Dombois, 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons, Inc. London.

- 5) Grime, J. P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley and Sons, Inc. London.
- 6) Harper, J. L., 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London.
- 7) Huston M., 1979. A general Hypothesis of Species Diversity. *Amer. Nat.* 113:81 - 101.
- 8) Insausti, P. y A. Soriano, 1982. Comportamiento de las semillas de *Ambrosia Tenuifolia* (Altamisa) en un pastizal de la Depresión del Salado. *Rev. Facultad de Agronomía*, 3 (1):
- 9) León R. J. C., 1975. Las comunidades herbáceas de la región de Castelli-Pila. Comisión de Investigaciones Científicas. La Plata (Argentina). *Monografías* No 5: 73-107.
- 10) Lewontin R. C., 1969. The Meaning of Stability. *En: R. C. Lewontin (ed.) Diversity and Stability in Ecological Systems. Brookhaven Symp. Biol.* No 22: 13-24. Brook. Nat. Lab.
- 11) Maceira N. O. y C. A. Verona, 1980. Bastidores para el relevamiento de vegetación herbácea por el método de los puntos. *Rev. Facultad de Agronomía*, 1 (3): 93-98.
- 12) Margalef R., 1963. On certain Unifying Principles in Ecology. *Amer. Nat.* 97: 357-374.
- 13) Margalef R., 1968. Perspectives in Ecological Theory. Univ. Chicago Press. Chicago.
- 14) Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- 15) Pianka E. R., 1974. Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71 (5): 2.141-2.145.
- 16) Poole R., 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. Mc.Graw-Hill, New York.
- 17) Soriano A., H. A. Alipe, V. A. Deregibus, J. H. Lemcoff, R. J. C. León, O. E. Sala, T. Schlichter y R. Trabuco, 1977. Ecología de los pastizales de la Depresión del Salado. *Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria.* XXXI (2): 5-19.
- 18) Southwood T. R. E., 1976. Bionomic Strategies and Population Parameters. *En: R. M. May (ed.) Theoretical Ecology. Principles and Applications.* Balckwell Sci. Publ. London.
- 19) Sutherland J. P., 1981. The Fouling Community at Beaufort, North Carolina: a Study in Stability. *Amer. Nat.* 118: 499-519.
- 20) Tivy J., 1971. Biogeography. A study of Plants in the Ecosphere. Oliver and Boyd, Edinburg.
- 21) Verona C. A., S. C. Arana, N. E. Mailland y N. O. Maceira, 1982. Modelos adaptativos de poblaciones vegetales en un pastizal natural. Inédito.
- 22) Vervoort, F., 1973. La vegetación de la República Argentina. VII. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). *Serie Fitogeográfica* No 17. INTA. Buenos Aires.
- 23) Whittaker R. H., 1975. Communities and Ecosystems. McMillan Publishing Co., Inc. New York.