

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y ESTACIONALIDAD DE JUNCALES DE *SCIRPUS CALIFORNICUS* (CYPERACEAE) Y TOTORALES DE *TYPHA DOMINGENSIS* (TYPHACEAE) EN LOS BAJOS SUBMERIDIONALES (ARGENTINA).

EDUARDO A. FRANCESCHI¹ y JUAN P. LEWIS^{1 2}

Summary: Floristic composition and seasonality of *Scirpus californicus* (Cyperaceae) rushes and *Typha domingensis* (Typhaceae) marshes in the Submeridional Lowlands (Argentina). The Submeridional Lowlands are a depressed area of about 20.000 km² in the center of the North of the province of Santa Fe Argentina. The landscape is very monotonous and vegetation is characterized by the scarcity of trees. The main plant communities are *Spartina argentinensis* Par. and *Elyonurus muticus* (Spreng.) O. Kuntze. tall grasslands and savannas, but also there are several hygrophylous ones, out of which the *Scirpus californicus* (C. A. May.) Steud. rushes are the most widespread. The area of the rush stands varies from a few m² to several km². Another hygrophylous communities which thrives on similar environments as the rushes are *Typha domingensis* Pers. marshes. The object of this paper is to analyse the floristic the heterogeneity and seasonality of these communities using numerical methods. When samples are ordered, the cattail community is separated from the rushes where only major types are differentiated. Classification of samples also separates the cattail community from the rushes which can be grouped in five clusters or variants which are characterized mainly by the lower layer dominant species. Seasonality is not very marked, determined more by the relative importance of species than by floristic changes.

Key words: Hygrophylous communities. Marshes. *Scirpus californicus*. Seasonality. Swamps. *Typha domingensis*.

INTRODUCCIÓN

Los Bajos Submeridionales son un área deprimida de aproximadamente 20.000 km², ubicada casi totalmente en el centro-norte de la provincia de Santa Fe, Argentina. Es una llanura de pendiente muy suave (1,1 ‰) por lo que el escurrimiento superficial es lento y el drenaje pobre. Las únicas vías de avenamiento bien definidas son los ríos Golondrinas-Calchaquí al este, y el Salado al sur. Hay algunas lagunas permanentes relativamente extensas (La Tigra, La Salada) y numerosas lagunas temporarias, cañadas y esteros (Cda. Las Víboras, Ero. El Barco, Las Chuñas, etc.). Hacia el fin del verano suele inundarse, pero el invierno generalmente es muy seco. Los suelos son de textura arcillosa y tienen un fuerte carácter halohidromórfico. Los incendios son comunes y provocados para aprovechar el rebrote de la vegetación por el ganado.

La región es considerada un distrito de la provincia fitogeográfica del Chaco (Ragonese &

Castiglioni, 1970; Cabrera, 1976), aunque no tiene endemismos (Lewis *et al*, 1990). Se caracteriza por la monotonía del paisaje y la escasez de árboles. La vegetación es una sabana hiperestacional (Sarmiento, 1984) y ha sido estudiada por Ragonese (1941), Morello & Adámoli (1968), Lewis & Pire (1981) y Lewis *et al* (1990). Estos últimos, en un análisis fitosociológico con el método de comparación tabular (Mueller-Donbois & Ellenberg, 1974), describen 23 comunidades, algunas con variantes, determinadas principalmente con base en la dominancia fisonómica, sin analizar su composición. Las principales comunidades son pajonales y sabanas de *Spartina argentinensis* Par. y *Elyonurus muticus* (Spreng.) O. Kuntze., pero también se encuentran comunidades higrófilas entre las cuales son importantes los juncales o pirizales de *Scirpus californicus* (C. A. May.) Steud, cuyos stands varían de pocos m² a varios km². Se encuentran en lagunas y vías de drenaje pobremente definidas (cañadas, esteros, bañados). Lewis *et al* (1990) mencionan brevemente cinco variantes del juncal. Otras comunidades higrófilas, que ocupan ambientes similares, son los totorales o espadañales de *Typha domingensis* Pers. Las comunidades pasan por un período de reposo

¹ Facultad de Ciencias Agrarias, U.N.R. CC 14. 2123 Zavalla (S.Fe). Argentina

² Carrera del Investigador Científico. CONICET.

durante la sequía invernal, y otro de actividad desde la primavera hasta fines de otoño. El objeto de este trabajo es estudiar su heterogeneidad florística y estacionalidad aplicando métodos numéricos.

METODOS

Se analizaron 81 muestras o censos fitosociológicos (Braun-Blanquet, 1979), correspondientes a juncales y totorales, seleccionados del relevamiento previo de Lewis *et al* (1990) consistente en 671 censos tomados durante la primavera (P) de 1981 y sus contrapartes en el otoño (O) siguiente.

Las especies registradas en una sola muestra y las flotantes libres fueron descartadas para el análisis numérico, las primeras por producir ruido (Gauch, 1982) y las segundas porque debido a la deriva ofrecen un dato inseguro, pero todas se consignan en el Apéndice. Una vez descartadas se obtuvo una matriz de información de 81 muestras x 52 especies en P y otra de 81 x 56 en O.

La escala de abundancia-cobertura de Braun-Blanquet (1979), se reemplazó por la de van der Maarel (1979); con los datos así transformados las matrices se ordenaron y clasificaron con el paquete MULVA (Wildi & Orloci, 1990).

El ordenamiento de las muestras se realizó con el método de componentes principales a partir de una matriz de covarianza entre especies. La clasificación de las muestras se realizó utilizando como criterio de aglomeración la variancia mínima y como medida de disimilitud la distancia de la cuerda (Orloci, 1978). Se calculó la constancia de las especies y el promedio de cobertura de cada una de ellas en los grupos obtenidos al clasificar las mues-

tras. El promedio de cobertura se calculó convirtiendo los valores de la escala de abundancia-cobertura de Braun-Blanquet (1979), en cobertura (Braun-Blanquet, 1979). Con estos datos se construyeron dos tablas estacionales.

Para determinar si el conjunto de datos de P difiere significativamente del conjunto de datos de O, se utilizó el Procedimiento de Permutación Multi-Respuesta (MRPP) con distancia euclídea del paquete PC-ORD (McCune & Mefford, 1995). El mismo procedimiento se aplicó para comparar cada grupo de una estación con el similar de la otra.

Para cada grupo de muestras y estación se calcularon los promedios de cobertura general y de alturas de los estratos, con los que se confeccionó el diagrama de estructura.

La nomenclatura botánica básicamente sigue a Cabrera (1963, 1965 a y b, 1967, 1968, 1970) y a Burkart (1969, 1974, 1979).

RESULTADOS

Al ordenar las muestras, el diagrama de dispersión en el plano de los ejes I y II, tanto en P como en O, produce una nube de puntos elongada sobre el eje I (Fig. 1 y 2). Hacia los valores positivos del primer eje en ambas estaciones segrega un grupo de muestras que en primavera tiene muy buena resolución. Este grupo reúne los totorales de *Typha dominguensis*, mientras que el resto de la nube está formada por los distintos tipos de juncales de *Scirpus californicus*.

El eje II dispersa las muestras y la nube de juncales toma un aspecto triangular. Podría suponerse que cada vértice representa un tipo dis-

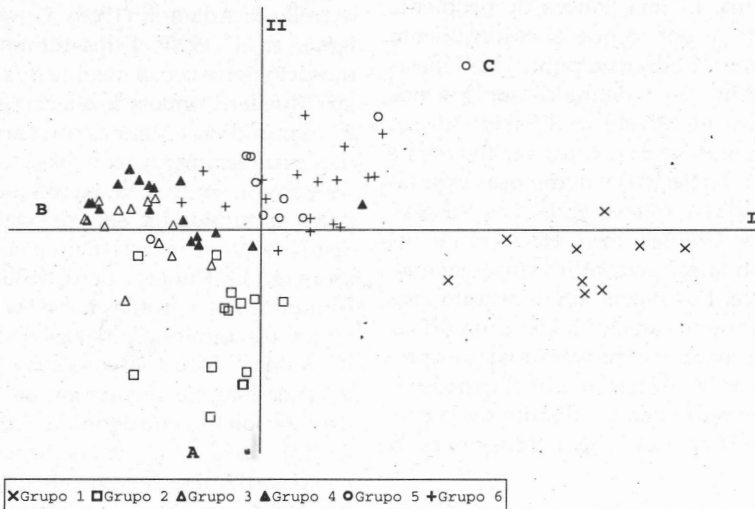


Fig. 1. Diagrama de dispersión de las muestras en primavera.

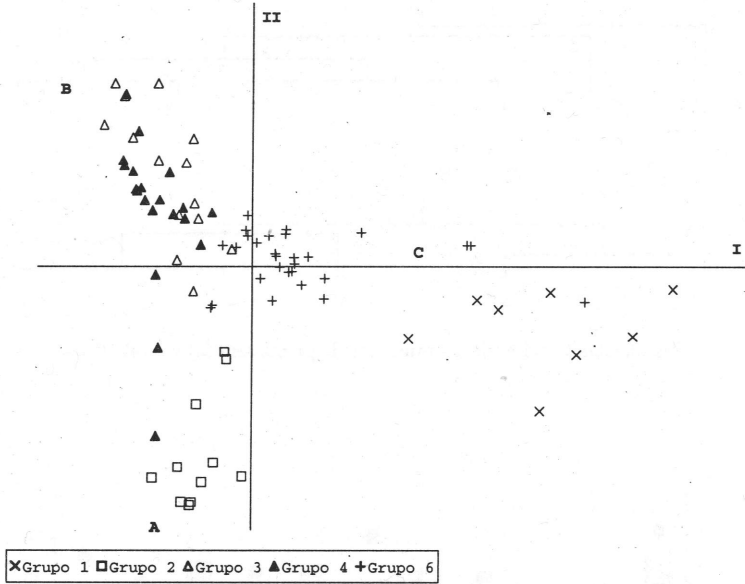


Fig. 2. Diagrama de dispersión de las muestras en otoño.

tinto de juncal, pero en el diagrama de dispersión las zonas de baja densidad de muestras son imperceptibles, por lo que se puede afirmar que las muestras están ordenadas en este eje siguiendo un gradiente.

Hacia el vértice A del triángulo se disponen las muestras de juncales muy abiertos, es decir, donde la cobertura de *Scirpus californicus* es muy baja, y con césped de *Paspalum vaginatum* Sw.; hacia el B las de juncales con alta cobertura de junco y césped o prado de diferente composición; y hacia C las de juncales con densidades intermedias de la dominante fisonómica.

Al clasificar las muestras se forman seis grupos: cinco aparecen en las dos estaciones y uno solamente en P (Fig. 3a,b). Si se observa la afinidad que hay entre ellos es posible explicar su grado de resolución en el diagrama de dispersión del análisis de componentes principales (Fig. 1 y 2). Los Grupos 1 en P y 2 en ambas estaciones se mantienen independientes fusionándose a otros sólo a bajos niveles de similitud, y en el diagrama de dispersión son los que más claramente se segregan, el Grupo 1 y el Grupo 6 en O presentan un estrato inferior similar, lo que explica su fusión en esta estación y su resolución menos clara en el diagrama de dispersión de otoño. Los Grupos 3 y 4 se fusionan a muy alto nivel de similitud y sus muestras se segregan en conjunto pero no entre sí. El Grupo 5, exclusivo de P, se une al Grupo 6 a muy alto nivel de similitud, y en el diagrama de disper-

sión sus muestras están incluidas en el Grupo 6, aunque agrupadas entre sí. El Grupo 6 en el O contiene la mayoría de las muestras del Grupo 5, y se segrega bastante bien en el diagrama de dispersión.

Los totorales y los juncales son biestratificados (Fig. 4). El estrato superior está compuesto casi exclusivamente por *T. dominguensis* en los totorales y por *S. californicus* en los juncales, aunque en algunos casos las dos especies pueden estar presentes. Ocasionalmente forman parte de este estrato *Eryngium ebracteatum* Lam. cuando produce su escapo florífero, *Solanum glaucophyllum* Desf., y frecuentemente la enredadera *Mikania periplocifolia* Hook. et Arn. El estrato inferior es heterogéneo, con frecuencia formado por un césped bajo de gramíneas estoloníferas o flotantes arraigadas. La cobertura general (Fig. 4) es mayor en el O en los juncales, y en P en el total.

Las especies que en ningún grupo superan la clase de constancia 1 (Tablas 1 y 2), representan el 33,73% en P y el 31,9% en O del total de especies. Sumadas a las descartadas del análisis numérico se encuentra que el 71,04% en P y 68,04% en O son de baja frecuencia, o sea que en la composición florística de ambas estaciones predominan especies que casi no tienen valor en la diagnosis. De las especies restantes las restringidas a un solo grupo son muy pocas y de baja constancia. Los totorales y juncales se diferencian bien entre sí y son comunidades distintas. Los grupos de juncales en cambio

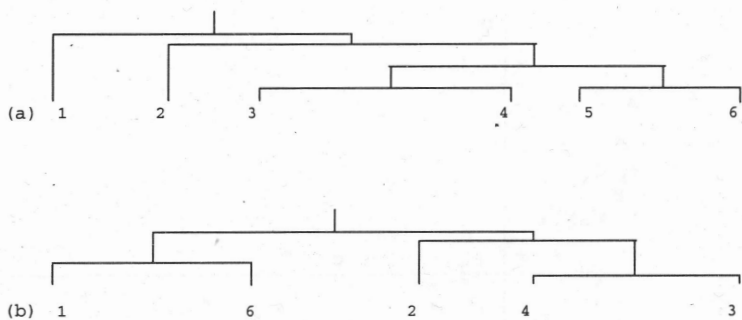


Fig. 3. Clasificación de las muestras de primavera (a) y otoño (b).

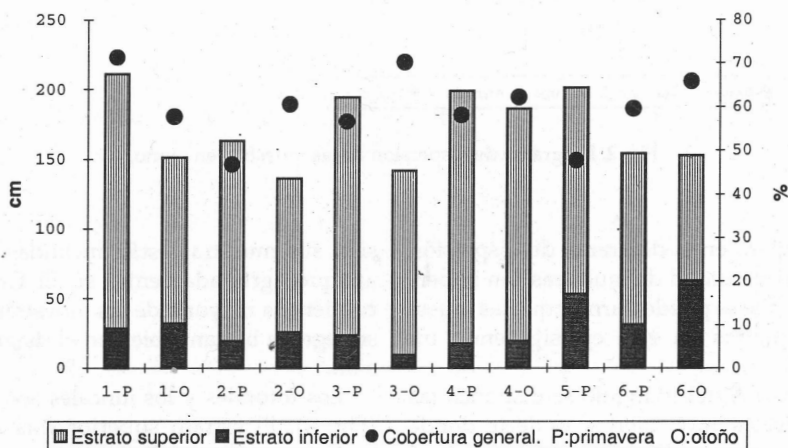


Fig. 4. Altura de los estratos (cm) y cobertura general promedio (%) en cada estación y grupo.

tienden a agruparse a niveles muy altos de similitud debido fundamentalmente a que se diferencian más por la abundancia relativa de la dominante y algunas otras especies que por la fidelidad o constancia de ellas, por lo que cada uno de los distintos grupos es solamente una variante (Braun-Blanquet, 1979).

Grupo 1. Totorales, donde la dominante es *T. dominguensis*, con un estrato inferior de *Paspalidium paludivagum* (Hitche. et Chase) Par. En O adquieren importancia *M. periplocifolia* y *Eriochloa punctata* (L.) Desv.

Grupo 2. Juncales con baja densidad de *S. californicus*, su estrato inferior es un césped de *P. vaginatum*. Generalmente se encuentra en depresiones, que pueden ser extensas, dentro del espartillar.

Grupo 3. Juncales con alta densidad de *S. californicus*, su estrato inferior es un césped de

Paspalum distichum L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Sida leprosa* (Ort.) K. Sch. y con menor constancia *Echinochloa helodes* (Hack.) Par. En O adquieren mayor importancia las dos primeras. Se encuentra asociada a pequeñas lagunas o depresiones salobres, con frecuencia perturbadas antrópicamente, dentro del espartillar.

Grupo 4. Juncales con alta densidad de *S. californicus*, su estrato inferior es un prado húmedo con *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven, *M. periplocifolia* y *Paspalidium paludivagum*. Aunque de baja constancia ocasionalmente pueden ser importantes *Atriplex* sp. y *Nymphoides humboldtianum* (Kunth) OK. en P, y *P. vaginatum*, *E. helodes*, *Leersia hexandra* Sw. en O. Este grupo se encuentra en sitios muy deprimidos, donde el agua puede llegar a ser profunda y permanecer la mayor parte del año inundados, en esta situación suelen ser muy den-

Tabla 1.- Clase de constancia y cobertura promedio (subíndice) para cada especie en cada grupo de las muestras de primavera.

	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6
Scirpus californicus	2 _{2,6}	5 _{8,8}	5 _{36,5}	5 _{48,8}	5 _{21,0}	5 _{14,6}
Mikania periplocifolia	3 _{4,6}	2 _{7,5}	2 _{1,3}	3 _{1,9}	5 _{36,8}	4 _{9,4}
Paspalidium paludivagum	4 _{21,7}	3 _{2,6}	1 _{2,6}	3 _{0,1}	3 _{8,6}	5 _{17,5}
Chenopodium macrospermum	2 _{1,7}	3 _{1,3}	3 _{4,0}	1 _{0,1}	1 _{5,0}	2 _{2,1}
Ammannia friesii	2 _{0,1}	2 _{0,1}				2 _{1,1}
Spartina argentinensis	1 _{0,1}	2 _{0,1}	2 _{8,8}	1	1 _{5,0}	3 _{5,7}
Aster squamatus	2 _{0,1}		1 _{0,1}			2 _{2,6}
Diplachne uninervia	2 _{0,1}	1 _{0,1}	2 _{0,1}	1 _{2,6}		1 _{0,1}
Typha domingensis	5 _{68,6}	1			1 _{17,5}	1
Cyperus sp.	2 _{0,1}	1 _{0,1}				1 _{0,1}
Paspalum vaginatum		5 _{35,7}	1 _{5,0}		1 _{5,0}	
Heliotropium curassavicum	1 _{0,1}	2 _{0,1}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	
Sida leprosa		2 _{1,3}	5 _{2,8}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	1 _{0,1}
Paspalum distichum			4 _{9,7}	1 _{0,1}		1 _{3,7}
Cynodon dactylon		1 _{5,0}	4 _{7,9}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	2 _{0,1}
Lepidium sp.		1 _{0,1}	2 _{0,1}			
Ambrosia tenuifolia	1 _{0,1}	1 _{0,1}	2 _{0,1}			1 _{0,1}
Polygonum hydropiperoides	1 _{0,1}		1 _{0,1}	2 _{2,1}		1 _{0,1}
Ambrosia elatior			1 _{0,1}	2 _{5,9}	1	
Solanum glaucophyllum				2 _{1,3}		
Ludwigia peploides	1 _{0,1}	1 _{5,0}		3 _{5,1}	1 _{5,0}	2 _{0,1}
Paspalum lividum	2 _{17,5}	1 _{0,1}			1 _{11,3}	4 _{16,4}
Apium sellowianum	1 _{0,1}	1 _{0,1}				2 _{7,6}
Euphorbia serpens		1 _{0,1}	1	2 _{1,3}	1	1 _{0,1}
Phyla canescens		1 _{0,1}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	
Salicornia ambigua		1 _{0,1}	1	1 _{0,1}	1 _{0,1}	
Distichlis spicata		1 _{2,6}	1		1 _{0,1}	1 _{7,5}
Echinochloa helodes			1 _{27,5}	1 _{0,1}	1 _{5,0}	1 _{5,0}
Conyza bonariensis	1 _{0,1}	1	1 _{17,5}			
Eryngium ebracteatum	1 _{0,1}	1 _{0,1}				1 _{0,1}
Eriochloa punctata		1 _{0,1}			1 _{0,1}	1 _{0,1}
Plantago myosurus		1	1 _{0,1}			1 _{0,1}
Leersia hexandra			1 _{0,1}	1 _{5,0}		1
Polygonum aviculare			1 _{0,1}	1 _{0,1}		1 _{2,6}
Eclipta prostrata			1 _{0,1}	1 _{0,1}	1 _{0,1}	
Alternanthera phyloxeroides				1 _{0,1}	1 _{5,0}	1 _{5,0}
Rumex paraguayensis	1 _{0,1}					1 _{2,6}
Sesuvium portulacastrum	1	1 _{0,1}		1 _{0,1}		
Chaetotropis chilensis	1 _{5,0}					1 _{0,1}
Cyperus corymbosus		1 _{0,1}				1 _{0,1}
Atriplex sp.		1		1 _{17,5}		
Cyperus cayennensis			1			1
Eleocharis macrostachya			1 _{0,1}			1 _{0,1}
Hymenoxys anthemoides			1 _{0,1}			
Nymphoides indica				1 _{8,8}		1 _{0,1}
Borreria verticillata				1 _{17,3}		1 _{0,1}
Echinochloa crusgalli				1 _{5,0}		1 _{0,1}
Baccharis juncea					1 _{5,0}	1 _{62,5}
Eupatorium candolleianum			1 _{0,1}		1 _{0,1}	1 _{0,1}
Cleome spinosa				1 _{0,1}		
Bacopa monnieri					1 _{17,5}	
Stemodia lanceolata						1 _{0,1}
N°muestras/grupo	9	14	13	17	10	18
Espécies/censo X±S	6.0±3.2	6.3±4.3	7.5±3.3	5.9±3.0	5.8±2.2	8.4±1.9

Tabla 2.- Clase de constancia y cobertura promedio (subíndice) para cada especie en cada grupo de las muestras de otoño.

	Grupo 1	Grupo 6	Grupo 2	Grupo 4	Grupo 3
Scirpus californicus	2	5 ₉	5 _{6.2}	5 _{46.8}	5 _{24.1}
Paspalidium paludivagum	4 ₂₀	5 ₂₂	2 _{4.5}	4 _{2.8}	2 _{1.1}
Eriochloa punctata	4 ₁₅	4 ₆	2 _{0.1}	1 _{0.1}	3 _{4.6}
Chenopodium macrospermum	2 ₃	2 _{0.1}	2 _{0.1}	1 _{5.7}	2 _{0.1}
Mikania periplocifolia	4 ₂₁	5 ₆	1 _{0.1}	3 _{5.9}	3 _{9.3}
Typha dominguensis	5 ₃₈	2 ₁₉	1		
Setaria geniculata	2	2 _{0.1}			
Spartina argentinensis	2	4 _{11.7}	2 _{0.1}	1 _{0.1}	1
Aster squamatus	1	3 _{1.9}	2 _{0.1}	1 _{0.1}	1 _{0.1}
Diplache uninervia	1	2 _{2.8}	2	1 _{0.1}	3 _{0.1}
Euphorbia serpens	1 ₅	2 _{5.5}	3 _{0.1}	1 _{0.1}	3 _{6.7}
Paspalum lividum	1	4 _{16.6}			
Desmanthus chacoensis		2 ₃			1 _{0.1}
Paspalum vaginatum	1 ₅	1 ₃	5 _{57.5}	1 _{18.4}	1 ₅
Sesuvium portulacastrum	1	1 _{0.1}	2 _{0.1}	1 _{2.6}	2 ₅
Cynodon dactylon	1	1 _{1.7}	1 _{0.1}	2 _{3.3}	4 _{24.5}
Ludwigia peploides	1	1 _{0.1}		3 _{9.1}	1 _{0.1}
Echinochloa helodes		1 _{0.1}		2 ₁₆	1 ₅
Cyperus digitatus				2 _{0.1}	
Polygonum hydropiperoides	2	1 _{0.1}		1 _{0.1}	2 _{1.7}
Paspalum distichum		1 _{0.1}		1 _{0.1}	5 _{25.8}
Neptunia pubescens					2 _{0.1}
Sida leprosa		1 _{1.7}	1 ₅	1 _{0.1}	2 _{21.3}
Cleome spinosa		1		1 _{0.1}	2 _{0.1}
Ambrosia elatior		1 _{0.1}	1 _{0.1}	1 _{0.1}	2 _{1.7}
Phyla canescens		1 _{1.7}			2 _{2.6}
Salicornia ambigua	1	1 _{0.9}	1 _{0.1}		1
Echinochloa crusgalli	1	1 _{1.7}		1 _{2.6}	1 ₅
Eclipta prostata	1	1 _{0.1}		1 _{0.1}	1 _{0.1}
Aeschynomene rudis		1 _{0.1}	1	1 _{0.1}	
Baccharis juncea		1 _{0.1}	1 _{0.1}	1 ₅	
Polygonum aviculare		1 _{0.1}		1 _{0.1}	1
Conyza bonariensis	1	1 _{1.3}			
Solidago chilensis	1	1 _{0.1}			
Eryngium ebracteatum	1	1 _{0.1}			
Leersia hexandra	1			1 _{17.5}	
Distichlis spicata		1 _{29.4}	1 _{0.1}		
Alternanthera phyloxeroides		1 ₅		1 _{0.1}	
Borreria verticillata		1 _{0.1}			1 _{0.1}
Heliotropium curassavicum		1 _{0.1}			1 _{2.6}
Lepidium sp.			1 _{0.1}	1 _{0.1}	
Hymenoxys anthemoides				1	1 _{0.1}
Nymphoides indica				1 _{0.1}	1 _{0.1}
Ammania friesii		1 _{0.1}			
Baccharis pingrea		1 _{0.1}			
Botriochloa laguroides		1 _{0.1}			
Scirpus maritimus		1 _{2.6}			
Apium sellowianum		1 _{0.1}			
Cyperus corymbosus		1 _{0.1}			
Dolichopsis paraguariensis		1 _{0.1}			
Ambrosia tenuifolia			1 _{0.1}		
Cressa truxiliensis			1 _{0.1}		
Solanum glaucophyllum				1 _{0.1}	
Bacopa monnieri				1 _{62.5}	
Eleocharis parodi				1 _{0.1}	
Tweedia brunonis				1 _{0.1}	
N° muestras/grupo	8	28	11	20	14
Especies/censo X±S	5.1±2.8	8.4±2.8	5.6±3.8	5.0±2.3	7.4±2.4

sos y puros y pueden ser importantes flotantes libres como *Azolla sp.* y *Pistia stratiotes* L. En grandes inundaciones el estrato inferior puede desaparecer y desarrollarse un importante pleuston.

Grupo 5. Juncales con densidad intermedia de *S. californicus*. Es muy afín al grupo siguiente, del que se diferencia solamente en P por la abundancia de *M. periplocifolia*.

Grupo 6. Juncales con densidad intermedia de *S. californicus*, su estrato inferior es una pradera con *Paspalidium paludivagum*, *Paspalum lividum* Trin. ex Schl. y *M. periplocifolia*. *Eriochloa punctata*, *S. argentinensis* y *Distichlis spicata* (L.) Greene en P y, *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. en O, pueden alcanzar desarrollo local. Es frecuente encontrar este grupo en torno a lagunas de reducido tamaño y formando ecotonos con el espatillar.

La comparación cuali-cuantitativa con MRPP, de todas las muestras de P con las de O, detecta una diferencia global significativa ($p \leq 0,01$). Haciendo lo propio en cada grupo de una estación con el similar de la otra, excepto el 5 que no tiene su correspondiente en O, solamente se detectan diferencias significativas en los grupos 3 ($p \leq 0,01$) y 6 ($p \leq 0,05$).

DISCUSION

En el ordenamiento de las muestras los primeros ejes absorben muy poco de la variación total y es necesario llegar al cuarto eje para acumular más del 50%. La ubicación de las muestras sobre el eje I separa bien a los totorales de los juncales en ambas estaciones, pese a que hay muestras que pueden considerarse transicionales o ecotonales, pero el conocimiento ecológico de las especies involucradas nos resulta insuficiente para poder atribuirlo a un factor ambiental. La menor resolución de ambas comunidades en el O se debe al desarrollo en el estrato inferior del totoral de especies comunes con un grupo de juncales.

Los juncales en conjunto constituyen una comunidad, definida pero no homogénea, en la que pueden distinguirse variantes fundamentalmente por la composición del estrato inferior. El que en el O se encuentren hacia el extremo negativo del eje II los juncales con *P. vaginatum* y hacia el positivo los de *P. distichum* y *L. peploides*, sugeriría que el gradiente indicado por el diagrama de dispersión estaría asociado con la salinidad del sustrato (Burkart, 1969), pero es necesario verificarlo.

Los grupos o variantes obtenidos en este trabajo con métodos formales concuerdan con los obtenidos por Lewis *et al* (1990) con métodos tabulares, aunque en juncales segregan del Grupo 4 una variante más que prácticamente no tiene acompañan-

tes, y no reconocen al Grupo 5, pues el trabajo no está destinado a detectar diferencias estacionales.

La diferencia estacional, si bien globalmente significativa, cuando se compara dentro de cada grupo común a ambas estaciones, solamente lo es para el grupo 3 y el 6. Las diferencias globales se atribuyen a las de los grupos 3, 6 y a la exclusividad del grupo 5 en P. Las variaciones estacionales más evidentes en los grupos 3 y 6 son: en ambos la fuerte disminución otoñal en la cobertura de *S. californicus*, en el 3 el aumento de la de *P. distichum* y *C. dactylon* y en el 6 la de *D. spicata*. El grupo 5 debe su existencia solamente a una mayor abundancia de *M. periplocifolia* en P, pues en el O, al disminuir su abundancia relativa deja de actuar como factor aglutinante y desaparece como grupo, fusionándose la mayoría de sus muestras con el grupo 6 y el resto con el grupo 4. Muchas de las especies perennes son rizomatosas o estoloníferas, cuya expansión y contracción de área acompaña los pulsos de la inundación o pastoreo (Lewis *et al*, 1990), esto provoca que algunas muestras que las contienen cambien de grupo según la estación y explica que una perenne pueda aparecer en grupos diferentes en cada estación.

Se ha señalado (Tur & Rossi, 1976) que la altura de *S. californicus* varía según el nivel del agua y su carácter de temporaria o permanente. Dado que el pico de inundación se produce en O, sería de esperar que el estrato superior alcance en esta época una altura mayor a la de P, pero encontramos lo contrario. Este hecho puede explicarse considerando que las precipitaciones entre ambas mediciones fueron escasas, y que luego de la toma de datos de P muchos de los *stands* fueron quemados o pastoreados por el ganado vacuno y se ha señalado la poca resistencia del junco a la herbivoría (Tur & Rossi, 1976). En los totorales que no se quemaron la sequía o bajo nivel del agua debilitó y favoreció el vuelco de las plantas. El estrato inferior en general sigue una tendencia opuesta al superior. La reducción en altura del estrato superior, está acompañada por una reducción en la cobertura general del totoral y por un aumento de la misma en juncales. En totorales, cuando varía la cobertura de *T. dominguensis* varía en el mismo sentido la cobertura general, pues es su principal componente; en juncales cuando disminuye la cobertura de *S. californicus* la cobertura general puede permanecer invariable o aumentar por el desarrollo del estrato inferior.

Las diferencias en el crecimiento y estados de desarrollo de las especies contribuyen a la heterogeneidad de la vegetación, pero la estacionalidad es poco marcada, determinada más por variaciones en la importancia relativa de las especies que por cambios florísticos estacionales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la ayuda financiera del CONICET (Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas) y el apoyo del MAGIC (Ministerio de Agricultura, Ganadería, Industria y Comercio de la provincia de Santa Fe). También agradecemos la colaboración de E.F. Pire, D.E. Prado, S.L. Stoffella y N.J. Carnevale en el trabajo de campo y de P.S. Torres en el análisis estadístico.

BIBLIOGRAFÍA

BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología*. Blume. Madrid.
BURKART, A. 1969, 1974, 1979. *Flora ilustrada de Entre Ríos*, Colec. Cient. I.N.T.A. Vols. II, IV & V, Buenos Aires.
CABRERA, A. 1963, 1965 a & b, 1967, 1968, 1970. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colec. Cient. I.N.T.A. 6 Vols, Buenos Aires.
CABRERA, A. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. A.C.M.E., Buenos Aires.
GAUCH, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. New York.
LEWIS, J.P., E.F. PIRE, D.E. PRADO, S.L. STOFFELLA, E.A. FRANCESCHI & N.J. CARNEVALE. 1990. Plant communities and phytogeographical position of a large depression in the Great Chaco, Argentina. *Vegetatio* 86:25-38.

LEWIS, J.P. & E.F. PIRE. 1981. *Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino*. I.N.T.A., Ser Fitogeográfica 18. Buenos Aires.
MAAREL, E. VAN DER. 1979. Transformation of cover-abundance value in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39(2): 97-114.
MCCUNE, B. & M.J. MEFFORD. 1995. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data*, Version 2.0. MjM Software Design. Gleneden Beach. Oregon. USA.
MORELLO, J. & J. ADAMOLI. 1968. *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del chaco argentino. Objetivos y metodología*. I.N.T.A. Ser. Fitogeográfica 10. Buenos Aires.
MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLEMBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York.
ORLOCI, L. 1978. *Multivariate analysis in vegetation research*. 2nd. edition. Dr. W. Junk, The Hague. 451 pp.
RAGONESE, A.E. 1941. La vegetación de la Provincia de Santa Fe (Rep. Argentina). *Darwiniana* 5: 309-415.
RAGONESE, A.E. & J. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del parque chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.):133-160.
SARMIENTO, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge. 235 pp.
TUR, N.M. & J.B. ROSSI. 1976. Autoecología de *Scirpus californicus*. I Crecimiento y desarrollo de la parte aérea. *Bol. Soc. Arg. Bot.* XVII (1-2): 73-82.
WILDI, O. & ORLOCI, L. 1990. *Numerical exploration of community patterns*. SPB Academic Publishing bv. The Hague.

APENDICE

Especies registradas una única vez y flotantes libres, descartadas del análisis numérico

Primavera: *Alternanthera sp.*, *Amaranthus quitensis*, *Azolla sp.*, *Baccharis pingraea*, *Cressa truxiliensis*, *Cyperus digitatus*, *Cyperus virecens*, *Desmanthus chacoensis*, *Eryngium coronatum*, *Geoffroea decorticans*, *Ludwigia longifolia*, *Ludwigia sp.*, *Luziola peruviana*, *Melilotus alba*, *Melilotus sp.*, *Neptunia pubescens*, *Nierenbergia sp.*, *Oxalis sp.*, *Petunia parviflora*, *Pistia stratiotes*, *Rumex crispus*, *Scirpus maritimus*, *Sida rhombifolia*, *Spartina densiflora*, *Sepergularia platensis*, *Sphaeralcea sp.*, *Stemodia tetragona*, *Tessaria dodonaefolia*, *Teucrium cubense*, *Verbena sp.*, *Vernonia sp.*

Otoño: *Amaranthus quitensis*, *Amaranthus sp.*, *Apium leptophyllum*, *Azolla sp.*, *Chaetotropis chilensis*, *Chenopodium album*, *Cinfuegosia sp.*, *Cirsium vulgare*, *Cortaderia selloana*, *Cyperus oxylepis*, *Cyperus sp.*, *Echinochloa colonum*, *Echinochloa sp.*, *Elyonurus muticus*, *Enhydra anagalis*, *Eupatorium candolleianum*, *Geoffroea decorticans*, *Lycium tenuispinosum*, *Modiolastrum gilliessi*, *Nicotiana logniflora*, *Oenothera sp.*, *Oxalis sp.*, *Panicum bergii*, *Physalis viscosa*, *Pistia stratiotes*, *Plantago myosurus*, *Pluchea sagittalis*, *Polygonum brasiliense*, *Dicotyledoneae vegetativa*, *Ruellia tewediana*, *Sagittaria montevidensis*, *Scolymus sp.*, *Sesbania exasperata*, *Sesbania virgata*, *Solanum sisymbriifolium*, *Spartina densiflora*, *Verbena gracilescens*, *Vernonia sp.*