

Patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina

Community patterns at different spatial scales in the grasslands
of Sierras de Córdoba, Argentina

ALICIA ACOSTA, SANDRA DIAZ, MIRTA MENGHI
y MARCELO CABIDO

Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables (CERNAR), Universidad Nacional de Córdoba,
Av. Vélez Sársfield 299, CC 395, 5000 Córdoba, Argentina.

RESUMEN

Se identificaron patrones comunitarios y los factores que los controlan en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina, a dos escalas espaciales diferentes. Se analizan pastizales desarrollados sobre cuatro sustratos litológicos (granito, gneis, conglomerados y sedimentos cuaternarios) en un gradiente altitudinal entre 1.400 y 1.200 m.

Se determinó la heterogeneidad del pastizal, en cuanto a estructura florística y diversidad de especies en parches de vegetación.

Se realizó un muestreo estratificado o sistemático según la fisonomía predominante de la vegetación. Los datos florísticos fueron tratados con una técnica multivariante de ordenamiento (Detrended Correspondence Analysis).

Los patrones de variación detectados en los pastizales señalan la existencia de un mosaico con parches de características estructurales diferenciales (pastizales-pedregales, pajonales, pastizales bajos y céspedes), asociados a distintas condiciones locales. A escala local, los tipos de parches que aparecen en el pastizal y su arreglo espacial, dependen del sustrato litológico. A escala regional, el efecto de la altitud condiciona una variación florística, siendo reemplazadas las especies dominantes por otras morfológicamente equivalentes.

Palabras claves: Argentina, gradiente altitudinal, paisaje, parches de vegetación, pastizales de altura.

ABSTRACT

We identified vegetation patterns and their controlling factors at two different spatial scales in the mountain grasslands of Córdoba Province, Argentina. We studied grasslands occurring on four different rock substrates (granite, gneiss, conglomerates and quaternary sediments), over an altitudinal gradient between 1,400 and 2,100 m. We determined the variability of the grassland patches in relation to floristic structure, spatial organization and species diversity.

A stratified or a systematic sampling was carried out depending on the conditions of the plant cover on the different rock substrates. Floristic analyses were performed using Detrended Correspondence Analysis (DCA).

We detected the existence of a mosaic, comprising patches with different structure (stony grasslands, tall grasslands, low grasslands and turfs). These patches were associated to different local conditions with regard to resource availability.

At a local scale, the presence and the spatial distribution of the patches are subordinated to type and distribution of rock substrates. At a regional scale floristic variation is related to the altitudinal gradient. Dominant plant species are replaced by other morphologically equivalent taxa as altitude increases.

Key words: Argentina, altitudinal gradient, grasslands, landscape, vegetation patches.

INTRODUCCION

La heterogeneidad espacial de la vegetación ("patchiness" *sensu* Godron & Forman 1983, White & Pickett 1985) está relacionado generalmente con la heterogeneidad física (factores topográficos que condicionan otros de tipo edáfico, insolación, humedad, etc.) y biológica (originada por la forma de propagación o mortalidad de

las poblaciones de plantas), o con perturbaciones naturales y antrópicas (Wiens 1986, Urban *et al.* 1987). Estos factores se expresan de modo diferente a distintas escalas espaciales. Según González-Bernáldez (1981), en todo paisaje pueden identificarse pautas repetitivas, controladas por factores ambientales de importancia desigual, lo que permite realizar una subdivisión jerárquica del mismo. Consecuen-

temente, el desarrollo de modelos generales relacionados con las ciencias de la vegetación requiere la explicitación de las escalas espaciales a las cuales esos modelos son aplicables (Holling 1986, Allen 1987, Moore & Keddy 1989). Cuando se realiza un análisis a escala regional, las propiedades de los parches se "promedian" y enmascaran fenómenos que serían perceptibles a escala local (O'Neill *et al.* 1986). Por otro lado, una escala regional provee un marco adecuado para la comprensión de ciertos patrones, como la relación entre la distribución de especies y el macroclima. Las perturbaciones antrópicas se superponen a las causales abióticas de variabilidad, encubriendo o resaltando los patrones de la vegetación, o bien cambiando su escala de expresión (Urban *et al.* 1987).

Los pastizales de las Sierras de Córdoba han sido estudiados con diversos objetivos y enfoques (Kurtz 1904, Luti *et al.* 1979, Galera 1980, Cabido *et al.* 1981, Cabido 1985, Cabido & Acosta 1986, Cabido *et al.* 1987, 1989). Si bien estos estudios proveen abundante información florística, no se han identificado los factores que condicionan los distintos patrones de la vegetación, ni cómo un determinado factor varía con la escala espacial considerada.

En este estudio se presenta una tipificación de los pastizales de las Sierras de Córdoba, tomando como base los criterios propuestos por Menghi *et al.* (1989) y Acosta *et al.* (1989). Esta tipificación busca identificar patrones y procesos comunitarios cuya generalidad permita considerarlos más allá del contexto local. Es preciso que sean lo suficientemente detallados como para enmarcar análisis puntuales o sustentar estudios experimentales vinculados con el manejo de los pastizales. Se propone, en primer término, un análisis a escala local, considerando la heterogeneidad del pastizal en cuanto a estructura florística, organización espacial y diversidad de especies a nivel de parches de vegetación. Se describe luego la forma en que se combinan entre sí los parches asociados a características geomorfológico-edáficas de las laderas desarrolladas sobre distintos sustratos litológicos. Finalmente, se considera una escala regional, donde se

tiene en cuenta la influencia de la variación climática en un gradiente altitudinal.

Este análisis pretende responder a las siguientes preguntas: ¿de qué modo las características geomorfológicas y edáficas de las laderas condicionan la organización especial del pastizal?, ¿en qué medida el sustrato litológico influye en la estructura y composición de los pastizales?, ¿cómo responde el pastizal a los cambios altitudinales?

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

Las Sierras de Córdoba representan la porción más oriental de las Sierras Pampeanas, extendiéndose desde los 29°S hasta los 33°30'S. Se levantan desde aproximadamente 600 m (bolsón occidental) hasta casi 3.000 m, descendiendo luego hasta la llanura oriental (ca. 400 m). El piso de pastizales serranos se extiende en un rango altitudinal de más de 1.500 m, a partir de los 1.000 m. Dentro del sistema serrano se considera aquí la vertiente oriental de las Sierras Chicas y Grandes, donde los pastizales alcanzan su mayor expresión (Fig. 1).

Se analizan pastizales desarrollados sobre rocas metamórficas (gneis) e ígneas (granito), que representan los tipos litológicos más extendidos dentro de las Sierras (Gordillo & Lencinas 1979, Capitanelli 1979). Se incluyen también los conglomerados y sedimentos cuaternarios, que sustentan pastizales altamente productivos desde el punto de vista agropecuario.

Los paisajes graníticos poseen un relieve de formas redondeadas. El ascenso y descenso diferencial de los bloques ha originado un paisaje intrincado, donde alternan sectores de suelos profundos y superficiales. Los paisajes sobre gneis, en cambio, presentan un relieve más homogéneo, con una mayor superficie de roca desnuda y afloramientos discontinuos de menor altura. Del mismo modo que en el granito, el ascenso y descenso diferencial de bloques, sumado a los distintos grados de alteración de la roca, determinan la

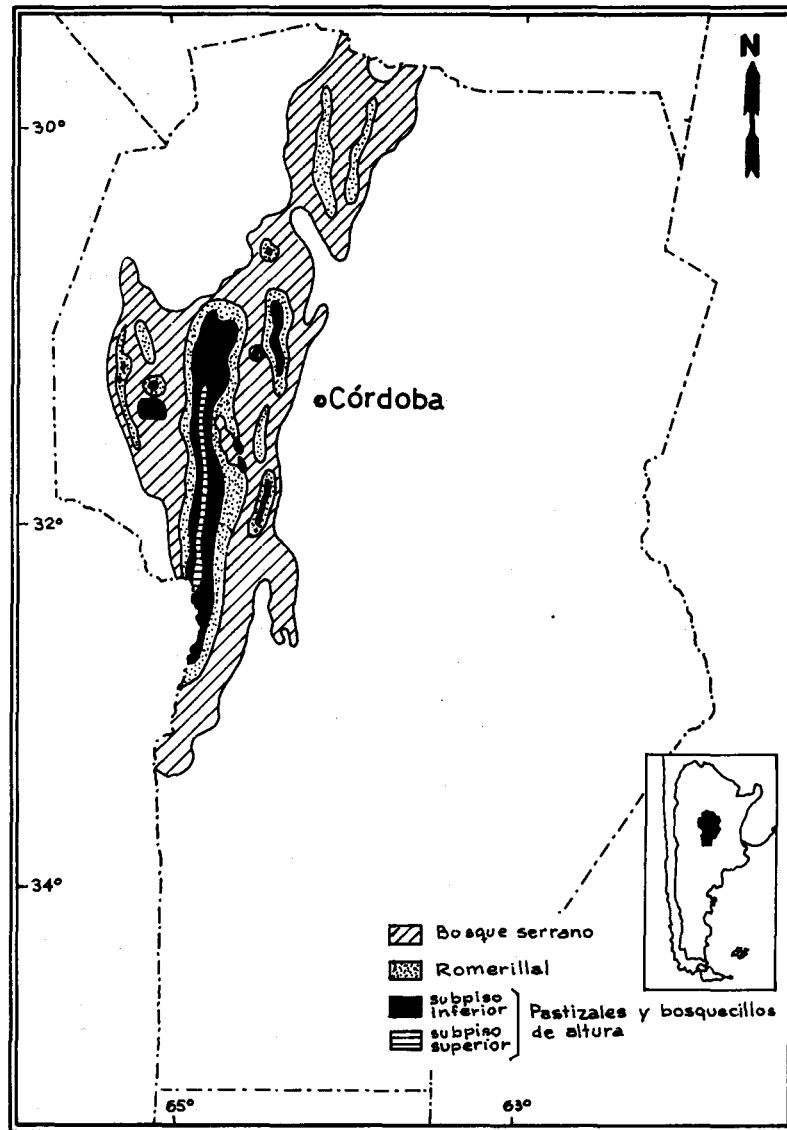


Fig. 1: Distribución de la vegetación serrana en la Provincia de Córdoba, Argentina (según Luti *et al.* 1979).

Distribution of vegetation belts in Córdoba mountains, Argentina (after Luti *et al.* 1979).

alternancia de situaciones con suelos profundos o someros. En conglomerados, la fisonomía del paisaje es de suaves crestas de distinta orientación, sin afloramientos rocosos, separadas por valles de perfil en forma de U. Dentro del paisaje serrano aparecen, además, altiplanicies denominadas localmente "pampas". No son estrictamente llanuras, sino valles levemente inclinados hacia el este, cuyo fondo es casi plano (Capitanelli 1979). El rasgo distintivo de las pampas, además de la escasa

pendiente (1-10%) de sus laderas, es la acumulación de sedimentos cuaternarios limoarenosos.

En cuanto a las características climáticas del área existen registros únicamente para los extremos altitudinales del piso de pastizales. La Estación Ascochinga (750 m, 30°51'S, 64°23'W) presenta una temperatura media anual de 13°C. El período de máximas precipitaciones se extiende desde mediados de setiembre a mediados de marzo y la media anual es de 725 mm. En

la Estación La Ventana (2.200 m, 31°20'S, 64°23'W) la temperatura media anual es de 8°C, sin períodos libres de heladas, con un promedio anual de precipitaciones de 840 mm.

Diseño del muestreo

En base a fotografías aéreas (escala aproximada 1:20.000) e inspecciones en el terreno, se seleccionaron tres laderas representativas de cada sustrato litológico a una altitud aproximada de 1.400 m, manteniendo constantes la exposición y la pendiente. Se practicó, según el caso, un muestreo sistemático o estratificado. Cuando el pastizal presentaba una cubierta vegetal relativamente homogénea (sobre conglomerados), se distribuyeron regularmente 10 parcelas de 3 x 5 m a lo largo de la pendiente. En áreas donde las discontinuidades eran evidentes (sobre gneis, granito y sedimentos cuaternarios), los parches fueron muestreados en el nivel superior como inferior de cada ladera. Dentro de las parcelas se ubicaron al azar 8 cuadros de 20 cm de lado, en los que se registró la presencia de especies vegetales y se estimó visualmente su cobertura.

La extracción de muestras de suelo y análisis del perfil edáfico se efectuaron en una de las tres repeticiones correspondientes a cada sustrato litológico. Cada muestra se compone de 5 extracciones efectuadas al azar dentro de cada parcela a 15 cm de profundidad. El material fue analizado con técnicas estándar en los laboratorios de la Facultad de Ciencias Agropecuarias y en el Departamento de Agricultura de la Provincia de Córdoba. En los pastizales sobre sustrato granítico fue registrado el régimen hídrico del suelo a lo largo de un año, mediante 11 registros de contenido de humedad (Cabido *et al.* 1987). La determinación de la humedad del suelo fue realizada gravimétricamente y calculada como porcentaje del volumen.

A fin de detectar los efectos de la altitud, se definieron sectores altitudinales cada 400 m. El muestreo se centró en pastizales sobre sustrato granítico, los más extendidos altitudinalmente, a 1.400, 1.800 y 2.100 m. Las laderas de granito

a 1.400 m consideradas para el análisis por sustrato litológico son las mismas utilizadas en el análisis altitudinal.

Perturbaciones causadas por distintas intensidades de pastoreo y los diferentes estados de recuperación a partir de incendios se superponen a las fuentes abióticas de variabilidad espacial en el pastizal. A fin de homogeneizar esta variable se consideraron sólo laderas con baja carga ganadera (aproximadamente 1 unidad ganadera/15 ha) y sin quemas en los últimos 7 años. Sobre sedimentos cuaternarios la situación menos perturbada que se pudo identificar presentaba un pastoreo moderado (ca. 1 unidad ganadera/5 ha).

Tratamiento de los datos

El análisis florístico se basó en la matriz de especies por parcelas, donde cada especie estaba representada por un valor de frecuencia que podía oscilar entre 0 y 8, a la cual se aplicó la técnica de ordenamiento conocida como análisis de correspondencias "libre de tendencias" o Detrended Correspondence Analysis (Hill & Gauch 1981). Esta técnica es considerada una de las más apropiadas para detectar patrones en conjuntos grandes y heterogéneos de datos, donde se sospechan al menos dos gradientes ambientales importantes (Peet *et al.* 1988). Por otra parte, minimiza las posibilidades de obtener resultados confusos cuando los datos no cumplen el supuesto de linealidad de la respuesta de las especies a los factores ambientales, como generalmente ocurre en gradientes extensos (Pielou 1984).

A fin de comparar la diversidad de especies en las distintas situaciones, se calculó el Índice de Shannon-Wiener (Shannon & Weaver 1949).

RESULTADOS Y DISCUSION

Variabilidad local

La Fig. 2 señala el ordenamiento de las muestras de pastizal correspondientes a los distintos sustratos litológicos en los dos primeros ejes del DCA. La tendencia más

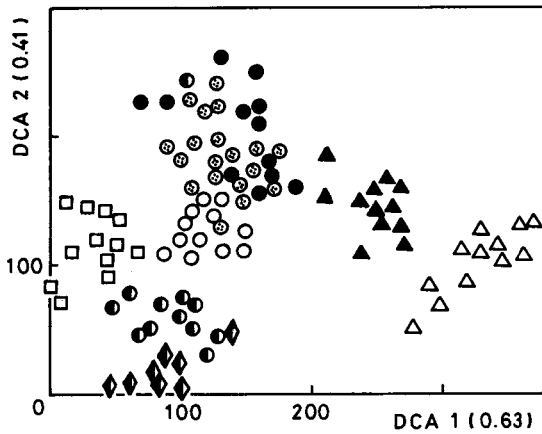


Fig. 2: Ordenamiento (DCA) de las parcelas en pastizales desarrollados sobre diferentes sustratos litológicos, a 1.400 m, en las Sierras de Córdoba, Argentina. Vegetación: pajonal = círculos; pastizal-pedregal = triángulos; césped = cuadrados; pastizal bajo = rombos. Sustratos: granito = figuras blancas; gneis = figuras negras; conglomerados = figuras punteadas; sedimentos cuaternarios = figuras blancas y negras.

DCA ordination of samples from grasslands on different rock substrates at 1,400 m. in Córdoba mountains, Argentina. Vegetation: tall grassland = circles; stony grassland = triangles; turf = squares; short grassland = rhombs. Substrates: granite = white; gneiss = black; conglomerates = dotted; quaternary sediments = white and black.

evidente en los datos es la existencia de parches de vegetación relativamente discretos. Estos parches se relacionan con diferencias de humedad del suelo (Fig. 3), discriminándose en un extremo sitios húmedos con céspedes y en el otro, sitios xéricos con pastizales-pedregales. Los sitios con condiciones intermedias de humedad, correspondientes a pajonales y pastizales bajos desarrollados sobre los distintos sustratos, se separan a lo largo del eje 2.

La Fig. 4 muestra esquemáticamente los parches de vegetación que aparecen sobre los diferentes sustratos. Los pastizales-pedregales se presentan típicamente en paisajes de gneis o de granito, en sitios con suelos poco profundos y de textura gruesa (Tabla 1). La cobertura vegetal oscila entre el 30 y el 60%, en relación al 100% de cobertura en céspedes, pajonales y pastizales bajos. En general predominan las hierbas dicotiledóneas bajas (< 15 cm), aunque también abundan las pequeñas graminoi-

des en mata (Tabla 2). En este tipo de situaciones, la diversidad de especies es máxima (Tabla 3). La mayoría de estas plantas serían "estrés-tolerantes" (Grime 1979). El control externo estaría relacionado con la escasa capacidad de retención de agua del suelo (Tabla 1, Fig. 3).

Los pajonales crecen en sitios con suelos relativamente profundos de textura intermedia (Tabla 1) y con condiciones métricas (Fig. 3). Se distribuyen a modo de parches sobre las laderas de gneis y granito o en forma continua sobre conglomerados. Se caracterizan por la presencia de gramíneas altas en penacho, que forman grandes matas de densa cobertura, dejando escasos intersticios (Tabla 2). La arquitectura de la porción aérea de estas gramíneas permite que intercepten la luz con gran eficiencia (Grubb 1987), por lo que su estrategia ha sido considerada predominantemente competitiva (Grime 1979, 1987). Los pajonales presentan valores de diversidad intermedios en relación a los pastizales-pedregales y a los céspedes (Tabla 3). La disminución de diversidad se debería a que las gramíneas

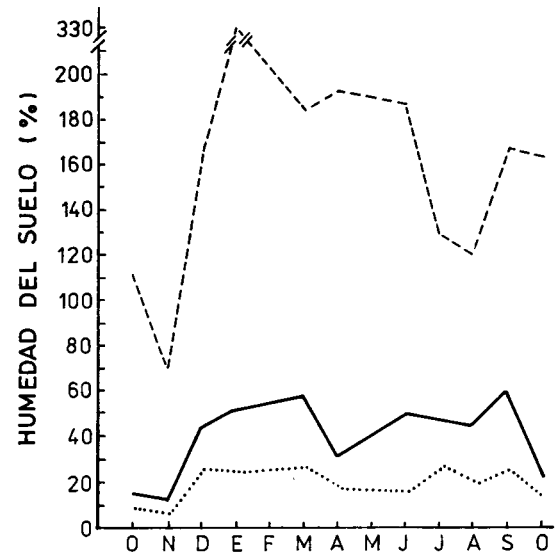


Fig. 3: Porcentaje de humedad del suelo a lo largo del año en tres tipos de parches de vegetación sobre sustrato granítico: pajonal = línea continua; pastizal-pedregal = línea punteada; césped = línea cortada.

Percent soil moisture along the year in three types of patches on granitic substrate: tall grassland = solid line; stony grassland = dotted line; turf = dashed line.

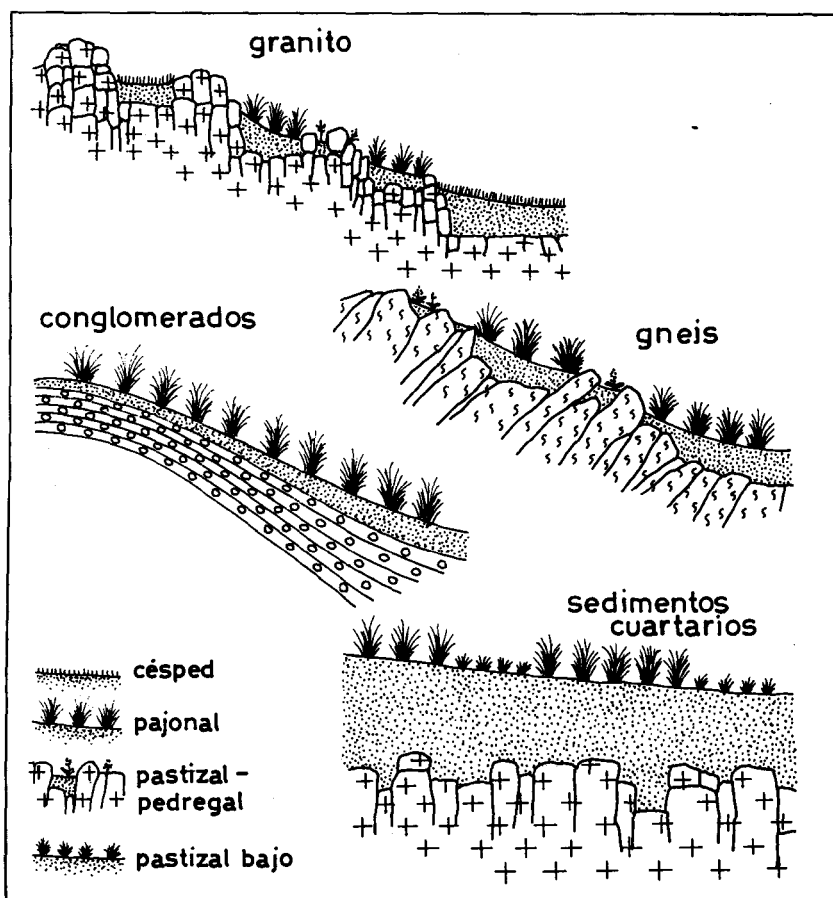


Fig. 4: Esquema de los distintos parches hallados en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina.

Schematic profiles of the different patches described in grasslands of Córdoba mountains, Argentina.

TABLA 1

Características edáficas de los distintos parches de vegetación en los pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina.

Soil characteristics of different vegetation patches in Córdoba Mountains, Argentina.

Parches	Sustratos*	Características edáficas				
		Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	Mat. orgánica (%)	Profundidad suelo (cm)
Pastizal pedregal	GN	82	14	4	2,30	3-10
	GR	77	17	6	3,10	3-7
	CO	71	14	15	4,03	30-50
Pajonal	GN	78	20	2	3,80	40-50
	GR	39	36	25	8,10	40-75
	SC	68	17	15	3,80	53-120
Pastizal bajo	SC	70	16	14	3,60	53-120
Césped	GR	3	63	34	17,30	40-80

* GN = Gneis, GR = granito, SC = Sedimento cuaternario, CO = Conglomerado.

TABLA 2

Frecuencia de especies (expresada como porcentaje de ocurrencia) correspondiente a diferentes formas de crecimiento en distintos parches de vegetación en los pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina.

Entre paréntesis se indica el rango de alturas de la porción vegetativa aérea de cada forma de crecimiento.

Growth forms frequency (% of occurrence) in different vegetation patches in the grasslands of Córdoba Mountains, Argentina. The range of heights corresponding to each growth-form is shown in brackets.

Formas de crecimiento	Tipo de parche			
	Pastizal pedregal	Pajonal	Césped	Pastizal bajo
Gramíneas altas en penacho* (50-120 cm)	2	10	0	0
Pequeñas graminoides en mata** (5-25 cm)	17	14	35	29
Gramíneas no macollantes (7-60 cm)	4	12	11	13
Hierbas rastreras (2-15 cm)	30	29	21	29
Hierbas arrosietadas (0,5-10 cm)	21	13	21	15
Geófitas (2-15 cm)	4	0	5	3
Otras hierbas (2-20 cm)	22	22	7	11

* "tussock grasses", ** "short bunch grasses", *sensu* Box (1981).

TABLA 3

Número de especies (N) y diversidad de especies (H' = Función de Shannon-Wiener) en los parches de vegetación en las Sierras de Córdoba.

Species number (N) and species diversity (H' = Shannon-Wiener function) of different vegetation patches in grasslands in Córdoba Mountains, Argentina.

Sustrato	Pajonal		Pastizal pedregal		Césped		Pastizal bajo	
	N	H'	N	H'	N	H'	N	H'
Conglomerados	140	5,87	—	—	—	—	—	—
Gneis	107	5,86	108	6,11	—	—	—	—
Granito	89	5,35	83	5,57	68	5,03	—	—
Sedimentos cuartarios	65	5,35	—	—	—	—	68	5,47

altas en penacho tenderían a disminuir o suprimir el crecimiento de sus vecinas de menor porte. Dentro de los pastizales sobre sedimentos cuaternarios se pueden diferenciar las parcelas correspondientes a pastizales bajos, con características edáficas muy similares a los pajonales (Tabla 1) y aparentemente relacionados con el uso pastoril (herbivoría y fuego). Las mismas especies aparecen en estos pastizales bajos (Tabla 2), pero con un porte menor que en los pajonales. Al disminuir la dominancia de las gramíneas en penacho la diversidad de especies aumenta (Tabla 3).

Los céspedes se presentan únicamente sobre sustrato granítico en sitios con suelos profundos, de textura fina y alto contenido de materia orgánica (Tabla 1). En ellos el agua proveniente de las lluvias se acumula y el perfil edáfico se presenta saturado gran parte del año (Fig. 3). La vegetación está compuesta principalmente por graminoides en mata de pequeño porte con predominio de juncáceas y ciperáceas; también abundan especies rastreras y arrosetadas (Tabla 2). Estas plantas también serían estrés-tolerantes. En los céspedes la limitación del crecimiento estaría asociada al exceso de humedad y a las condiciones anaeróbicas en el perfil (Grubb 1987). La disminución de la diversidad de especies (Tabla 3) puede estar reflejando este efecto.

A fin de establecer la organización espacial a lo largo de las laderas estudiadas, se ordenaron separadamente las parcelas sobre cada sustrato litológico. A esta escala espacial, los pastizales sobre conglomerados no manifiestan un parcheado evidente; la principal tendencia de los datos es la variación continua a lo largo de la pendiente (Fig. 5a). Algunas especies presentan mayor abundancia en un determinado sector topográfico, aunque, por lo general, se distribuyen a lo largo de toda la ladera.

En el caso de la vegetación sobre gneis (Fig. 5b), se distinguen parches de pastizal-pedregal y de pajonal, no pudiendo diferenciarse una tendencia de variación relacionada con el gradiente topográfico de las laderas. La presencia de afloramientos determina la interrupción del flujo de agua y de materiales a lo largo de la

pendiente condicionando un patrón de variación en mosaico.

En los pastizales que crecen sobre granito, al igual que en los desarrollados sobre gneis, los parches de vegetación no se manifiestan claramente con el gradiente topográfico (Fig. 5c).

La estructura espacial de los pastizales desarrollados sobre sedimentos cuaternarios (Fig. 5d) presenta patrones en mosaico, pero en este caso influyen las variaciones topográficas asociadas al gradiente exportación-acumulación a lo largo de las laderas. El patrón en mosaico no está relacionado con diferencias edáficas como ocurre en otros sustratos (Tabla 1). La presencia de gramíneas altas determinaría condiciones microambientales diferenciales para otras especies de la comunidad. Si bien existen diferencias en la composición de especies entre los parches, éstas son menores que en los casos anteriores (Fig. 3).

Variabilidad regional

La Fig. 6 muestra el resultado del ordenamiento de las parcelas correspondientes a pastizales desarrollados sobre granito a diferentes altitudes. La principal tendencia resalta la variabilidad local, discriminando parches de origen geomorfológico-edáficos: céspedes, pajonales y pastizales-pedregales. El gradiente altitudinal se expresa en el eje 2 de DCA.

Las especies dominantes son diferentes en cada extremo del gradiente. Las áreas con suelos bien desarrollados (céspedes y pajonales) presentan discontinuidades florísticas conspicuas entre los extremos altitudinales. En pastizales-pedregales la diferenciación altitudinal es menor (Tabla 4). Las características edáficas de pastizales-pedregales, que determinan un mayor estrés hídrico, favorecerían el desarrollo de especies generalistas, con amplia distribución altitudinal. En niveles inferiores, los pajonales y céspedes son ricos en elementos tropicales y subtropicales, ampliamente distribuidos en el sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y NE de Argentina (*Paspalum dilatatum* POIRET, *Paspalum notatum* FLUEG, *Paspalum plicatulum* MICHX. Axo-

nopus fissifolius (RADDI) KUHL., *Panicum milioides* NEES, *Cuphea glutinosa* CHAM. et SCHL., *Eragrostis bahiensis* SCHRADER). En el nivel altitudinal superior aparecen especies con afinidad austroantártica y otras típicas de hábitat montañosos, extendidas en los cordones serranos del NW argentino y los Andes (*Deyeuxia hieronymi* (HACK.) TURPE, *Alchemilla pinnata* R. et P., *Geranium magellanicum* HOOK., *Geranium patagonicum* HOOK. f., *Muhlenbergia peruviana* (BEAUV.) STEUDEL, *Gentiana achalensis* HIERON., *Agrostis breviculmis* HITCHCOCK, *Poa stueckertii* (HACK.) PARODI).

Las principales pautas de variación detectadas en los pastizales serranos señalan

la existencia de un patrón de vegetación en mosaico, con parches de estructura diferenciada. Estos parches están asociados a distintas condiciones edáficas que condicionarían el tipo de plantas que pueden crecer en ellos. La diversidad de especies de los distintos parches reflejaría estas diferencias. En los pajonales la dominancia de gramíneas altas en penacho, que crecen en condiciones métricas y producen gran cantidad de biomasa foliar y abundante mantillo, afectaría negativamente el crecimiento de las demás especies. Este fenómeno ha sido observado en otros estudios (Wheeler & Gillier 1982, Vermeer & Berendse 1983, Facelli *et al.* 1987). En los pastizales pedregales, en cambio, la menor

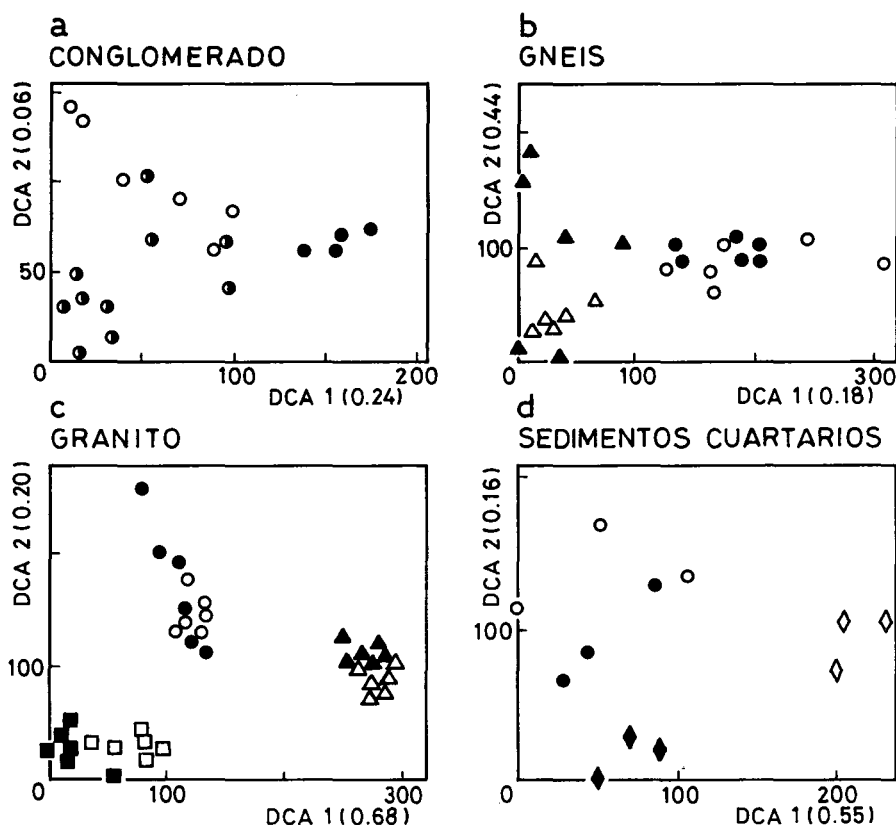


Fig. 5: Ordenamiento (DCA) de las parcelas en pastizales desarrollados sobre cuatro sustratos litológicos (a-d) en las Sierras de Córdoba, Argentina. Vegetación: pajonal = círculos; pastizal-pedregal = triángulos; céspedes = cuadrados; pastizales bajos = rombos. Posición altitudinal en la ladera: alta = figuras blancas; intermedia = figuras blancas y negras; bajas = figuras negras.

DCA ordination of samples from grasslands developed on four different rock substrates in Córdoba mountains, Argentina. Vegetation: tall grassland = circles; stony grassland = triangles; turf = squares; short grassland = rhombs. Position on the slope: upper slope = white; middle slope = white and black; lower slope = black.

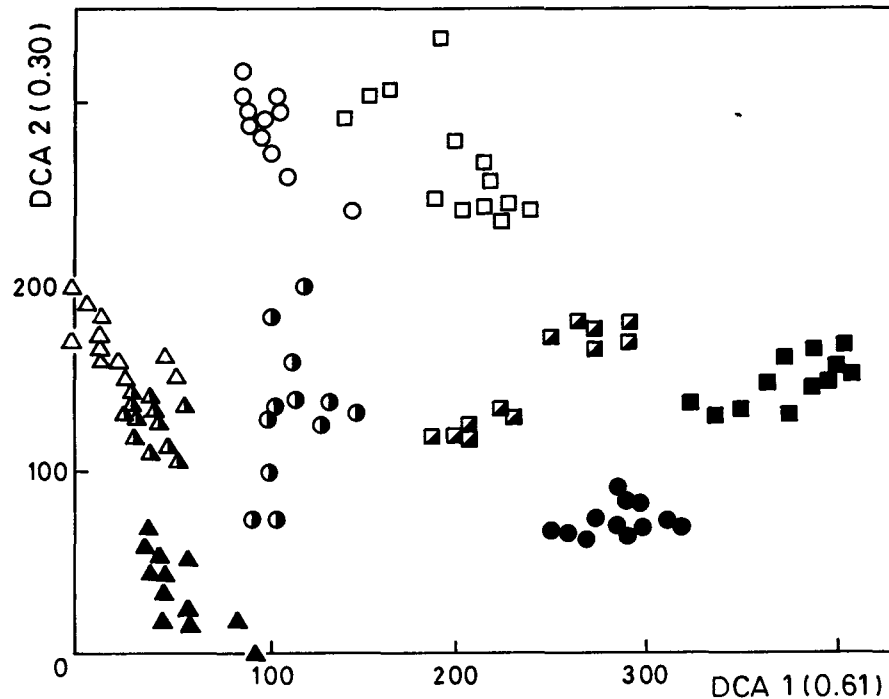


Fig. 6: Ordenamiento (DCA) de las parcelas en pastizales sobre granito a tres altitudes diferentes en las Sierras de Córdoba, Argentina. Vegetación: pajonal = círculos; pastizal-pedregal = triángulos; césped = cuadrados; pastizal bajo = rombos. Altitud: 1.400 m = figuras blancas; 1.800 m = figuras blancas y negras; 2.100 m = figuras negras.

DCA ordination of samples from grasslands on granitic substrate at three different altitudes in Córdoba mountains, Argentina. Vegetation: tall grassland = circles; stony grassland = triangles; turf = squares; short grasslands = rhombs. Altitude: 1,400 m = white; 1,800 m = white and black; 2,100 m = black.

dominancia podría atribuirse al estrés hídrico determinado por las condiciones del sustrato. La baja diversidad de los céspedes húmedos no puede ser explicada por este modelo de dominancia. El escaso número de especies en pastizales que crecen en sitios saturados de humedad es un fenómeno frecuente (Lang 1973, Whitmore 1984). Por razones todavía poco conocidas, el anegamiento persistente parece ser una condición ambiental para la cual existen escasos genotipos adaptados (Grubb 1987).

A escala local, los parches que pueden aparecer en el pastizal y su arreglo espacial dependen de la naturaleza de la roca subyacente. Sobre conglomerados no se presentan afloramientos rocosos que interrumpan los flujos de agua y materiales a lo largo de la pendiente. La variación florística es direccional y ocurre a lo largo

del gradiente topográfico. En sustratos de gneis, en cambio, la presencia de afloramientos y distintos grados de desarrollo edáfico determinan cambios florísticos discontinuos. Del mismo modo, en laderas sobre granito se presenta un mosaico de parches, destacándose la aparición de céspedes húmedos. En cuanto a la estructura espacial de los pastizales desarrollados en altiplanicies con sedimentos cuaternarios, se observa un patrón en mosaico relacionado con la presencia de gramíneas altas en penacho, superpuesto a otro, menos perceptible, que sigue el gradiente topográfico de las laderas. No se ha constatado asociación de los patrones de la vegetación con discontinuidades edáficas. Se postula, en consecuencia, que el principal determinante de la estructura en mosaico que se observa sobre sustrato sedimentario está asociado con la forma de crecimiento de

TABLA 4

Principales especies asociadas según DCA a pastizales sobre granito a tres niveles altitudinales en las Sierras de Córdoba, Argentina. Los números indican los parches de vegetación en que se hallan preferencialmente: 1 = pajonal, 2 = pastizal-pedregal, 3 = césped. Las especies sin número son ubicuas.

Species associated by DCA to grasslands over granitic substrate at three different altitudes in Córdoba mountains, Argentina. Only species with higher indicator value are included. Numbers indicate the patches to which species are strongly associated: 1 = tall grassland, 2 = stony grassland, 3 = turf. Species without numbers are ubiquitous.

2.100 m	1.800 m	1.400 m
1 Deyeuxia hieronymi (HACK.) TURPE		
1 Poa stuckertii (HACK.) PARODI		
1 Geranium magellanicum HOOK.		
1 Conyza burkartii ZARDINI		
3 Agrostis breviculmis HITCHCOCK		
3 Gentiana achalensis HIERON.		
	1 Festuca lilloi HACK.	
	1,3 Alchemilla pinnata R. et P.	
	1 Stipa niduloides CARO	
	3 Grindelia globulariaefolia GRISEB.	
	1 Hieracium giganteum v. setulosum SLEU.	
	3 Juncus achalensis BARROS	
		1 Stipa filiculmis DELILE
		3 Panicum milioides NEES
		1,3 Hypoxis humulis KUNTH
		1 Stipa trichotoma NEES
		Chloris retusa LAG.
		Cuphea glutinosa CHAM. et SCHL.
		3 Panicum sabulorum LAM.
		2 Schizachyrium imberbe (HACK.) CAMUS
		3 Axonopus fissifolius (RADDI) KUHLM.
		3 Eragrostis bahiensis SCHRADER
		3 Paspalum dilatatum POIR.
		3 Paspalum notatum FLUEG.
		2 Microchloa indica (L.f.) O. K.

las gramíneas dominantes. La falta de correspondencia con discontinuidades edáficas y los resultados de estudios previos en áreas comparables (Argüello 1986, Galea 1986), sugieren que el patrón en mosaico se mantiene por la remoción de biomasa aérea a través del pastoreo y por el fuego. Si se suprimiera el uso pastoril, los parches coalescerían hasta constituir un pajonal continuo (fenómeno observado por Cabido *et al.* 1989). Es probable que, en tal caso, cobre mayor importancia la variación relacionada con el gradiente topográfico.

A escala regional, la altitud condiciona una diferenciación florística, siendo reemplazadas las especies dominantes por otras morfológicamente equivalentes. La riqueza de elementos propios de regiones tropicales

y subtropicales en los niveles altitudinales inferiores, pobremente representados a altitudes mayores, se relaciona con la disminución de las temperaturas absolutas y media anual y con el aumento de la frecuencia de heladas. Una respuesta opuesta tendrían las especies austroantárticas y montanas.

La homogeneidad estructural de los parches de vegetación permite describir los pastizales como ensambles que reflejan distintas situaciones de disponibilidad de recursos. Esto supone no sólo una oferta forrajera distinta, sino una respuesta diferencial ante las perturbaciones antrópicas, que se superponen a las causales abióticas de variabilidad. La descripción de la variabilidad de los pastizales serranos no se

agota en los patrones comunitarios y factores analizados en este trabajo. Más bien deberían considerarse como marco general en estudios de la respuesta de la vegetación ante distintos agentes de perturbación y, en particular, al manejo agropecuario.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Diana Abal-Solís por la confección de las figuras que ilustran este artículo y a Juan Armesto y dos revisores anónimos por sus sugerencias. Este trabajo fue realizado con aportes parciales del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), del Consejo de Investigaciones de la Provincia de Córdoba (CONICOR) y de la Universidad Nacional de Córdoba.

LITERATURA CITADA

- ACOSTA A, M CABIDO & S DIAZ (1989) Local and regional variability in granitic grasslands on the mountains of Central Argentina. *Berichte des Geobotanischen Institutes der ETH Stiftung Rübél, Zurich* 55: 30-59.
- ALLEN THF (1987) Hierarchical complexity in ecology: a noneuclidean conception of the data space. *Vegetatio* 69: 17-25.
- ARGÜELLO L (1986) Evolución de la vegetación (Sitio Pampa de Achala). En Luti R (ed.): Efecto de las actividades humanas sobre los ecosistemas montañosos y de tundra: 357-372. MaB-UNESCO, Montevideo.
- BOX EO (1981) Macroclimate and plant forms: an introduction to predictive modelling in phytogeography. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- CABIDO M (1985) Las comunidades vegetales de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9: 431-433.
- CABIDO M & A ACOSTA (1986) Variabilidad florística a lo largo de un gradiente de degradación en céspedes de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques N.S. (Camerino)* 10: 289-304.
- CABIDO M, S GARRE & R LUTI (1981) Relevamiento cartográfico de variantes fisonómico-florísticas de cinco cabeceras de cuencas hidrográficas en Pampa de Achala (Sierras Grandes de Córdoba). *Ecología* 6: 95-105.
- CABIDO M, R BREIMER & G VEGA (1987) Plant communities and associated soil types in a high plateau of Córdoba Mountains, Central Argentina. *Mountain Research and Development* 7: 25-42.
- CABIDO M, A ACOSTA & S DIAZ (1989) Estudios fitosociológicos en los pastizales de las Sierras de Córdoba. Las comunidades de Pampa de San Luis. *Phytocoenologia* 17: 569-592.
- CAPITANELLI R (1979) Clima. En Vásquez JB, R Miatello & M Roqué (eds): *Geografía física de la Provincia de Córdoba*: 214-296. Editorial Boldt, Buenos Aires.
- FACELLI JM, E D'ANGELA & RJC LEON (1987) Diversity changes during pioneer stages in a subhumid pampean grassland succession. *American Midland Naturalist* 117: 17-25.
- GALERA FM (1980) Estudio ecológico de la Estepa Serrana en las Sierras Chicas de Córdoba. I. Descripción fisonómica, estructura y composición. Factores determinantes de grupos ecológicos. *Ecología* 5: 49-58.
- GALERA FM (1986) La dinámica de las comunidades vegetales como proceso que permite detectar alteraciones debidas a diferentes tipos de impacto (pastoreo, fuego, cultivo), y su relevancia frente a la planificación del uso del recurso. En Luti R (ed): Efecto de las actividades humanas sobre los sistemas montañosos y de tundra: 156-198. MaB-UNESCO, Montevideo.
- GODRON M & RTT FORMAN (1983) Landscape modification and changing ecological characteristics. In Mooney HA & M Godron (eds.): *Disturbance and ecosystems*: 12-28. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, New York, Tokio.
- GONZALEZ-BERNALDEZ F (1981) *Ecología y paisaje*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- GORDILLO C & A LECINAS (1979) Las Sierras Pampeanas de Córdoba y San Luis. En (ed.): *Simposio de Geología Argentina*: 577-650. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- GRIME JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York.
- GRIME JP (1987) Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In Gray AJ, MJ Crawley & PJ Edwards (eds.): *Colonization, succession and stability*: 413-428. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- GRUBB P (1987) Global trends in species richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. In JHR Gee & PS Gillier (eds): *Organization of communities, past and present*: 99-118. Blackwell Scientific Publ., Oxford. L FM.
- HILL MO & HG GAUCH (1981) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 47: 47-58.
- HOLLING CS (1986) The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. In Clark WC & RE Munn (eds.): *Sustainable development of the biosphere*: Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- KURTZ F (1904) Flora. En Río M & L Achával (eds): *Geografía de la Provincia de Córdoba*: 270-243. Cia. Sudamericana de Billetes de Banco, Buenos Aires.
- LANG G (1973) Die vegetation des westlichen bodenseegebietes. *Pflanzensoziologie* 17: 1-451.
- LUTI R, MA BERTRAN, FM GALERA, N MULLER, M BERZAL, M NORES, MA HERRERA & JC BARRERA (1979) Vegetación. En Vásquez JB, R Miatello & M Roqué (eds): *Geografía física de la Provincia de Córdoba*: 297-368. Editorial Boldt, Buenos Aires.
- MENGHI M, M CABIDO, B PECO & FD PINEDA (1989) Grasslands heterogeneity in relation to lithology and geomorphology in the Córdoba Mountains (Argentina). *Vegetatio* 84: 133-142.
- MOORE DRJ & PA KEDDY (1989) The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. *Journal of Vegetation Science* 79: 99-106.
- O'NEILL RV, DL DE ANGELIS, JB WAIDE & THF ALLEN (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- PEET RK, RG KNOX, JS CASE & RB ALLEN (1988) Putting things in order: the advantages of detrended correspondence analysis. *The American Naturalist* 131: 924-934.

- PIELOU EC (1984). The interpretation of ecological data-a primer on classification and ordination. Wiley & Sons, New York.
- SHANNON CE & W WEAVER (1949) The mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press, Urbana.
- URBAN DL, RV O'NEILL & HH SHUGART (1987) Landscape ecology. *BioScience* 37: 119-127.
- VERMEER JG & F BERENDSE (1983) The relationship between nutrient availability, shoot biomass and species richness in grasslands and wetland communities. *Vegetatio* 53: 121-136.
- WHEELER BD & KE GILLIER (1982) Species richness of herbaceous fern vegetation on Broadland, Norfolk in relation to the quantity of above-ground plant material. *The Journal of Ecology* 70: 179-200.
- WHITE PS & STA PICKETT (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In Pickett STA & PS White (eds): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: 3-13. Academic Press, Orlando.
- WHITMORE TC (1984) *Tropical rain forest of the far east*. Clarendon Press, Oxford.
- WIENS JA (1986) Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. In Diamond J & TJ Case (eds): *Community ecology*: 155-172. Harper & Row Publ., New York.