

DINÁMICA DE PAJONALES DE PAJA COLORADA (*PASPALUM* SPP.) MANEJADOS CON FUEGO Y PASTOREO EN LA PAMPA DEPRIMIDA ARGENTINA¹

FIRE MANAGEMENT OF TALL TUSSOCK GRASSLANDS IN THE FLOODING PAMPA OF ARGENTINE

Pedro Laterra, Osvaldo R. Vignolio, Liliana G. Hidalgo, Osvaldo N. Fernández, Miguel A. Cauhépé y Néstor O. Maceira

Grupo de Agroecología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Unidad Integrada Balcarce: FCA (UNMP) - EEA Balcarce (INTA), CC 276, (7620) Balcarce, Provincia de Buenos Aires, Argentina. E-mail: platterra@balcarce.inta.gov.ar

RESUMEN

Paspalum quadrifarium Lam. y *P. exaltatum* Presl. son dos gramíneas perennes nativas, que forman densos pajonales en el sur de la Pampa Deprimida, dentro de la Región Pampeana Argentina. Los pajonales representan hábitats relictuales de la vegetación original de vastas zonas de la pampa, de alto valor como refugios de vida silvestre pero de escasa receptividad ganadera. Para aumentar la carga bovina, los pajonales son reemplazados por pastizales naturales de pastos cortos o por pasturas cultivadas, o son sometidos a quemas periódicas que incrementan la calidad del forraje. Mientras que la quema invernal de los pajonales es una práctica tradicional de los ganaderos, la investigación científica y tecnológica se ha centralizado más en las opciones de reemplazo del pajonal. En este trabajo se integran los conocimientos recientes sobre la ecología y utilización del pajonal mediante quemas y pastoreo, en un modelo conceptual de estados y transiciones factible de ser empleado como base para el manejo ganadero sustentable del pajonal, conservando su valor como hábitat de vida silvestre. El fuego puede inducir un aumento de corto tiempo en la calidad del forraje, accesibilidad del mismo al ganado y productividad, así como cambios florísticos hacia estados transicionales caracterizados por especies diferentes. Ciertas especies forrajeras pueden resultar favorecidas frente a especies de malezas manejando la frecuencia e intensidad de las quemas. Mientras que estos estados transicionales son reversibles, el pastizal de pastos cortos representa un punto de no retorno. La tecnología de manejo del fuego permite la transformación del pajonal en un sistema de más alta productividad y bajo riesgo ambiental, con una muy baja inversión económica. Como alternativa al reemplazo, el manejo del fuego y el pastoreo mantiene un sistema de parches de pajonal con diferente calidad para el ganado y para la fauna silvestre, permitiendo así combinar el objetivo productivo con la conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: Pampa deprimida, pajonales, fuego, pastoreo, modelo.

ABSTRACT

Paspalum quadrifarium Lam. and *P. exaltatum* Presl. are native tussock grasses of the Flooding Pampa of Argentina, where they form dense and tall canopies («pajonal» communities) which represent valuable wildlife refuges but a poor forage resource. Pajonal communities have been suggested as the dominant physiognomy in a large portion of the Pampas landscape before the European settlement. To increase cattle stocking rates, the pajonal is currently replaced by natural vegetation (short grassland) or by cultivated pastures, or it is periodically burned. While winter burning is a traditional practice, scientific and technological research has been largely focused on the first option. Recent knowledge about the ecology and utilization of the pajonal is integrated here in a conceptual model for its sustainable use and/or its conservation as wildlife habitat. Fire may induce short term enhancement in quality, accessibility and productivity, as well as transitional floristic stages characterized by different forage and weed species. Forage invaders may be favored over weeds by management of fire frequency and intensity. While such transitional stages are reversible, the short grassland seems to be a non-return point. Pajonal transformation into high-productive and low-risk conditions is possible with very low economic investment, by performing fire technology. As an alternative to the replacement, prescribed burning keeps a pattern of pajonal patches with different quality for cattle and wildlife, and thus represents an opportunity for the sustainable use of the pajonal and the conservation of its biodiversity.

Key words: Pampa deprimida, tussock grasslands, fire, grazing, model.

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

Paspalum quadrifarium («paja colorada») es una gramínea perenne sudamericana, distribuida entre los paralelos 30° y 39° de latitud sur. Forma pajonales sobre suelos húmedos desde el este de Uruguay hasta las Serranías de Córdoba y San Luis, en el centro-oeste de Argentina (León 1991, Quarín y Lombardo 1986). Dentro de la Región Pampeana argentina, la paja colorada ha sido descrita como dominante en un área de aproximadamente 14.000 km² (Vervoorst 1967), correspondiente a una ancha franja extendida de noroeste a sudeste, en la mitad sur de la sub-región de la Pampa Deprimida (Figura 1). Actualmente, esta superficie se ha reducido notablemente por efecto del manejo agropecuario, que tiende a ralear y eliminar los pajonales debido a su escasa receptividad ganadera.

Los primeros testimonios de viajeros que atravesaron la Pampa Deprimida, entre los que se encuentra Ch. Darwin, dan cuenta de una fisonomía muy similar a la que ofrecen hoy los pajonales de paja colorada. En general, esos relatos destacan la uniformidad de ese paisaje, según Darwin (1839) sólo interrumpido por el río Salado, al norte del cual los pastos altos dejaban lugar a un césped verde mantenido por el pastoreo. Actualmente, aún persisten fragmentos relativamente grandes de pajonal en esa región del sur del río Salado que reflejan, en cierta medida, la presencia de suelos que no han admitido la acción supresora de los laboreos sucesivos.

La actual tendencia hacia la intensificación productiva que muestran los sistemas de cría bovina en la Pampa Deprimida (y los sistemas agropecuarios de la pampa en general), se traducen en una creciente necesidad por incrementar la productividad forrajera y la carga animal. Como se dijo, los pajonales de paja colorada en su condición natural soportan una escasa carga ganadera con relación a la media de la región, debido a su alto contenido en material muerto de muy baja digestibilidad. Consecuentemente, las prácticas tradicionales han procurado mejorar su condición forrajera, quemando la materia seca acumulada y estimulando así el rebrote de follaje tierno. En forma más reciente, la tendencia ha sido la quema y roturación del pajonal, intentando su reemplazo por sistemas agrícolas seguidos por la siembra de forrajeras cultivadas. Este tipo de presión sobre las comunidades naturales de pastizal se ha reproducido históricamente en toda la región pampeana, primero en los suelos más aptos de la Pampa Ondulada y

actualmente en las zonas marginales para la agricultura, como la Pampa Deprimida y la Pampa Interior o medianosa.

Actualmente, las principales alternativas de manejo disponibles por el productor agropecuario para las áreas con pajonales son: 1) supresión del pajonal (mediante la aplicación de herbicidas y/o laboreos, generalmente precedidos por una quema) y reemplazo del mismo por vegetación espontánea (pastos cortos) o por pasturas cultivadas, y 2) manejo del pajonal con quemas invierno-primaverales, con o sin interseembra de especies forrajeras. A pesar de que la quema del pajonal es una práctica de uso tradicional, los estudios científicos y tecnológicos sobre la misma son recientes, y aún escasamente integrados. En este trabajo se plantea un modelo conceptual sobre la estructura y funcionamiento de estos pajonales, en el que se integra y sintetiza el estado actual de conocimiento de este ecosistema, como una base para su manejo productivo y su conservación.

Para el desarrollo del modelo se aplicó el enfoque de estados y transiciones propuesto por Westoby *et al.* (1989). La mayor parte de los estados y transiciones planteados derivan de los resultados de estudios realizados en los Partidos de Ayacucho y Azul (Provincia de Buenos Aires), en los que se analizan los efectos de distintas regímenes de quema y pastoreo, sobre: a) la demografía de *Paspalum quadrifarium* (Lattera *et al.* 1994, Linares *et al.* 1995, Ricci *et al.* 1996, Vignolio *et al.* 1998), b) la dinámica de su comunidad acompañante (Giaquinta 1997, Lattera y Vignolio 1997a, 1997b), c) la productividad primaria y la calidad forrajera del pajonal (Cauhépé *et al.* 1985, Deregibus *et al.* 1989, Hidalgo y Lattera 1993, 1995, Sacido *et al.* 1995a), d) la dinámica poblacional de algunas especies invasoras y su impacto sobre la estructura del pajonal (Giaquinta 1997, Lattera 1997, Ortega y Lattera 1995, 1996), e) algunas propiedades físico-químicas y biológicas del suelo (Quaglia *et al.* 1995, Sakalauskas y Costa 1995), f) las comunidades de aves y mamíferos silvestres (Comparatore *et al.* 1996), g) la utilización ganadera (Cauhépé 1990) y h) el mejoramiento del pajonal mediante intersembros (Lattanzi *et al.* 1996, Sacido *et al.* 1995b). Algunos de estos estudios estuvieron dirigidos a comprender el papel de *Lotus tenuis* en el sistema, una leguminosa invasora de gran valor forrajero (Montes 1988). Su introducción espontánea o mediante intersembros puede tener consecuencias relevantes sobre la dinámica del pajonal, tanto desde la perspectiva de su productividad ganadera

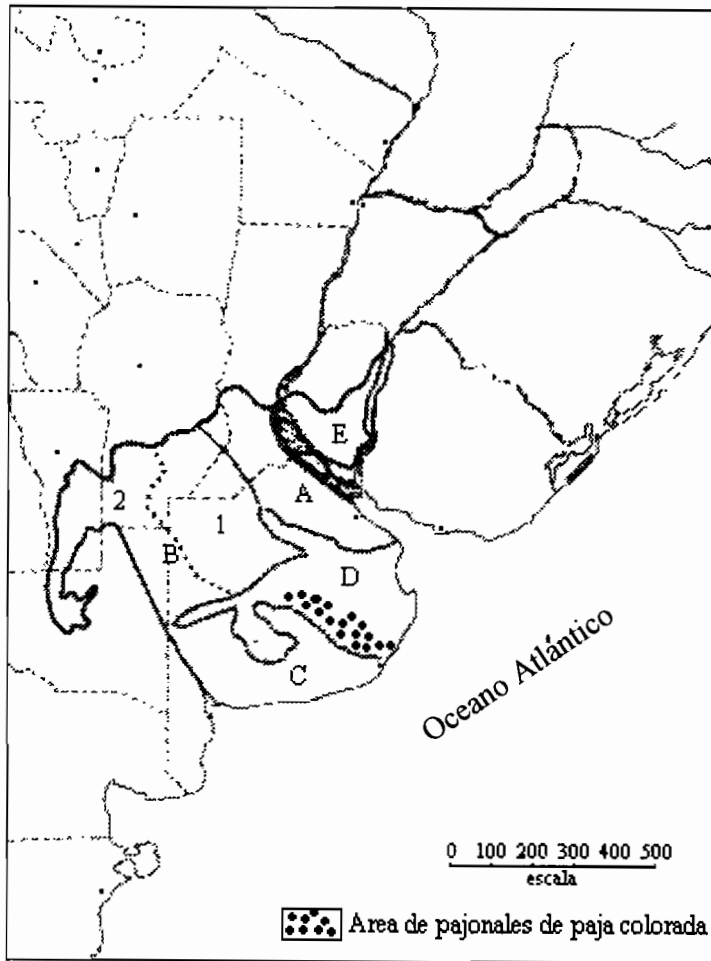


Figura 1. Región Pampeana de Argentina con sus sub-regiones: A: Pampa Ondulada, B: Pampa Interior (B1: Pampa Plana, B2: Pampa Occidental), C: Pampa Austral, D: Pampa Deprimida, E: Pampa Mesopotámica. (Fuente: Soriano *et al.* 1991). Las áreas en negro corresponden a la distribución de los pajonales de paja colorada dentro de la Pampa Deprimida, según Vervoost (1967).

como de la resistencia a la invasión por malezas (principalmente cardos) del pajonal quemado (Latterra 1997, Ortega y Latterra 1995).

Debido a la gran afinidad morfológica entre *Paspalum quadrifarium* Lam. y *P. exaltatum* Presl., la presencia de esta última especie en pajonales de la Pampa Deprimida sólo fue advertida recientemente (Alonso *et al.* 1995). La mayor parte de los resultados descritos en este trabajo, corresponden a comunidades de pajonal en las que *P. exaltatum* se encontraba presente como componente minoritario (estudios dentro del Partido de Ayacucho). En aquellos referidos a calidad forrajera e intersiembra con lotus (Sacido *et al.* 1995a, 1995b), las dos especies de *Paspalum* no fueron discriminadas.

La definición de los estados se realizó en base a características estructurales de la comunidad vegetal, en tanto que las transiciones se apoyan fuertemente en los conocimientos disponibles sobre el impacto del fuego y del pastoreo en la demografía de la especie dominante. La estructura de pastizales afectados por fuego, pastoreo y otros disturbios, normalmente oscila alrededor de distintos puntos de equilibrio (Westoby *et al.* 1989). El pajonal parece no ser la excepción a esa dinámica, donde el fuego y el pastoreo actúan sinérgicamente como fuerzas capaces de mantener al sistema alejado de uno de sus puntos de equilibrio. Así, nuestro catálogo de estados se compone de: a) dos estados estables (“pajonal maduro” y “matriz de pastos cortos”), cada uno de los cuales puede aparecer dominando

completamente el paisaje o constituir distintas fases de un mismo mosaico y b) cuatro estados transicionales. Según nuestro modelo, la matriz de pastos cortos (dominante actual en el paisaje de la Pampa Deprimida) representa un estado de degradación irreversible del pajonal maduro. En concordancia, ninguno de los estudios realizados independientemente sobre la dinámica comunitaria de la matriz de pastos cortos incluyen al pajonal como estado alternativo (Oosterheld y Sala 1990) e inclusive, algunos intentos de introducir a *Paspalum quadrifarium* experimentalmente dentro de esa matriz, han fracasado reiteradamente (Chaneton comunicación personal).

CATÁLOGO DE ESTADOS

Estado I: Maduro.

Dosel completamente cerrado, con una altura próxima a los 1,5 m, constituido casi exclusivamente por paja colorada (aproximadamente 20.000 kg ms ha⁻¹). Mínima disponibilidad lumínica a nivel del suelo (en promedio, menos del 2% de la radiación fotosintéticamente activa incidente por encima del dosel). La población de esta especie está integrada únicamente por individuos adultos, de gran área basal, baja densidad de macollos vivos y alto esfuerzo reproductivo. Gran acumulación de biomasa muerta en pie (70 - 85% de la biomasa aérea total) y sobre la superficie del suelo. La escasa preferencia de los vacunos por los pajonales en este estado, refuerza la dominancia de la paja colorada, por lo que la diversidad específica de la comunidad vegetal presenta aquí su valor más bajo. La baja digestibilidad y contenido protéico de la paja colorada impone fuertes límites a la receptividad ganadera en este estado. La presencia o ausencia de un banco de semillas de *Lotus tenuis* (lotus) bien desarrollado, constituye una variante importante, pues condiciona transiciones alternativas en respuesta a quemadas invernales.

Estado II: Postfuego 1.

Dosel dominado por paja colorada completamente verde, con escasa proporción de biomasa muerta en pie. Individuos adultos de menor área basal que en el estado I (por fragmentación), con mayor densidad de macollos vivos, pero de menor tamaño, con escaso o nulo esfuerzo reproductivo. Cuando es pastoreado con cargas adecuadas, los rebrotes son intensamente defoliados. Alta proporción de suelo desnudo (aproximadamente 70%); los espacios inter-matas presentan plántulas de paja colorada, leguminosas (principalmente *L. tenuis* y

Trifolium repens) y otras dicotiledóneas exóticas (destacándose los cardos, *Cirsium vulgare* y *Carduus acanthoides*). Constituye un estado inestable (corresponde sólo al primer año post-quema).

Estado III: Postfuego 2.

Similar al estado II, pero con un estado de cicatrización del dosel más avanzado (altura potencial: aproximadamente 60 cm). Escasa o nula densidad de plántulas sobrevivientes al final del ciclo de crecimiento anual, dependiendo de la velocidad de cicatrización.

Estado IV: Cicatrizado 1 (pajonal con lotus).

Espacios inter-matas con 100% de cobertura, dominados por *L. tenuis*, con presencia de juveniles de paja colorada. Individuos adultos de paja colorada generalmente no reproductivos y con menor densidad de macollos que en el estado II. La presencia de altas densidades de lotus es capaz de duplicar a triplicar la producción de biomasa en las inter-matas de paja colorada.

Estado V: Cicatrizado 2 (pajonal con cardos).

Espacios intermatas con menor cobertura que en IV, colonizados fundamentalmente por gramíneas anuales (principalmente de los géneros *Vulpia* y *Phalaris*) y dicotiledóneas exóticas (principalmente *Cirsium vulgare* y *Carduus acanthoides*). Dosel de paja colorada de menor altura potencial que en el estado III.

Estado VI: Reemplazado.

Matriz dominante de pastos cortos, con o sin pequeños manchones dispersos de paja colorada. Matriz constituida por comunidades típicas de media loma y bajo dulce (León 1975). La regeneración de pajonales a partir de este estado se encuentra normalmente impedida, tanto por falta de semillas como por falta de micrositos aptos para el establecimiento de nuevos individuos (suelo desnudo). El pastoreo de la matriz dominante evita la acumulación de combustible, imponiendo límites a la propagación del fuego fuera de los manchones de pajonal y al establecimiento de nuevos individuos en la periferia de los mismos. La comunidad vegetal presenta aquí el máximo valor de diversidad específica.

CATÁLOGO DE TRANSICIONES

t1: Quema invernal seguida de pastoreo vacuno continuo con alta carga, a partir del reinicio del ciclo de crecimiento de la paja (primavera tardía). Existe una fuerte selección de sitio ejercida por los vacunos a favor de los manchones de paja

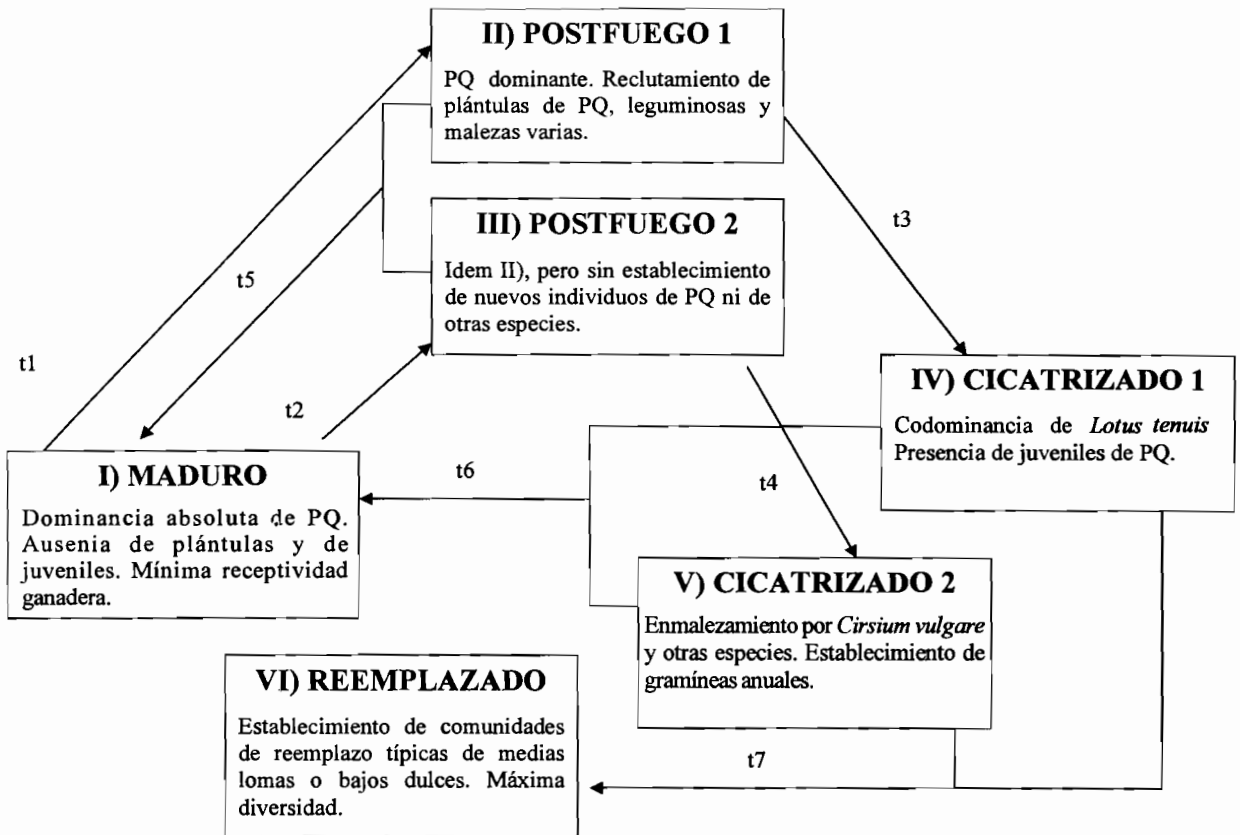


Figura 2. Modelo de Estados (I a VI) y Transiciones (t1 a t7) para el pajonal de paja colorada (PQ: *Paspalum quadrifarium* y *P. exaltatum*) (de Laterra 1998). Referencias en el texto.

colorada quemados, lo cual impide el cierre del dosel por el rebrote de la paja colorada. Comienza un proceso de germinación de plántulas en los espacios inter-matas, que incluye paja colorada, lotus, otras gramíneas y leguminosas y varias especies de cardos, en proporciones relativas dependientes de la historia de manejo anterior.

t2: Quema invernal y ausencia de pastoreo. Un rápido cierre del dosel por el rebrote de paja colorada reduce el crecimiento y la supervivencia de las plántulas germinadas en los espacios inter-matas. Un mecanismo alternativo para esta transición estaría constituido por quemas rápidas e incompletas en las que persiste una gruesa capa de broza capaz de inhibir el establecimiento de especies oportunistas.

t3: Descanso estival seguido de quema invernal. El rebrote postfuego de adultos de paja colorada es menos vigoroso que en las transiciones

1 y 2, determinando una baja cobertura de esta especie. El descanso promueve un crecimiento vigoroso y una abundante floración de *Lotus tenuis*, con la consiguiente formación de un importante banco de semillas. Frente a nuevas quemas, el banco de semillas se expresa produciendo coberturas de plántulas próximas al 100% del espacio inter-matas. Bajo estas condiciones, se verifica una saturación de los espacios inter-matas con plántulas de *L. tenuis*. La rápida y completa cicatrización de estos espacios por *L. tenuis*, es capaz de inhibir el establecimiento y/o supervivencia de gramíneas anuales de los géneros *Phalaris* y *Vulpia* y de los cardos *Cirsium vulgare* y *Carduus acanthoides*. Es posible que un pastoreo posterior a la lluvia de semillas de *L. tenuis* no altere significativamente esta transición.

t4: Descanso estival seguido de quema invernal. Al igual que en la transición 3, el rebrote

postfuego de paja colorada no alcanza a cubrir los espacios intermatas. La ausencia de un banco de semillas de *L. tenuis* o su presencia en baja densidad posibilitan una cicatrización de tales espacios con otras especies oportunistas (principalmente por cardos y gramíneas anuales). *Cirsium vulgare* puede alcanzar densidades capaces de reducir la accesibilidad del ganado a los rebrotes de paja colorada. Es posible que esta transición también se verifique bajo pastoreo continuo seguido de quema invernal.

t5: Cierre del dosel de paja colorada, inevitable frente a la ausencia de nuevas quemas y/o de altas cargas durante la estación de crecimiento de la especie. Con bajas cargas, la velocidad de retorno al estado maduro puede variar fuertemente entre manchones de paja colorada pertenecientes a un mismo potrero. La tolerancia al fuego de las plantas adultas de paja colorada y su rebrote vigoroso, determinan un paulatino cierre del dosel y un desplazamiento competitivo de especies colonizadoras y juveniles de la especie dominante. A partir del estado III, el cierre del dosel ocurre más rápido. No obstante, la altura del dosel y la acumulación de material muerto en pie característicos del estado I (maduro), no se recuperan antes de tres años de descanso.

t6: Cierre del dosel de paja colorada, en ausencia de nuevas quemas y ante bajas cargas ganaderas o descansos prolongados. Los mecanismos involucrados son similares a los de la transición 5, aunque operan más lentamente. A partir del estado IV esta transición conduce a la variante del estado maduro con un importante banco de semillas de *L. tenuis*.

t7: Disturbios extremos tales como aradas recurrentes y/o aplicación de herbicidas, precedidos en general por eventos de fuego. La quema del pajonal provoca una asignación casi exclusiva de recursos al rebrote de las matas en la siguiente estación de crecimiento, y las plantas prácticamente no producen semillas. Debido a que esta especie no forma bancos de semillas capaces de permanecer en el suelo por más de un año, una arada luego de la quema determina la incapacidad de la población de paja de repoblar el área, y la consiguiente desaparición del pajonal y su reemplazo por la matriz de pastos cortos.

Al menos con baja intensidad de pastoreo, la contribución relativa de lotus respecto a cardos a la comunidad postquema aumenta con la frecuencia de quemas (Latterra 1997, Ortega y Latterra 1995, 1996). Frente a quemas en años sucesivos o alternados, el banco de semillas de lotus aumenta

progresivamente (hasta ca. 2 semillas cm^{-2} en promedio) y una fracción del mismo es capaz de expresarse en forma simultánea (hasta 0,5 plántulas cm^{-2} en promedio) después del fuego, interfiriendo con el establecimiento de los cardos. En cambio, durante períodos libres de quema muy extensos, el banco de semillas de lotus sufre un balance negativo y sus densidades postquema resultan bajas. Las dos especies de cardo que invaden el pajonal no son capaces de formar bancos de semillas permanentes, no obstante, su gran capacidad de dispersión asegura la colonización de pajonales maduros desde otros parches disturbados cercanos.

SIGNIFICADO PRODUCTIVO

En contraste con el pajonal maduro, en los estados postfuego la paja colorada muestra buena palatabilidad para los vacunos, asociada a una duplicación en su contenido protéico durante los primeros meses de crecimiento postquema (Sacido *et al.* 1995a). Si bien la quema no afecta significativamente la digestibilidad de la materia verde durante el período estival de rápido crecimiento, sí lo hace durante el otoño e invierno siguientes. La calidad forrajera lograda, aunque baja en comparación con la de las gramíneas templadas, satisface los requerimientos de la hacienda vacuna adulta de cría durante la parición y hasta el destete. El efecto del fuego sobre la productividad primaria no ha mostrado hasta el momento resultados consistentes, habiéndose registrado desde incrementos del 50% respecto del pajonal no quemado, hasta falta de respuesta dentro del primer año postquema (Hidalgo y Latterra 1993, 1995).

Los datos mencionados, particularmente los referidos a cambios en calidad del forraje, permiten explicar los primeros resultados logrados en condiciones extensivas a nivel del sistema de producción, donde mediante manejo del fuego y del pastoreo se logra pasar de 0,2 eq. vaca ha^{-1} y una productividad de 0,5-0,6 terneros por vaca en el pajonal maduro, a una receptividad de 2-3 eq. vaca ha^{-1} durante el verano y otoño siguientes a la quema (postquema 2), con muy buenos índices de preñez de la hacienda (Cauhépé 1990). A partir de entonces, en base a altas cargas instantáneas (pastoreo rotativo), se puede alcanzar una situación de equilibrio dinámico, con alrededor de 0,5-0,7 eq. vaca ha^{-1} y una productividad del rodeo de 0,7-0,8 terneros por vaca (manejando diversos estados transicionales entre pajonal cicatrizado y reemplazado).

A su vez, el reemplazo completo del pajonal por comunidades espontáneas de pastos cortos lleva el sistema a los niveles de receptividad ganadera medios de la región, para este tipo de ambientes, que oscilan en 0,6 - 0,7 eq. vaca ha⁻¹. Esto valores pueden ser bastante mayores si se siembran pasturas fertilizadas.

Lo anterior significa que, en términos estrictamente productivos, el reemplazo del pajonal por pastos cortos espontáneos o sembrados mejora al sistema desde el punto de vista de su uso ganadero, pero que niveles similares de receptividad pueden igualmente lograrse manejando pulsos de quemados y pastoreo en un sistema combinado de manchones de pajonales y comunidades de pastos cortos.

SIGNIFICADO AMBIENTAL

Ambientalmente, pueden considerarse al menos dos aspectos. Uno se refiere al impacto de la quema y de los estados generados por los distintos disturbios sobre variables físicas y químicas. El otro se refiere al impacto sobre la diversidad biológica del pastizal pampeano.

Nuestro conocimiento del impacto del fuego sobre las propiedades químicas de los suelos del pajonal es aún preliminar y no permite visualizar tendencias de largo plazo. Al menos a corto plazo (luego de dos quemados invernales en años sucesivos), no se observan efectos significativos del fuego sobre el contenido de materia orgánica y de fósforo soluble del suelo; en cambio, una quema invernal es capaz de aumentar el carbono de la biomasa microbiana sin modificar su contenido en nitrógeno, lo cual significa un aumento en la relación C/N (Quaglia *et al.* 1995). Este efecto puede significar una mayor limitante de N bajo tratamientos de quemados frecuentes, por lo que la incorporación de una leguminosa con nodulación eficiente (función que podría estar cubriendo *Lotus tenuis*), podrá contribuir a mantener el balance de N en el sistema.

Respecto al agua, su consumo aumenta marcadamente en el pajonal como respuesta al fuego, posiblemente por efecto del incremento en el área foliar verde y su actividad fotosintética (Sakalauskas y Costa 1995). Esto sugiere que en veranos secos, la productividad de los pajonales podría estar limitada por la disponibilidad de agua. A nivel regional existe otro componente, relacionado con la inundabilidad del ecosistema de la Pampa Deprimida y el posible papel de la importante masa de material vegetal vivo y muerto del pastizal

maduro, que podría estar ejerciendo un efecto de esponja frente a períodos de grandes lluvias, tal como ocurre en muchos ecosistemas maduros. Esto podría tener un efecto regulador sobre el escurrimiento superficial, y atenuar las inundaciones que periódicamente se producen asociadas a años especialmente lluviosos, como los correspondientes al fenómeno del Niño.

Desde el punto de vista de la biodiversidad de la región pampeana, el pajonal representa un ecosistema relictual que mantiene una estructura y función similares a la de los pastizales prístinos o pre-ganaderos. El paisaje del pajonal alberga unas 35 especies de aves, de las cuales 13 poseen una marcada dependencia con el pajonal maduro como fuente de alimento, refugio y/o nidificación (Comparatore *et al.* 1996). Cuatro de las 15 especies de mamíferos comúnmente presentes en el pajonal, también son altamente dependientes del pajonal maduro (Comparatore *et al.* 1996). Por consiguiente, el reemplazo del pajonal por las comunidades de pastos cortos representa un impacto prácticamente irreversible, tanto sobre la comunidad de aves como de mamíferos. El fuego también introduce modificaciones en la estructura de estas comunidades, muchas de cuyas especies desaparecen temporariamente de los parches recién quemados, pero su duración dependería mayormente del manejo postquema, y su impacto global de la disponibilidad de parches vecinos no quemados.

Desde ésta última perspectiva, el retroceso geográfico del pajonal representa una pérdida de capital natural, tanto a nivel del ecosistema en sí como de la diversidad específica asociada al mismo. En tal sentido, la posibilidad mencionada en el punto anterior, referida al mantenimiento de un mosaico de diferentes estados a través del manejo del fuego y el pastoreo, representa una opción intermedia entre el pajonal prístino y el pajonal reemplazado que permite compatibilizar los objetivos productivos con los de conservación de la diversidad biológica. No obstante, este modelo combinado requiere de una investigación más profunda relacionada con el tamaño y diseño de los parches de cada estado y con los momentos y frecuencias de quema y pastoreo, factores estos que pueden definir en gran medida el balance entre conservación y producción.

CONSIDERACIONES FINALES

La regeneración de pajonales a partir de sus comunidades de reemplazo (estado VI) estaría normalmente impedida, tanto por falta de semillas

como por falta de micrositios aptos para el establecimiento masivo de nuevos individuos. La disponibilidad de semillas en el estado VI se ve limitada por la incapacidad de la paja colorada para formar un banco de semillas permanente y por su reducida dispersibilidad aparente (Latterra *et al.* 1994). Por otra parte, el pastoreo de la matriz dominante en ese mismo estado evita la acumulación de combustible, imponiendo límites a la propagación del fuego fuera de los manchones del pajonal y, consecuentemente, a la disponibilidad de micrositios para la expansión de los mismos. (Latterra *et al.* 1994). Frente al panorama de intensificación ganadera ya mencionado, esto significa que regionalmente estamos frente a un proceso de transición gradual pero irreversible del estado I al estado VI, mediado por una gama heterogénea de estados transicionales. La velocidad y escala espacial de este proceso parece estar mediada más por factores socio-económicos y de mercado, que por factores ambientales.

Un aspecto interesante es que las principales especies asociadas al pastizal que juegan un papel importante en el modelado del comportamiento del ecosistema frente a los disturbios, e incluso en la regulación de su aptitud ganadera, son especies no nativas, naturalizadas en la región desde el inicio de la ocupación por el hombre europeo (cardos) o que han colonizado este ambiente en forma reciente (lotus, registrada a mediados de este siglo y que aún continúa su proceso de expansión).

La generalización y validación de este modelo a nivel regional requiere aún de nuevas observaciones y experimentos en los que se considere el efecto de la abundancia relativa de *Paspalum quadrifarium*-*P. exaltatum*, así como de la variabilidad climática, patrones espaciales, tipo de suelo, fecha de quema, sistema de pastoreo, inundaciones e intersiembras.

DEDICATORIA

A la memoria de Mariano M. Martínez.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional de Mar del Plata.

LITERATURA CITADA

ALONSO, S., P. LATERRA y F. GARITA. 1995. *Paspalum exaltatum* Presl. en los pajonales de paja colorada del

sudeste bonaerense. Revista Argentina de Producción Animal 15:97-99.

CAUHÉPÉ, M.A. 1990. Manejo racional de la paja colorada. Revista CREA (Argentina) 143:62-69.

CAUHÉPÉ, M.A., L. HIDALGO y A. GALATOIRE. 1985. Aplicación de un índice de valor zootécnico en pastizales de la Depresión del Salado. Revista Argentina de Producción Animal 5:681-690.

COMPARATORE, V.M., M.M. MARTÍNEZ, A.I. VASALLO, M. BARG y J.P. ISACCH. 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Interciencia 21:228-237.

DARWIN, CH. 1839. Journal of Researches into the Natural History and Geology of the countries visited during the voyage of H. M. S. Beagle round the world under the command of Captain Fitzroy. R.N. London, Colburn.

DEREGIBUS, V.A., M. FARIÑA VACCAREZZA y R.M. BALIÑA. 1989. Estructura y función de pajonales de *Paspalum quadrifarium* quemados. Resúmenes XIV Reunión Argentina de Ecología, Jujuy.

GIAQUINTA, A. 1997. Efectos del fuego y el pastoreo sobre la estructura comunitaria en pajonales de *Paspalum quadrifarium*. Tesis Ingeniería Agrícola, Facultad de Ciencias Agrícolas (UNMDP).

HIDALGO, L. y P. LATERRA 1993. Productividad primaria de un pajonal de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Pp. 131-138, in C. Kunst, A. Sipowicz, N. Maceira y S. Bravo de Mitre (eds.): Ecología y manejo de fuego en ecosistemas naturales y modificados. EEA Santiago del Estero, INTA.

HIDALGO, L.G. y P. LATERRA. 1995. Efecto del fuego sobre la productividad primaria de un pajonal de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata.

LATTANZI, F., R. BIDEAIN, G. CAVALLERI, A. BARBACONE, P. LATERRA, G. MONTERUBBIANESI y M.A. CAUHÉPÉ. 1996. Establecimiento de raigrás anual (*Lolium multiflorum* Lam.) en pajonales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium* Lam.) manejado con quemas en otoño. Actas del 20° Congreso de AAPA, Termas de Río Hondo, Santiago del Estero.

LATERRA, P. 1997. Post-burn recovery in the flooding Pampa: impact of an invasive legume. Journal of Range Management 50:274-277.

LATERRA, P. 1998. Estados y transiciones en pajonales de *Paspalum quadrifarium* en la Depresión del Río Salado (Prov. de Buenos Aires), Argentina. Anales XIV Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en el Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical: Grupo Campos. Serie Técnica INIA Tacuarembó (Uruguay) 94:237-240.

LATERRA, P., L. RICCI, O. VIGNOLIO y O.N. FERNÁNDEZ. 1994. Efectos del Fuego y del pastoreo sobre la regeneración por semillas de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida, Argentina. Ecología Austral 4:101-109.

- LATERRA, P. y O.R. VIGNOLIO. 1997a. Frecuencias de quema y estructura comunitaria en pastizales de la pampa deprimida. Resúmenes XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires.
- LATERRA y O.R. VIGNOLIO. 1997b. Efectos del fuego sobre la expresión del banco de semillas en pajonales de *Paspalum quadrifarium*. Resúmenes XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires.
- LEÓN, R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. Pp. 75-107, in Monografía 5, Comisión de Investigaciones Científicas. La Plata.
- LEÓN, R.J.C. 1991. Vegetation. Pp. 380-387, in A. Soriano (ed.): Río de la Plata Grasslands. In R.T. Coupland (ed.): Natural Grasslands. Elsevier, Amsterdam .
- LINARES, M.P., P. LATERRA, O.R. VIGNOLIO y N.O. MACEIRA. 1995. Efectos de la quema invernal sobre la demografía de adultos de *Paspalum quadrifarium* bajo distintas historias de uso. Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata.
- MONTE, L. 1988. *Lotus tenuis*. Revista Argentina de Producción Animal 8:367-376.
- OESTERHELD, M. y O. SALA. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. Journal of Vegetation Science 1:353-358.
- ORTEGA, E.Z. y P. LATERRA. 1995. Impacto de *Lotus tenuis* sobre la abundancia de *Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare* en pajonales quemados de *Paspalum quadrifarium*. Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata.
- ORTEGA, E.Z. y P. LATERRA. 1996. Emergencia y supervivencia de cardos (*Cirsium vulgare* y *Carduus acanthoides*) en pajonales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) quemados. Memorias del 20° Congreso de AAPA. Termas de Río Hondo, Santiago del Estero.
- QUAGLIA, G., F. GARCÍA y R. VERGONZI. 1995. Efectos de la quema de pajonales de paja colorada sobre algunas propiedades edáficas. Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata.
- QUARÍN C. y E. LOMBARDO. 1986. Niveles de ploidía y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium*. Mendeliana 7:101-107.
- RICCI, L., P. LATERRA, R.O. VIGNOLIO y O.N. FERNÁNDEZ. 1996. Ecología reproductiva de *Paspalum quadrifarium* en pastizales naturales de la Pampa Deprimida. Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata 101:25-33.
- SACIDO, M., L. HIDALGO y M. CAUHÉPÉ. 1995a. Efectos del fuego y la defoliación sobre el valor nutritivo de matas de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*). Actas del XIV Reunión Latinoamericana de Producción Animal y XIX Congreso de AAPA., Mar del Plata.
- SACIDO, M., V. JUAN, M. CAUHÉPÉ y L. MONTERROSO. 1995b. Variaciones en la composición florística de un pastizal por efecto de quema, siembra de *Lotus tenuis* y controles químicos. Actas del XII Congreso Latinoamericano de Malezas, Montevideo.
- SAKALOUSKAS, K. y J.L. COSTA. 1995. Pajonales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*): impacto del fuego sobre algunas características físicas del suelo. Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata.
- SORIANO, A., R.J.C. LEÓN, O.E. SALA, R.S. LAVADO, V.A. DEREGIBUS, M.A. CAUHÉPÉ, O.A. SCAGLIA, C.A. VELÁZQUEZ y J.H. LEMCOFF. 1991. Río de la Plata Grasslands. Pp. 367-407, in R. T. Coupland (ed.): Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere. Ecosystems of the World 8A. Elsevier, New York.
- VIGNOLIO, O.R., P. LATERRA y O.N. FERNÁNDEZ. 1998. Supervivencia y crecimiento de *Paspalum quadrifarium* bajo distintas frecuencias de quema. Resúmenes Reunión Argentina de Producción Animal, Paysandú.
- WESTOBY, M., B. WALKER y I. NOY-MEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management 42:266-274.
- VERVOORST, F. 1967. La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. Serie Fitogeográfica No. 7. INTA, Buenos Aires.

Recibido septiembre 1998; revisado octubre 1998; aceptado noviembre 1998.