

Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay

FELIPE LEZAMA ^{1,✉}, ALICE ALTESOR ¹, ROLANDO J LEÓN ² & JOSÉ M PARUELO ³

1. Sección Ecología Terrestre, Depto. de Ecología, Fac. de Ciencias, Univ. de la República, Montevideo, Uruguay.
2. Cátedra de Ecología. IFEVA, Fac. de Agronomía, Univ. de Buenos Aires y CONICET, Buenos Aires, Argentina.
3. Lab. de Análisis Regional y Teledetección, IFEVA, Fac. de Agronomía, Univ. de Buenos Aires y CONICET, Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN. En este trabajo se describe la heterogeneidad de la vegetación herbácea y su relación con factores ambientales en una extensa región de origen basáltico dominada por pastizales naturales ubicada en el centro y noroeste del Uruguay (aproximadamente 1.5 millones de hectáreas). Usando el método fitosociológico se registró en cada stand relevado la composición florística y un conjunto de variables ambientales (profundidad del suelo, textura de los primeros 10 cm de suelo, pendiente, rocosidad, pedregosidad, características macro y microtopográficas y abundancia de fecas de ganado). A partir de imágenes Landsat TM se calculó el Índice Verde Normalizado (IVN), un estimador de la productividad primaria, para cada uno de los censos. La matriz de especies por censos con datos de presencia ausencia fue analizada a través de técnicas multivariadas. Se llevaron a cabo análisis de clasificación aglomerativos para identificar agrupamientos de censos y las relaciones jerárquicas entre ellos. Se utilizó análisis de correspondencia para identificar los gradientes principales de vegetación. Las relaciones entre los ejes del ordenamiento y las variables ambientales fueron exploradas a través de análisis de correlación. La clasificación numérica de 46 censos florísticos permitió reconocer una estructura de seis comunidades agrupadas en tres unidades principales de vegetación: Pastizales de Mesoxerófitas, Estepas de Litófitas y Pastizales de Meso-hidrófitas. El primer eje del ordenamiento, que explicó el 62.7% de la varianza, estuvo relacionado con un gradiente de disponibilidad de agua, determinado por la profundidad del suelo, textura, pendiente y forma de la pendiente. El segundo gradiente florístico, que da cuenta del 20.3% de la variación, discriminó a la comunidad de litófitas característica de superficies planas de erosión de las comunidades restantes. La identidad florística de los censos presentó una fuerte correlación con el IVN ($p < 0.05$). La información que provee este estudio puede constituir un valioso auxiliar en el diseño de sistemas ganaderos y en la evaluación y selección de sitios para la conservación.

[Palabras clave: fitosociología, comunidades, sensores remotos, tipos funcionales de plantas, disponibilidad de agua]

ABSTRACT. *Vegetation heterogeneity of natural grasslands on the basaltic region of Uruguay:* We described vegetation heterogeneity and its relationship with environmental variables over an area of the basaltic region of central and north-western Uruguay dominated by shallow soils. Natural grasslands under continuous grazing by cattle and sheep are the predominant vegetation type (90%) of this geomorphologic region that comprises approximately 1.5 millions hectares. Vegetation data were obtained using the relevé method. Stands were sampled preferentially to represent all the perceptible physiognomic vegetation types. In quadrats of 10 x 10 m, located in

✉ Sección Ecología Terrestre, Depto. de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Iguá 4225. CP 11400. Montevideo, Uruguay. felipe@fcien.edu.uy

Recibido: 23 de diciembre de 2005; Fin de arbitraje: 17 de octubre de 2006; Revisión recibida: 20 de noviembre de 2006; Aceptado: 29 de noviembre de 2006

the centre of each stand, floristic composition and structural characteristics of vegetation were recorded. Each species was visually assigned to a cover – abundance class following the scale proposed by Braun-Blanquet. Additionally, for each stand, we measured environmental variables (soil depth, top 10 cm of soil texture, slope, percent cover of rock and pebble, macro and micro topographical characteristics and livestock faecal abundance). Normalized Differential Vegetation Index (NDVI), a surrogate for net primary production, was derived from Landsat TM images. The species by relevés matrix with presence/absence data was subjected to multivariate analysis to reveal vegetation patterns. Agglomerative classification, based on Ward's method and Jaccard's distance, was used to identify main groups in species relevés and the hierarchical relationships among them. The optimal levels of clustering and the indicator species for each cluster were determined by indicator species analysis. Correspondence analysis was carried out to describe floristic gradients. Relationships between ordination axes and environmental variables were explored by correlation analysis. Two hundred seventy four vascular plant species, representing 43 families, were encountered in 46 relevés. The families with the highest number of species were Poaceae (78) and Asteraceae (44). The best represented genera were: *Stipa* (8), *Paspalum* (7), and *Aristida* (7). A structure of six communities grouped in three main vegetation units emerged from this procedure: Meso-xerophytic grasslands, Litophytic steppes and Meso-hydrophytic grasslands. The main vegetation units showed different physiognomies and occurred on sites with different combinations of topography and soil properties. Meso-xerophytic grasslands showed predominantly a two layer structure with high-to-mid plant cover. The upper layer was dominated by grasses and sub-shrubs and the lower layer by forbs and grasses. This unit occurred mainly on shallow soils on steep and gentle slopes and convex interfluvies of hills. Litophytic steppes showed one open layer dominated by *Selaginella sellowii* Hieron, a small pteridophyte. This unit was associated to flat erosion surfaces at high and middle topographical positions. The Meso-hydrophytic grasslands unit was a closed vegetation type, with two layers dominated by grasses and graminoids. This unit occurred predominantly on deep soils on gentle low slopes, valleys and plains. The first ordination axis explained a 62.7% of the variance and detected a water availability gradient going from Meso-hydrophytic grasslands to Litophytic steppes and Meso-xerophytic grasslands. The environmental controls of this water gradient were soil depth, texture, slope and microtopography. The position of the relevés along the main floristic gradient was strongly correlated to NDVI ($p < 0.05$). The second axis explained a 20.3% of the variation, and separated Litophytic steppes from Meso-xerophytic and Meso-hydrophytic grasslands. The present study provides information that could be useful for the design of grassland management practices and selection of conservation areas.

[Keywords: phytosociology, communities, remote sensing, plant functional types, water availability]

INTRODUCCIÓN

El estudio de la heterogeneidad de la vegetación, entendida como la variación en composición de especies de un punto a otro del espacio, y la identificación de sus controles ocupa un lugar central dentro de la Ecología Vegetal (Levin 1992; Chaneton 2005). En pastizales de Sudamérica, la heterogeneidad a escala regional ha sido relacionada con gradientes de precipitaciones (León & Facelli 1981), gradientes climáticos latitudinales (Perelman et al. 2001a) y gradientes altitudinales (Acosta et al. 1992). En estudios realizados a escala de paisaje la heterogeneidad ha sido asociada principalmente a la variabilidad geomorfológica y eda-

fológica (Jobbágy et al. 1996; Burkart et al. 1998; Collantes et al. 1999). El pastoreo, uno de los principales agentes de perturbación en sistemas de pastizales, ha sido identificado a esta escala como un control importante de la heterogeneidad en combinación con factores ambientales abióticos (Adler & Morales 1999; Cingolani et al. 2003).

Por otra parte, la identificación y descripción de los patrones espaciales de vegetación (cómo se distribuyen las entidades de interés en el espacio geográfico y ambiental) es un paso ineludible para plantear hipótesis sobre su funcionamiento o para analizar el impacto de perturbaciones locales o globales sobre ellas. Asimismo, provee bases objetivas para la extra-

polación de resultados de estudios y constituye el punto de partida para la elaboración de planes de manejo o de conservación de los recursos naturales (Paruelo et al. 2004). El método fitosociológico, orientado al reconocimiento y caracterización de las comunidades vegetales de una región a partir del estudio de la ocurrencia conjunta de especies, representa una alternativa en este sentido. Las clasificaciones florísticas de conjuntos amplios de datos que aportan los estudios fitosociológicos proporcionan marcos de referencia y contextos empíricos indispensables para la ecología vegetal de campo (Ewald 2003).

En Uruguay los pastizales y arbustales naturales cubren más del 70% del territorio y sustentan la ganadería vacuna y ovina como principal actividad económica (MGAP 2000). La falta de estimaciones objetivas de la heterogeneidad espacial y temporal de los recursos forrajeros ha sido identificado como uno de los factores que más afecta la eficiencia de los sistemas ganaderos y el deterioro de los sistemas pastoriles extensivos (Golluscio et al. 1998). Sin embargo, el conocimiento de la heterogeneidad de las formaciones vegetales dominantes del Uruguay es escaso y fragmentario, especialmente son escasos los trabajos que documentan patrones de variación florística a escala de paisaje y región.

Los antecedentes de estudios fitosociológicos en los pastizales del Río de la Plata están circunscriptos a las Pampas (León et al. 1979; Batista et al. 1988; Burkart et al. 1990; Burkart et al. 1998). Estos trabajos describen los patrones de vegetación e identifican sus principales controles ambientales para amplias zonas de pastizales naturales. El presente trabajo, a través de la misma aproximación metodológica, complementa esta serie de estudios abordando un área de pastizales naturales de la región basáltica que cubre el centro y noroeste del territorio uruguayo, y el sudoeste del estado de Río Grande del Sur perteneciente a Brasil (Chebataroff 1951).

Los objetivos de este trabajo fueron (a) describir la heterogeneidad de los pastizales naturales a través de una clasificación de las comunidades herbáceas y la identificación de las especies indicadoras de cada una, (b) establecer la relación entre aspectos estructurales (composi-

ción florística y fisonomía) y funcionales (productividad primaria) de la vegetación, y (c) evaluar la relación entre variables ambientales y los principales gradientes de vegetación.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio abarcó las áreas de las unidades cartográficas de suelo Cuchilla de Haedo - Paso de los Toros (CH-PT) y Queguay Chico (QCh) comprendidas entre los 32°36' y los 32°11'S, y los 57°19' y los 56°13'O (Figura 1). Estas unidades ocupan aproximadamente 1.5 millones de hectáreas y presentan como suelos dominantes Hapludoles y Udorthents asociados a afloramientos rocosos (Altamirano et al. 1976). Los suelos de estas unidades se han formado predominantemente a partir de materiales de la Formación Arapey (Basaltos toleíticos), originada por una sucesión de derrames basálticos con esporádicas intercalaciones de delgados lechos de areniscas eólicas y los

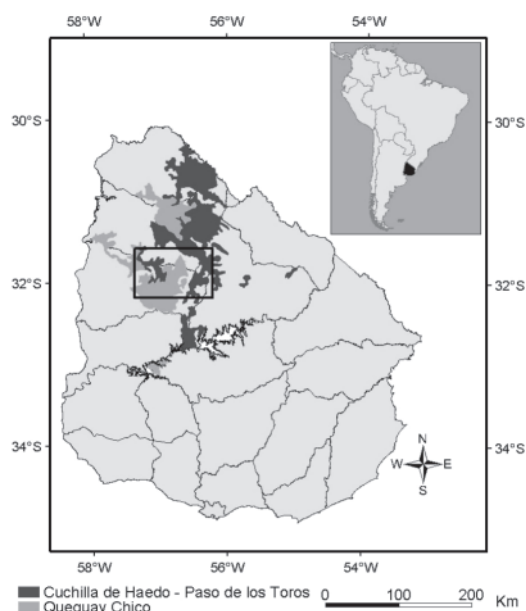


Figura 1. Unidades cartográficas de suelo estudiadas en el norte de Uruguay. El recuadro corresponde al área de estudio.

Figure 1. Soil cartographic units studied in northern Uruguay. The box corresponds to the study area.

correspondientes filones alimentadores (Bossi & Navarro 1988). La región presenta predominantemente relieve de colinas y lomadas, y en menor medida serranías y quebradas (Altamirano et al. 1976).

El clima de la región es templado a subtropical subhúmedo, con una precipitación media anual de 1300 mm y una temperatura media anual de 19°C (Dirección Nacional de Meteorología 2005). Las características edáficas del área han impedido las actividades agrícolas y forestales y la vegetación de bosque y matorral es escasa y está restringida a las quebradas y a los márgenes de ríos y arroyos, por lo que los pastizales naturales constituyen el tipo de vegetación dominante. De hecho, la región constituye el área con mayor proporción de pastizales naturales del Uruguay (90% aprox.) (MGAP 2000). Desde el punto de vista fitogeográfico está incluida en el Distrito Uruguayense de la Provincia Pampeana (Cabrera & Willink 1973). León (1992) incluye a esta área en la subunidad Campos del Norte de los Pastizales del Río de la Plata.

Obtención de los datos

El muestreo de vegetación se realizó durante los años 2000 y 2001. Los datos florísticos se obtuvieron de acuerdo al método fitosociológico o del relevé (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Se seleccionaron preferencialmente 46 stands de manera de abarcar todo el rango de variación fisonómica percibido en los trayectos recorridos. Se localizaron cuadrados de 10 x 10 m en áreas centrales de los stands seleccionados y se registraron todas las especies presentes en los mismos. A cada especie se le asignó un valor de abundancia-cobertura siguiendo la escala de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1950). La lista de especies fue completada con el registro de nuevas especies encontradas en una amplia recorrida del stand.

Se llevó a cabo además una descripción estructural de los stands relevados que consistió en registrar el número de estratos presentes, sus coberturas y alturas respectivas. En cada stand se realizó un pozo de aproximadamente 40 x 40 cm de ancho hasta pasar los 50 cm registrando la profundidad máxima de exploración de las raíces en una escala ordinal de

seis intervalos (I = 0-10 cm, II = 10-20 cm, III = 20-30 cm, IV = 30-40 cm, V = 40-50 cm y VI más de 50 cm). A partir de una muestra de los primeros 10 cm de suelo extraídos del pozo, se determinó la textura del suelo usando procedimientos gravimétricos (Bouyoucos 1962). Se describió macro y microtopográficamente cada stand, registrando la pendiente máxima según una escala ordinal de cinco clases (1 = 0-5°, 2 = 6-10°, 3 = 11-15°, 4 = 16-20°, 5 = 21-25°). Dentro de cada cuadrado fueron estimados visualmente el porcentaje de rocosidad, pedregosidad, cobertura vegetal y suelo desnudo. El censo incluyó además un registro de la abundancia de fecas de ganado de acuerdo a la escala: 1 = escasa, 2 = moderada, 3 = abundante.

Fueron evitadas en el relevamiento áreas con alto grado de perturbación (por ejemplo los "dormideros" de ovinos) y campos con siembras en cobertura. La mayor parte de los censos fueron georreferenciados mediante un dispositivo de geoposicionamiento satelital. Los relevamientos se llevaron a cabo en los meses de noviembre y diciembre, período en el cual la mayoría de las especies presentan estructuras reproductivas que permiten su identificación.

La caracterización funcional de los sitios relevados se realizó a través del Índice Verde Normalizado (IVN) a partir de imágenes Landsat TM de setiembre de 1999 y enero de 2000. Los valores de IVN para cada sitio se obtuvieron promediando los valores de los cuatro píxeles de 30 x 30 m más cercanos al punto georeferenciado. El IVN es un estimador de la fracción fotosintéticamente activa absorbida por el dosel de la vegetación y se calcula a partir de la reflectancia en las bandas del rojo y el infrarrojo cercano ($IVN = IRC - R / IRC + R$) (Gallo et al. 1985). La productividad primaria neta aérea (PPNA) es directamente proporcional a la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (Monteith 1981).

Los datos de campo se reunieron en una matriz de 274 especies x 46 censos. Los datos de abundancia-cobertura de las especies fueron transformados a datos de presencia-ausencia. Se calculó la frecuencia de las especies en el conjunto total de censos, es decir el porcentaje del total de censos en los que está presente cada especie. Las especies con una frecuencia menor

al 5% fueron eliminadas de la matriz (Gauch 1982). Debido a que las técnicas multivariadas son afectadas fuertemente por la presencia de "outliers" (McCune & Mefford 1999), previamente a la aplicación de estas técnicas se realizó un análisis para su detección. Se consideraron "outliers" aquellas especies o censos cuyos promedios de distancia se apartaron más de dos desviaciones estándar de la media de los promedios de distancia (McCune & Mefford 1999).

Análisis de datos

Las especies registradas se asignaron a distintas categorías de tipos funcionales de plantas (TFP): gramínoideas, suculentas, gramíneas anuales y perennes, hierbas anuales y perennes, arbustos y plantas vasculares inferiores. Además, se agruparon las especies de gramíneas en invernales y estivales de acuerdo a su ciclo de crecimiento.

Se llevaron a cabo análisis de clasificación aglomerativos para identificar agrupamientos de censos y las relaciones jerárquicas entre ellos. A tal efecto se utilizó como algoritmos de fusión los métodos de ligamiento promedio (UPGMA) y de Ward, y las medidas de distancia de Jaccard y Sorensen. Se realizaron análisis de especies indicadoras para las tipologías obtenidas (método INDVAL) de Dufrêne & Legendre (1997). Se utilizó la suma de los valores indicadores significativos de las especies como criterio para determinar los niveles más informativos de los dendrogramas y comparar las tipologías resultantes de las distintas estrategias de ligamiento utilizadas (Dufrêne & Legendre 1997). Las especies con valores indicadores significativos y mayores al 70% fueron consideradas características y utilizadas en la descripción de los agrupamientos de censos (McGeoch et al. 2002). Las comunidades se caracterizaron en términos de las variables ambientales relevadas, la fisonomía y la proporción de gramíneas invernales y estivales. La comparación de las coberturas relativas de gramíneas invernales y estivales se realizó mediante un test de *t* para muestras pareadas.

Se utilizó Análisis de Correspondencia (AC) para detectar los ejes principales de variación florística. El porcentaje de varianza explicado por la ordenación se obtuvo a través del coefi-

ciente de determinación (r^2) de Pearson entre las distancias del espacio de ordenación y las distancias del espacio original (McCune & Mefford 1999). Se utilizaron análisis de correlación paramétricos y no paramétricos para explorar las relaciones entre los ejes de variación florística y las variables bióticas y abióticas. Para las variables ordinales (profundidad y pendiente), se utilizó la correlación de Kendall y para las variables cuantitativas (rocosidad, pedregosidad, arena, limo, arcilla, grava, cobertura del suelo, riqueza de especies, cobertura de los TFP e IVN) la correlación de Pearson. Los análisis de ordenamiento y agrupamiento se llevaron a cabo con el software PC-ORD.4 (McCune & Mefford 1999).

RESULTADOS

Composición florística y de formas de vida

En un total de 46 censos se registraron 274 especies de plantas vasculares, agrupadas en 43 familias. La familia más numerosa fue Poaceae con 78 especies, seguida de Asteraceae con 44 especies. Los géneros más representados en número de especies fueron: *Stipa* (8), *Paspalum* (7), *Aristida* (7), *Conyza* (5) y *Piptochaetium* (5). En la lista de especies estuvieron representados distintos Tipos Funcionales de Planta (TFPs); las hierbas perennes constituyeron el grupo más numeroso (45.5%), seguido por las gramíneas perennes (25.8%), las hierbas anuales (12%), los gramínoideas (7.9%), los arbustos (3.2%), las gramíneas anuales (2.8%) y las suculentas (1.1%). *Selaginella sellowii* Hieron fue la única especie de planta vascular inferior registrada en los relevamientos (de ahora en adelante este TFP se le denominará por el nombre de esta especie). Las gramínoideas no se discriminaron por el ciclo de vida debido a que en los géneros *Bulbostylis* y *Sisyrinchium* no se pudo llegar a identificar a nivel de especie. En cuanto al ciclo de vida, el 84.5% de las especies fueron perennes y el 15.5% restante fueron anuales o bienales.

Clasificación

La eliminación de las especies de frecuencia menor al 5% tuvo como resultado una dismi-

nución de 274 a 199 en el número de especies (29%). Solamente un censo fue identificado como outlier, mientras que ninguna especie fue considerada como tal. Por consiguiente se utilizó en los análisis una matriz de 199 especies x 45 censos.

A partir del análisis de clasificación por medio del método de Ward y la medida de distancia de Jaccard, se reconoció una estructura de seis comunidades agrupadas en tres unidades principales (Figura 2). El dendrograma resultante de esta combinación de medida de distancia y algoritmo de fusión y los niveles del mismo seleccionados para el reconocimiento de agrupamientos de censos presentaron las mayores sumas de valores indicadores en comparación con los otros dendrogramas y los otros niveles del mismo dendrograma (Figura 2). De acuerdo a Dufrêne & Legendre (1997), este resultado se interpreta como el que explica mejor la distribución de las especies. Igualmente cabe destacar el grado elevado de concordancia del dendrograma seleccionado con respecto a los resultantes de las otras opciones (UPGMA + Jaccard y UPGMA + Sorensen), especialmente en los niveles superiores.

Las unidades principales de vegetación reconocidas se asociaron a diferentes posiciones macrotopográficas y cada una presentó características fisonómicas distintivas. Se denominaron: Pastizales de Meso-xerófitas (A), Estepas de Litófitas (B) y Pastizales de Meso-hidrófitas (C) (Figura 2). Los Pastizales de Meso-xerófitas incluyeron dos comunidades y se ubicaron preferentemente en laderas de colinas y lomas fuertes, así como en laderas escarpadas de sierras y áreas altas convexas de colinas y sierras. La Unidad de estepas de Litófitas incluyó una comunidad y estuvo asociada a sitios planos de exportación de materiales en posiciones altas y medias del paisaje. Los Pastizales de Meso-hidrófitas incluyeron tres comunidades y los censos se ubicaron preferentemente en laderas plano cóncavas, en pendientes menores, en valles y en interfluvios tabulares.

Comunidad A1. Las especies indicadoras de A1 fueron *Melica rigida* Cav. y *Botriochloa laguroides* (DC.) Herter (Tabla 1). Además presentaron un alto valor indicador las siguientes especies: *Baccharis coridifolia* DC. (64), *Wahlenbergia linarioides* (Lam.) DC. (67),

Richardia humistrata (Cham. & Schltdl.) Steud. (69) y *Rhynchosia senna* Gillies ex Hook. & Arn. (65) (Tabla 1). Fisonómicamente se pueden distinguir dos tipos de comunidad A1. La mayor parte de los stands presentaron un mosaico de parches de dos alturas, un estrato bajo de 5-10 cm constituido por hierbas y gramíneas de tamaño reducido y un estrato de 30 cm de gramíneas erectas y *Baccharis coridifolia*. El resto de los stands presentaron un estrato dominante de 30 cm de altura, compuesto predominantemente por *Stipa filiculmis* Delile, una gramínea erecta de tamaño medio. El tapiz de la comunidad A1 estuvo constituido por proporciones semejantes de gramíneas invernales y estivales (Figura 3).

Se presentó asociada a domos y a laderas con pendientes moderadas a fuertes, preferentemente sobre suelos superficiales y medios de textura franca. El porcentaje de cobertura vegetal del suelo fue mayoritariamente alto, y los porcentajes de rocosidad, pedregosidad y suelo desnudo, bajos. Presentó cantidades bajas y moderadas de fecas de ganado (Tabla 2).

Comunidad A2. Estuvo indicada por las especies *Aristida venustula* Arechav. y *Chevreulia sarmentosa* (Pers.) S. F. Blake (Tabla 1). Además, las siguientes especies presentaron un alto valor indicador: *Chloris grandiflora* Roseng. et Izag. (61), *Euphorbia serpens* Kunth (67), *Aristida echinulata* Roseng. et Izag. (61) y *Oxypetalum microphyllum* Hook. & Arn. (63) (Tabla 1). La variabilidad fisonómica dentro de esta comunidad fue alta, conteniendo algunos stands con doble estructura semejantes a la comunidad A1 y otros que presentaron solamente un estrato herbáceo de 5-10 cm de altura. En cuanto a las proporciones de cobertura de gramíneas estivales e invernales, fue clara la predominancia de las primeras (Figura 3).

Estuvo representada por censos ubicados en superficies planas de transporte, domos y en laderas convexas y plano convexas altas y medias, con pendientes moderadas a fuertes. Se presentó mayoritariamente sobre suelos superficiales y medios de textura franca. La comunidad A2 presentó, en el mayor número de los casos, una cobertura vegetal del suelo media, y porcentajes considerables de rocosidad, pedregosidad y suelo desnudo. Todo el espectro de abundancias de fecas estuvo representado

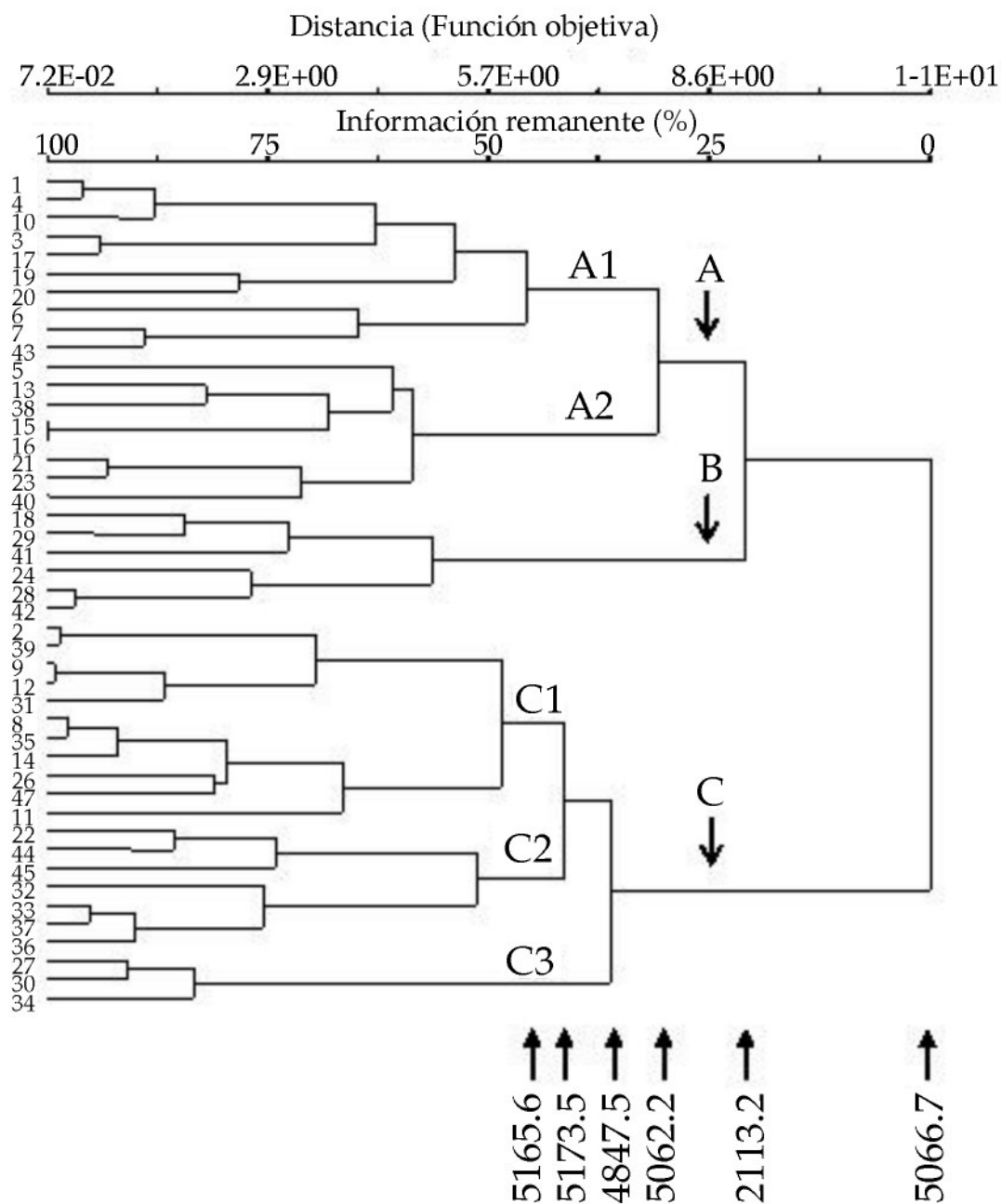


Figura 2. Clasificación jerárquica de los censos mediante el algoritmo de Ward y la medida de distancia de Jaccard. La suma de los valores indicadores ("IV) significativos para cada nivel se presentan debajo del dendrograma.

Figure 2. Hierarchical classification of relevés based on Ward's method and Jaccard's distance. The sum of significant indicator values ("IV) for each level is shown below the dendrogram.

Tabla 1. Tabla de dos vías representando los valores indicadores de las especies para las seis comunidades. Se indican los taxa con valores indicadores significativos ($p < 0.05$) y mayores a 25%. En negrita se representan aquellos con un valor indicador $> 70\%$.

Table 1. Two-way table showing the species indicator values for the six communities. Only the taxa with significant indicator values ($p < 0.05$) and higher than 25% are presented. Bold values correspond to values $> 70\%$.

Especie	Comunidad					
	A1	A2	B	C1	C2	C3
<i>Melica rigida</i> Cav.	83	1	0	7	0	7
<i>Botriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	74	4	0	1	1	0
<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	69	23	1	1	0	0
<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	67	13	0	4	0	0
<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook. & Arn.	65	5	0	0	0	0
<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	64	7	0	3	0	22
<i>Gomphrena perennis</i> L.	60	0	0	0	0	0
<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzch ex Baill.	59	7	1	0	0	2
<i>Trachypogon montufari</i> (H.B.K.) Nees	59	1	0	0	0	0
<i>Stipa papposa</i> Nees	54	0	0	4	0	0
<i>Convolvulus laciniatus</i> Desr.	54	1	0	0	0	0
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	51	42	0	5	0	0
<i>Oenothera</i> sp.	47	26	0	0	0	0
<i>Lathyrus subulatus</i> Lam.	40	0	0	0	0	0
<i>Schizachyrium salzmanii</i> (Trin. ex Steud.) Nash	38	1	0	0	0	0
<i>Acalypha communis</i> Müll. Arg.	30	0	0	0	0	0
<i>Aristida venustula</i> Arechav.	6	78	0	0	0	0
<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S. F. Blake	6	70	1	5	1	0
<i>Euphorbia serpens</i> Kunth	2	67	8	0	0	0
<i>Oxypetalum microphyllum</i> Hook. & Arn.	0	63	0	0	0	0
<i>Chloris grandiflora</i> Roseng. et Izag.	3	61	32	0	0	0
<i>Aristida echinulata</i> Roseng. et Izag.	0	61	1	0	0	0
<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	21	56	0	11	1	0
<i>Ayenia mansfeldiana</i> (Herter) Herter ex Cristóbal	24	49	0	0	0	0
<i>Eragrostis neesii</i> Trin.	28	48	1	2	0	0
<i>Microchloa indica</i> (L. f.) P. Beauv.	0	48	44	0	0	0
<i>Cliococca selaginoides</i> (Lam.) C. M. Rogers & Mildner	2	42	0	0	0	0
<i>Senna nana</i> (Benth.) H. S. Irwin & Barneby	2	41	1	0	0	0
<i>Sommerfeltia spinulosa</i> (Spreng.) Less.	0	37	0	0	0	0
<i>Polygala linooides</i> Poir.	0	35	1	0	0	0
<i>Portulaca papulosa</i> Schltdl.	0	0	83	0	0	0
<i>Euphorbia pampeana</i> Speg.	0	0	81	0	0	0
<i>Hordeum pusillum</i> Nutt.	1	0	75	4	7	2
<i>Selaginella sellowii</i> Hieron	2	24	72	0	0	0
<i>Stipa longicoronata</i> Roseng. et Arr.	0	0	67	0	0	0
<i>Bulbostylis</i> sp.	0	32	62	0	0	0

Tabla 1. Continuación.

Table 1. Continued.

Especie	Comunidad					
	A1	A2	B	C1	C2	C3
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	0	31	57	0	0	0
<i>Perezia sonchifolia</i> Baker	12	7	51	1	0	0
<i>Guilleminea elongata</i> Mears	0	0	50	0	0	0
<i>Stemodia verticillata</i> (Mill.) Hassl.	0	0	49	0	0	0
<i>Crassula</i> sp.	0	0	39	0	3	0
<i>Conyza pampeana</i> (Parodi) Cabrera	0	0	33	0	0	0
<i>Stipa charruana</i> Arechav.	0	0	0	75	3	2
<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	0	0	4	72	6	0
<i>Calotheca brizoides</i> (Lam.) Desv.	0	0	0	72	0	0
<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.	5	0	0	64	4	0
<i>Axonopus affinis</i> Chase	1	0	0	57	33	0
<i>Aristida uruguayensis</i> Henrard	11	0	0	55	18	6
<i>Panicum hians</i> Elliott	2	0	0	52	38	5
<i>Briza minor</i> L.	4	0	0	49	21	0
<i>Mecardonia montevidensis</i> (Spreng.) Pennell	0	0	1	49	14	20
<i>Asclepias mellodora</i> Saint-Hilaire	0	0	0	43	1	0
<i>Phalaris platensis</i> Henrard ex Henkels	0	0	0	38	7	9
<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng.	2	0	0	37	0	0
<i>Eleocharis viridans</i> Kük	0	0	0	27	0	0
<i>Eleocharis dunensis</i> Kük	0	0	0	0	100	0
<i>Juncus dombeyanus</i> J. Gay ex Laharpe	0	0	0	2	83	0
<i>Nothoscordum</i> sp.	0	0	0	0	77	21
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	1	0	12	15	72	0
<i>Hydrocotyle</i> sp.	0	0	0	0	71	0
<i>Eryngium echinatum</i> Urb.	0	0	0	2	65	0
<i>Piptochaetium uruguense</i> Griseb.	0	0	0	0	65	3
<i>Rhynchospora luzuliformis</i> Boeck.	0	0	0	28	61	0
<i>Eleocharis montana</i> (Kunth) Roem. & Schult.	0	0	0	0	57	0
<i>Stemodia palustris</i> Saint-Hilaire	0	0	0	0	54	0
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	0	0	0	35	53	3
<i>Ranunculus platensis</i> A. Spreng.	0	0	0	4	43	0
<i>Stipa longiglumis</i> Phil.	0	0	0	0	42	0
<i>Trifolium polymorphum</i> Poir.	1	3	0	23	40	0
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	0	0	0	0	0	100
<i>Relbunium bigeminum</i> (Griseb.) K. Schum.	0	0	0	0	0	100
<i>Poa lanigera</i> Nees	0	0	0	0	2	97
<i>Botriochloa imperatoides</i> (Hack.) Herter	0	0	0	0	4	92
<i>Linum littorale</i> Saint-Hilaire	0	0	0	1	0	92

Tabla 1. Continuación.**Table 1.** Continued.

Especie	Comunidad					
	A1	A2	B	C1	C2	C3
<i>Andropogon lateralis</i> Nees	0	0	0	0	3	91
<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.	0	0	0	0	8	90
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	0	0	0	8	0	87
<i>Stipa neesiana</i> Trin. & Rupr.	6	1	0	7	0	81
<i>Bromus auleticus</i> Trin. ex Nees	0	0	0	0	0	66
<i>Briza subaristata</i> Lam.	14	0	0	13	7	62
<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) Desv.	8	0	0	5	0	62
<i>Ruellia morongii</i> Britton	2	0	0	0	2	49
<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.	0	0	0	1	2	49
<i>Polygala duarteana</i> A. St.-Hil. & Moq.	0	0	0	8	0	47
<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.	0	0	0	12	31	42

Tabla 2. Características de las seis comunidades vegetales descritas en la Región basáltica. Valores de la moda para las siguientes variables (entre paréntesis se indica el mínimo y el máximo): rocosidad (%), pedregosidad (%), suelo desnudo (%), cobertura vegetal (%), profundidad (1 = 0-10 cm, 2 = 10-20 cm, 3 = 20-30 cm, 4 = 30-40 cm, 5 = 40-50 cm y 6 > 50 cm), pendiente (1 = 0-5°, 2 = 6-10°, 3 = 11-15°, 4 = 16-20°, 5 = 21-25°) y abundancia de fecas de ganado (1 = escasa, 2 = moderada, 3 = abundante). También se indica la categoría macrotopográfica y la clase textural de suelo más frecuente dentro de cada comunidad.

Table 2. Characteristics of the six plant communities described for the Basaltic Region. Mode values for the following variables (between parenthesis minimum and maximum are indicated): values of rock cover (%), pebble and stone cover (%), total plant cover (%), bare ground (%), soil depth (1 = 0-10 cm, 2 = 10-20 cm, 3 = 20-30 cm, 4 = 30-40 cm, 5 = 40-50 cm and 6 >50 cm), slope (1 = 0-5°, 2 = 6-10°, 3 = 11-15°, 4 = 16-20°, 5 = 21-25°) and abundance of livestock faeces (1 = scarce, 2 = moderate, 3 = abundant). Most frequent macrotopographical category and textural class for each community is also indicated.

	A1	A2	B	C1	C2	C3
Nº de censos	10	8	6	11	7	3
Rocosidad	0 (0; 10)	0 (0; 20)	20 (20; 65)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
Pedregosidad	5 (1; 35)	40 (5; 40)	20 (10; 30)	0 (0; 5)	0 (0; 10)	0 (-)
Suelo desnudo	1 (0; 5)	0 (0; 25)	0 (0; 1)	0 (0; 25)	0 (0; 10)	0 (-)
Cobertura Vegetal	95 (50; 95)	60 (40; 85)	50 (20; 60)	100 (75; 100)	90 (90; 100)	100 (-)
Profundidad	3 (2; 6)	1 (1; 3)	1 (-)	6 (3; 6)	6 (-)	6 (-)
Pendiente	1 (1; 5)	1(1; 4)	1 (-)	1 (-)	1 (-)	1 (-)
Fecas	2 (1; 2)	2 (1; 3)	3 (2; 3)	2 (-)	2 (-)	2 (-)
Categoría macrotopográfica	Domos y laderas convexas	Laderas convexas y superficies planas de transporte	Superficies planas de erosión	Llanuras	Laderas bajas cóncavas	Planicies de inundación
Clase textural	Franco	Franco	Arenoso franco	Limo arcilloso	Arcilloso	Limo arcilloso

en esta comunidad, siendo mayoritarios los casos de abundancias moderadas (Tabla 2).

Comunidad B. Las especies indicadoras fueron *Hordeum pusillum* Nutt., *Selaginella sellowii* Hieron., *Euphorbia pampeana* Speg y *Portulaca papulosa* Schldtl. (Tabla 1). Además presentaron alto valor indicador: *Bulbostylis* sp. (62) y *Stipa longicoronata* Roseng. et Arr. (67) (Tabla 1). Desde el punto de vista fisonómico, esta comunidad consistió en un solo estrato herbáceo abierto, de 5-10 cm de altura, distribuido espacialmente como un mosaico intrincado de parches dominados por *Selaginella sellowii* intercalados entre afloramientos rocosos. Los censos agrupados en la comunidad B presentaron un predominio claro de la cobertura de gramíneas estivales sobre la cobertura de gramíneas invernales (Figura 3).

La comunidad de litófitas estuvo representada por censos ubicados en sitios planos de exportación de materiales, en posiciones altas y medias del paisaje. Se presentó sobre suelos muy superficiales (< 10 cm) de textura arenoso-franca. Presentó porcentajes altos de rocosidad y pedregosidad, y cantidades moderadas y altas de fecas de ganado (Tabla 2).

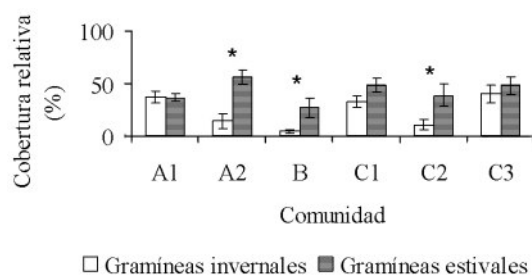


Figura 3. Cobertura relativa de gramíneas invernales y estivales (promedio \pm 1 error estándar) para las comunidades vegetales descritas en la Región basáltica. Las diferencias estadísticas (Test de *t*) entre las coberturas relativas de gramíneas invernales y estivales son indicadas con un asterisco (* = $p < 0.05$).

Figure 3. Relative cover of winter and summer grasses (mean \pm 1 standard error) of the plant communities described for the Basaltic Region. Statistical differences (*t*-test) between cover of winter and summer grasses of each community are indicated as * = $p < 0.05$.

Comunidad C1. Las especies indicadoras fueron: *Stipa charruana* Arechav., *Kyllinga odorata* Vahl y *Calotheca brizoides* (Lam.) Desv. (Tabla 1). También presentó un valor indicador alto *Danthonia montevidensis* Hack. & Arechav. (64) (Tabla 1). Presentó dos estratos: un césped de gramínoles y gramíneas postradas, y un estrato de 30 cm de gramíneas erectas. Las coberturas relativas de gramíneas invernales y estivales fueron semejantes (Figura 3).

Estuvo asociada a llanuras, planicies y concavidades en posiciones altas del paisaje sobre suelos medios y profundos, de textura mayoritariamente limoarcillosa. Presentó una alta cobertura vegetal del suelo y porcentajes bajos de pedregosidad y suelo desnudo. La abundancia de fecas de ganado fue moderada en todos los casos (Tabla 2).

Comunidad C2. Las especies *Juncus imbricatus* Laharpe, *Juncus dombeyanus* J. Gay ex Laharpe, *Notoscordum* sp., *Eleocharis dunensis* Kük e *Hydrocotyle* sp. fueron indicadoras de este agrupamiento (Tabla 1). Además presentaron valores indicadores altos las especies: *Rhynchospora luzuliformis* Boeck., *Eryngium echinatum* Urb. y *Piptochaetium uruguense* Griseb. (Tabla 1). Presentó una fisonomía de dos estratos semejante a la de comunidad C1. En cuanto a las gramíneas, predominó la cobertura de estivales sobre la de invernales (Figura 3).

Estuvo representada por censos ubicados en laderas bajas cóncavas y en planicies levemente cóncavas asociadas a vías de drenaje y cursos de agua. Se presentó sobre suelos profundos de textura arcillosa. Presentó una cobertura vegetal del suelo alta y porcentajes de pedregosidad y suelo desnudo bajos o nulos. En todas las áreas censadas se observó la ocurrencia de microrelieve vértico del tipo de montículos (gil-gai). La abundancia de fecas de ganado fue moderada en todos los casos (Tabla 2).

Comunidad C3. Esta comunidad reunió el mayor número de especies indicadoras: *Stipa neesiana* Trin. & Rupr., *Baccharis trimera* (Less.) DC., *Adesmia bicolor* (Poir.) DC., *Poa lanigera* Nees, *Botriochloa imperatoides* (Hack.) Herter, *Linum litorale* A. St.-Hil., *Andropogon lateralis* Nees, *Relbunium bigeminum* (Griseb.) K. Schum y *Bromus catharticus* Vahl (Tabla 1). Además presentaron valores indicadores altos las espe-

cies *Briza subaristata* Lam. y *Bromus auleticus* Trin. ex Nees (Tabla 1). Fisonómicamente esta comunidad presentó tres estratos. El estrato más alto estuvo constituido por ejemplares de *Andropogon lateralis* de 50-70 cm de altura. Por debajo se presentó un estrato de 30 cm con *Baccharis coridifolia* y gramíneas erectas. El estrato inferior, de 5 a 10 cm de altura, estuvo compuesto predominantemente por gramíneas postradas. Las gramíneas invernales y estivales estuvieron representadas por proporciones semejantes en cuanto a su cobertura (Figura 3).

Se presentó asociada a planicies de inundación de arroyos y ríos, con suelos profundos de origen aluvial. Los primeros 10 cm de suelo presentaron textura limoarcillosa o arenoarcillosa. La cobertura vegetal del suelo fue del 100% y la abundancia de fecas de ganado fue moderada en todos los casos (Tabla 2).

Ordenamiento de los censos

Los primeros dos ejes extraídos por el Análisis de Correspondencia de la matriz de especies por censos explicaron el 83% de la varianza de los datos. A nivel de unidades principales no se observó solapamiento en el plano, en cambio si se pudo observar un leve solapamiento entre las comunidades A1 y A2 (Figura 4). También se observó una mayor dispersión en el plano de los censos de la unidad A, evidenciando una mayor heterogeneidad interna en este agrupamiento. El eje de mayor importancia del AC separó a los pastizales meso-hidrofiticos de los pastizales meso-xerofíticos y la comunidad de litófitas. Por otro lado, el segundo eje en importancia ubicó a la comunidad de litófitas en un extremo y a algunos censos de la comunidad A1 en el otro.

El eje principal de variación detectado (E1) mostró una correlación positiva modesta con la rocosidad y fuerte con la pedregosidad, el porcentaje de grava y el porcentaje de arena del suelo. Por el contrario, mostró una correlación negativa fuerte con la cobertura vegetal total del suelo, la profundidad y el porcentaje de arcilla del suelo. Por otro lado, el eje 2 presentó correlación modesta positiva con la rocosidad y negativa con la pendiente y la cobertura vegetal total (Tabla 3).

La evaluación de las correlaciones entre los tipos funcionales de plantas y las coordenadas de los censos en los ejes, evidenció una correlación positiva modesta entre el E1 y la cobertura de *Selaginella sellowi*, y negativa modesta con la cobertura de gramínoideas. En tanto que el E2 de la ordenación mostró correlación positiva modesta con la cobertura de *Selaginella sellowi* y Suculentas y correlación negativa modesta con la cobertura de gramíneas perennes y gramíneas invernales. Los valores de IVN calculados para 09/99 y 01/00 mostraron correlación negativa moderada y fuerte respectivamente con el eje 1 de la ordenación (Tabla 3).

DISCUSIÓN

En este trabajo se presenta la primera descripción fitosociológica de los pastizales de una importante porción del territorio uruguayo usando un conjunto de observaciones sistemáticas y de amplia cobertura y empleando métodos numéricos para su análisis. La heteroge-

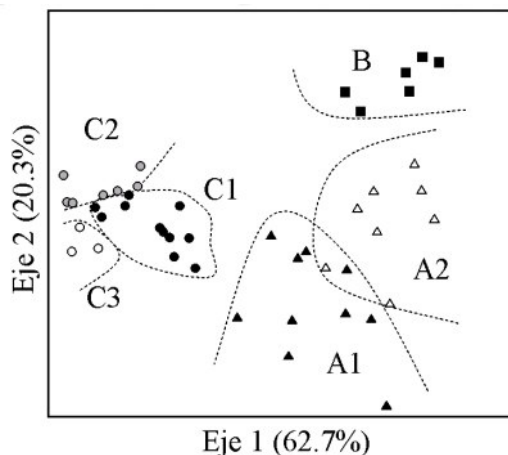


Figura 4. Diagrama de los primeros dos ejes del análisis de correspondencia de la matriz de especies x censos (explican el 83% de la varianza total). Los límites de las seis comunidades son representados con líneas punteadas.

Figure 4. Diagram of the first two axes of the correspondence analysis of the species x relevés matrix (83% of the total variance explained). The boundaries of the six communities are represented with dotted lines.

Tabla 3. Correlaciones de Pearson y Kendall entre las coordenadas de los censos en los ejes del AC y las variables explicativas. Se representan los coeficientes de correlación significativos ($p < 0.05$) y mayores a 0.5.

Table 3. Pearson and Kendall correlations between ordination axis scores and explanatory variables. Only correlation coefficients higher than 0.5 and significant ($p < 0.05$) are presented.

	Eje 1	Eje 2
Variables cuantitativas (Pearson)		
Rocosidad	0.51	0.63
Pedregosidad	0.76	-
Cobertura Vegetal	-0.75	-0.49
Grava	0.86	-
Arena	0.80	-
Arcilla	-0.78	-
Gramíneas invernales	-	-0.5
Graminoides	-0.59	-
<i>Selaginella sellowii</i>	0.6	0.7
Suculentas	-	0.59
Gramíneas perennes	-	-0.54
IVN setiembre	-0.66	-
IVN enero	-0.76	-
Variables ordinales (Kendall)		
Profundidad	-0.72	-
Pendiente	-	-0.54

neidad florística se clasificó a dos niveles: tres unidades principales de vegetación compuestas por seis comunidades. Se encontró una clara correspondencia de las clases de vegetación con categorías geomorfológicas a nivel de unidades principales.

Los patrones de variación en la composición de especies identificados fueron robustos, resultando similares independientemente de las diferentes técnicas multivariadas empleadas. En el plano conformado por los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia se observa una configuración de los censos similar al sugerido por el análisis de agrupamiento, correspondiendo los ejes de variación extraídos a los puntos de aglomeración finales del análisis de agrupamiento.

La unidad de pastizales de Meso-xerófitas se desarrolla sobre Hapludoles Líticos, categoría dominante en las unidades de suelo bajo estudio (supera el 50%) (Altamirano et al. 1976), por lo que es esperable que la unidad A sea la unidad más extendida en la región. Tanto las especies indicadoras de A1 como las de A2 han sido señaladas como características de suelos con alto riesgo de sequía y elevada pedregosidad (Rosengurt 1994). La consideración de las especies con valor indicador próximo al 70% y de las características ambientales abióticas de cada comunidad, ubicada, en un gradiente de disponibilidad de agua, a la comunidad A2 en un sector más xérico. El solapamiento entre las comunidades en el plano del ordenamiento revela que no existe una discontinuidad florística nítida entre ellas. Esta continuidad se puede observar también en términos ambientales, al no poder asignar a las comunidades A1 y A2 a diferentes categorías geomorfológicas ni delimitarlas claramente desde el punto de vista edáfico. Por otro lado, las especies indicadoras de A2, *A. venustula* una gramínea de bajo porte y escaso valor forrajero y *Ch. sarmentosa*, una hierba pequeña con hábito de roseta, indican degradación por sobrepastoreo según Rosengurt (1994). Estos elementos sugieren que el pastoreo podría estar enmascarando las diferencias ambientales abióticas entre A1 y A2, produciendo la convergencia de la estructura de la vegetación entre diferentes hábitat.

La comunidad de Litófitas está asociada a un tipo de afloramiento particular en el paisaje, concretamente a superficies planas de exportación de materiales. Las especies indicadoras de la comunidad B evidencian condiciones xéricas extremas, con atributos como hojas suculentas en *E. pampeana* y *P. papulosa* o con ciclos de vida efímeros como en *H. pusillum*, *P. papulosa* y *S. sellowii*. Localmente los parches de comunidad B reciben el nombre de "layados".

La ordenación de los censos respalda una discontinuidad entre las comunidades C1, C2 y C3, y cada una de estas comunidades se puede asignar a una categoría macrotopográfica distinta. La comunidad C1, ubicada preferentemente sobre planicies moderadamente drenadas, está indicada por especies de condiciones típicamente méxicas, *S. charruana*, *K. odorata*

y *C. brizoides*. La comunidad C2, asociada a formas cóncavas del paisaje, está indicada por especies claramente hidrofíticas: *E. dunensis*, *J. dombeyanus* e *Hydrocotyle* sp.; y por especies mesofíticas: *Nothoscordum* sp. y *J. imbricatus*, reflejando la estructura de hábitat dual de los sitios con microrelieve vértico. Localmente, los parches de comunidad C2 son designados con el nombre de "campos de tacuruses". La comunidad C3 de planicies aluviales presentó el conjunto mayor de especies indicadoras, representando por lo tanto el agrupamiento mejor definido. Según Rosengurt (1994), todas las especies corresponden a tipos de campo de condiciones mésicas. Un dato sobresaliente es que algunas de las especies con alto valor indicador para esta comunidad están señaladas como especies de alto valor forrajero: *Poa lanigera*, *Bromus catharticus*, *Adesmia bicolor*, *Bromus auleticus*, *Stipa neesiana* y *Briza subaristata* (Rosengurt 1979). Las tres últimas incluso están señaladas como especies crecientes en condiciones de clausura al pastoreo (Rodríguez et al. 2003). Posiblemente esto se deba a que la presión de pastoreo es menor en esta comunidad en el período de escasez de forraje, ya que el ganado ovino evita las zonas bajas y húmedas durante el invierno (Formoso, com. pers.).

Algunos autores como Sganga (1994) y Millot et al. (1987), han caracterizado a la región basáltica como compuesta por praderas invernales. Por otro lado, Berreta (1998) describe las praderas de la región como estivales. Los resultados de este trabajo indican que tres de las seis comunidades descritas presentan mayor cobertura de gramíneas estivales que invernales, mientras que las restantes tres comunidades presentan proporciones semejantes de estos grupos. Si bien no contamos con una estimación de la importancia relativa de cada comunidad en la región, en ningún caso estos datos respaldan la caracterización del Basalto superficial como compuesto por praderas invernales.

Varias de las especies registradas en este estudio también son reportadas por los estudios fitosociológicos de pastizales llevados a cabo en la Pampa Deprimida (Perelman et al. 2001a). No obstante, son pocas las especies compartidas con carácter de indicadoras. De la comparación surge en primer lugar que la comunidad

de litófitas no tiene símil en las descripciones de la Pampa Deprimida, y lo inverso sucede con las estepas de halófitas y las estepas húmedas de halófitas. Las praderas de hidrófitas descritas para la Pampa Deprimida no tienen su equivalente en este trabajo debido a que la vegetación estrictamente hidrofítica no fue considerada por tratarse de condiciones muy escasamente representadas en la región. La mayor afinidad entre las clasificaciones aparece a nivel de unidades principales, entre los pastizales meso-hidrofíticos descritos en este trabajo con las denominadas praderas de mesofitas de las Pampa Deprimida (Perelman et al. 2001a). Cabe señalar también, la magnitud de la diferencia entre el porcentaje de exóticas reportado en este estudio (4,3%) y el correspondiente a la región de la Pampa Deprimida (25%) (Chaneton et al. 2002). Una característica en común de la flora exótica de ambas regiones es que está constituida principalmente de hierbas anuales de crecimiento invernal y de origen euroasiático. La baja invasión por exóticas en los campos uruguayos ha sido reportada en otros trabajos (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2006). Perelman et al. (2001b) encontraron para la Pampa Argentina una relación negativa entre la riqueza de especies exóticas y la importancia relativa de pastos C₄. Nuestros datos corresponden a valores de importancia de especies C₄ superiores a los sitios extremos considerados en el análisis de Perelman et al. (2001b), aportando una evidencia a dicha relación.

La disposición de los censos en el plano de ordenamiento y los tipos funcionales de plantas correlacionados con el eje principal de variación florística coinciden en sugerir la interpretación del mismo como un gradiente hídrico. En el extremo húmedo del gradiente se disponen censos de planicies cóncavas y de inundación pertenecientes a las comunidades C2 y C3. En el extremo seco convergen censos de laderas pronunciadas, domos superficiales con texturas gruesas y afloramientos con suelo incipiente pertenecientes a las comunidades A1, A2 y B. Un aspecto fundamental de la estructura de las comunidades, su identidad florística, resultó altamente correlacionado con el Índice Verde Normalizado, un indicador de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de dichas comunidades. En general se ha analizado la correlación de la

PPNA con otros atributos estructurales, en particular la fisonomía (Paruelo et al. 2004), pero son escasas las evidencias de una correlación tan alta con la composición de especies.

Un conjunto de variables ambientales interdependientes que controlan la disponibilidad de agua se presentan asociadas al principal gradiente florístico; fundamentalmente la profundidad del suelo, la textura, la pendiente y la forma de la pendiente. A la influencia local de las propiedades edáficas se agregan los efectos de la macro y micro topografía en la redistribución del agua en el paisaje. El resultado de identificar la disponibilidad de agua como principal control de la variación en composición de especies de la vegetación herbácea en la región del Basalto Superficial concuerda con la tendencia general encontrada para otras áreas de los pastizales rioplatenses (Perelman et al. 2001).

El segundo eje de variación florística presentó una estrecha relación con la macrotopografía, discriminando a la comunidad de litófitas de las comunidades restantes. Las variables ambientales y los tipos funcionales de plantas relacionados con este eje indican las mismas características descritas previamente para esta comunidad. Sin embargo, la elevada cantidad de fecas registradas en los censos de superficies planas de erosión y de transporte, pertenecientes a la comunidad B y A2 respectivamente, advierten sobre la posibilidad de estar frente a un gradiente florístico donde se confunden los efectos edáficos y geomorfológicos con los efectos de la actividad del ganado. La evidencia de las fecas sugiere que, si bien la ganadería extensiva es relativamente uniforme a escala regional (entre establecimientos ganaderos), a escala de potrero el régimen de perturbación asociado al ganado podría estar actuando como un control importante de la heterogeneidad florística en interacción con factores ambientales como la macrotopografía.

En resumen, el presente estudio fitosociológico describe la heterogeneidad de los pastizales de la región basáltica y la relación de ésta con factores ambientales. La información que provee este estudio puede constituir un valioso auxiliar en el diseño de sistemas ganaderos sustentables y en la evaluación y selección de sitios para la conservación.

AGRADECIMIENTOS

A D. Larrea, M. Bollazzi, C. Rodríguez, E. Leoni, S. Baeza, E. Marchesi, Y. González y D. Panario por la colaboración en este trabajo. El trabajo fue financiado con fondos provenientes del PEDECIBA, CSIC Y FONTAGRO.

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, A; S DÍAZ; M MENGHI & M CABIDO. 1992. Patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Rev. chil. hist. nat.*, **65**:195-207.
- ADLER, P & J MORALES. 1999. Influence of environmental factors and sheep grazing on an Andean grassland. *J. Range Manag.*, **52**: 471-481.
- ALTAMIRANO, A; H DA SILVA; A DURÁN; A ECHEVERRÍA; D PANARIO & R PUENTES. 1976. *Clasificación de Suelos*. Dirección de Suelos y Fertilizantes. Ministerio de Agricultura y Pesca. Tomo I. Montevideo.
- ALTESOR, A; G PIÑEIRO; F LEZAMA; RB JACKSON; M SARASOLA et al.. 2006. Ecosystem changes associated with grazing removal in sub-humid grasslands of South America. *J. Veg. Sci.*, **17**:323-332.
- BATISTA, WB; RJC LEÓN & SB PERELMAN. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la Región de Laprida, Prov. de Buenos Aires, Argentina. *Phytocoenología*, **16**:465-480.
- BERRETA, EJ. 1998. Principales características climáticas y edáficas de la región de Basalto en Uruguay. INIA Tacuarembó. *Seminario de actualización en tecnologías para Basalto. Serie técnica n°102*. Pp. 310.
- BOSSI, J & R NAVARRO. 1988. *Geología del Uruguay*. Universidad de la República. Montevideo.
- BOUYOCOS, GJ. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agron. J.*, **54**:464-465.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1950. *Sociología Vegetal*. ACME. Buenos Aires.
- BURKART, SE; RJC LEÓN & CP MOVIA. 1990. Inventario fitosociológico del Pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*, **30**:27-69.
- BURKART, SE; RJC LEÓN; SB PERELMAN & M AGNUSDEL. 1998. The Grasslands of the Flooding Pampa (Argentina): floristic heterogeneity of natural communities of the southern rio salado basin. *Coenoses*, **13**(1):17-27.
- CABRERA, AL & A WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología. OEA. Washington, USA.
- CHANETON, E. 2005. Factores que determinan la

- heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. Pp. 19-42 en: M Oesterheld et al. (eds). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas; un homenaje a Rolado León*. Editorial Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina.
- CHANETON, E; SB PERELMAN; M OMACINI & RJC LEÓN. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biol. Invasions*, **4**:7-24.
- CHEBATAROFF, J. 1951. Regiones naturales del Uruguay y de Río Grande del Sur. *Revista Uruguaya de Geografía*, **2**(5):5-28.
- CINGOLANI, A; M CABIDO; D RENISON & V SOLÍS NEFFA. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Veg. Sc.*, **14**:223-232.
- COLLANTES, M; J ANCHORENA & A CINGOLANI. 1999. The steppes of Tierra del Fuego: Floristic and growth-form patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecol.*, **140**:61-75.
- DUFRENE, M & P LEGENDRE. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. monogr.*, **67**(3):345-366.
- EWALD, J. 2003. A critique for phytosociology. *J. Veg. Sci.*, **14**:291-296.
- GALLO, KP; CST DAUGHTRY & ME BAUER. 1985. Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sens. Environ.*, **22**:209-203.
- GAUCH, HGJR. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge Univ. Press. New York.
- GOLLUSCIO, R; A DEREGIBUS & JM PARUELO. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecol. Austral.*, **8**:265-284.
- JOBÁGY EG; JM PARUELO & RJC LEÓN. 1996. Vegetation Heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *J. Veg. Sci.*, **7**:599-608.
- LEÓN, RJC. 1992. Río de la Plata grasslands. Regional sub-divisions. Pp. 376-407 in: RT Coupland (ed.). *Ecosystems of the World 8A: Natural grasslands*. Elsevier. Amsterdam.
- LEÓN, RJC; SE BURKART & CP MOVIA. 1979. La vegetación de la República Argentina. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (Partidos de Magdalena y Brandsen, Pcia. de Bs. As.). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. *Serie Fitogeográfica*, **17**:11-93.
- LEÓN, RJC & JM FACELLI. 1981. Descripción de una coenoclina en el SW del Chubut. *Rev. de la Facultad de Agronomía*, **2**:163-171.
- LEVIN, S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**:1943-1967.
- MCCUNE, B & MJ MEFFORD. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.0*. MjM Software. Gleneden Beach, Oregon.
- MCGEOCH, MA; BJ VAN RENSBURG & A BOTES. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, **39**:661-672.
- MILLOT, JC; D RISSO & R METHOL. 1987. *Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay*. Informe Técnico, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo.
- MINISTERIO DE GANADERIA, AGRICULTURA Y PESCA (MGAP), DIRECCIÓN DE ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS (DIEA). 2000. *Censo General Agropecuario*.
- MONTEITH, JL. 1981. Climatic variation and the growth of crops. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **107**:749-774.
- MUELLER - DOMBOIS, D & H ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley & Sons. New York, USA.
- PARUELO, JM; RA GOLLUSCIO; JP GUERSCHMAN; A CESA; V JOUVE et al. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **13**:385-395.
- PERELMAN, SB; WB BATISTA; E CHANETON & RJC LEÓN. 2001b. Invasión de ambientes extremos y comunidades zonales de pastizales pampeanos por especies vegetales exóticas. *XVIII Jornadas de Fitosociología*.
- PERELMAN, SB; RJC LEÓN & M OESTERHELD. 2001a. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *J. Ecol.*, **89**:562-577.
- RODRÍGUEZ, C; E LEONI; F LEZAMA & A ALTESOR. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal Veg. Sci.*, **14**:433-440.
- ROSENGURTT, B. 1979. *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Publicación de la Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay.
- ROSENGURTT, B. 1994. *Especies campestres generales*. En: Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín Técnico N°13, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay.
- SGANGA, JC. 1994. *Caracterización de la Vegetación de la R.O.U.* En: Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín Técnico N°13, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca.