

**MODELOS ECOLOGICOS TRADICIONALES Y ACTUALES PARA
INTERPRETAR LA DINAMICA DE LA VEGETACION.
EL CASO DEL PASTIZAL DE LA PAMPA DEPRIMIDA**

Oosterheld ¹, M. y Sala, O.E.

Dpto. de Ecología, Facultad de Agronomía, UBA.

RESUMEN

El modelo sucesional clásico propone la existencia de una vegetación clímax para cada tipo de ambiente. A partir de un disturbio, la sucesión hacia la comunidad clímax sería un proceso continuo. El pastoreo produciría cambios que también son continuos, pero en dirección opuesta a la tendencia sucesional. La idea clave que se deduce de este modelo es que sería posible encontrar una presión de pastoreo de igual intensidad pero de dirección opuesta a la tendencia sucesional y, por lo tanto, mantener a la vegetación en un equilibrio distinto del clímax y con una determinada carga animal. El modelo de estados y transiciones, en cambio, describe la dinámica de la vegetación en términos de un grupo de estados más o menos discretos y un grupo de transiciones entre estados. De acuerdo con el modelo, los cambios desde un estado a otro no son necesariamente graduales ni reversibles y deben tenerse en cuenta otros eventos distintos del pastoreo, como incendios, condiciones climáticas inusuales, etc. De este modelo se deduce que el manejo debe ser más oportunista. A partir de la información disponible sobre la dinámica de ciertos pastizales de la Pampa Deprimida se puede proponer un modelo de estados y transiciones que resume los efectos del pastoreo y las grandes inundaciones y pone de manifiesto lo que se sabe y lo que se ignora.

SUMMARY

The classical model of plant succession states that there is a unique climax for each environment and that succession toward that climax is a continuous, predictable process. According to the model, grazing would cause gradual changes against the successional trend. A key deduction from this model is that it is possible to establish a grazing pressure that counteracts the successional trend and maintains vegetation at equilibrium. The state and transition model proposes that vegetation dynamics can be arranged into a set of more or less discrete states and a set of transitions between states. Floristic changes from one state to the other are not necessarily gradual nor reversible. Factors other than grazing, such as climate or fire, can also control the transitions, and range management becomes more opportunistic. Using this model, we analyzed the vegetation dynamics of grasslands of the Flooding Pampa (Buenos Aires, Argentina) and described the different states and transitions that arise from the interplay between grazing and flooding.

INTRODUCCION

La composición florística de un pastizal suele cambiar a lo largo del tiempo. Este cambio es particularmente visible inmediatamente después de disturbios que destruyen la vegetación o modifican drásticamen-

te las condiciones ambientales. La secuencia de cambios en la composición florística de la vegetación se llama sucesión ecológica y ha sido un tema importante de estudio por parte de la ecología desde su inicio como ciencia formal.

¹. Av. San Martín 4453 (1417) Buenos Aires, Argentina.

La forma en que los ecólogos entendieron la sucesión a lo largo de este siglo influyó sobre aquellos preocupados por el manejo de pastizales ya que uno de los rasgos más notables de su funcionamiento es el cambio en composición florística causado por el pastoreo. Clements (1928) fue el primero en formalizar un modelo teórico acerca de la sucesión. El modelo proponía que a cada ambiente le correspondía una composición florística particular llamada *clímax*. Los disturbios apartaban a la vegetación de ese estado y la sucesión sería el proceso por el cual la composición florística cambia gradualmente hasta llegar a ser la de la vegetación *clímax*. Estas ideas, propias de la ecología como ciencia básica, fueron rápidamente tomadas por ecólogos orientados a la aplicación de la ecología al manejo de pastizales y perduraron durante varias décadas. En la segunda mitad de este siglo, el modelo sucesional de Clements fue cuestionado por los ecólogos y se propusieron nuevas alternativas, las cuales, a su vez, fueron tomadas por los especialistas en manejo de pastizales, quienes generaron nuevos modelos acerca de su dinámica y, por lo tanto, de su correcto manejo.

Esta contribución está organizada en tres secciones. Primero describiremos el modelo clásico de Clements y sus consecuencias sobre el manejo de pastizales. Seguidamente, mostraremos algunos cambios que sufrió ese modelo y presentaremos ideas más recientes sobre el manejo de pastizales que de alguna manera son consecuencia de tales cambios. Finalmente, aplicaremos este nuevo enfoque a la comprensión de la dinámica del pastizal de la Pampa Deprimida en la provincia de Buenos Aires.

EL MODELO SUCESIONAL CLASICO

Las consecuencias de aplicar el modelo sucesional clásico al funcionamiento de pastizales fueron resumidas recientemente

(Westoby, Walker y Noymeir, 1989). El modelo propone que en ausencia de pastoreo un pastizal posee una única composición florística (el *clímax*). A partir de un disturbio, la sucesión hacia la comunidad *clímax* es un proceso continuo. El pastoreo produce cambios que también son continuos, pero que van en dirección opuesta a la tendencia sucesional. La idea clave que se deduce de este modelo es que sería posible encontrar una presión de pastoreo de igual intensidad pero de dirección opuesta a la tendencia sucesional y, por lo tanto, mantener a la vegetación en un equilibrio distinto del *clímax* con una determinada carga animal. De esta manera se obtendría un producto animal a partir de una vegetación en equilibrio. De acuerdo con este modelo, todos los estados posibles de la vegetación pueden arreglarse conceptualmente a lo largo de un continuum que va desde una situación de intenso pastoreo a otra sin pastoreo (Figura 1). El término técnico que se utilizó para hacer referencia a la posición de una determinada comunidad a lo largo del continuum fue el de *condición*. El término que se usó para aludir al camino que está siguiendo la vegetación a lo largo del continuum fue el de *tendencia*.

La aplicación del modelo clásico al funcionamiento de pastizales tiene consecuencias sobre la investigación y el manejo. Deben inventariarse los distintos tipos de comunidad *clímax* (*sítios*) y las distintas condiciones dentro de ellos. Se debe estudiar la relación entre carga animal y condición y, de esta manera, encontrar la carga adecuada para satisfacer un determinado equilibrio. La carga animal se convierte en la herramienta más importante del manejo y su modificación permite alcanzar gradualmente la condición deseada.

Si bien el modelo sucesional clásico tuvo una larga vigencia, durante la segunda mitad del siglo se acumularon evidencias en su contra y se propusieron modelos alternativos. Se cuestionó la existencia de una

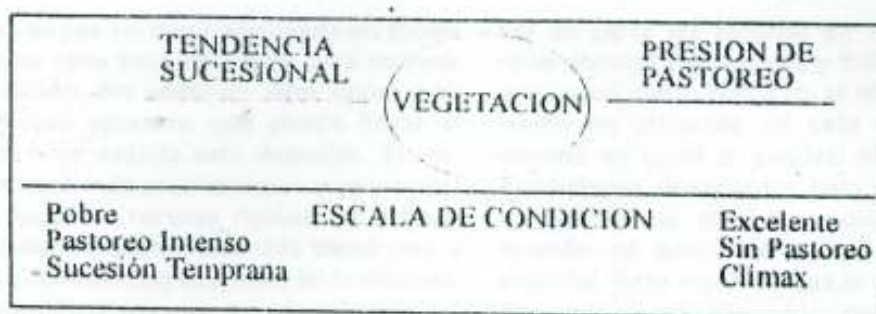


FIGURA 1: Esquema general del modelo sucesional clásico aplicado a los pastizales (tomado de Westoby y otros, 1989).

comunidad clímax para cada ambiente, se dió más importancia a la historia del sistema y a la composición florística inicial inmediatamente después de un disturbio, se consideraron las estrategias individuales de las especies, se postularon nuevos mecanismos para el reemplazo de unas especies por otras, y se acentuó el carácter probabilístico de muchos de los aspectos de la sucesión (Gleason, 1917, 1926; Egler, 1954; Odum, 1969; Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Noble y Slatyer, 1980; Pickett, Collins y Armesto, 1987; Van Andel, Bakker y Grootjans, 1993). Esto influyó también sobre la aplicación de la sucesión al manejo de pastizales. Los tecnólogos encontraron en este desarrollo de ideas una herramienta útil para entender sus propias observaciones que contradecían el modelo clásico (Westoby y otros, 1989).

EL MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES

Tres ecólogos familiarizados con sistemas de pastizal muy diferentes han propuesto un nuevo modelo de dinámica de la composición florística llamado "modelo de estados y transiciones" (Westoby y otros, 1989). La idea básica es que se puede describir la dinámica de la vegetación en términos de un grupo de estados más o menos discretos y un grupo de transiciones

entre estados. Si se considera que el modelo admite además estados transitorios y reconoce que la delimitación entre estados puede ser algo arbitraria, no tendríamos hasta ahora algo muy distinto del modelo clásico. Lo que realmente los diferencia es que el modelo de estados y transiciones incorpora las siguientes ideas: (a) los cambios no son necesariamente graduales, (b) los cambios entre estados no son necesariamente reversibles, (c) el pastoreo no es el único motor de la dinámica y deben tenerse en cuenta otros eventos como incendios, condiciones climáticas inusuales, etc.

Las consecuencias de aplicar este modelo sobre la investigación son diversas. Debe reunirse información como para generar un catálogo de los posibles estados alternativos del pastizal y un catálogo de las posibles transiciones entre estados. Esto debería incluir la generación de hipótesis sobre determinadas transiciones y su puesta a prueba en forma experimental. Finalmente se debe conocer suficientemente el sistema como para generar un catálogo de oportunidades y riesgos que harían particularmente factibles determinadas transiciones.

Las pautas generales de manejo de pastizales también se modifican bajo la influencia de este modelo. La carga animal no es la única herramienta de manejo y

muchas veces no debe ser usada en forma defensiva (una baja de carga para mejorar la condición del pastizal) sino como una herramienta agresiva que puede llevar el sistema a un estado más deseable. El manejo se hace más probabilístico y oportunista. En lugar de recetas rígidas, se debería estar respondiendo a eventos climáticos y otras circunstancias con base en la información científica que ya ha identificado las posibles respuestas del pastizal ante determinadas oportunidades o peligros.

EL CASO DEL PASTIZAL DE LA PAMPA DEPRIMIDA

La mayor parte del conocimiento sobre la respuesta del pastizal de la Pampa Deprimida al pastoreo proviene de comparaciones entre ambientes pastoreados y clausuras al pastoreo de varios años. Bajo pastoreo continuo, el pastizal presenta una importante cobertura de especies dicotiledóneas, la mayoría de ellas exóticas y con forma de roseta (Sala, Oosterheld, León y Soriano, 1986; Sala, 1988). En ausencia de pastoreo por períodos de más de 3 ó 4 años, las dicotiledóneas prácticamente desaparecen y los pastos perennes nativos dominan casi exclusivamente.

De acuerdo con el modelo clásico, la reanudación del pastoreo en áreas previamente clausuradas debería retrotraer el sistema a la condición descrita para el pastoreo continuo. Sin embargo, esto no es lo que se observó cuando se estudió la vegetación de un área que había sido clausurada al pastoreo y luego reabierto y sometida a pastoreo continuo durante 9 años (Facelli, 1988). La cobertura de las dicotiledóneas no aumentó como para alcanzar la magnitud que tenía en las áreas siempre pastoreadas y la cobertura de un grupo de pastos nativos con hábito de crecimiento rastrero se hizo dominante. Existen algunas evidencias sobre la instalación por la vía de plántulas de una de las especies de rosetas (*Leontodon taraxacoides*) que podrían expli-

car en parte las razones de esta falta de reversibilidad (Oosterheld y Sala, 1990). En ambientes clausurados no se observó instalación de plántulas de esta especie aun cuando se cortó el pastizal simulando las condiciones observadas bajo pastoreo. La instalación de plántulas sólo tuvo lugar cuando se aportaron semillas en forma artificial. Esto significa que la exclusión del pastoreo no sólo eliminó los individuos adultos sino que también agotó la disponibilidad de semillas en el suelo. Esta sería la razón por la que la reanudación del pastoreo en ambientes previamente clausurados no resultó en un cambio inmediato hacia la situación inicial.

Las grandes inundaciones son un factor tan importante como el pastoreo en ambientes como el de la Pampa Deprimida. Existen evidencias (Chaneton, Facelli y León, 1988) de que estas inundaciones reducen drásticamente la cobertura de las dicotiledóneas que dominan bajo pastoreo continuo y que su efecto sobre las gramíneas perennes nativas es mucho menor. Una gran inundación cambia entonces mucho más la composición florística de un ambiente pastoreado que de un ambiente clausurado, y el sentido del cambio es en algunos aspectos similar al provocado por la exclusión prolongada del pastoreo.

Estas evidencias permiten construir un modelo de estados y transiciones del pastizal. El modelo reconoce cuatro estados y 7 transiciones (Figura 2). El *Estado 1* es una situación dominada por dicotiledóneas, la mayoría exóticas, y corresponde a lo que más arriba se refería como una situación bajo pastoreo continuo. Este estado es de bajo valor forrajero ya que gran parte de la biomasa aérea es inaccesible o poco palatable para los vacunos. De este estado se puede pasar al *Estado 2*, dominado por pastos nativos perennes, mediante la transición 1, que es la exclusión prolongada del pastoreo. La transición del *Estado 2* al *Estado 3*, en el que hay bajo porcentaje de rosetas, codominan los pastos rastreros y

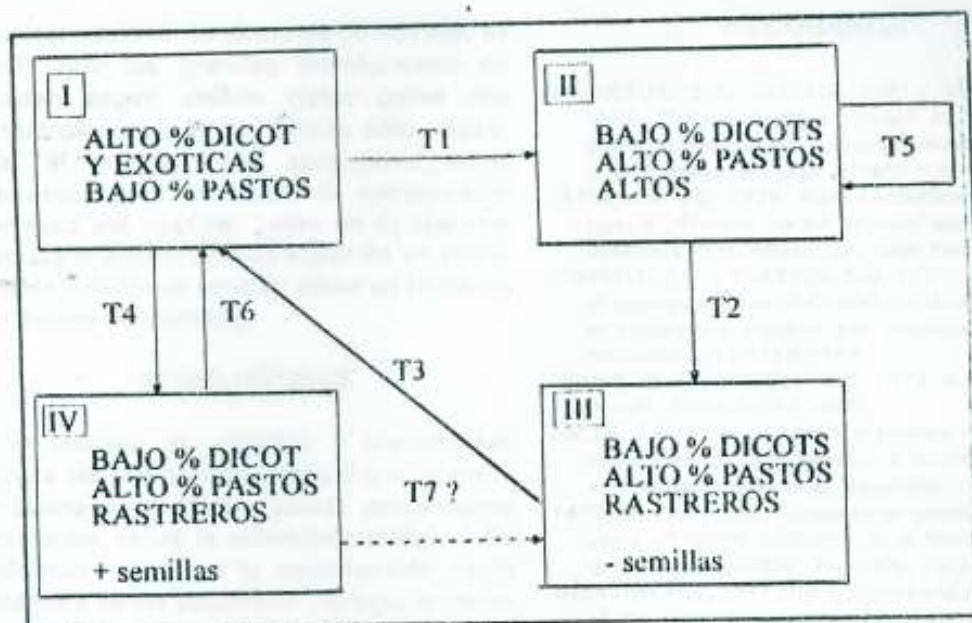


FIGURA 2: Modelo de estados y transiciones para un pastizal inundable de la Pampa Deprimida. I a IV: estados de la vegetación. T1: transición por clausura al pastoreo. T2: transición por reanudación del pastoreo. T3: transición por persistencia del pastoreo continuo y recolonización de las dicotiledóneas. T4 y T5: transición por una gran inundación. T6: transición por pastoreo continuo. T7: eventual transición que impide la reinstalación de las dicotiledóneas a partir de un pastizal inundado.

probablemente se ha agotado la disponibilidad de semillas de rosetas, se logra con la reanudación del pastoreo continuo en un área clausurada. El Estado 3 es el de mayor valor forrajero porque tiene alta proporción de pastos, no tiene gran cantidad de material seco en pie como el 2 y la concentración de forraje es alta. La transición desde este estado al primero se lograría con el aporte de semillas de rosetas. Una gran inundación puede hacer pasar del Estado 1 al 4, mediante la reducción de la importancia de las dicotiledóneas exóticas. La reanudación del pastoreo continuo podría volver rápidamente el pastizal al Estado 1, ya que no hay evidencias de que la inundación afecte al banco de semillas como lo hace la exclusión del pastoreo. En cambio una gran inundación no alteraría el Estado 2, ya que se encuentra dominado por especies más tolerantes. Una última transición, del Esta-

do 4 al 3, es mucho más hipotética, pero interesante desde el punto de vista del manejo. Sería el proceso por el cual un pastizal recientemente afectado por una gran inundación es llevado por medio del manejo a un pastizal con una composición florística más deseable y menos vulnerable a la reinvasión por parte de las dicotiledóneas.

De este modelo de la dinámica de los pastizales de la Pampa Deprimida se pueden extraer consecuencias sobre la investigación y el manejo. Por ejemplo, desde el punto de vista de la investigación, cabe preguntarse lo siguiente: ¿cuál es el tiempo mínimo de descanso para que suceda T1?, ¿cuál es el peligro de que suceda T3? ¿cuáles son las oportunidades climáticas que habría que aprovechar para que T4 sea sucedida por T7?, ¿cuáles son las prácticas de manejo del rodeo que facilitarían tal

transformación? En términos de manejo, es obvio que las grandes inundaciones no pueden seguir siendo vistas como una catástrofe con consecuencias sólo negativas. El manejo debe aprovechar estos disturbios para modificar la composición florística del pastizal, tanto en lo que respecta a la proporción de especies en términos de individuos adultos como en términos del banco de semillas.

CONCLUSIONES

El modelo de estados y transiciones parece ser una herramienta útil que incorpora buena parte de las ideas actualmente aceptadas sobre la sucesión ecológica. Su utilización modifica la comprensión de la dinámica de los pastizales y afecta la forma en que se orienta la investigación y el manejo. En términos de investigación, se hace prioritaria la generación de hipótesis sobre posibles transiciones entre estados y la puesta a prueba experimental de esas hipótesis. El manejo pasa a ser más oportunista y a considerar la carga como una herramienta con diversos usos potenciales. Otros factores distintos del pastoreo pueden adquirir gran importancia. El pastizal de la Pampa Deprimida constituye un ejemplo de cómo el modelo de estados y transiciones puede ser utilizado para formalizar un modelo conceptual de la dinámica del pastizal a partir de unos pocos trabajos publicados. Esta formalización permite además identificar más claramente los huecos en nuestro conocimiento.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Miguel Brizuela por invitarnos a participar de la Mesa Redonda que dio lugar a este trabajo. Nuestras investigaciones reciben apoyo del CONICET, la Universidad de Buenos Aires y la Fundación Antorchas.

BIBLIOGRAFIA

- CHANETON, E.J., FACELLI, J.M. y LEON, R.J.C. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *J. Range. Manage.* 41:495-500.
- CLEMENTS, F.E. 1928. *Plant succession and indicators. A definitive edition of plant succession and indicators.* H.H. Wilson Co., New York. 453 p.
- CONNELL, J.H. y SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist.* 111:1119-1144.
- DRURY, W.H. y NISBET, I.C.T. 1973. *Succession.* J. Arnold, Arbor. 54:331-368.
- EGLER, F.E. 1954. Vegetation science concepts. 1. Initial floristic composition - a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio.* 4:412-417.
- FACELLI, J.M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio.* 78:21-26.
- GLEASON, H.A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club.* 44:463-481.
- 1928. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club.* 53:7-26.
- NOBLE, I.R. y SLATYER, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio.* 43:5-22.
- ODUM, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science.* 164:262-270.
- OESTERHELD, M. y SALA, O.E. 1990. Effects of grazing on seedling establishment - The role of seed and safe-site availability. *J. Veg. Sci.* 1:353-358.
- PICKETT, S.T.A., COLLINS, S.L. y ARMESTO, J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanism of succession. *Vegetatio.* 69:109-115.
- SALA, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. P. 317-330. In: M.J.A. Werger, P. J.M. van der Aart, H.J. Doring, y J.T.A. Verboeven (Editors) *Plant form and vegetation structure.* SPB Academic Publishing, The Hague.
-, OESTERHELD, M., LEON, R.J.C. y SORIANO, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetation.* 67:27-32.
- VAN ANDEL, J., BAKKER, J.P., GROOTJANS, A.P. 1993. Mechanisms of vegetation succession - A review of concepts and perspectives. *Acta. Bot. Neer.* 42: 413-433.
- WESTOBY, M., WALKER, B. y NOYMEIR, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range. Manage.* 42:266-274.