

Efectos del fuego y del pastoreo sobre la regeneración por semillas de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida, Argentina

Pedro Laterra, L. Ricci, Osvaldo Vignolio y Osvaldo N. Fernández

Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Unidad Integrada Balcarce: FCA (UNMP) - EEA Balearte (INTA), CC 276, (7620) Balearte, ARGENTINA

Resumen. *El uso ganadero de los pajonales de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida generalmente implica el manejo combinado del fuego y del pastoreo. Con el fin de evaluar el efecto de estos dos disturbios, y su interacción, sobre la dinámica poblacional de la especie dominante se estudió el banco de semillas, el establecimiento y supervivencia de plántulas y la supervivencia de individuos adultos de *P. quadrifarium* bajo distintas combinaciones experimentales de quema y pastoreo. La disponibilidad de semillas para el reclutamiento de plántulas fue reducida por el fuego entre uno y dos órdenes de magnitud. Sin embargo, sólo se establecieron plántulas en los tratamientos de quema. Tanto por acción del fuego aislado como del fuego seguido de pastoreo, la proporción de semillas que alcanzaron la fase de plántula resultó elevada (0.26 y 0.84, respectivamente). No obstante, al cabo de los dos primeros años de crecimiento sólo sobrevivieron plántulas en el tratamiento de fuego y pastoreo, donde la disponibilidad de luz se mantuvo más elevada. Estos resultados indican que, al menos dentro de los manchones de pajonal no disturbados, el reclutamiento de *P. quadrifarium* depende básicamente de la disponibilidad de micrositos, la que resulta incrementada por la acción combinada del fuego y el pastoreo. No obstante, tanto el efecto inhibitorio del fuego sobre la floración de *P. quadrifarium* como la ausencia de un banco de semillas permanente, podrían determinar que bajo regímenes de quemas frecuentes el reclutamiento de plántulas resulte limitado por la disponibilidad de semillas.*

Abstract. *Fire and grazing by cattle are two basic management tools of the tall grasslands dominated by *Paspalum quadrifarium* (“pajonales”) in the Flooding Pampa, Argentina. We assessed the effect of burning and grazing on the seed bank, and on the recruitment and survival of seedlings of *P. quadrifarium*. Seed availability was significantly reduced by burning. However, seedlings were only observed in the burned treatments, where the canopy was more open. The proportion of seeds reaching the seedling stage was high in the burned treatments (burned: 0.26; burned and grazed: 0.84). Survivorship after two growing seasons was significantly higher under the combination of both burning and grazing (which determined the highest light availability). These results indicate that, at least within the undisturbed patches of “pajonal”, recruitment of *P. quadrifarium* depends on microsite availability, which is enhanced by fire in combination with grazing. However, because of both the inhibitory effect of fire on flowering and the absence of a permanent seed bank, seedling recruitment might be limited by seed availability after frequent burnings.*

Introducción

Paspalum quadrifarium Lam. (“paja colorada” o “paja boba”) es una gramínea nativa de la Pampa Deprimida, donde usualmente es considerada como una maleza de los pastizales naturales destinados a la cría de vacunos. Frecuentemente, esta especie aparece formando poblaciones muy densas (“pajonales”), excluyendo a casi todo el resto de la comunidad potencial (Vervoorst 1967). La escasa palatabilidad de la paja colorada, su alto porte y su capacidad de retener grandes cantidades de biomasa muerta en pie determinan reducciones en la calidad y accesibilidad del forraje que

contribuyen al mantenimiento de su dominancia. La resultante de este proceso consiste en típicos pajonales de composición prácticamente monoespecífica y de muy baja receptividad.

La quema invernal de pajonales de *P. quadrifarium* es una práctica de manejo difundida en la Pampa Deprimida. Estudios recientes han puesto de manifiesto que tal práctica incrementa en forma inmediata la densidad de macollos (Fariña Vaccarezza 1989) y la calidad forrajera de la paja colorada (Sacido y Cauhépe com. pers.), así como la receptividad ganadera de los pajonales (Cauhépe 1990). Por otra parte, se ha destacado a este tipo de vegetación como hábitat de grandes vertebrados autóctonos ya escasos o extinguidos localmente (e.g. ñandúes, venados, zorros, pumas) (Vervoorst 1967), Sin embargo, tanto el control eficiente de la paja colorada como maleza, su utilización sostenida como recurso forrajero, o su conservación como refugio faunístico se encuentran limitados por la falta de conocimientos básicos acerca de sus respuestas poblacionales frente a los principales factores de manejo del sistema: el fuego y el pastoreo.

Este trabajo tiene como objetivo comprender cómo inciden el fuego y el pastoreo, actuando aisladamente o en combinación, sobre la supervivencia de los adultos, la disponibilidad de propágulos en condiciones de germinar y el establecimiento de nuevos individuos dentro del pajonal.

Materiales y Métodos

La especie

Paspalum quadrifarium es una gramínea perenne, mesotérmica, cuyos individuos adultos forman matas compactas y erectas de hasta 1.8 m de altura. Posee rizomas cortos que posibilitan el crecimiento radial de las matas. Generalmente las matas resultan fácilmente individualizables y no se observan casos de yuxtaposición del área basal de matas vecinas. En el sur de la Pampa Deprimida, la floración y la dispersión de los frutos se encuentran acotadas a un breve período entre fines de primavera y principios del verano. La unidad de dispersión de los cariopses es la espiguilla, la que puede contener uno o ningún cariopse desarrollado y carece de adaptaciones morfológicas evidentes para su dispersión a distancia.

Se encuentra distribuida entre los paralelos 30° y 39° de latitud sur, en Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Forma pajonales en terrenos húmedos desde el este de Uruguay hasta las serranías de Córdoba y San Luis en el centro-oeste de Argentina. En la actualidad es frecuente en algunas llanuras de las provincias de Entre Ríos y Buenos Aires, como así también en las laderas húmedas de las sierras bonaerenses (Quarín y Lombardo 1986). En la Pampa Deprimida, los pajonales se extienden a lo largo del límite sudoeste de la Depresión del Río Salado, dentro de una amplia franja que 25 años atrás superaba los 14000 Km² (Vervoorst 1967). Desde la colonización de estos territorios, la actividad agropecuaria ha determinado una sustitución progresiva de pajonales por pastizales de pastos cortos y cultivos. Desde ese entonces, la superficie ocupada por pajonales de paja colorada se ha reducido notablemente, aunque su extensión actual es desconocida.

Sitio de estudio

Los experimentos se desarrollaron en la localidad de San Ignacio, Partido de Ayacucho (Prov. de Buenos Aires), dentro de un pastizal integrado por dos fases de vegetación netamente diferenciadas por su estructura. La fase de mayor superficie consistía en una matriz de pastos cortos, extendida sobre las áreas topográficamente más bajas, formada por un mosaico de asociaciones vegetales análogas a las descritas por León (1975) como comunidades "C" (caracterizada por la abundancia de *Leersia hexandra*, *Mentha pulegium* y *Solanum malacoxylon*, entre otras) y "D" (caracterizada por la dominancia de *Distichlis spicata*). Dispersos en esta matriz, y ocupando aproximadamente el 20 % del área del campo, se distinguían "manchones" de pajonal de *P. quadrifarium* cuya distribución se correspondía con suaves elevaciones del terreno. Para este experimento, se escogió uno de estos manchones por su accesibilidad y homogeneidad fisonómica. Se hallaba ubicado sobre un área topográfica y edáficamente homogénea, con suelos de tipo Natracuol pertenecientes a la serie Ayacucho (Costa, com. pers.) y presentaba un canopeo sumamente denso, uniforme, y de gran desarrollo vertical (aprox. 1.6 m de altura sin considerar las inflorescencias). Según la información

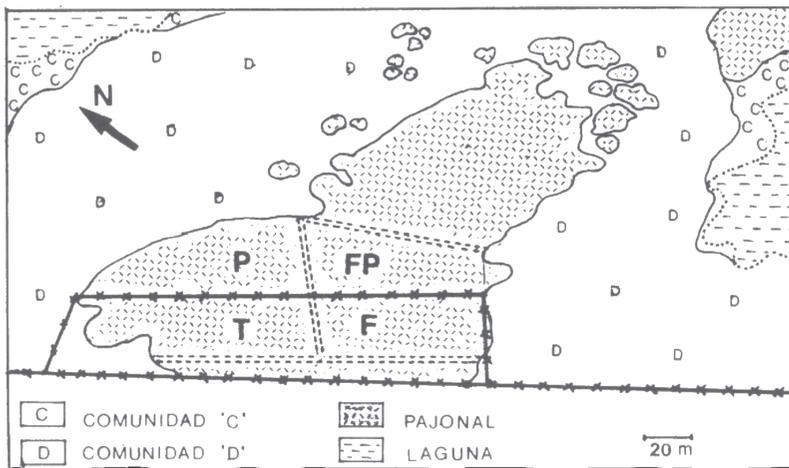


Figura 1. Distribución espacial de las parcelas experimentales y de la vegetación circundante. Los distintos tratamientos se indican con las letras T (testigo: sin pastoreo y sin fuego), P (con pastoreo, sin fuego), F (sin pastoreo, con fuego) y FP (con pastoreo y con fuego).

-x-x-x-: alambrado; ===: barreras corta-fuego.

Figure 1. Spatial distribution of the experimental plots and surrounding vegetation. The different treatments are indicated as follows: T (control: ungrazed and unburned), P (grazed and unburned), F (ungrazed and burned), and FP (burned and grazed). -x-x-x- : fences;

=====: fire barriers.

provista por el propietario del establecimiento, este manchón no había sido quemado al menos durante los tres años previos al inicio del experimento.

El promedio anual de precipitaciones de la ciudad de Ayacucho para los últimos diez años es de 1052 mm, en tanto que el total de precipitaciones correspondientes a los tres años que abarcó el estudio fue de 1304 mm, 1022 mm y 1184 mm, respectivamente.

Diseño experimental

Sobre un extremo del manchón de pajonal se delimitaron cuatro secciones de 0.55 a 0.70 ha, separadas entre sí por cortafuegos de 3 m de ancho (Figura 1). Cada sección recibió uno de los cuatro tratamientos resultantes de la combinación de dos factores a dos niveles por factor (con y sin quema, con y sin pastoreo). Las secciones sin pastoreo fueron separadas del resto mediante alambrado. La quema se aplicó a favor del viento a principios de primavera (11 de octubre de 1990). El pastoreo se aplicó en forma continua desde el 7 de diciembre de 1990 al 10 de mayo del año siguiente, con una carga promedio de aproximadamente 2 equivalentes vaca/ha para el potrero en su conjunto. Los animales no sólo pudieron desplazarse libremente entre las parcelas quemada y no quemada, sino también utilizar otras áreas del potrero. Por esta razón, en este ensayo el pastoreo debe ser considerado como un factor complejo en el que las variaciones de carga no sólo se encuentran bajo control experimental, sino que también dependen de la preferencia y la selección de sitios de pastoreo ejercida por los animales. Este régimen de pastoreo posibilitó un mayor acercamiento a la situación real donde el pajonal ocurre en manchones, la quema suele ser heterogénea dentro de un mismo potrero y los animales concentran su actividad sobre los manchones recientemente quemados.

Muestras y mediciones

Con el objeto de caracterizar la estructura del manchón en el momento de la quema, se registraron las frecuencias de contacto sobre uno de los lados de agujas de 2 m de largo y 5 mm de diámetro (Poissonet y Poissonet 1969) introducidas verticalmente dentro del canopeo. Cada contacto dentro del canopeo fue clasificado por especie y estado (verde o seco), en tanto que los contactos a nivel del suelo fueron clasificados como broza o suelo desnudo. Las agujas fueron introducidas a intervalos de un metro, a lo largo de una transecta lineal ubicada en el centro de cada una de las cuatro secciones

previamente definidas. Dada la homogeneidad aparente de la vegetación, sólo se introdujeron 10 agujas por transecta.

Dado que la floración y la dispersión de los cariopses de paja colorada ocurren dentro de un corto período a inicios del ciclo de crecimiento, el efecto de la quema sobre la disponibilidad de propágulos se estimó mediante un muestreo del banco de semillas inmediatamente después de la primera dispersión post-quema (18-11-1991). Para ello se tomaron al azar diez muestras por tratamiento de la broza y de la porción superior del suelo fácilmente removible con una escobilla (en adelante, “estrato superficial”), de 638 cm² cada una. La densidad de cariopses “fácilmente germinables” (Thompson y Grime 1979) (en adelante “semillas”) pertenecientes a la broza y al estrato superficial fue estimada mediante la incubación de las muestras en cámara húmeda y a temperatura fluctuante entre 21 °C y 26 °C, las que fueron previamente desagregadas, y extendidas en capas delgadas sobre bandejas individuales. Dado que tanto la densidad de semillas de *P. quadrifarium* por debajo del estrato superficial, como el porcentaje de semillas dormidas a distintas profundidades del suelo resultaron prácticamente nulos en los distintos tratamientos (Ricci 1993), en este trabajo se considera como semillas disponibles para el reclutamiento de plántulas a aquellas pertenecientes a la broza y al estrato superficial del suelo.

El establecimiento y la supervivencia de plántulas fueron seguidas en todos los tratamientos a lo largo de dos ciclos de crecimiento, a partir del mismo momento en que se realizó el muestreo del banco de semillas. En ese momento, dentro de cada tratamiento se trazó una transecta de 30 m, a lo largo de la cual se delimitaron cinco parcelas permanentes de 0.16 m² cada una, distribuidas al azar en los espacios inter-matas. Las nuevas plántulas de *P. quadrifarium* aparecidas en cada observación dentro de las parcelas, fueron registradas e individualizadas mediante anillos de colores dispuestos en sus bases.

El 4 de enero de 1991 se efectuó un primer registro de la estructura de tamaños de las matas para cada uno de los tratamientos. Para ello se midió el perímetro basal de cada mata y se registró su posición dentro de cuatro parcelas de 2 m por 15 m (una por sección). A principios del segundo otoño (marzo de 1992), se registró la supervivencia de las matas dentro de cada transecta.

La proporción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) disponible a nivel del suelo fue estimada en dos oportunidades utilizando un radiómetro Licor L1-18813, equipado con una barra integradora de un metro de longitud. Ambos registros fueron realizados al mediodía y con el cielo completamente despejado, disponiendo la barra en forma horizontal sobre el canopeo y al ras del suelo entre las matas de paja colorada. En cada oportunidad, dicho procedimiento se repitió 10 veces por sección.

Análisis de los datos

Considerando que la densidad del banco de semillas (S) y la densidad inicial de plántulas (P_1) se estimaron simultáneamente, la proporción de semillas que alcanzaron la fase plántula (p), se calculó como: $p = \sum P_i / (S + P_1)$ donde P_i es la densidad de plántulas correspondiente a las sucesivas cohortes, incluyendo la densidad inicial ($i=1$).

El área basal de las matas fue estimada asumiendo que la corona describe un círculo perfecto, obteniéndose el radio correspondiente a partir de los valores de perímetro. El área basal, el porcentaje de la RFA y el número de semillas por muestra se analizaron mediante análisis de la varianza, previa transformación de la proporción de la RFA por el arcoseno de su raíz cuadrada y del número de semillas por su logaritmo, a fin de obtener homogeneidad de las varianzas. La asociación entre frecuencias de contacto de las agujas con distintas especies dentro del canopeo y los distintos tratamientos fue analizada mediante tablas de contingencia, a las que se aplicó el test de independencia Chi-cuadrado. Este mismo método se aplicó para la comparación de las distribuciones de frecuencia de las áreas basales de los adultos de paja colorada en los distintos tratamientos. Si bien el diseño no permitió contar con muestras independientes, la homogeneidad florística y fisonómica del sitio experimental nos permite asumir que los resultados de los análisis estadísticos reflejan fundamentalmente los efectos de los tratamientos, y no simplemente la existencia de diferencias iniciales.

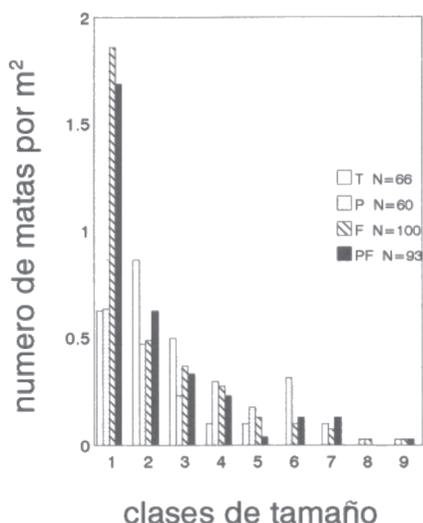


Figura 2. Número de matas por clases de tamaño, según su área basal. Las clases 1 a 8 representan intervalos de 600 cm²; la clase 9 corresponde a áreas basales superiores a 4800 cm².

Figure 2. Mature plant size classes. Classes 1 to 8 represent 600 cm² intervals of basal area; class 9 represent basal areas greater than 4800 cm².

Resultados y Discusión

Estructura inicial del canopeo

El análisis de la vegetación inicial resultó consistente con la uniformidad aparente de la vegetación y la dominancia de paja colorada. La proporción de toques de paja verde, paja seca, otras especies y broza, no difirió entre transectas ($\chi^2=0.918$, g.l.=9, $P=0.421$). Considerando el conjunto de los datos (183 contactos), el 87.5% correspondió a paja colorada, el 4.4% a otras especies (*Festuca arundinacea*, *Bromus catharticus* y *Juncus imbricatus*) y el 8.2 % restante a broza. El 75.6 % de los contactos con paja colorada correspondieron a biomasa seca en pie. La frecuencia promedio de toques por aguja (exceptuando la broza) fue de 4.2. La altura del canopeo osciló entre 1.3 y 1.6 m.

Características de la quema

El fuego abarcó toda la superficie de las secciones correspondientes, removiendo en forma casi completa la broza y el canopeo. Sólo escaparon de la combustión los primeros 3 a 10 cm de las bases de los macollos de paja colorada y la mayor parte de unos pocos macollos verdes por mata. La cobertura remanente del área basal de paja colorada varió entre el 19.4% y el 30.1 % para los tratamientos testigo (sin fuego ni pastoreo) y fuego (con fuego y sin pastoreo), respectivamente. Esto determinó que en la primera fase del rebrote posterior a la quema permaneciera desnuda una elevada proporción de la superficie del suelo.

Estructura y dinámica de matas

Todas las matas de las secciones quemadas fueron capaces de rebrotar luego del fuego. La distribución de las frecuencias de las áreas basales varió significativamente entre los tratamientos ($\chi^2=38.75$, g.l.=12, $P<0.001$), donde las quemaduras elevaron las frecuencias de las clases de menor tamaño (Figura 2). Esto no se explica por el reclutamiento de nuevos individuos sino por la fragmentación aparente de matas de mayor tamaño luego del quemado de la biomasa muerta en pie. Durante los dos primeros ciclos post-fuego, este rápido cambio en la distribución de tamaños no afectó la supervivencia de las matas, ya que bajo ninguno de los tratamientos se registraron casos de mortalidad.

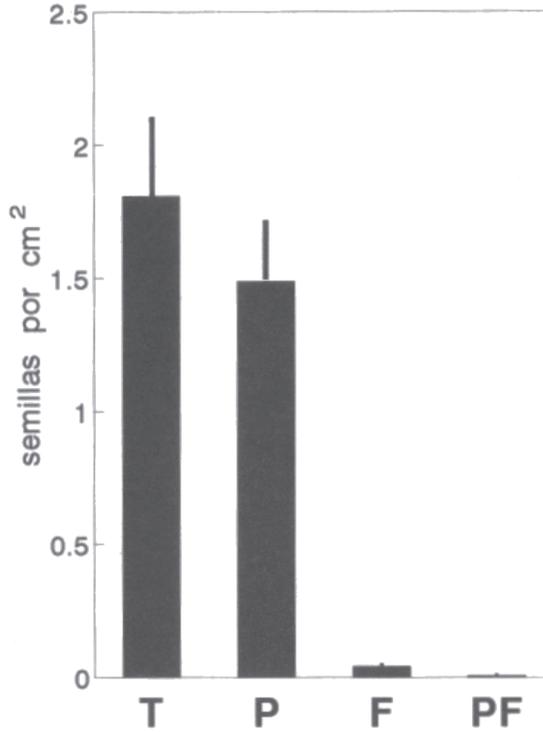


Figura 3. Densidad de semillas, inmediatamente después de la primera dispersión post-quema. T: testigo, sin pastoreo ni fuego; P: con pastoreo y sin fuego; F: sin pastoreo y con fuego; PF: con pastoreo y con fuego. Las líneas sobre las barras representan un error estándar.

Figure 3. Seed density immediately after the first post-burn dispersion. T (control: ungrazed and unburned) P (grazed and unburned), F (ungrazed and burned), and PF (burned and grazed). Lines on bars indicate one standard error.

Disponibilidad de semillas

La densidad de semillas sobre la superficie del suelo fue marcadamente menor en las parcelas quemadas, respecto a las no quemadas (Figura 3) y aún menor bajo el tratamiento de fuego seguido de pastoreo. Este resultado reflejaría, principalmente, efectos inhibitorios ejercidos por el fuego sobre la densidad de panojas y el número de cariopses por panoja (Fariña Vaccarezza 1988, Hidalgo y Laterra, com. pers.) y, en menor medida, la existencia de una menor capacidad germinativa de las semillas llenas bajo el tratamiento de fuego y pastoreo (Ricci 1993).

La concentración de semillas fácilmente germinables en el estrato superficial del suelo, junto con una baja densidad de semillas viables por debajo del mismo, caracterizan a las poblaciones que carecen de un banco de semillas permanente (Thompson y Grime 1979). El ajuste de *P. quadrifarium* a este patrón podría ser explicado por la ausencia de mecanismos de dormición (Ricci 1993), aunque no puede descartarse la incidencia de predadores y patógenos sobre el banco de semillas.

Reclutamiento y supervivencia de plántulas

Las respuestas al fuego y al pastoreo puestas de manifiesto por la fase plántula fueron contrastantes con las correspondientes a la fase semilla. El establecimiento de plántulas sólo se verificó en las parcelas quemadas (Figura 4), un hecho que también ha sido observado para otras especies de gramíneas en las savanas tropicales (Silva et al. 1990). La dinámica de plántulas durante los dos primeros ciclos de crecimiento posteriores a la quema estuvo básicamente determinada por la supervivencia de la cohorte original (correspondiente al registro del 18 de febrero de 1991), ya que la densidad de plántulas reclutadas posteriormente fue muy pequeña (7.9 % y 5.6 % de las cohortes originales en la condición de quema y pastoreo y sólo quema, respectivamente) y ninguna de ellas sobrevivió hasta la observación final. La inhibición de la producción de semillas por efectos de la quema y la escasa dispersibilidad aparente de las semillas de esta especie, sugieren que el

establecimiento inicial de plántulas en las parcelas quemadas dependió básicamente de un incremento en la disponibilidad de micrositos favorables para su establecimiento, no así de la disponibilidad de semillas.

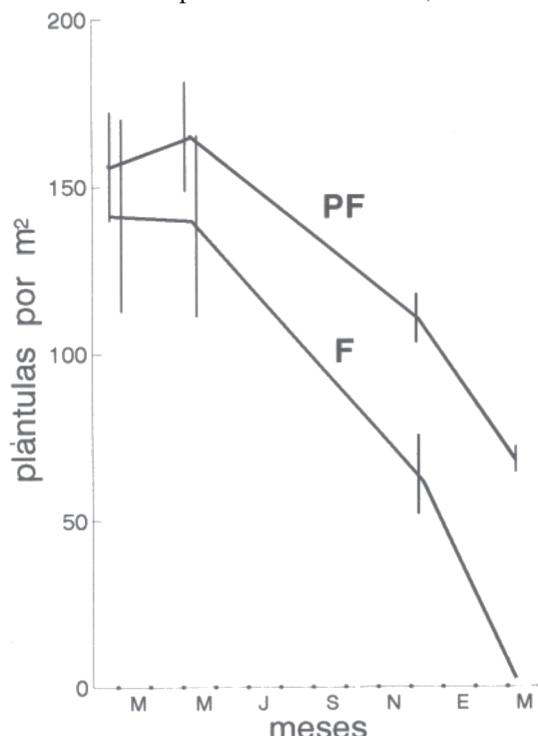


Figura 4. Supervivencia de la primer cohorte de plántulas. Las líneas verticales representan un error estándar. Otros símbolos igual que en la Fig. 3. En los tratamientos T y P no se hallaron plántulas.

Figure 4. Survivorship of the first seedling cohort. Vertical lines represent one standard error. Other symbols as in Figure 3. No seedlings were found in the T and P treatments.

La ausencia de plántulas muertas dentro de las parcelas en el momento del primer registro, es consistente con el supuesto que el número de semillas disponibles para el establecimiento de la cohorte original de plántulas era aproximadamente igual al número de plántulas de la primer cohorte más el número de semillas muestreadas en ese mismo momento. De acuerdo a ello, puede inferirse que tanto en el tratamiento de fuego como en el de fuego y pastoreo, las proporciones de semillas que alcanzaron la fase plántula fueron muy elevadas (0.26 y 0.84, respectivamente). No obstante, estos valores pueden haber sido sobreestimados si una proporción (no evaluada) de semillas germinadas hubiera muerto antes de alcanzar la fase plántula, sin ser detectadas como semilla germinable.

La supervivencia de las plántulas al cabo del segundo ciclo de crecimiento fue significativamente mayor cuando la quema fue seguida de pastoreo (Figura 4). Considerando la densidad de plántulas en el segundo otoño posterior a la quema, la proporción de semillas que alcanzaron la fase plántula en la parcela quemada y pastoreada resultó mucho mayor que la correspondiente a la parcela quemada solamente (0.36 y 0.0046, respectivamente). Tal sinergismo entre los efectos de ambos factores de disturbio puede explicarse a través de su impacto sobre la estructura del canopeo del pajonal. Bajo la condición de quema seguida de pastoreo, la disponibilidad de RFA permaneció significativamente ($P < 0.001$) más elevada que en los restantes tratamientos, aún a principios del segundo ciclo de crecimiento (Figura 5). Consistentemente con estos resultados, observaciones no sistemáticas realizadas sobre la utilización animal de las distintas secciones bajo pastoreo sugieren que la carga efectiva sobre las secciones quemadas, al menos durante la primera mitad del período experimental, fue mucho mayor que la correspondiente al potrero en su conjunto. Este comportamiento no es sorprendente ya que tanto en pajonales de paja colorada (Sacido y Cauhépe com. pers.) como en otros sistemas similares (Hobbs y Schimel 1984), la calidad del forraje es incrementada por la mayor digestibilidad y/o mayor contenido proteico de los rebrotes posteriores al fuego. En otros pastizales

se ha observado que los herbívoros muestran alta preferencia por los sitios quemados (Daubenmire 1968. Wilms et al. 1980).

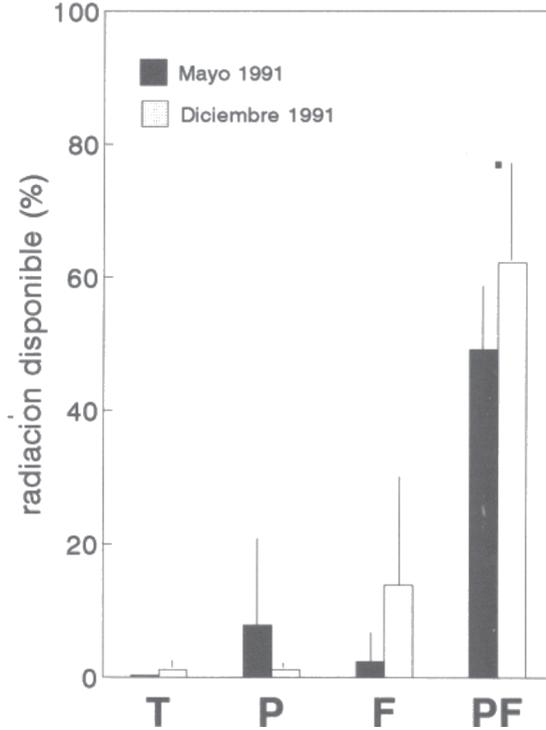


Figura 5. Proporción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el canopeo del pajonal a fines del primer y mediados el segundo ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan un desvío estándar. Otros símbolos igual que en la Figura 3.

Figure 5. Proportion of the photosynthetically active radiation intercepted by the pajonal canopy at the end of the first and at the middle of the second growing cycles. Lines over bars indicate one standard deviation. Other symbols as in Figure 3.

Como conclusión, dentro de los manchones de pajonal la tasa de reclutamiento de paja colorada depende de la disponibilidad de microsítios. La combinación de quemas invernales seguidas de pastoreo continuo con altas cargas, genera condiciones microambientales favorables para la germinación y la supervivencia de altas densidades de plántulas. No obstante, el efecto inhibitorio del fuego sobre la producción de semillas (Figura 3) y la incapacidad de esta especie para formar un banco de semillas permanente (Ricci 1993) pueden determinar que el reclutamiento se vea limitado por la disponibilidad de semillas si los fuegos son frecuentes. Bajo el régimen de quemas predominante en los pajonales de la Pampa Deprimida, con quemas precedidas por uno o más ciclos de crecimiento sin fuego, la disponibilidad de semillas para el reclutamiento de plántulas dentro de los manchones estaría asegurada. En estas situaciones, la acción combinada del fuego y del pastoreo determinan, a corto plazo, un marcado aumento de la densidad de individuos jóvenes y de la población de paja colorada en su conjunto.

Como ya se ha señalado previamente, el diseño experimental de este trabajo impide realizar formalmente inferencias sobre el comportamiento demográfico de otras poblaciones de paja colorada. No obstante, los fuertes contrastes ofrecidos por los tratamientos, refuerzan la posibilidad de que el resto de los manchones de paja colorada (sin quemas recientes) respondan a las quemas invernales en forma similar. En efecto, el estímulo de tales disturbios sobre el reclutamiento de plántulas de paja colorada ha sido observado en distintos años y en distintos sitios dentro del Partido de Ayacucho (Laterra com. pers.).

Sin embargo, es importante señalar que la validez de estas conclusiones se encuentra circunscripta a la dinámica interna de los manchones de paja colorada, dado que el efecto de distintas fuentes de disturbio sobre la disponibilidad de microsítios pueden variar con la escala espacial considerada (Eriksson y Ehrlen 1992). En los casos donde el tamaño de los manchones de pajonal no se encuentra limitado por el tipo de suelo, la expansión de los mismos dependería de la disponibilidad

de micrositos en su periferia. En condiciones de pastoreo, debido al escaso combustible acumulado en la fase de pastos cortos, el fuego resulta generalmente circunscripto a los pajonales. De este modo, la expansión de los pajonales de paja colorada por la interacción del fuego y del pastoreo sería un evento de muy baja probabilidad bajo las condiciones de manejo habitual en la región.

Agradecimientos. Este trabajo fue parcialmente realizado a través de subsidios de la Fundación Antorchas y la Universidad Nacional de Mar del Plata. Agradecemos a Guillermo Weingast el haber permitido y facilitado la realización de los estudios de campo en su establecimiento. Fernanda Buckley colaboró en los estudios de germinación a campo y laboratorio. Miguel Cauhépé y Liliana Hidalgo fueron muy convincentes al sugerirnos este tema de investigación.

Bibliografía

- Cauhépé, M.A. 1990. Manejo racional de la paja colorada. Revista CREA (Argentina), 143:62-69.
- Dauhenmire, R. 1968. Ecology of fire in grasslands. Adv. Ecol. Res. 5:233-256.
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. Oecologia 91:360-364.
- Fariña Vaccarezza, M. M. 1988. Pajonales de *Paspalum quadrifarium*: Análisis de sus características estructurales y el efecto del tratamiento con dos herbicidas. Trabajo de Intensificación, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Hobbs, N.T. y D.S. Schimel. 1984. Fire effects on nitrogen mineralization and fixation in mountain shrub and grassland communities. J. Range Manage. 37:402-405.
- León, R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli- Pila. Monografías de la CIC (Argentina) 5:73-103.
- Poissonet, J. y F. Poissonet 1969. Etude comparée de diverses methodes d' analyses de la vegetation des formations herbáceas denses et permanentes. Centre National de la Recherche Scientifique, Montpellier, France. Document No. 50.
- Quarín, C.C. y E.P. Lombardo. 1986. Niveles de ploidía y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium* (Gramineae). Mendeliana 7:101-107.
- Ricci, L.J. 1993. Ecología reproductiva de *Paspalum quadrifarium* Lam. en pastizales naturales de la Pampa Deprimida. Tesis Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Silva, J.F., J. Raventos y H. Caswell. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. Acta Ecologica 11:783-800.
- Thompson, K. y J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. J. Ecol. 67:893-921.
- Willms, W., A.W. Bailey y A.M. McLean. 1980. Effect of burning or clipping *Agropyron spicatum* in the autumn on the spring foraging behavior of mule deer and cattle. J. Appl. Ecol. 17:69-84.

Recibido: 27/1/94

Aceptado: 7/7/94