Ecología Austral: 2:47-55,1992 Asociación Argentina de Ecología

Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado

William B. Batista y Rolando J.C. León

Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Avenida San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina

Resumen. Se compararon las secuencias de horizontes y los perfiles de pH y salinidad de los suelos asociados con las diferentes comunidades vegetales del centro de la Depresión del Salado. Las comparaciones mediante una técnica no paramétrica permitieron evaluar las diferencias consistentes en la forma de las curvas de pH y Conductividad Eléctrica a través del perfil. Las comunidades A (Melica brasiliana, Diodia dacycephala, Echium plantagineum) y D (Distichlis spicata, Paspalum vaginatum, Monerma cylindrica) aparecieron relacionadas con ambientes edáficos singulares en el paisaje. La comunidad A se corresponde con suelos poligenéticos, profundos, ácidos y no salinos era todo el perfil. La comunidad D aparece sobre suelos someros, salinos y alcalinos, con alta concentración de sales en superficie. Las comunidades B (Piptochaetium montevidensis, Ambrosia tenuifolia, Eclipta bellidioides) y C (Mentha pullegium, Leontodon taraxacoides, Paspalidium paludivagum) se relacionan, en cambio, con una variedad de condiciones edáficas asociadas con Natracuoles, Argiacuoles y Argialboles. Los suelos de la comunidad C varían desde ácidos en todo el perfil (variante C3) hasta ácidos era superficie y alcalinos era profundidad (variante C2). La comunidad B se corresponde con suelos ácidos y no salinos en el horizonte A1 y salinos y fuertemente alcalinos en el horizonte B2. Las diferencias florísticas entre las comunidades B y C no podrían ser explicadas en términos de restricciones impuestas por las propiedades edaficas analizadas sin considerar también diferencias en el regímen hídrico y en la frecuencia de anegamiento.

Abstract. Soils associated with the plant community types of the central Salado River Basin were compared in terms of their horizon sequence and pH and salinity profiles. Consistent differences in the shape of the pH and salinity profiles were assessed by means of a non parametric test. Community types A (Melica brasiliana, Diodia dacycephala, Echium plantagineum) and D (Distichlis spicata, Paspalum vaginatum, Monerma cylindrica) appear to correspond to clearly distinct soil conditions. Stands of community type A occur ora deep, acidic, non salirte, poligenetic soils, while stands of community type D occur ora very shallow, alkaline soils with very high salt content in the upper layer. Community types B (Piptochaetium montevidensis, Ambrosia tenuifolia, Eclipta bellidioides) and C (Mentha pullegium, Leontodon taraxacoides, Paspalidium paludivagum) occur under a variety of soil conditions associated with Natracuols, Argiacuols, arad Argialbols. The soils associated with community type C range from acidic throughout the profile (unit C3) to acidic in the upper and alkaline in the deeper layer (unit C2). Ora average, community type B occurs ora soils with an acidic, non-saline A1 horizon and a .saline, highly alkaline B2 horizon. Differences in environmental restrictions due to the analyzed soil properties do not appear to be enough explanation for the floristic differences between community types B and C. Differences in hydrologic regime and flooding frequency should be also considered.

Introducción

El pastizal de la Pampa Deprimida presenta una notable heterogeneidad florística a través del paisaje. Esta heterogeneidad fue resumida por varios estudios fltosociológicos realizados en distintas latitudes (León et al. 1979, Perelman et al. 1982, Batista et al. 1988, Burkart et al. 1990). Si bien la región es una llanura, su heterogeneidad topográfica y geomorfológica es evidente y ha determinado considerables variaciones en el régimen de anegamiento y en las propiedades de los suelos (Tricart 1973). El uso actual predominante es el pastoreo con vacunos. Como los rodeos están confinados por alambrados, la intensidad del pastoreo es relativamente uniforme en el espacio. Dado el uso pasturil uniforme y la ausencia de barreras topográficas para la dispersión de las especies se ha propuesto, en la discusión de los análisis fltosociológicos del pastizal, que las condiciones del suelo variables entre stands estarían entre los principales controles de la heterogeneidad florística en la escala de paisáje.

En el centro de la Depresión del Río Salado se definieron 12 unidades fitosociológicas (variantes) con diferentes combinaciones de grupos florísticos (León 1975, Burkart et al. 1990). Estas variantes se agrupan según sus similitudes en cuatro comunidades o unidades de mayor nivel denominadas A, B, C y D. Estas comunidades alternan en el espacio en forma de mosaico con distintos diseños y proporciones que caracterizan a los distintos paisajes definidos en la región (Burkart et al. 1990). La comunidad A ocupa las partes altas del paisaje y la comunidad C las partes más bajas. Una serie de trabajos (León et al. 1975, Berasategui y Barberis 1982, Ferrari 1982, Collantes et al. 1988) han procurado describir especificamente la correspondencia entre la heterogeneidad de la vegetación y las características de los suelos de la Depresión del Salado. León et al. (1975) compararon mapas de comunidades vegetales y de series de suelos clasificadas según características morfológicas (Valencia 1975). Esta comparación reveló cierto grado de correspondencia pero también cierto grado de desacople entre las unidades fitosociológicas y las clases morfológicas de suelos.

Berasategui y Barberis (1982) analizaron los suelos asociados con 7 stands de diferentes unidades fitosociológicas clasificadas por León (1975). Como resultado encontraron diferencias entre las secuencias de horizontes, la presencia de horizonte nátrico y los perfiles de salinidad de los suelos estudiados. Los stands de las variantes A2 y B 1 aparecieron asociados con suelos poligenéticos. El correspondiente a la variante A2 presentó mayor espesor de material originario superficial que el asociado con B 1 y este, a su vez, presentó salinidad y alcalinidad en el horizonte IIB2. Los stands de las variantes B3, B4, C2 y C3 aparecieron asociados con Natracuoles típicos, los tres primeros con horizonte nátrico y con salinidad en profundidad. El stand de la unidad fitosociológica D1 estuvo asociado con un Natracualf típico somero, salino sódico en todo el perfil.

Un primer modelo conceptual para abordar la descripción de la asociación entre la vegetación y el ambiente sería suponer que la comunidad vegetal se encuentra perfectamente ajustada y en equilibrio con su ambiente (Clements 1916, Whittaker 1953). Según esta concepción, las observaciones del ambiente hechas en un stand pueden ser extrapoladas a todos los stands de la misma comunidad. Sin embargo, la asociación percibida entre vegetación y ambiente no es perfecta. Un enfoque alternativo, que permite tomar en consideración cierto grado de desacople entre ambos componentes del ecosistema, es el que propone que las condiciones ambientales estables en relación con la dinámica de la vegetación impondrían restricciones a los rangos de variación de la composición florística (Urban et al. 1987). Dentro de estos rangos, la variabilidad estaría relacionada con el carácter aleatorio de los disturbios y de la colonización y extinción de las especies en la escala de stand, y con demoras en el tiempo de respuesta de la vegetación frente a variaciones del ambiente. Dado un conjunto de observaciones en particular, la variabilidad percibida puede ser mayor aún debido al efecto de factores ambientales activos no considerados, o a pérdida de información significativa al asignar cada stand a una comunidad. Si las restricciones sobre la composición florística impuestas por las propiedades de suelo determinan en alguna medida las diferencias entre comunidades, deben entonces existir diferencias consistentes entre los suelos asociados con las distintas comunidades.

El objetivo de este trabajo es describir las principales diferencias en las secuencias de horizontes y en los perfiles de salinidad y pH entre los suelos asociados con las diferentes comunidades del centro de la Depresión del Salado descriptas por León (1975) y por Burkart et al. (1990). Un análisis

Tabla 1. Datos utilizados para el análisis.

Table 1. Data sources.

Fuente Berasategui y Barberis (1982)	Paisaje Burkart et al. (1990) Las Chilcas	Unidades fitosociológicas Burkart et al. (1990)					
		A2	BI	C2	D1		
obs. nov/1978			В3	C3			
			B4				
Ferrari (1982) obs. oct/1981	La Cebadilla	Al	B*	C3	D2		
		A2	B4		D3		
	Lezama	Al	В3		D1		
		A2					
	Albufera		BI	C2	D1		
				C3			

^{*} variante no identificada

formal orientado a detectar esas diferencias requiere contar con observaciones repetidas realizadas en distintos stands de cada una de las unidades comparadas. Ferrari (1982) obtuvo datos edafológicos en stands de estas comunidades en los paisajes La Cebadilla, Lezama y Albufera (Burkart et al 1990). Estos datos, reunidos con los obtenidos por Berasategui y Barberis (1982) en stands de las mismas comunidades en el Paisaje Las Chilcas, permiten contar por lo menos con 4 observaciones repetidas de los perfiles de salinidad y pH y de las secuencias de horizontes en cada una de las comunidades del centro de la Depresión del Salado. Debido al diseño de fechas y lugares de obtención de los datos, las diferencias entre los suelos asociados con stands de una misma comunidad corresponderían al efecto confundido de la heterogeneidad espacial y de las fluctuaciones de sus propiedades en el tiempo. Parte de esta heterogeneidad podría estar asociada con diferencias entre variantes.

Materiales y Métodos

Este trabajo analiza datos obtenidos durante las primaveras de 1978 por Berasategui y Barberis (1982) y de 1981 por Ferrari (1982) sobre suelos asociados con stands de varias unidades fitosociológicas del centro de la Depresión del Salado (León 1975, Burkart et al. 1990) ubicados en distintos paisajes (Tabla 1). La información común a ambos conjuntos de datos comprende las secuencias de horizontes y los valores de pH y Conductividad Eléctrica en mmhos/cm (C.E.) de cada horizonte del suelo en los stands observados. Esta información fue reunida, para este trabajo, en un único conjunto de datos.

La información sobre las secuencias de horizontes fue resumida en "perfiles tipo" por comunidad. Para construir estos perfiles se tomó la secuencia de horizontes más frecuente entre los suelos asociados con cada comunidad y se asignó a cada horizonte la mediana de las profundidades registradas entre ellos. El grado de correspondencia entre las comunidades y los modelos de secuencia de horizontes fue analizado en una tabla de contingencia.

A partir de los datos originales se construyeron los perfiles de pH y C.E. (salinidad) de cada suelo observado como vectores con los valores de dichas variables a 5, 15, 25, 35, 45 y 55 cm de profundidad. Esta transformación permite realizar comparaciones formales entre curvas de pH y salinidad de suelos con diferente secuencia de horizontes. Para la comparación entre comunidades se calcularon perfiles de pH y de C.E. promedio por comunidad tomando las medianas de los valores observados en cada profundidad en los suelos correspondientes. Esta forma de promediar es menos sensible a la presencia de valores extremos que pueden resultar de la alta variabilidad espacial y temporal esperable especialmente en los datos de Conductividad Eléctrica (Lavado y Taboada 1987).

Se utilizó una prueba estadística no pararnétrica de Permutación de Respuestas Multivariadas -MRPP-(Milke et al. 1976, Biondini et al. 1988) para evaluar la consistencia de las diferencias entre comunidades respecto de los perfiles de pH y Conductividad Eléctrica. La medida de distancia usada en estas comparaciones fue el cuadrado de la distancia euclideana. Para las curvas de C.E. estas pruebas se realizaron también con datos obtenidos por Ferrari en la primavera de 1981 tomados por separado. Esto se utilizó como control de posibles errores del análisis del conjunto de datos completo, debidos a la confusión entre los efectos de la fecha de observación y de la heterogeneidad entre comunidades (Tabla 1). El nivel de confianza asignado a las comparaciones realizadas es sólo válido para el conjunto de sitios observados porque estos no constituyen una muestra al azar de las distintas comunidades. Por lo tanto, la inferencia respecto del resto de los stands de la región basada en estos datos es no estadística. La correspondencia entre las comunidades y los subgrupos de suelos según Soil Taxonomy (USDA 1975) fue examinada en una tabla de contingencias.

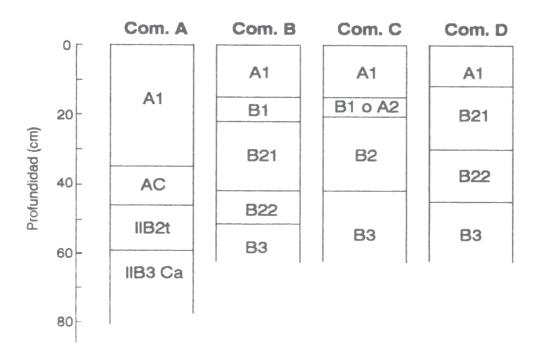


Figura 1. Perfiles tipo de los suelos de las cuatro comunidades del centro de la Depresión de Salado. **Figure 1**. Tipical horizon sequences of the soils associated with the four community types of the central Salado River Basin.

Resultados

La comunidad A apareció asociada con suelos poligenéticos con horizonte superficial muy profundo (22-38 cm), y la comunidad D con suelos con un horizonte A somero (11-13 cm) en contacto con el B2 muy desarrollado (Figura I). La comunidad B apareció, en promedio, asociada con suelos con el horizonte A l algo más profundo que el de la comunidad D, con horizonte B 1 y con el horizonte B2 muy desarrollado (Figura 1). La asociación de los stands de las comunidades A, B y D con los

correspondientes perfiles tipo resultó estrecha (Tabla 2), con variaciones relacionadas con los espesores de los distintos horizontes. Los suelos asociados con la comunidad C resultaron, en cambio, muy variables alrededor del correspondiente "perfil tipo". Esta comunidad apareció a veces sobre suelos con perfil similar a los de la comunidad B y otras veces sobre suelos con un horizonte lixiviado A2 (Figura 1, Tabla 2).

Las diferencias entre las secuencias de horizontes de los suelos asociados con la comunidad B resultaron parcialmente asociadas con las distintas variantes. Los suelos de los 2 stands de la variante B 1 presentaron mayor desarrollo del horizonte A 1 (22-24 cm) que los 4 asociados con stands de las variantes B3 y B4 (12-17 cm). Las diferencias en la secuencia de horizontes entre los suelos de la comunidad C no aparecieron asociadas con las variantes. Sin embargo, la profundidad del suelo hasta el horizonte B2 fue menor en los 2 suelos asociados con la variante C2 (15-19 cm) que los 3 asociados con C3 (21-37 cm).

Tabla 2. Correspondencia entre comunidades y modelos de secuencia de horizontes. **Table 2**. Correspondence between community types and models of horizon sequence.

Secuencia	com A	com B	com D	com C
A-AC-IIB2-IIB3	5	1		
A1-B1-B2-B3		6	1	2
A1-B2-B3			3	1
A1-A2-B2-B3				2

Las comparaciones, realizadas mediante las pruebas MRPP, entre los perfiles de C.E. asociados a las distintas comunidades mostraron diferencias "significativas" entre los suelos asociados con la comunidad D y los asociados con las tres restantes y entre los suelos de las comunidades A y B (Figura 2). El mismo análisis, aplicado sólo al conjunto de datos obtenido por Ferrari en 1981, confirmó este resultado. Respecto del perfil de pH, las pruebas MRPP mostraron la existencia de diferencias consistentes que separan los suelos de las comunidades A y C de los de las comunidades B y D (Figura 2). Este contraste reflejaría diferencias en el promedio de pH a través del perfil.

Los suelos someros asociados con la comunidad D son alcalinos y muy fuertemente salinos. El modelo de curva de C.E. característica de los suelos de la comunidad D se diferencia del de las restantes porque presenta la máxima C. E. en superficie (Figura 2). En promedio, los suelos asociados con stands de la comunidad A resultaron ácidos y no salinos en la capa de material sedimentario más reciente (horizontes A y AC) y neutros en el subyacente (Figura 2). Los suelos asociados con las comunidades B y C presentaron mayores diferencias de pH y de C.E. entre las partes superficial y profunda del perfil que los de la comunidad A. La comunidad C apareció asociada con suelos no salinos, ácidos en superficie pero alcalinos en el horizonte B2 (a 25 cm). Los suelos asociados con la comunidad B resultaron, en promedio, ácidos y no salinos en superficie, alcalinos en el horizonte B 1 y salinos y fuertemente alcalino sódicos en el B2 subyacente (Figura 2). Los suelos de la variante 131 tuvieron menor pH promedio que los de B3 pero mayor contraste entre pH en superfice y en profundidad. Los suelos de la variante C3 tuvieron menor pH promedio que los de C2, sin diferencias en la magnitud del aumento en profundidad.

Discusión

El carácter correlativo del análisis realizado impide identificar en forma inequívoca restricciones ambientales determinantes de la composición florística de las diferentes comunidades. Por un lado, algunas propiedades del suelo pueden ser efecto y no causa de la composición florística, y por el otro, las variables estudiadas sólo permiten una caracterización parcial del medio edáfico y podrían en

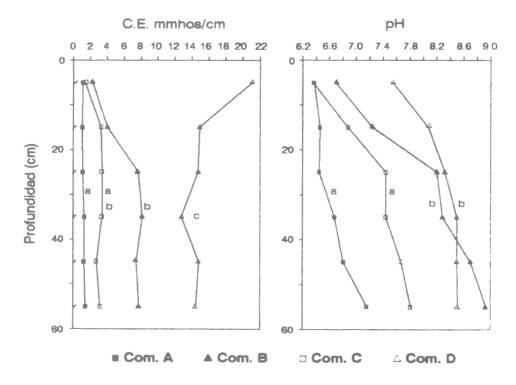


Figura 2. Perfiles de pH y C.E. promedio en los suelos asociados con las comunidades del centro de la Depresión del Salado. Letras distintas indican diferencias significativas entre curvas (Prueba MRPP con distancia euclideana al cuadrado, p < 0.05).

Figure 2. Average pH and E.C. (electrical conductivity) profiles for the soils associated with the four community types of the central Salado River Basin. Different letters indicate significant differences between curves (MRPP test with squared euclidaen distance, p < 0.05).

realidad sólo estar correlacionadas con las que en realidad restringen la distribución de las especies. Este análisis mostró que los suelos asociados con la comunidad A se diferencian de los correspondientes a las otras comunidades por la particular morfología de su perfil. Las diferencias consistentes encontradas entre los suelos asociados con la comunidad D y los restantes se relacionan con el nivel de salinidad y la distribución de las sales en el perfil. Esto se refleja en la correspondencia de estas comunidades con subgrupos de suelos particulares (Tabla 3). Las diferencias consistentes encontradas entre los suelos asociados con las comunidades B y C se relacionan, en cambio, con el perfil de pH, que refleja mayor alcalinidad subsuperficial en la comunidad B.

La existencia de diferentes combinaciones de suelo y subsuelo sugeriría la posibilidad de que entre las especies del pastizal de la Depresión del Salado existieran gremios (Root 1967) especializados en la exploración de diferentes horizontes del suelo con distintas condiciones. En este caso la heterogeneidad florística del pastizal podría ser explicada en términos de un modelo aditivo según el cual la comunidad en un stand estaría integrada por las especies de los gremios especializados en los tipos de horizonte superficial y de subsuelo del suelo asociado. Sin embargo el exámen de la tabla fitosociológica (Burkart et al. 1990) con este modelo en mente, no permitió descubrir grupos de especies que aparentemente respondieran a las condiciones de un horizonte independientemente de las características de los demás. Esto sugiere que la interacción entre los efectos de los distintos componentes espaciales del ambiente edáfico es significativa en la determinación de la composición de estas comunidades.

La comunidad A está asociada con los Hapludoles thaptoargicos, que son suelos poligenéticos, profundos, ácidos y no salinos en todo el perfil. Estos suelos están desarrollados en las lomas

Tabla 3. Correspondencia entre unidades fitosociológicas y subgrupos de suelos.
Table 3. Corre spondencebetweenphytosociologicalunits and soil subgroups classified following Soil
Taxonomy (USDA 1975).

Subgrupo	Unidad Fitosociológica									
	A1	A2	B1	В3	B4	C2	C3	D2	D1	D3
Hapludol thptarg	2	3								
Natracuol típico			2	2	3	2		1		
Argiacuol típico							1			
Argialbol típico							2			
Natracualf típico									3	1

originadas en depósitos de sedimentos arrastrados por el viento que constituyen las elevaciones más importantes de la Depresión del Salado (Tricart 1973). En estos suelos los regímenes de disponibilidad de agua y de oxígeno permitirían el mantenimiento de las poblaciones de las especies de los grupos I y II (Sida rhombifolia, Diodia dacycephala, Eryngium paniculatum, Sylibum marianum, Celtis tala, Glandularia peruviana, Chevreulia sarmentosa, Verbena montevidensis, Facelis retusa, Ammi majus, Echium plantagineum, Melica brasiliana, Margyricarpus pinnatus, Conyza chilensis, Cuphea glutinosa, Oxipetalum solanoides, Stipa trichototria, Carduus pycnocephalus, Cynara cardunculus) de la tabla de Burkart et al. (1990). La especies del grupo IX (Eryngium ebracteatum, Mentha pulegium, Rumex sp., Trifolium repens, Leontodon taraxacoides, Hydrocotile bonariensis, Danthonia montevidensis y Paspalidium paludivagum) resultan excluidas de este ambiente. Esto último podría responder a limitaciones en la disponibilidad de agua o a la competencia de otras especies más eficientes en el aprovechamiento de los recursos bajo las condiciones dadas. La distribución en el paisaje de las especies del grupo I (Sida rhombifolia, Eryngium paniculatum, Sylibum marianumn, etc.), presentes en la comunidad A y en la variante B1, estaría, limitada a los sitios donde el horizonte Al es más profundo.

La comunidad D se corresponde con los Natracualfes típicos, suelos someros, salinos y alcalinos, con alta concentración de sales en superficie (Tabla 3). Al menos en el horizonte superficial la salinidad promedio de estos suelos es mayor que los máximos picos de salinidad registrados en la comunidad B (Lavado y Taboada 1987). Esta condición edáfica determinaría fuertes limitaciones para la mayor parte de las especies de la flora de la región. Las especies de los grupos XIV y XV (*Distichlis spicata, Monerma cylindrica, Apium sellowianum, Nostoc sp., Limoniuni brasiliensis, Sporobolus pyramidatus, Lepidium parodii, Salicornia ambigua, Cressa truxiliensis, Heliotropium curassavicum, Sesuvium portulacastrum, Spartina densiflora*), fuertemente restringidas a la comunidad D serían, en cambio, tolerantes al stress hídrico asociado con la salinidad extrema y muy sensibles a la competencia de las especies que integran las otras comunidades (Grime 1973). Las otras especies que integran la comunidad D, frecuentes también en el resto del pastizal, podrían combinar tolerancia a la salinidad con aptitud competitiva, al menos bajo pastoreo, o bien, aun siendo incapaces de mantener una población en ese ambiente, estar presentes merced al arribo continuado de propágulos con capacidad para instalarse (flujo masal, Shmida y Wilson 1985). La comunidad D tiene alta diversidad beta y esto podría reflejar la importancia del flujo masal en la constitución de la composición florística de sus stands.

Las comunidades B y C forman la matriz del paisaje en buena parte de la Depresión del Salado (Burkart et al. 1990). Las secuencias de horizontes de los suelos asociados con ambas comunidades son bastante parecidas entre si y no se detectan diferencias consistentes entre sus perfiles de C. E. Los stands de la comunidad B y los de la variante C2 se correspondieron con Natracuoles típicos y los de la variante C3 con Argialboles o Argialboles (Tabla 3). Perelman et al. (1982) mostraron la existencia de un gradiente de composición florística entre las comunidades B y C que estaría asociado con diferencias en la posición topográfica (Burkart et al. 1990). A lo largo de la variación topográfica

existen muy probablemente cambios en el régimen hídrico y en la frecuencia de anegamientos que afectan directamente a las poblaciones vegetales. Las especies que caracterizan a la variante C3 (*Alternanthera philoxeroides, Leersia hexandra, Gratiola peruviana, Ludwigia peploides, Glyceria multiflora, Solanum glaucophylum, Rorippa bonariensis, Polygonum punctatum*) estarían restringidas a la parte más húmeda del gradiente. Las diferencias en el régimen hídrico afectarían también el régimen de movimiento de sales en el perfil (Lavado y Taboada 1987). A lo largo de este gradiente Collantes et al. (1988) encontraron una disminución en la saturación de bases del suelo desde la comunidad B hasta la comunidad C. Si bien estas diferencias edáficas podrían condicionar en alguna medida cambios en la composición florística, las diferencias entre las comunidades B y C no serían explicables sólo en términos de restricciones impuestas por las propiedades del suelo analizadas sin tomar en consideración los regímenes de disponibilidad de agua y las frecuencias de anegamiento. Cambios dinámicos en el régimen hídrico y en las condiciones edáficas podrían determinar reemplazos entre las comunidades B y C a través del tiempo en el paisaje de la Depresión del Salado.

Agradecimientos. Los autores agradecen a Enrique Chaneton que participó en la discusión de este trabajo asi como al editor de la Revista, Martín Oesterheld, y a los revisores anónimos cuyas críticas y sugerencias contribuyeron a mejorarlo. También al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires por su apoyo financiero.

Bibliografía

- Batista W.B., R.J.C. León y S.B. Perelman. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la región de Laprida, Prov. de Buenos Aires, Argentina. Phytocoenologia 16:465-480.
- Berasategui L. y L. Barberis. 1982. Los suelos de las comunidades vegetales de la Región de Castelli-Pila, Depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires). Rev. Fac. Agr. 3:13-25.
- Biondini M.E., P.W. Milke Jr. y K.J. Berry. 1988. Data-dependent permutation techniques for the analysis of ecological data. Vegetatio 75:161-168.
- Burkart S.E., R.J.C. León y C.P. Movia. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires) en un área representativa de sus principales ambientes. Darwiniana 30:27-69.
- Clements F. E. 1916. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication NO 242. Washington D.C.
- Collantes M., M. Kade, C. Miaczinski y O. Santanatoglia. 1988. Distribución de especies en función de factores edáficos en un pastizal natural de la Depresión del Río Salado. Studia Oecologica V:77-93.
- Ferrari M.C. 1982. Valor indicador de halomorfismo de algunas comunidades vegetales de un área de la Depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires). Trabajo de Intensificación, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. 111:1169-1194.
- Lavado R.S. y M.A. Taboada. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland in the Flooding Pampa. Soil Use & Manage. 3:153-158.
- León R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región de Castelli-Pila. Productividad primaria neta de sistemas herbáceos, I, CIC, Monografías 5. La Plata.'
- León R.J.C., C.P. Movia y R.J. Valencia. 1975. Relación entre unidades de paisaje, suelo y vegetación en un área de la región de Castelli-Pila. Productividad primaria neta de sistemas herbáceos, I, CIC, Monografías 5. La Plata.
- León R.J.C., S.E. Burkart y C.P. Movia. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado, (Partidos de Magdalena y Brandsen, provincia de Buenos Aires). INTA, Serie Fitogeográfica No. 17.
- Milke P:W. Jr., K.J. Berry y E.S. Johnson. 1976. Multiresponse permutation procedures for a priori classifications. Comm. Statist. A5:1409-1424.
- Perelman S.B., R.J.C. León y V.A. Deregibus. 1982. Aplicación de un método objetivo al estudio de las comunidades de pastizal de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Rev. Fac. Agr. 3:27-40.
- Root R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37:317-350.
- Shmida A. y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. J. of Biogeography 12:1-20.
- Tricart J.L. 1973. Geomorfología de la Pampa Deprimida. INTA Colección Científica XII.
- Urban D.L., R.V. O'Neill y H.H. Shugart Jr. 1987. Landscape ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. Bioscience 37:119-127.
- USDA. 1975. Soil Taxonomy, a basic system of soil classification making and interpreting soil surveys. Agriculture Handbook 436.

Valencia R.J. 1975. Los suelos de la región de Castelli-Pila. Monografías 5. La Plata. Whittaker R.H. 1953. The consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 26:1-80.

Recibido: 2/3/1992