

**Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, opción Ecología**

**INTERACCIONES PLANTA – HERBÍVORO EN SISTEMAS PASTORILES:  
¿CÓMO AFECTA EL GANADO LA ESTRUCTURA Y EL FUNCIONAMIENTO  
DE LA VEGETACIÓN? ¿CÓMO ES AFECTADA LA SELECTIVIDAD DEL  
GANADO POR CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DEL PASTIZAL?**

Lic (MSc) Felipe Lezama  
Orientador: Dr. José Paruelo  
Co-orientador: Dra. C. Rodríguez

**TRIBUNAL:**

Dr. Néstor Mazzeo, Presidente (F. Ciencias, UdelaR)

Dr. Pablo Chilibroste, Vocal (F. Agronomía, UdelaR)

Dr. Martín Oesterheld, Vocal (F. Agronomía, UBA).

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Facultad de Ciencias, al INIA, al Pedeciba y a la Facultad de Agronomía por el soporte institucional.

A la CSIC por el apoyo financiero.

A José Paruelo y Claudia Rodríguez por la orientación.

A las familias Bonilla, Rodríguez, Uriarte, Telechea, Béttega, Da Cunha, Ayala y Martínez.

A Guillermo Macció.

A Daniel Formoso, Enrique Chaneton, Gastón Cayssials, Gervasio Piñeiro, Gustavo Saona, Ignacio Urrutia, Jhon Jackson, Jorge Mesa, Marcos Martínez, Oscar Bonilla, Raúl Bermúdez, Silvia Cid y Walter Ayala.

A Alice Altesor, Anaclara Guido, Ana Laura Mello, Andrés Rossado, Beatriz Costa, Elsa Leoni, Fabiana Pezzani, Federico Gallego, Gastón Fernández, Gerardo Parodi, Luis López, Mariano Oyarzabal, Santiago Baeza, Silvina García y Valerie Cayssials.

A la flía.

## ÍNDICE GENERAL

<b>Resumen</b> .....	<b>6</b>
<b>Índice de figuras</b> .....	<b>8</b>
<b>Índice de tablas</b> .....	<b>11</b>
<b>Abreviaturas</b> .....	<b>12</b>
<b>Capítulo 1. INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>13</b>
1.1 Interacción planta – herbívoro en sistemas pastoriles.....	13
1.2 Los pastizales naturales de Uruguay y Argentina.....	17
1.3 Hipótesis y organización de la tesis.....	19
<b>Capítulo 2. CAMBIOS ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN ASOCIADOS AL PASTOREO A LO LARGO DE UN GRADIENTE REGIONAL DE PRODUCTIVIDAD</b> .....	<b>22</b>
2.1 INTRODUCCIÓN.....	23
2.2 MÉTODOS.....	26
2.2.1 Región de estudio.....	26
2.2.2 Obtención de datos.....	28
2.2.3 Análisis de datos.....	29
2.3 RESULTADOS.....	31
2.3.1 Cambios en la composición y diversidad de la comunidad.....	31
2.3.2 Cambios en la abundancia de las formas de vida.....	37
2.4 DISCUSIÓN.....	40
2.4.1 Cambios en la composición de especies asociados al pastoreo.....	41
2.4.2 Inversión del impacto del pastoreo en la riqueza de especies con la productividad del hábitat.....	42
2.4.3 La diversidad $\beta$ se redujo con el pastoreo a lo largo del gradiente de productividad.....	44
2.4.4 Respuestas idiosincráticas de las formas de vida al pastoreo.....	46
<b>Capítulo 3. EL PISOTEO, LA SELECTIVIDAD Y LA DEPOSICIÓN DE ORINA TAMBIÉN CONTRIBUYEN A COMPRENDER LOS EFECTOS DEL PASTOREO</b> .....	<b>48</b>
3.1 INTRODUCCIÓN.....	49
3.2 MÉTODOS.....	54
3.2.1 Área de estudio.....	54
3.2.2 Diseño experimental.....	54
3.2.3 Obtención de datos.....	56
3.2.4 Análisis de datos.....	57
3.3 RESULTADOS.....	59
3.3.1 Efectividad de los tratamientos.....	59
3.3.2 Riqueza, diversidad y heterogeneidad.....	60
3.3.3 Frecuencia de tipos funcionales de planta.....	63

3.3.4 Cambios en la composición de especies.....	65
3.3.5 Respuesta individual de las especies dominantes.....	66
3.3.6 Cambios en el funcionamiento del pastizal.....	71
3.4 DISCUSIÓN.....	74
3.4.1 Diversidad.....	76
3.4.2 Especies dominantes y tipos funcionales de planta.....	78
3.5 CONCLUSIONES.....	83
<b>Capítulo 4. RELACIONES ENTRE EL COMPORTAMIENTO DIETARIO DEL GANADO, LA ESTRUCTURA DEL PASTIZAL Y LA CARGA GANADERA EN PREDIOS DE SIERRAS.....</b>	<b>84</b>
4.1 INTRODUCCIÓN.....	85
4.2 MÉTODOS.....	89
4.2.1 Área de estudio.....	89
4.2.2 Obtención de datos.....	91
4.2.3 Análisis de datos.....	93
4.3 RESULTADOS.....	94
4.3.1 Variación en la estructura y el funcionamiento del pastizal entre potreros con niveles de carga ganadera contrastante.....	94
4.3.2 Ajuste de la técnica microhistológica .....	96
4.3.3 Patrones de dieta.....	97
4.4 DISCUSIÓN.....	102
4.4.1 Cambios estructurales y funcionales del pastizal relacionados a la variación en la carga ganadera.....	102
4.4.2 Patrones de variación en la dieta relacionados a la estacionalidad del pastizal, la carga ganadera y el tipo de herbívoro.....	103
<b>Capítulo 5. DISCUSIÓN GENERAL.....</b>	<b>110</b>
5.1 Relación planta - herbívoro: algunos patrones claros y mucho por aprender.....	111
5.2 El pastoreo no afecta la estructura de la vegetación con un patrón único.....	114
5.3 Todos los componentes del pastoreo son relevantes.....	116
5.4 Interacción planta - herbívoro a distintos niveles de biomasa de herbívoros.....	120
<b>Referencias.....</b>	<b>124</b>
<b>Apéndice 1.....</b>	<b>138</b>
<b>Apéndice 2.....</b>	<b>150</b>
<b>Apéndice 3.....</b>	<b>158</b>

## **Resumen**

En esta tesis se analizaron distintas dimensiones de la interacción planta-herbívoro en sistemas pastoriles de Sudamérica basados en pastizales y arbustales naturales. Si bien el énfasis estuvo en los efectos del pastoreo sobre la vegetación, también se consideraron los efectos en el sentido contrario, es decir los efectos del pastizal sobre el ganado. La tesis incluyó distintas aproximaciones metodológicas; desde un estudio de tipo observacional hasta un experimento manipulativo a campo, desde observaciones a escala de detalle dentro de un parche de pastizal hasta análisis a nivel de establecimientos ganaderos a escala regional. En primer lugar, se analizó a partir de datos de campo como varían los efectos del pastoreo sobre atributos estructurales de la vegetación en un gradiente de productividad primaria neta aérea (PPNA) de un orden de magnitud en pastizales y arbustales del sur de Sudamérica. Se estableció una red de sitios apareados de clausura y pastoreo, donde se describieron simultáneamente la estructura de la vegetación y un estimador de la productividad primaria del sistema derivado de datos espectrales. En segundo lugar, se analizaron los efectos de los componentes del pastoreo (selectividad, intensidad, pisoteo, deposición de orina), actuando en forma conjunta y separada, sobre la estructura y el funcionamiento de un pastizal natural. Mediante un experimento manipulativo, en donde se simulaban los distintos componentes del pastoreo, y a escala de parche, se evaluaron distintas hipótesis acerca de las relaciones entre diversidad, abundancia de tipos funcionales de planta, régimen de perturbación y funcionamiento ecosistémico. Por último, se estudió la relación entre la estructura y el funcionamiento de los pastizales y la dieta de los herbívoros que los pastorean en varios establecimientos ganaderos de la región de Sierras del Este del Uruguay.

A partir del análisis de la red de sitios apareados se documenta, para una amplia zona de pastizales y estepas de Sudamérica, un incremento generalizado de la magnitud del efecto del pastoreo a través de un gradiente de productividad regional. Observando simultáneamente diferentes atributos de la vegetación se mostró que las respuestas son distintas dependiendo del atributo. La hipótesis que surge es que probablemente haya distintos mecanismos subyacentes

dependiendo del atributo, pero también que en algunos casos haya más de un mecanismo actuando en forma combinada.

El experimento manipulativo permitió describir un amplio espectro de efectos individuales y en interacción, directos e indirectos, de los componentes del pastoreo sobre atributos estructurales y funcionales del pastizal. Se desprende claramente de este trabajo que los efectos del pastoreo interpretados a partir de la acción aislada de un solo componente es demasiado simplista, debiéndose considerar por lo tanto la totalidad de los componentes para la comprensión del efecto del pastoreo. El análisis de la variación de la vegetación y la dieta a nivel de establecimientos ganaderos sugiere que la variable de manejo carga ganadera actúa como un control clave en los sistemas pastoriles de la región de estudio. Se aportan fuertes indicios sobre la estrecha interdependencia entre vegetación y herbívoro, al describir patrones de variación en la vegetación relacionados a la selectividad del pastoreo y simultáneamente mostrar cómo la dieta es profundamente afectada por cambios en la estructura de la vegetación. El régimen de perturbaciones asociados al pastoreo aparece así en clave de control interactivo de la estructura y el funcionamiento del pastizal. En conjunto, esta tesis reafirma la necesidad de una mirada multifactorial del proceso de pastoreo, sugiriendo en este sentido que la selectividad de la defoliación constituye un aspecto relevante en el análisis de la interacción planta-herbívoro en sistemas de pastizales.

Palabras clave: diversidad, heterogeneidad, formas de vida, herbívoros domésticos, IVN, productividad primaria neta aérea, defoliación, selectividad de la dieta, pisoteo, heces y orina, estepas de la Patagonia, pastizales del Río de la Plata.

## Índice de figuras

Figura 1.1. Modelo que representa las relaciones entre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas y sus distintos tipos de controles (modificado de Chapin, 2011). El círculo representa los límites del ecosistema, y dentro de él los controles del tipo interactivo. Por fuera del círculo, están representados los controles de estado (ver texto por más detalles). El esquema ubicado a la derecha detalla el tercer y cuarto nivel del modelo que refiere a los controles indirectos y directos. Los capítulos 2 y 3 de esta tesis abarcan los efectos del pastoreo sobre los ecosistemas de pastizal, indicado en el esquema con ii). El capítulo 4 abarca las dos direcciones de la interacción planta-herbívoro, indicadas con i y ii)..... 15

Figura 2.1. Localización de los sitios de estudio en las estepas de Patagonia (Argentina) y los pastizales del Río de la Plata (Argentina y Uruguay)..... 27

Figura 2.2 Disimilitud en composición de especies en sitios apareados de pastoreo y clausura en función de la productividad primaria estimada a partir de datos de IVN-I en el sur de Sudamérica. El análisis comprende parcelas apareadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos). Se presentan los estadísticos de la regresión del conjunto total de datos y de la regresión de los datos de cada región por separado..... 31

Figura 2.3. Relación entre (a) la riqueza de especies, (b) la diversidad beta, y (c) cobertura de especies dominantes registrada en parcelas apareadas de pastoreo y clausura ubicadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en pastizales del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos). La línea de equidad indica efecto nulo del pastoreo..... 34

Figura 2.4. Cambio relativo de la magnitud del efecto del pastoreo sobre (a) riqueza de especies, (b) diversidad beta, y (c) cobertura de especies dominantes, en función de la productividad primaria estimada a partir de datos de IVN-I. Los análisis comprenden parcelas apareadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos). Se presentan los estadísticos de la regresión del conjunto total de datos y de la regresión de los datos de cada región por separado..... 36

Figura 2.5. Relación entre la riqueza de especies y cobertura de graminoides (a, d), arbustos (b, e), y hierbas (c, f) registradas en parcelas apareadas de pastoreo y clausura. La línea de equidad indica efecto nulo del pastoreo. Los análisis comprenden parcelas apareadas localizadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos)..... 39

Figura 3.1. a) Densidad aparente y b) contenido de Nitrógeno mineral ( $\text{NO}_3 + \text{NH}_4$ ) en respuesta a la simulación de los componentes de pastoreo (Promedio  $\pm$



Error Estándar). Se presenta solamente la variación relacionada a los factores que presentaron efectos significativos sobre las variables de respuesta..... 59

Figura 3.2. N° de celdas defoliadas en la última fecha de corte en respuesta a la simulación de los componentes de pastoreo (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presenta solamente la variación relacionada a los factores que presentaron efectos significativos a) Intensidad de Remoción, b) Interacción Fertilización - Selectividad..... 60

Figura 3.3. Variación en la riqueza de especies total (a) y riqueza de tipos funcionales de planta (b y c) relacionada a los tratamientos experimentales de Fertilización con N (N) y remoción selectiva de biomasa (S) (Promedio  $\pm$  Error Estándar)..... 62

Figura 3.4. Frecuencia de Tipos Funcionales de Planta (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presenta solamente la variación en frecuencia relacionada a los factores que presentaron efectos significativos a) Graminoides; b, c y d) Arbustos y e) Hierbas. Las abreviaturas corresponden a: I: Intensidad de remoción, S: Selectividad, P: pisoteo, N: fertilización con Nitrógeno..... 64

Figura 3.5. Variación en la frecuencia de especies dominantes relacionada a los tratamientos con pisoteo (Promedio  $\pm$  Error Estándar). a) *A. uruguayensis*; b) *S. papposa*; c) *P. dilatatum* y d) *C. phalaroides*..... 68

Figura 3.6. Variación en la frecuencia de especies dominantes relacionada a los tratamientos con fertilización nitrogenada (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presentan los efectos individuales de la fertilización sobre: a) *A. uruguayensis*; b) *B. imperatoides*; c) *S. secundatum*; y sus efectos en interacción con la selectividad, el pisoteo y la intensidad de remoción sobre d) *P. dilatatum*; e) *E. horridum* y f) *B. laguroides*. Las abreviaturas corresponden a: I: Intensidad de remoción, S: Selectividad, P: pisoteo, N: fertilización con Nitrógeno..... 69

Figura 3.7. Efecto de la Selectividad (S) y la Intensidad de remoción (I) sobre la frecuencia de especies dominantes (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presenta solamente la variación relacionada a los factores que presentaron efectos significativos a) *A. uruguayensis*; b) *A. murina*; c) *B. trimera*; d) *E. horridum* y f) *S. secundatum*..... 71

Figura 3.8. Índice de Vegetación Normalizado (a) e Índice de Reflectancia Fotoquímica (b y c) registrados en el período agosto/2008 a noviembre/2009 en las parcelas con simulación de componentes del pastoreo. Se presentan solamente los factores con efectos significativos sobre los índices espectrales (N= fertilización con Nitrógeno, P= pisoteo) (Promedio  $\pm$  Error Estándar)..... 73

Figura 4.1. Localización de los predios estudiados dentro de la región de Sierras del Este de Uruguay. Los predios están representados sobre un mapa geomorfológico (Panario 1988) y departamental..... 91

Figura 4.2. Relación entre el porcentaje de tipos forrajeros por microanálisis estimado (y) y real (x), en peso seco, para las muestras problema..... 97

Figura 4.3. Contribución porcentual (%) de los tipos forrajeros a la dieta de ovinos y vacunos en marzo y agosto de 2008 en tres situaciones de carga ganadera contrastantes (CG1: 0,64-0,7 UG/ há; CG 2: (9,0-1UG/há y CG 3: 1,34-1,36 UG/há) (Promedio  $\pm$  Error Estándar): a) Gramíneas estivales, b) Gramíneas invernales, c) Dicotiledóneas y d) Graminoides. Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Holm- Sidak,  $p < 0.05$ )..... 99

Figura 4.4. Solapamiento de dieta entre vacunos y ovinos en pastizales de Sierras del Uruguay. Se representan los valores promedio de las dos fechas de muestreo (marzo y agosto 2008) para las tres cargas ganaderas evaluadas (Promedio  $\pm$  Error Estándar) (Baja: 0,64-0,7 UG/ há; Media: (0,9-1 UG/há y Alta: 1,34-1,36 UG/há)..... 100

Figura 4.5. a) Cobertura de tipos forrajeros (Promedio  $\pm$  Error Estándar), para los distintos potreros a partir de muestreos de campo realizados en octubre y noviembre 2008-2009 (GE: gramíneas estivales, GI: gramíneas invernales, GOI: graminoides, DICOT: dicotiledóneas). b) Selectividad de la dieta de vacunos y ovinos en los muestreos de agosto (1- Índice de Sorensen). Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Holm- Sidak,  $p < 0.05$ )..... 101

Figura 5.1 Esquema hipotético que representa los mecanismos por los cuales el balance neto de los componentes del pastoreo podría reducir (a) o promover (b) la abundancia de arbustos en pastizales. Las flechas provenientes del componente pisoteo se combinan con los componentes intensidad y deposición de orina representando el efecto en interacción de estos componentes..... 118

Figura 5.2. Esquema hipotético que plantea un modelo conceptual de interacción entre carga ganadera, selectividad y oferta de gramíneas invernales... 122

## **Índice de tablas**

Tabla 2.1. Descripción general de los sitios de estudio en los pastizales del Río de la Plata (PRP) y las estepas Patagónicas (PAT).....	32
Tabla 2.2. Estadísticos de la relación entre cambios inducidos por el pastoreo en la riqueza ( $\Delta S$ ) y cobertura ( $\Delta C$ ) de las formas de vida con la productividad primaria estimada a partir de IVN-I. Se indican con números en negrita los modelos de regresión significativos ( $p < 0.05$ ).....	40
Tabla 3.1. Representación de los dieciseis tratamientos del experimento factorial de simulación de los componentes del pastoreo.....	55
Tabla 3.2. Resultados del ANVA de medidas repetidas de los datos de las coordenadas en los ejes del ACP. Se presentan los valores de F. * $P < 0.05$ ; ** $P < 0.01$ ; *** $P < 0.001$ ; ns $P > 0.05$ .....	65
Tabla 3.3. Contribución de las especies al Análisis de Componentes Principales de la matriz de especies x parcelas con datos de 2006 y 2009. Solo se representan las especies con contribuciones mayores a 0.2.....	66
Tabla 4.1. Cobertura de especies dominantes (de alta ocurrencia) y Tipos forrajeros en comunidades de pastizal bajo distintos niveles de carga ganadera (Promedio $\pm$ Error Estándar). Se indican las comparaciones entre cargas significativamente diferentes (Holm-Sidak, $p < 0.05$ ).....	95

## **Abreviaturas**

C	carbono
FVV	forma de vida vegetal
g	gramo
GL	grado de libertad
ha	hectárea
IVN	Índice Verde Normalizado
Kg	kilogramo
MS	materia seca
N	nitrógeno
PPN	Productividad Primaria Neta
UG	unidad ganadera

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

### *1.1 Interacción planta – herbívoro en sistemas pastoriles*

La Productividad Primaria Neta (PPN, el C fijado por los productores primarios menos su respiración) es el soporte energético de los demás niveles tróficos. El C asociado a la PPN, puede seguir una de tres vías tróficas alternativas en tiempo ecológico: acumularse en tejidos vegetales, ser consumida por herbívoros o canalizarse hacia los descomponedores a través del mantillo (Sankaran & McNaughton 2005). En la mayoría de los ecosistemas terrestres, la producción primaria entra primordialmente a la vía de la descomposición. Sin embargo, en otros ecosistemas tales como en los pastizales, los herbívoros pueden consumir hasta el 83% de la productividad primaria neta aérea (McNaughton et al. 1989). En efecto, la herbivoría y particularmente el pastoreo de grandes herbívoros, es una de las principales perturbaciones que moldean la estructura y funcionamiento de sistemas de pastizales (Mc Naughton 1983). Los grandes herbívoros provocan a nivel de comunidades cambios en los procesos de extinción y colonización local de especies (Olf & Ritchie 1998), alterando así la estructura del pastizal. La variación en la composición y diversidad de especies, las modificaciones en la estructura del dosel y cambios en atributos morfológicos son ejemplos de este tipo de efectos (Rodríguez et al. 2003, Noy Meir et al. 1989). Por otro lado, a nivel ecosistémico, atributos funcionales como la productividad primaria neta, así como atributos estructurales como el carbono orgánico del suelo, la materia orgánica del suelo, la composición de tipos funcionales de planta también pueden ser profundamente modificados por la actividad del ganado (Sala et al. 1986; Altesor et al. 2006; Piñeiro et al. 2009).

Si bien son numerosos los estudios que documentan la existencia de cambios asociados al pastoreo, existe controversia acerca de la magnitud y el sentido de los mismos. Milchunas y Lauenroth (1993) a partir de un meta análisis propusieron modelos generales para los efectos del pastoreo sobre algunos atributos estructurales y funcionales de pastizales y arbustales, utilizando como variables explicativas la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA), el nivel de consumo, la disponibilidad de agua y la historia evolutiva de pastoreo por grandes

herbívoros . Sin embargo, hasta el momento no se han encontrado modelos que expliquen satisfactoriamente la variabilidad de algunos atributos relevantes de la vegetación en respuesta al pastoreo, como por ejemplo la diversidad de especies y la PPNA (Altesor et al. 2005; Bakker et al. 2006).

Por otra parte, más allá de generalizaciones amplias, los efectos del pastoreo y los mecanismos ecológicos que involucra parecen ser específicos de las escalas espaciales y temporales del análisis empleado (Olf & Ritchie 1998; Stohlgren et al. 1999). A escalas de detalle, en que el tamaño de las observaciones abarcan escasos individuos, el rol del pastoreo como modulador del balance de interacciones planta - planta parece ser el proceso dominante en el control de la diversidad de especies, mientras que a escalas de menor detalle serían más importantes sus efectos sobre la dinámica de extinción y colonización de especies (Chaneton et al. 2005). Desde el punto de vista temporal, si consideramos un área de vegetación sin perturbación, la respuesta a corto plazo a la introducción de herbívoros involucrará principalmente respuestas eco fisiológicas, en tanto que a largo plazo comprenderá una reorganización del ecosistema, con cambios en la composición de especies (Brown y Allen 1989).

Desde el enfoque ecosistémico, Chapin et al (2011) plantean un esquema general para comprender los controles y sus interacciones del funcionamiento y la estructura de los ecosistemas, donde se pueden enmarcar las interacciones planta - herbívoro (Figura 1.1). Los autores plantean en primer lugar que es posible identificar cinco controles independientes, a los cuales denomina controles de estado, que aluden al clima, la roca madre, la topografía, la biota potencial y el tiempo. Estas variables actúan como factores de contexto, restringiendo los rangos de variación potencial de los procesos ecosistémicos y los atributos estructurales. La dimensión tiempo aparece como un control de estado en la medida que los procesos de los ecosistemas presentan restricciones temporales. El tiempo influencia el desarrollo del suelo y la evolución de los organismos en el largo plazo (Chapin et al. 2002). A escalas geográficas extensas, el clima es el control de estado principal en la determinación de los procesos y la estructura de los ecosistemas. Las variaciones del clima a escala global explican la distribución de los biomas. La distribución de los pastizales en el mundo, asociados a un rango de precipitaciones entre 200 y 1400mm, es un ejemplo de este tipo de

control. La presencia de pastizales en las zonas extremas del rango de precipitaciones es función de la interacción del clima con otros controles de estado como la biota potencial y la roca madre (Milchunas & Lauenroth 1993).

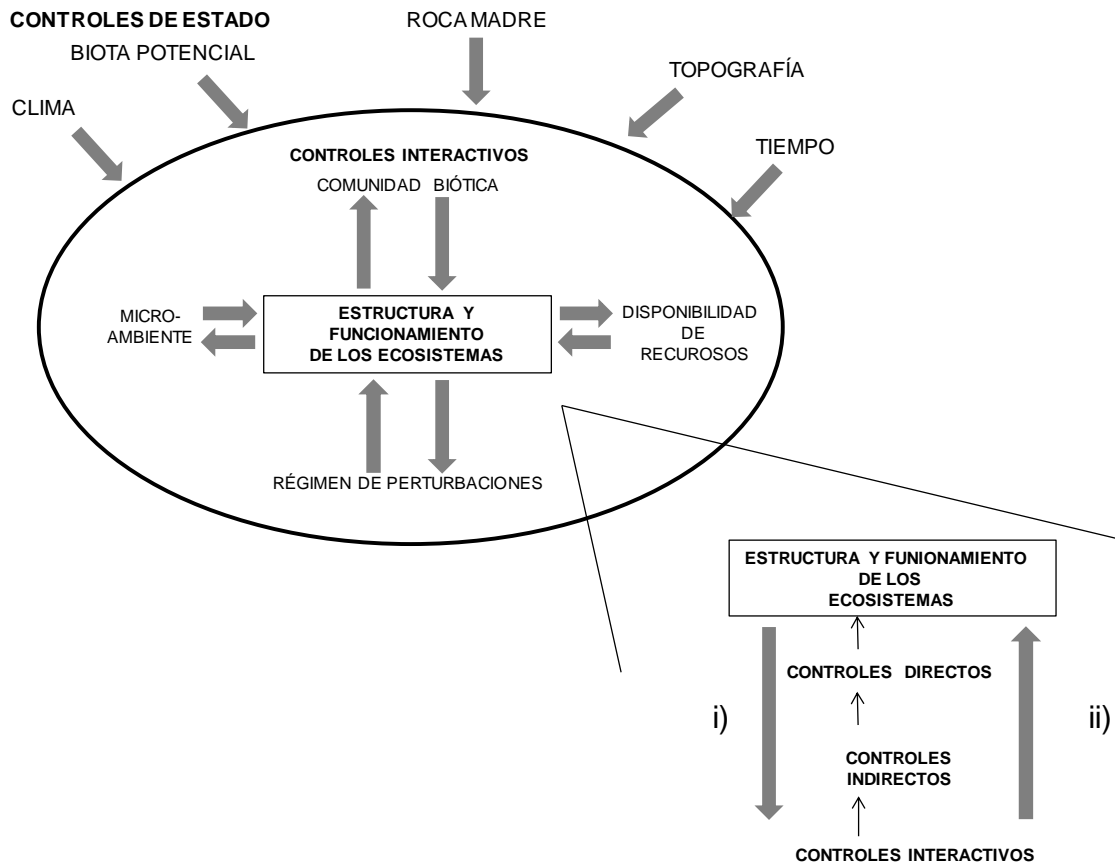


Figura 1.1. Modelo que representa las relaciones entre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas y sus distintos tipos de controles (modificado de Chapin, 2011). El círculo representa los límites del ecosistema, y dentro de él los controles del tipo interactivo. Por fuera del círculo, están representados los controles de estado (ver texto por más detalles). El esquema ubicado a la derecha detalla el tercer y cuarto nivel del modelo que refiere a los controles indirectos y directos. Los capítulos 2 y 3 de esta tesis abarcan los efectos del pastoreo sobre los ecosistemas de pastizal, indicado en el esquema con ii). El capítulo 4 abarca las dos direcciones de la interacción planta-herbívoro, indicadas con i) y ii).

Chapin et al. (2011) identifican un segundo nivel de controles de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas, a los cuales denomina controles interactivos. Estos representan factores que operan a escala del ecosistema y a la vez que controlan las características de los ecosistemas

responden a ellas (Figura 1.1). Entre estos controles se encuentran la disponibilidad de recursos, el microambiente, la comunidad biótica y el régimen de perturbaciones. Como se señaló anteriormente, en sistemas de pastizales se destaca especialmente dentro del régimen de perturbaciones el pastoreo de grandes herbívoros (Mc Naughton 1983). La PPNA de pastizales, un proceso ecosistémico clave, está controlada por el pastoreo y a la vez es el principal determinante de la capacidad de carga de los ecosistemas pastoriles (i y ii de Figura 1.1) (Oesterheld et al. 1992).

En un tercer y cuarto nivel en el esquema se ubican los controles indirectos y directos respectivamente (Figura 1.1). Estos representan los controles inmediatos de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Así, si consideramos el ejemplo del pastoreo por herbívoros vertebrados de gran tamaño, las perturbaciones que ocasiona involucra las consecuencias de un conjunto de actividades realizadas por los animales: defoliación, pisoteo, deposición de heces y orina. Cada una de estas actividades afecta la estructura y los procesos a través de distintos controles inmediatos. Por ejemplo, la defoliación realizada por los herbívoros produce cambios en la relación biomasa verde / biomasa seca de la vegetación (control indirecto), algo que redundaría en cambios en la Radiación Fotosintéticamente Absorbida por la cobertura vegetal (control directo), provocando en última instancia cambios en la productividad primaria neta aérea del pastizal (Piñeiro 2006).

Sobre la base de este marco conceptual, en los capítulos 2 y 3 de esta tesis se hace foco en los efectos del pastoreo sobre la estructura del pastizal. En el capítulo 2, la aproximación es evaluar los efectos del pastoreo a través de experimentos de exclusión de ganado. En el capítulo 3, a través de un experimento manipulativo, se descompone el pastoreo en sus distintas dimensiones (defoliación, selectividad, pisoteo, deposición de orina), con el objetivo de explorar los controles directos e indirectos involucrados en el efecto del pastoreo. En el capítulo 4 de la tesis, el abordaje parte de la consideración integral de la interacción planta – herbívoro, estudiando simultáneamente la dieta del ganado y la vegetación a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo.



## 1.2 Los pastizales naturales de Uruguay y Argentina

En esta tesis se utilizaron como sistemas de estudio las estepas arbustivo gramíneas de la Patagonia (Argentina) y, con especial atención, los pastizales del Río de la Plata de Argentina y Uruguay (PRP). Estas regiones representan unidades fitogeográficas diferentes, si bien comparten linajes Antárticos, los PRP están enriquecidos por taxa neotropicales (Burkart 1975; Cabrera & Willink 1976). Las estepas Patagónicas están dominadas por pastos C3 cespitosos y arbustos de baja estatura (León et al. 1998). Los PRP comprenden una combinación de pastos C3 y C4 cespitosos y postrados, y un conjunto amplio de hierbas (Soriano 1992; Perelman et al. 2001), mientras que los arbustos generalmente son escasos salvo en algunas localidades y condiciones (Altesor et al. 2006).

Son escasas las evidencias para ambas regiones sobre sus historias evolutivas de pastoreo reciente (pre hispánica) (Cingolani et al. 2005; Oesterheld & Semmartin 2011). Durante el Pleistoceno tardío se produjo la extinción de una megafauna diversa y abundante de herbívoros en el sur de Sudamérica (McFadden 1997; Barnosky & Lindsey 2010). Desde entonces, los principales herbívoros nativos de pastizales han sido *Ozotoceros bezoarticus* (pampas deer), actualmente reducidos a pequeñas poblaciones en PRP, y *Lama guanicoe* (guanaco), todavía común en Patagonia (Cabrera & Willink 1976; Paruelo et al. 2007).

Lo que es más importante, es que la totalidad de la región ha estado sujeta a pastoreo por herbívoros domésticos (vacunos, ovinos y equinos) por casi dos siglos. Más aún, la presión de pastoreo actual probablemente es ampliamente superior a la ejercida por los herbívoros nativos previo a la colonización, siendo la diferencia de un orden de magnitud, según estimaciones realizadas por Oesterheld et al. (1992). Las estepas Patagónicas han sido dedicadas mayormente a la ganadería, estando la agricultura circunscripta a los valles irrigados (Paruelo et al. 2007). En contraposición, más de un tercio de los PRP han sido transformados en tierras agrícolas, estando los pastizales remanentes dedicados a la ganadería (Baldi & Paruelo 2008).

Dado que los pastizales naturales cubren la mayor parte de las regiones y constituyen la principal fuente de forraje para la explotación ganadera, el manejo

adecuado de este recurso es particularmente importante. La generación de manejos ganaderos sustentables debe necesariamente partir de un adecuado conocimiento de la estructura y el funcionamiento de este recurso (Paruelo & Aguiar 2003).

En esta tesis se presentan datos de diferentes sistemas pertenecientes a la región de los pastizales y estepas del sur de Sudamérica. En la sección de métodos de cada capítulo se provee más información de cada zona y sobre todo se describen con más detalle los aspectos particulares de cada una.

### 1.3 Hipótesis y organización de la tesis

En esta tesis analicé la interacción planta herbívoro en sistemas pastoriles del sur de Sudamérica. La tesis se organiza en cinco capítulos, con objetivos e hipótesis específicos de cada uno:

Capítulo 1. Se plantea una introducción general al problema que aborda la tesis, se describen los principales antecedentes y se plantean los objetivos generales (este capítulo).

Capítulo 2. Se analizó a partir de datos de campo como varían los efectos del pastoreo sobre atributos estructurales en un gradiente de PPNA de un orden de magnitud en las estepas y pastizales del sur de Sudamérica. La aproximación metodológica del estudio consistió en establecer una red de sitios apareados de clausura y pastoreo, donde se describieron simultáneamente la estructura de la vegetación y un estimador de la productividad primaria del sistema derivado de datos espectrales (evaluada bajo la condición pastoreada).

La hipótesis general evaluada en este capítulo, es que la magnitud de los efectos del pastoreo sobre la composición de especies, la riqueza de especies, la diversidad  $\beta$  y las formas de vida (graminoides, arbustos y hierbas) dependen de la productividad del sitio.

Capítulo 3. En este capítulo se analizaron los efectos de los componentes del pastoreo (selectividad, intensidad, pisoteo, deposición de orina), actuando en forma conjunta y separada, sobre la estructura y el funcionamiento de un pastizal natural. Mediante una aproximación experimental de tipo manipulativa a escala de parche, se simuló los distintos componentes del pastoreo, lo que permitió generar información que contribuye a la comprensión de los mecanismos subyacentes a las respuestas al pastoreo de distintos atributos de la vegetación documentadas a nivel nacional.

A través de este capítulo evalué distintas hipótesis acerca de las relaciones entre diversidad, abundancia de tipos funcionales de planta, régimen de

perturbación y funcionamiento ecosistémico. Las hipótesis que evalué fueron las siguientes:

1) Debido a la estrecha relación entre productividad y riqueza, los componentes del pastoreo que presenten efectos sobre la productividad producirán en última instancia efectos sobre la diversidad de especies (Tilman 1993).

2) El pastoreo genera claros en el pastizal que permiten la colonización de nuevas especies, provocando así un aumento en la diversidad. Se predice que los tratamientos con pisoteo y alta remoción de biomasa generan perturbaciones y aperturas en el canopy, actuando solos o en combinación, provocando de esta manera un aumento en la diversidad (Crawley 1997).

3) La defoliación selectiva modificará las habilidades competitivas de las especies y el balance neto de las interacciones, promoviendo la abundancia de las especies rechazadas por el ganado y el decremento de especies preferidas (Anderson y Briske 1995).

4) La fertilización con Nitrógeno y la alta intensidad de remoción de biomasa ejercen efectos antagónicos sobre la estructura del pastizal. Por un lado, la incorporación de nitrógeno mediante la deposición de orina aumenta la productividad del pastizal, convirtiéndose consecuentemente a la luz como un recurso limitante lo que favorece un aumento de la abundancia de las especies y los TFP de alto porte (competidoras por luz superiores). A la inversa, la alta remoción de biomasa promoverá la frecuencia de especies y TFP con mecanismos de evasión a través de escape al pastoreo (hierbas de bajo porte y gramíneas postradas).

Capítulo 4. En este capítulo se estudia la relación entre la estructura y el funcionamiento de los pastizales y la dieta de los herbívoros que los pastorean en varios establecimientos ganaderos de la región de sierras. Este objetivo se aborda a través de un estudio de tipo observacional y a escala regional, explorando los efectos de la variable de manejo carga ganadera, que opera a nivel de establecimientos ganaderos, sobre la vegetación y los herbívoros.

Capítulo 5. En este capítulo se presenta la discusión general de los principales resultados obtenidos, así como las perspectivas y las aplicaciones que se derivan del trabajo.

## CAPÍTULO 2.

CAMBIOS ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN ASOCIADOS AL PASTOREO A LO LARGO DE UN GRADIENTE REGIONAL DE PRODUCTIVIDAD.

Basado en:

Lezama F, Baeza, S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM. 2013. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *J. Veg. Sci.* doi: 10.1111/jvs.12053.

## 2.1 INTRODUCCIÓN

Los efectos del pastoreo a nivel de comunidad sobre atributos como la composición y diversidad de especies pueden variar ampliamente entre sitios, permaneciendo aún sin dilucidarse si se ajustan a un patrón general. Esta variabilidad ha sido asociada a diferencias en la productividad del hábitat o en el suministro de recursos, (Milchunas et al. 1988; Proulx & Mazumder 1998), el tipo de herbívoro (Olf & Ritchie 1998; Bakker et al. 2006), el manejo (Bullock et al. 2001), el tamaño del conjunto total de especies (Frank 2005), y la escala espacial (Chaneton & Facelli 1991; Olf & Ritchie 1998). Sin embargo, la escasez de evaluaciones de los efectos de los herbívoros a lo largo de amplios gradientes de hábitat a través protocolos estandarizados restringe la posibilidad de encontrar respuestas generalizadas, como las sugeridas por meta-análisis globales (por ej. Milchunas & Lauenroth 1993; Chase et al. 2000; Hillebrand et al. 2007).

Diferentes modelos convergen en predecir un incremento en la magnitud de los impactos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación conforme aumenta la productividad. Entre ellos existen modelos conceptuales que haciendo foco en atributos de las plantas, enfatizan en los compromisos de la respuesta de las especies al suministro de recursos, la competencia y la herbivoría (Milchunas et al. 1988; Proulx & Mazumder 1998; Cingolani et al. 2005). Estos modelos asumen que las plantas dominantes en ambientes ricos en recursos están adaptadas a la competencia por luz, característica que a su vez las hace susceptibles a los grandes herbívoros (Coughenour 1985; Osem et al. 2002). En sistemas productivos como son los pastizales méxicos el pastoreo previene la exclusión competitiva de plantas menos competitivas a través del consumo selectivo de especies dominantes, facilitando entonces la coexistencia de especies y la diversidad (Harper 1969; Pacala & Crawley 1992; Hillebrand et al. 2007). La perturbación asociada al pastoreo en los pastizales con canopeos densos incrementan adicionalmente la riqueza de especies promoviendo la colonización de especies ruderales (Huston 1979; Bakker et al. 2006). Por el contrario, en sistemas de baja productividad, como las estepas semiáridas y desiertos, las plantas dominantes están adaptadas a la escasez de recursos edáficos y pueden exhibir alta resistencia al pastoreo (Coughenour 1985). Bajo estas condiciones, el

pastoreo puede reducir la riqueza de especies a través de la eliminación de especies palatables subordinadas o raras (Milchunas et al. 1988; Pacala & Crawley 1992; Osem et al. 2002). Proulx & Mazumder (1998) sugirieron que la liberación competitiva mediada por herbívoros no ocurre en hábitats improductivos porque las limitaciones de nutrientes reducen el potencial de crecimiento de especies subordinadas (ver Huston 1979). En conjunto, estos mecanismos predicen una inversión del signo del efecto del pastoreo sobre la riqueza de especies a lo largo de gradientes de productividad. Más aún, la selección divergente de atributos que confieren habilidad competitiva por la luz versus resistencia al pastoreo (Coughenour 1985) debería conducir a mayores cambios composicionales provocados por el pastoreo en sistemas de alta productividad que en sistemas de baja productividad (Milchunas et al. 1988; Milchunas & Lauenroth 1993; Bakker et al. 2006).

Los cambios inducidos por el pastoreo en la estructura de la vegetación pueden reflejar respuestas predecibles a nivel de formas de vida vegetal (FVV) caracterizadas por diferentes atributos funcionales (Sala 1988; Díaz et al. 2007). Este tipo de patrones han sido documentados para sistemas particulares (e.g. Noy-Meir et al. 1989; Rusch & Oesterheld 1997), pero pueden surgir también a escalas más amplias. Por ejemplo, la arbustización de pastizales ha sido atribuida al pastoreo intensivo tanto en ambientes xéricos como méxicos (Milchunas & Lauenroth 1993; Van Auken 2000; Roques et al. 2001; Briggs et al. 2005). Otro ejemplo es la invasión de hierbas de rápido crecimiento y pastos anuales reportada para pastizales sub-húmedos de Norteamérica (Milchunas et al. 1988; Mack 1989). Sin embargo, los estudios regionales frecuentemente reportan respuestas idiosincráticas de las FVV al pastoreo a lo largo de gradientes ambientales (Stohlgren et al. 1999; Anderson et al. 2007), y por consiguiente el tema permanece aún sin resolverse.

Finalmente, el pastoreo puede influenciar la heterogeneidad espacial de la composición de especies, o diversidad  $\beta$  (Adler et al. 2001; Anderson et al. 2011). Existe evidencia de que el pastoreo incrementa (Bakker et al. 2003) o reduce (Chaneton & Facelli 1991; Adler & Lauenroth 2000; Frank 2005) la heterogeneidad dentro de una comunidad. Estos resultados contradictorios podrían estar reflejando la dependencia espacial de los impactos del pastoreo sobre la



vegetación (Olf & Ritchie 1998; Adler et al. 2001; Dorrough et al. 2007). El efecto de los grandes herbívoros sobre la heterogeneidad espacial sería dependiente de la interacción entre el patrón de pastoreo y la escala del parcheado del hábitat (Adler et al. 2001). Por lo tanto, cuando el pastoreo es homogéneo en relación al parcheado de pequeña escala, y promueve la colonización de especies resistentes, se espera que la diversidad  $\beta$  disminuya frente al pastoreo (Olf & Ritchie 1998). Hasta el momento, al menos para nuestro conocimiento, solamente un estudio de pastizales (Frank 2005) examinó si el pastoreo alteró la diversidad  $\beta$  en forma consistente a lo largo de un gradiente de productividad primaria.

Ciertos estudios previos que observaron el impacto del pastoreo a lo largo de gradientes de hábitat o productividad se apoyaron en meta-análisis de tratamientos pastoreo vs. clausura de ecosistemas dispares (Milchunas & Lauenroth 1993; Proulx & Mazumder 1998; Chase et al. 2000; Bakker et al. 2006; Hillebrand et al. 2007; cf. Frank 2005; Anderson et al. 2007). Si bien esta aproximación puede detectar tendencias de respuesta, las diferencias en los protocolos de medición y en la escala de observación pueden llevar a confundir comparaciones entre sitios (Brown & Allen 1989; de Bello et al. 2007). En este trabajo se usó un esquema de muestreo estandarizado para examinar los cambios asociados al pastoreo en atributos estructurales de los pastizales a través de un gradiente de productividad del sur de Sudamérica. La región de estudio comprende los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata y las estepas semiáridas gramíneo-arbustivas de la Patagonia (Soriano 1992; Paruelo et al. 2007; Figura 2.1). Los efectos del pastoreo por ganado doméstico sobre la composición y diversidad vegetal han sido reportados para ambas sub-regiones (por ejemplo Facelli et al. 1989; Perelman et al. 1997; Rusch & Oesterheld 1997; Chaneton et al. 2002; Altesor et al. 2005, 2006; Cesa & Paruelo 2011). Sin embargo, hasta ahora no existe una síntesis de los patrones de respuesta al pastoreo dentro y a través de las subregiones.

El objetivo de este estudio fue evaluar la magnitud y la dirección de los efectos del pastoreo sobre la composición de especies, la riqueza de especies, la diversidad  $\beta$  y las FVV (gramínoles, arbustos y hierbas) a lo largo de un amplio gradiente de productividad en el sur de Sudamérica. Se espera incremento en la magnitud de los cambios inducidos por el pastoreo en la composición de especies

con la productividad. Se predice que los efectos del pastoreo sobre la riqueza de especies iban a cambiar de negativos en los sistemas de baja productividad a positivos en los sitios de alta productividad. Se predice asimismo que la diversidad  $\beta$  y las FVV no mostrarían patrones direccionales en su respuesta al pastoreo a lo largo de un gradiente de productividad, ya que estos atributos parecen ser de respuesta contexto-dependientes e independientes de la productividad (Stohlgren et al. 1999; Adler et al. 2001; cf. Frank 2005). La aproximación usada se basó en evaluar si las diferencias entre parcelas apareadas de pastoreo y clausura estaban correlacionadas con la productividad a través de toda la región y dentro de cada una de las subregiones.

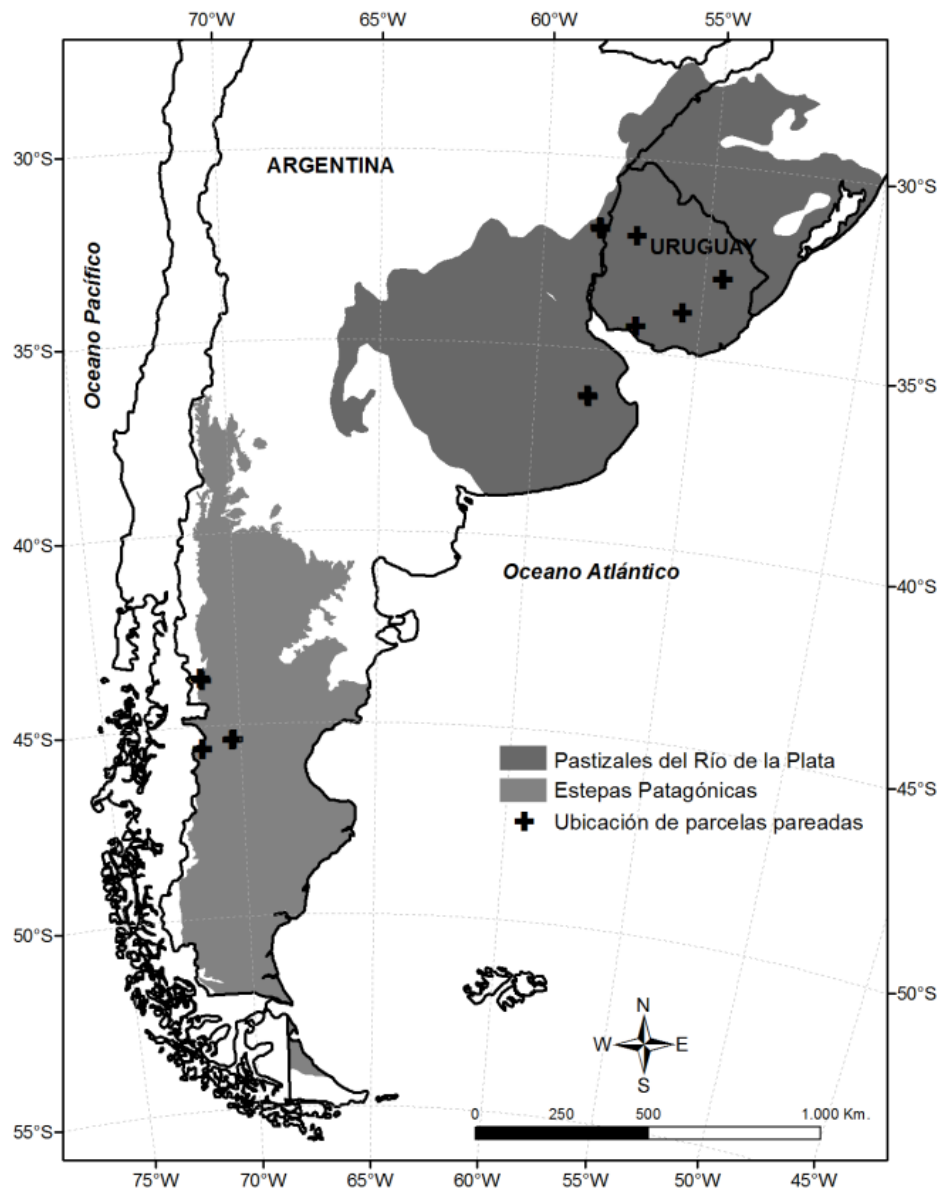
## 2.2 MÉTODOS

### 2.2.1 *Región de estudio*

El estudio abarca los pastizales y estepas de Uruguay y Argentina ubicados entre las latitudes 30° y 46° S (Figura 2.1). En la región está comprendido un gradiente de precipitaciones que va de menos de 200 mm por año en Patagonia hasta superar los 1200 mm en la porción norte de los pastizales del Río de la Plata (PRP) (Soriano 1992). La Temperatura media anual varía de 5°C en el extremo sur de Patagonia, a 19°C en el extremo norte de PRP. Las subregiones de Patagonia y PRP representan unidades fitogeográficas diferentes, aunque comparten linajes Antárticos, mientras que los PRP están enriquecidos por taxa neotropicales (Burkart 1975; Cabrera & Willink 1976). Las estepas Patagónicas están dominadas por pastos C3 cespitosos y arbustos de baja estatura (León et al. 1998). Los PRP comprenden una combinación de pastos C3 y C4 cespitosos y postrados, y un conjunto amplio de hierbas (Soriano 1992; Perelman et al. 2001), mientras que los arbustos generalmente son escasos salvo en algunas localidades (Altesor et al. 2006). Las estimaciones a campo de la productividad primaria neta aérea (PPNA) indican una variación de  $\sim 60 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en Río Mayo, Patagonia (Fernández et al. 1991) a  $\sim 750 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en las Pampas Argentinas (Hidalgo & Cahuepé 1991).

La totalidad de la región ha estado sujeta a pastoreo por herbívoros domésticos (vacunos, ovinos y equinos) por casi dos siglos. Las estepas

Patagónicas han sido dedicadas mayormente a la ganadería, estando la agricultura circunscripta a los valles irrigados (Paruelo et al. 2007). En contraposición, más de un tercio de los PRP han sido transformados en tierras agrícolas, estando los pastizales remanentes dedicados a la ganadería (Baldi & Paruelo 2008).



**Figura 2.1.** Localización de los sitios de estudio en las estepas de Patagonia (Argentina) y los pastizales del Río de la Plata (Argentina y Uruguay).

### 2.2.2 Obtención de datos

Se seleccionaron 23 sitios apareados de clausura y pastoreo ubicados en 9 localidades con pastizales naturales como tipo de vegetación dominante (Tabla 1; Fig. 2.1). Los sitios de Patagonia comprendieron las estepas gramíneas del distrito Subandino y las estepas arbustivo – gramíneas del distrito Occidental (León et al. 1998). Los sitios de los PRP estuvieron localizados en la Pampa inundable, la Pampa Mesopotámica y los Campos de Uruguay (Soriano 1992). El presente estudio no incluyó las provincias fitogeográficas del Monte y el Espinal (Cabrera 1976), las cuales están dominadas por estepas arbustivas, matorrales y bosques xerofíticos.

Solamente se incluyeron en el estudio sitios con exclusión de herbívoros domésticos por lapsos mayores a 5 años. En Patagonia el estudio incluyó 8 sitios apareados de clausura y pastoreo distribuidos en 3 localidades, mientras que en los PRP se estudiaron 15 sitios distribuidos de 6 localidades (Tabla 2.1). Los sitios apareados se ubicaron en áreas contiguas de clausura y pastoreo dentro de un mismo tipo de suelo y posición en el paisaje. Además se corroboró que el área pastoreada fuera representativa del potrero mayor, evitando zonas excesivamente pisoteadas o transitadas por el ganado.

Se registró la cobertura de plantas vasculares a lo largo de tres líneas de intercepción de 5m de longitud dispuestas en forma paralela al alambrado que dividía el área clausurada del área pastoreada. Las líneas de intercepción fueron establecidas aproximadamente a 4 m de cada lado del alambrado y a 1 m de distancia entre ellas. Los nombres científicos de las especies registradas fueron actualizados según la base de datos de la Flora del Conosur (Zuloaga et al. 2008); en el Apéndice 1 se detalla la lista completa de especies registradas en el estudio.

Se utilizó la integral anual del Índice Verde Normalizado (IVN) como un estimador de la PPNA a escala de sitio (Paruelo et al 1997). El IVN es un índice espectral calculado a partir de la reflectancia en las bandas del rojo (R) y del infrarrojo cercano del espectro electromagnético:

$$IVN = \frac{IRC - R}{IRC + R}$$

Este índice muestra una relación lineal y positiva con la fracción de radiación interceptada por los tejidos verdes (DiBella et al. 2004) y por lo tanto está estrechamente ligado a la productividad primaria del ecosistema (Monteith 1980). Los datos de IVN se obtuvieron del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) a bordo del satélite EOS Terra. Para cada sitio, se calculó la integral anual de IVN (IVN-I) siguiendo del procedimiento descrito en Paruelo et al. (1997). Las estimaciones de PPNA a partir de los datos de IVN-I se obtuvieron utilizando el modelo de Monteith (Piñeiro et al. 2006). Se utilizó una relación lineal para transformar la IVN-I en la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (Ruimy et al. 1994). La radiación incidente fotosintéticamente activa se obtuvo de estaciones meteorológicas ubicadas próximas a los sitios de estudio (ver Tabla 1). En el modelo se emplearon valores promedio de eficiencia de uso de la radiación (EUR) para cada región provenientes de la bibliografía; 0.42 g materia seca MJ<sup>-1</sup> para los PRP (Piñeiro et al. 2006) y 0.3 g materia seca MJ<sup>-1</sup> para Patagonia (Paruelo et al. 2004).

### 2.2.3 Análisis de datos

Se utilizó la distancia cuantitativa de Sorensen a efectos de evaluar las diferencias en composición de especies entre las parcelas clausuradas y las pastoreadas adyacentes (McCune & Mefford 1999). Adicionalmente, se examinaron los efectos del pastoreo sobre dos componentes de la diversidad de la comunidad vegetal: la riqueza de especies (S<sub>prom</sub>) y la diversidad Beta ( $\beta$ ). La riqueza de especies se calculó como el promedio de especies por línea de intercepción dentro de cada parcela. La diversidad Beta se calculó de la siguiente manera,

$$\beta = \frac{ST}{S_{prom}}$$

donde ST representa el número total de especies encontradas en una parcela y S<sub>prom</sub> representa la riqueza promedio definida más arriba (Whittaker 1972). En este contexto, la diversidad beta refleja la variación espacial en composición de especies dentro de una comunidad (Anderson et al. 2011). Las especies se

clasificaron en tres categorías de formas de vida vegetal (FVV): arbustos, gramínoideas y hierbas. La cobertura y riqueza de cada FVV, y la cobertura de las especies dominantes se calcularon promediando sus respectivos valores en las líneas de intercepción de una parcela. Las especies que representaron más del 50% de la cobertura total del área clausurada fueron consideradas dominantes; variando el número de especies dominantes entre sitios de 1 a 5 especies.

La magnitud del efecto del pastoreo ( $\Delta EP$ ) sobre cada atributo estructural de la vegetación (S<sub>prom</sub>,  $\beta$ , cobertura y riqueza de FVV) fue calculado para cada sitio apareado de la siguiente manera:

$$\Delta EP = \frac{(P - CL)}{CL}$$

donde P y CL representaron los valores de los atributos para la parcela pastoreada y clausurada respectivamente. Asimismo, el efecto sobre la cobertura de cada especie dominante ( $\Delta EP_{cd}$ ) en la parcela clausurada fue calculado de la siguiente manera:

$$\Delta EP_{cd} = \frac{(P - CL)}{(P + CL)}$$

La respuesta agregada de aquellas especies catalogadas como “dominantes” fue obtenida mediante el promedio ponderado del cambio relativo en cobertura de todas estas especies.

Se realizaron análisis de regresión simples entre los atributos de respuesta medidos en las parcelas pastoreadas y clausuradas apareadas. A efectos de determinar la significancia de los efectos del pastoreo, cada regresión fue comparada con la línea 1:1 (efecto nulo), evaluando si la pendiente difirió de 1 y el intercepto-y difirió de 0.

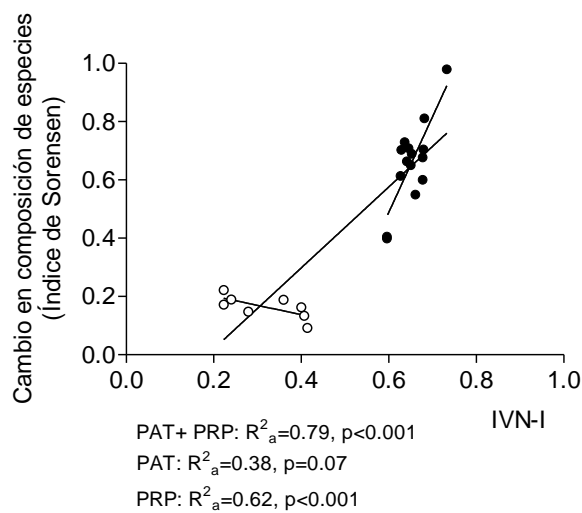
Para evaluar si los efectos del pastoreo variaron con la productividad, se realizaron análisis de regresión utilizando los valores de IVN-I como variable independiente y la distancia de Sorensen y los  $\Delta EP$  para cada atributo de la vegetación (S<sub>prom</sub>,  $\beta$ , cobertura y riqueza de FVV, cobertura de especies dominantes) como variables dependientes. Las regresiones se efectuaron para el conjunto total de datos (n = 23 parcelas apareadas), y separadamente para las subregiones de Patagonia y PRP (n = 8 y 15, respectivamente) para determinar si el signo de los efectos del pastoreo varía entre sistemas de baja y alta

productividad. Los análisis se realizaron con la versión 3.0 del software GraphPad Prism (GraphPad Software 1999).

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Cambios en la composición y diversidad de la comunidad

La integral anual de IVN varió de 0.223 a 0.732 a lo largo de los sitios de estudio, lo cual correspondió a un gradiente de PPNA de  $9.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (Río mayo, Patagonia) y  $785.1 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  (El Palmar, PRP) (Tabla 2.1). La magnitud de los cambios en composición de especies asociados al pastoreo mostró una tendencia significativa a lo largo del gradiente de productividad (Figura 2.2). Las diferencias en composición entre las parcelas pareadas clausura-pastoreo se incrementó con la integral anual de IVN de los sitios ( $F_{1, 21} = 81.46$ ,  $p < 0.001$ ). Los análisis para cada subregión por separado indicaron que la relación fue positiva y altamente significativa para los PRP ( $F_{1, 13} = 24.06$ ,  $p < 0.001$ ), pero negativa y marginalmente no significativa para Patagonia ( $F_{1, 6} = 5.33$ ,  $p = 0.07$ ).



**Figura 2.2** Disimilitud en composición de especies en sitios apareados de pastoreo y clausura en función de la productividad primaria estimada a partir de datos de IVN-I en el sur de Sudamérica. El análisis comprende parcelas apareadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos). Se presentan los estadísticos de la regresión del conjunto total de datos y de la regresión de los datos de cada región por separado.

**Tabla 2.1.** Descripción general de los sitios de estudio en los pastizales del Río de la Plata (PRP) y las estepas Patagónicas (PAT).

Nombre de la localidad	Lat. /Long.	Sub-región	Nº de sitios apareados de pastoreo y clausura	PMA (mm)	TMA (°C)	PPNA (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )
El Palmar (parque nacional)	31.871 / 58.289	PRP	3	1300	18.9	663.4–785.1
El Relincho (establecimiento privado)	34.341 / 56.980	PRP	5	1099	17.4	624.8–701.7
Cerro Colorado (estación experimental, SUL)	33.881 / 55.559	PRP	1	1161	16.3	707.0
Glencoe (estación experimental, INIA)	32.011 / 57.169	PRP	2	1406	17.3	646.5–652.5
Las Chilcas (establecimiento privado)	36.245 / 58.289	PRP	2	861	14.9	638.8–676.0
Quebrada de los Cuervos (área protegida)	32.912 / 54.447	PRP	2	1293	16.8	577.4–598.3
Media Luna (establecimiento privado)	45.591 / 71.427	PAT	2	325	7.3	181.4–232.8
Río Mayo (estación experimental, INTA)	45.393 / 70.273	PAT	3	154	8.0	9.9–31.2
Tecka (establecimiento privado)	43.763 / 71.319	PAT	3	324	7.9	80.1–250.4

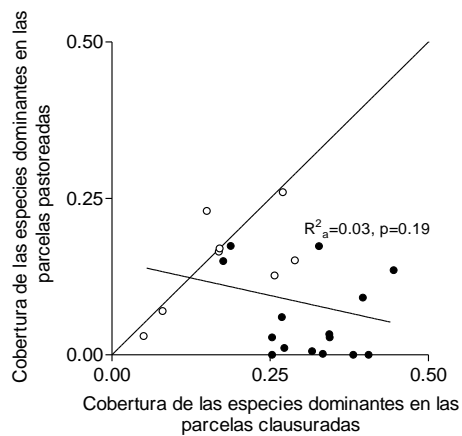
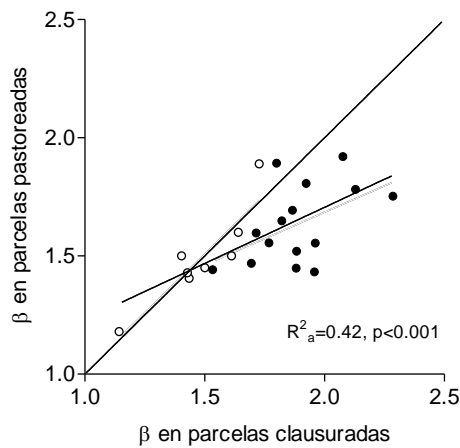
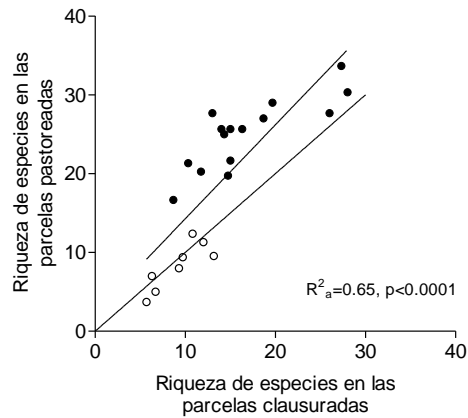
PMA = precipitación media anual

TMA = temperatura media anual

PPNA = productividad primaria neta aérea (rango)



La riqueza de especies promedio varió de 3.7 a 33.7 por línea de intercepción de 5m de longitud. La riqueza de las parcelas pastoreadas estuvo relacionada positivamente con la riqueza observada en las parcelas clausuradas correspondientes ( $F_{1, 21} = 43.16$ ,  $p < 0.0001$ , Figura 2.3a). La pendiente de la línea de regresión no difirió de 1 ( $F_{1, 25} = 0.76$ ,  $p = 0.39$ ), mientras el intercepto fue mayor a 0 ( $F_{1, 26} = 4.44$ ,  $p = 0.045$ ). Por lo tanto, en promedio, el pastoreo ejerció un efecto positivo sobre la riqueza de especies a lo largo de todo el gradiente de riqueza, con 17 de las 23 parcelas apareadas mostrando una riqueza mayor bajo la condición pastoreada que clausurada. Notablemente, sin embargo, la mayoría de las parcelas de Patagonia se ubicaron por debajo de la línea de equidad (Figura 2.3a). La magnitud del impacto del pastoreo sobre la riqueza estuvo asociada positiva y fuertemente a la productividad del sitio ( $F_{1, 21} = 39.7$ ,  $p < 0.0001$ , Figura 2.4a). El pastoreo provocó una reducción del 36% en la riqueza de especies en el extremo menos productivo del gradiente, mientras que causó un incremento hasta del 106% en los sitios más productivos. Interesantemente, a nivel de subregión, los efectos del pastoreo sobre la riqueza mostraron un incremento significativo con la IVN-I en Patagonia ( $F_{1, 6} = 13.44$ ,  $p = 0.01$ ), variando de levemente negativos a neutrales. En PRP, por el contrario, el pastoreo incrementó la riqueza independientemente de la variación de IVN-I observada ( $F_{1, 13} = 1.27$ ,  $p = 0.27$ , Figura 2.4a).

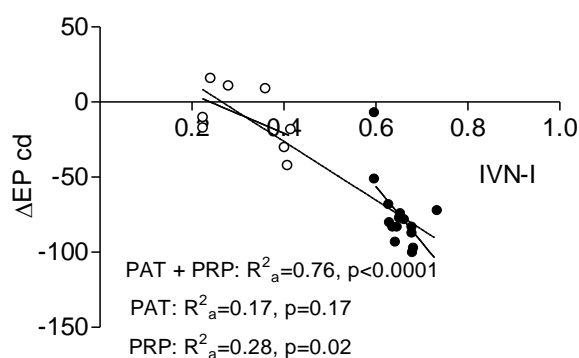
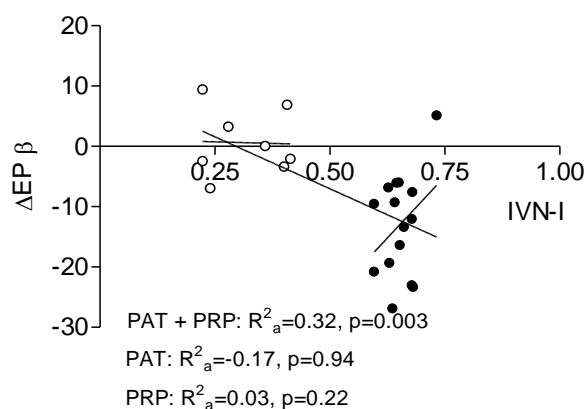
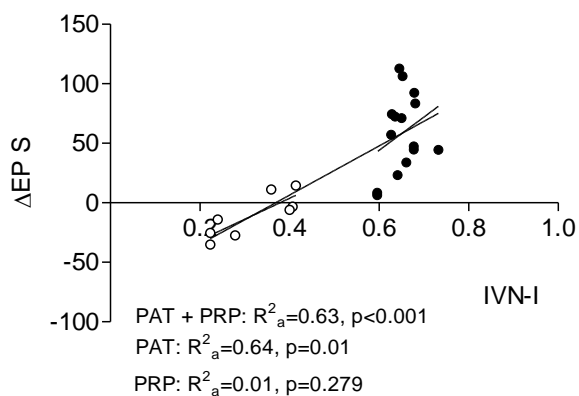


**Figura 2.3.** Relación entre (a) la riqueza de especies, (b) la diversidad beta, y (c) cobertura de especies dominantes registrada en parcelas apareadas de pastoreo y clausura ubicadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en pastizales del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos). La línea de equidad indica efecto nulo del pastoreo.

La diversidad Beta de las parcelas pastoreadas y clausuradas contiguas se correlacionó significativamente ( $F_{1, 21} = 17.54$ ,  $p < 0.001$ , Figura 2.3b). En total, la diversidad  $\beta$  se vio reducida por el pastoreo en 18 de los 23 sitios

apareados. La pendiente de la regresión fue menor a 1 ( $F_{1, 25} = 25.5$ ,  $p < 0.001$ ), implicando que el efecto del pastoreo fue más fuerte conforme aumentaba la diversidad  $\beta$  (Fig. 2.3b). Los cambios asociados al pastoreo en la diversidad  $\beta$  se relacionaron negativamente con los valores de IVN-I a través de toda la región ( $F_{1, 21} = 11.27$ ,  $p = 0.003$ , Figura 2.4b), mientras que las diferencias en diversidad  $\beta$  no dependieron de la productividad dentro de cada región (PRP:  $F_{1, 13} = 1.63$ ,  $p = 0.22$ ; Patagonia:  $F_{1, 6} = 0.006$ ,  $p = 0.94$ ). En promedio, el pastoreo no afectó consistentemente la diversidad  $\beta$  en Patagonia, en cambio la redujo en forma generalizada en PRP (Figura 2.4b).

El pastoreo redujo la cobertura de las especies dominantes en 15 de los 23 casos evaluados y, relacionado a esto, la cobertura de las especies dominantes en la parcelas pastoreadas no estuvo relacionada significativamente con su cobertura en la parcelas clausuradas ( $F_{1, 21} = 1.82$ ,  $p = 0.19$ , Figura 2.3c). Los cambios inducidos por el pastoreo en este atributo estuvieron relacionados fuertemente a la IVN-I en el conjunto total de datos ( $F_{1, 21} = 53.70$ ,  $p < 0.0001$ ), indicando que las especies dominantes fueron afectadas en forma más negativa hacia los sitios más productivos (Figura 2.4c). Mientras esta tendencia también se observó a nivel de la sub-región de los PRP ( $F_{1, 13} = 6.73$ ,  $p = 0.02$ ), no resultó significativa en el conjunto de datos correspondientes a Patagonia ( $F_{1, 6} = 1.44$ ,  $p = 0.27$ ).



**Figura 2.4.** Cambio relativo de la magnitud del efecto del pastoreo sobre (a) riqueza de especies, (b) diversidad beta, y (c) cobertura de especies dominantes, en función de la productividad primaria estimada a partir de datos de IVN-I. Los análisis comprenden parcelas apareadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos). Se presentan los estadísticos de la regresión del conjunto total de datos y de la regresión de los datos de cada región por separado.

### 2.3.2 Cambios en la abundancia de las formas de vida

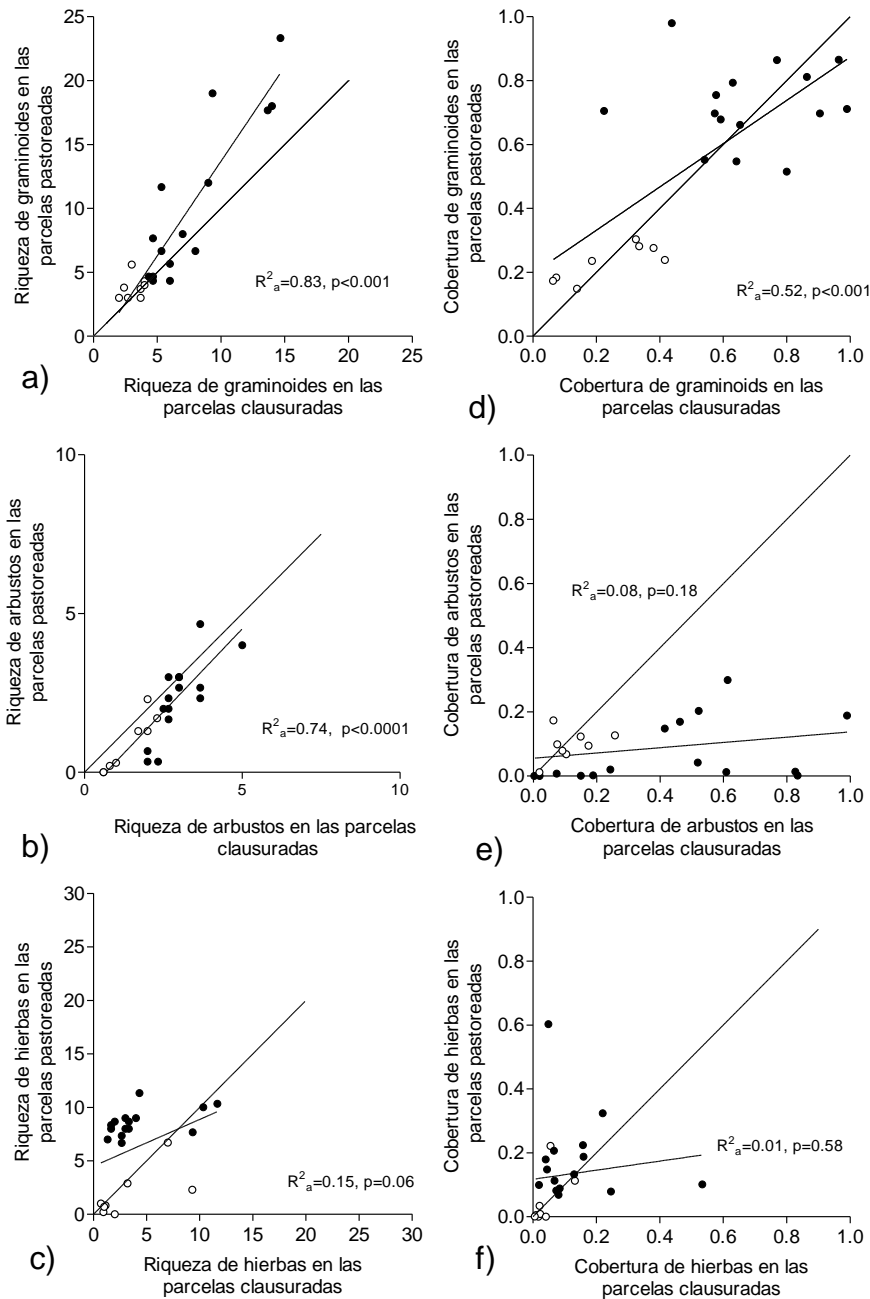
Los gramínoideos fueron la FVV dominante en la totalidad de los sitios abarcados. La riqueza de especies discriminada por FVV mostró una

variabilidad mayor en gramínoles (desde 2 a 23.3 spp por transecta) que en hierbas (0–11.6 spp por transecta) y arbustos (0–5 spp por transecta). La riqueza de gramínoles y arbustos de las parcelas pastoreadas estuvieron correlacionadas positivamente con su riqueza en las parcelas clausuradas (gramínoles:  $F_{1, 21} = 106.7$ ,  $p < 0.0001$ ; arbustos:  $F_{1, 21} = 58.83$ ,  $p < 0.0001$ , Figura 2.5a, b). La riqueza de gramínoles fue mayor en la parcela pastoreada que en la clausurada contigua en 16 de los 23 sitios apareados. La pendiente del modelo de regresión de gramínoles fue mayor a 1 ( $F_{1, 25} = 8.35$ ,  $p = 0.007$ ), implicando que el efecto promotor de riqueza de gramínoles del pastoreo se incrementó hacia las áreas con mayor riqueza de especies (Figura 2.5a). Por el contrario, el pastoreo redujo la riqueza de arbustos en 19 de los 23 sitios apareados. La pendiente del modelo para arbustos no difirió de 1 ( $F_{1, 25} = 0.09$ ,  $p = 0.76$ ), mientras el intercepto fue significativamente menor a 0 ( $F_{1, 26} = 4.30$ ,  $p = 0.05$ ), indicando por lo tanto una reducción proporcional de la riqueza de arbustos con el pastoreo a lo largo del gradiente de riqueza (Figura 2.5b). La regresión entre la riqueza de hierbas de parcelas pastoreadas y clausuradas fue marginalmente no significativa ( $F_{1, 21} = 3.84$   $p = 0.06$ ). La riqueza de hierbas fue mayor en la condición pastoreada en 13 de los 23 casos, y estos aumentos ocurrieron mayormente en los sitios con menor riqueza de los PRP (Figura 2.5c).

La cobertura de gramínoles de las parcelas pastoreadas y clausuradas estuvo correlacionada significativamente ( $F_{1, 21} = 22.83$ ,  $p < 0.001$ ), mientras que las coberturas de hierbas y arbustos no presentaron este patrón (Figura 2.5d-f). La regresión de la cobertura de gramínoles no difirió de la línea 1:1, denotando una ausencia de impacto claro del pastoreo sobre la matriz de la vegetación. De hecho, aproximadamente el mismo número de casos cayó a cada lado de la línea de equidad en ambas subregiones (Fig. 2.5d). La cobertura de arbustos disminuyó en 21 de los 23 casos, mostrando efectos leves o nulos en las áreas de baja productividad, pero en cambio mostrando cambios pronunciados en las áreas más productivas (Figura 2.5e). Si bien la cobertura de hierbas tendió a ser mayor con el pastoreo en 14 de los 23 casos, esas diferencias fueron generalmente muy leves (ver Figura 2.5f).

Los cambios asociados al pastoreo en la riqueza de gramínoles fueron independientes de la IVN-I en el conjunto total de datos, y lo mismo sucedió

para la subregión de los PRP (Tabla 2.2). Sin embargo, el efecto sobre la riqueza de gramínoideas estuvo relacionado positivamente con la IVN-I a través de los sitios de Patagonia. En contraposición, las magnitudes de los efectos del pastoreo sobre la riqueza de arbustos y hierbas estuvieron negativa y positivamente relacionadas a la IVN-I a escala regional, respectivamente (Tabla 2.2). Estas relaciones no fueron significativas analizadas en cada subregión por separado. Los cambios en la cobertura de gramínoideas y hierbas asociados al pastoreo no variaron significativamente con la IVN-I, mientras que los cambios en la cobertura de arbustos estuvieron correlacionados negativamente con la IVN-I en el conjunto total de datos, pero no así en el análisis a nivel de subregión (Tabla 2.2).



**Figura 2.5.** Relación entre la riqueza de especies y cobertura de graminoides (a, d), arbustos (b, e), y hierbas (c, f) registradas en parcelas apareadas de pastoreo y clausura. La línea de equidad indica efecto nulo del pastoreo. Los análisis comprenden parcelas apareadas localizadas en estepas de la Patagonia (PAT, círculos vacíos) y en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata (PRP, círculos sólidos).

**Tabla 2.2.** Estadísticos de la relación entre cambios inducidos por el pastoreo en la riqueza ( $\Delta S$ ) y cobertura ( $\Delta C$ ) de las formas de vida con la productividad primaria estimada a partir de IVN-I. Se indican con números en negrita los modelos de regresión significativos ( $p < 0.05$ ).

Variable	Forma de vida	Conjunto total de datos			PRP		PAT	
		F <sub>1, 21</sub>	P	R <sup>2</sup> <sub>a</sub>	F <sub>1, 13</sub>	P	F <sub>1, 6</sub>	P
ΔS	Graminoides	0.07	0.79	-0.05	0.01	0.90	0.01	0.93
	Hierbas	<b>13.33</b>	<b>0.001</b>	<b>0.32</b>	1.44	0.25	1.62	0.25
	Arbustos	<b>8.37</b>	<b>0.009</b>	<b>0.24</b>	0.60	0.45	2.36	0.17
ΔC	Graminoides	0.074	0.79	-0.03	2.206	0.16	<b>15.39</b>	<b>0.01</b>
	Hierbas	0.05	0.82	-0.05	0.24	0.64	0.23	0.65
	Arbustos	<b>8.84</b>	<b>0.007</b>	<b>0.25</b>	0.11	0.74	0.90	0.38

## 2.4 DISCUSIÓN

Nuestros resultados apoyan en general la hipótesis de que los impactos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación se incrementan conforme aumenta la productividad del hábitat. Se encontró que la magnitud de las diferencias entre clausura y pastoreo en composición y riqueza de especies, diversidad  $\beta$  y cobertura de especies dominantes se incrementaron a lo largo de un gradiente de productividad de un orden de magnitud de variación que abarca desde estepas semiáridas a pastizales sub-húmedos en el sur de Sudamérica (Figuras 2.2, 2.4). Además, se encontró que el signo del efecto de pastoreo sobre la riqueza de especies cambió de negativo a positivo con el aumento en la productividad. Estos patrones son consistentes con las predicciones de modelos conceptuales para los efectos de grandes herbívoros sobre pastizales (Milchunas et al. 1988; Osem et al. 2002). Nuestros resultados en relación a la disimilitud de especies, la riqueza de especies y la respuesta en abundancia de las especies dominantes concuerdan también con los meta-análisis cuantitativos de cambios asociados al pastoreo a lo largo de gradientes de suministro de recursos y productividad primaria (Milchunas & Lauenroth 1993; Proulx & Mazunder 1998; Chase et al. 2000; Hillebrand et al. 2007). Sin



embargo, a diferencia de estos meta-análisis en este estudio se aplicó un protocolo estandarizado de muestreo y se usó el mismo descriptor de la PPNA a través de toda la región. Por consiguiente, las diferencias entre sitios no están confundidas con el efecto de factores como la escala espacial, la medida de la productividad o la variable de respuesta medida en la vegetación. (ver Olff & Ritchie 1998; Stohlgren et al. 1999; Anderson et al. 2007).

#### *2.4.1 Cambios en la composición de especies asociados al pastoreo*

Un gran porcentaje de la variación en disimilitud de especies entre parcelas apareadas de pastoreo y clausura fue explicada por la productividad a escala de toda la región. Se estimó la productividad a partir de datos de IVN-I para la condición pastoreada, por lo que las medidas reflejan diferencias en productividad primaria real, más que la productividad potencial de áreas no pastoreadas. Un patrón similar ha sido reportado en otros análisis regionales (Bakker et al. 2006; Anderson et al. 2007) y globales (Milchunas & Lauenroth 1993; Chase et al. 2000). Estos estudios encontraron un porcentaje extraordinariamente menor de varianza explicada por la productividad o la humedad ambiental ( $R^2 = 0.21-0.39$ ), en comparación al reportado en este trabajo ( $R^2_a = 0.79$ ). Los factores que contribuyen a este resultado podrían ser varios, incluyendo el uso uniforme de índices para la estimación de la PPNA y la disimilitud de especies a través de todo el espectro de sitios, pero también que sean pastizales y estepas climáticamente determinados y con historias evolutivas de pastoreo similares, además del hecho de que han sido pastoreadas desde hace más de cien años.

Los análisis por sub-región mostraron que la productividad influyó positivamente la magnitud del impacto del pastoreo sobre la composición de especies en los PRP. Por el contrario, la relación no fue significativa para las estepas Patagónicas, aunque ambas sub-regiones comprendieran rangos similares de valores de IVN-I (Figura 2.2). Por lo tanto, parece que el rol de la productividad en la modulación de la respuesta de la comunidad al pastoreo es más importante en hábitats altamente productivos. En pastizales sub-húmedos, la herbivoría selectiva suprime la dominancia de plantas de alto porte favoreciendo frecuentemente la colonización de especies ruderales de porte

rastrero (Milchunas et al. 1988; Collins et al. 1998; Bakker et al. 2006). Esto puede conducir a importantes cambios a nivel de especies dominantes y de toda la comunidad como los reportados en este trabajo para los PRP (Figura 2.4c; ver Rusch & Oesterheld 1997; Chaneton et al. 2002; Altesor et al. 2005).

Los sistemas de baja productividad, por otro lado, frecuentemente están dominados por plantas altamente resistentes al pastoreo, como son los pastos duros y arbustos espinosos (Milchunas et al. 1988; Milchunas & Lauenroth 1993). Esta idea es consistente con el leve cambio en términos de especies dominantes observado en las parcelas apareadas de Patagonia (Figuras 2.3c, 2.4c). En sistemas improductivos, además, el bajo suministro de recursos y el reducido pool de especies pueden limitar las tasas de colonización y por ende también los cambios composicionales en respuesta al pastoreo (Leibold 1996; Proulx & Mazunder 1998; Oesterheld & Semmartin 2011).

#### *2.4.2 Inversión del impacto del pastoreo en la riqueza de especies con la productividad del hábitat*

La segunda predicción establecía que la diferencia en riqueza entre las parcelas pastoreadas y clausuradas contiguas iba a cambiar de signo a lo largo del gradiente de productividad. Los resultados presentados claramente apoyan este patrón. La riqueza promedio se incrementó con el pastoreo en los pastizales productivos del Río de la Plata pero se redujo o no fue afectada por el pastoreo en las estepas Patagónicas (Figura 2.4a). En otros estudios que investigaron los efectos del pastoreo sobre la diversidad de especies a escala de paisaje o región fueron hallados resultados cualitativamente similares (Osem et al. 2002; Frank 2005; Bakker et al. 2006). El incremento en la riqueza de especies en los pastizales productivos estuvo asociado con una drástica reducción en la cobertura de especies dominantes y el incremento en la colonización de hierbas y pastos postrados (Figura 2.5c; ver Facelli et al. 1989; Chaneton et al. 2002; Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005). Estos resultados para los PRP concuerdan con los modelos de coexistencia mediada por herbívoros en sistemas con elevada competencia (Huston 1979; Leibold 1996; Collins et al. 1998; Bakker et al. 2006). A medida que la productividad se incrementa, aumenta la importancia de la competencia por luz como determinante de estructura de la vegetación, así como la susceptibilidad al

pastoreo de las comunidades vegetales de alta productividad (Milchunas et al. 1988; Osem et al. 2002; Frank 2005).

A la inversa, el impacto levemente negativo del pastoreo sobre la riqueza en Patagonia involucró una escasa pérdida de especies de pastos palatables y de hierbas efímeras (Perelman et al. 1997; Cesa & Paruelo 2011). La baja producción primaria de las estepas Patagónicas (Tabla 2.1) determina que la biomasa aérea permanece por debajo de los  $\sim 300 \text{ g m}^{-2}$ , un umbral propuesto por Huisman & Olf (1998) por encima del cual la limitación por luz reduciría el establecimiento de varias especies de plantas. Osem et al. (2002) postularon que las especies dominantes en sistemas improductivos están bien adaptadas para competir por recursos edáficos, y por eso asignan más carbono a los órganos subterráneos haciéndolas menos vulnerables al pastoreo (ver también Coughenour 1985; Leibold 1996). En este tipo de sistemas, el pastoreo reduciría la diversidad a través de la remoción de especies subordinadas y raras (Milchunas et al. 1988). Por otra parte, las severas restricciones de recursos impedirían el rebrote después de la herbivoría, incrementando por lo tanto el riesgo de pérdida de especies bajo pastoreo sostenido (Proulx & Mazumder 1998; Frank 2005).

Curiosamente, en Patagonia el pastoreo redujo la riqueza de especies en los sitios menos productivos pero tuvo escaso efecto en los sitios más productivos (ver Figuras. 2.3a, 2.4a). Este patrón podría explicar la pendiente marginalmente negativa de la relación entre disimilitud de especies y productividad encontrada en Patagonia (Figura 2.2). En esta sub-región, el reemplazo en composición de especies estaría asociado por cambios en la riqueza de especies, mientras que los cambios composicionales en PRP involucrarían cambios sustanciales en la abundancia tanto de especies dominantes como subordinadas (por ejemplo. Chaneton et al. 2002). El leve efecto del pastoreo sobre la composición de especies en los sitios de productividad intermedia (sitios más productivos de Patagonia) correspondió con una zona del gradiente donde tanto la riqueza como la composición cambiaron levemente.

Los patrones de respuesta encontrados en términos de riqueza total de especies no son explicados ni por la respuesta en la riqueza de gramínoideas ni por la de arbustos. La riqueza de arbustos se redujo con el pastoreo a través

de todo el gradiente de productividad, mientras que la riqueza de graminoides no mostró una tendencia con la productividad, si bien su número aumentó en los sitios más productivos de los PRP (Tabla 2.2, Figura 2.5). Parecería que ocurriera una dinámica compensatoria entre especies con hábitos contrastantes que evitan diferencias en la riqueza de graminoides entre pastoreo y clausura (Chaneton et al. 2002; Díaz et al. 2007).

#### *2.4.3 La diversidad $\beta$ se redujo con el pastoreo a lo largo del gradiente de productividad*

Encontré que el pastoreo redujo consistentemente la heterogeneidad espacial (diversidad  $\beta$ ) de las comunidades de plantas tanto en las estepas semiáridas de la Patagonia como en los pastizales sub-húmedos del Río de la Plata. Este componente de la diversidad a nivel de comunidad (Whittaker 1972; Anderson et al. 2011) ha sido poco o nada considerado por los modelos y meta-análisis sobre las relaciones del pastoreo y la productividad. Por lo tanto, no tenía expectativas previas de cómo la PPNA podría influenciar el efecto del pastoreo sobre la diversidad  $\beta$ . Los resultados mostraron una ausencia de efecto promedio significativo del pastoreo sobre la diversidad  $\beta$  hacia los sitios menos productivos, pero una disminución de la heterogeneidad espacial en las áreas pastoreadas en los pastizales más productivos (Figuras 2.3b, 2.4b). No obstante, los análisis indicaron que este patrón estuvo determinado mayormente por diferencias de escala gruesa entre las sub-regiones estudiadas.

Una posibilidad podría ser que los efectos del pastoreo sobre la diversidad  $\beta$  reflejen una diferencia fundamental entre subregiones en cuanto a las escalas relativas del patrón de pastoreo y el grano de la heterogeneidad de hábitat subyacente (Sala 1988; Adler et al. 2001). Si el patrón espacial de pastoreo es más grueso que la variación ambiental de pequeña escala existente, entonces el pastoreo podría actuar homogeneizando la composición de especies (por ejemplo, Adler & Lauenroth 2000; Dorrough et al. 2007). Estudios previos en la Pampa Inundable (PRP) sugirieron que el pastoreo reduce la variación florística espacial a través de la supresión de la dominancia de pastos cespitosos altos distribuidos en parches, y a través del incremento de

la frecuencia de hierbas invasivas y pastos resistentes al pastoreo (Chaneton & Facelli 1991; Chaneton et al. 2002; see also Olff & Ritchie 1998). Parecería que estos efectos enmascaran las diferencias microtopográficas y edáficas intra-sitio (Chaneton et al. 2005). En sistemas manejados, la escala del pastoreo está influenciada por la presión de pastoreo, el tamaño de los potreros, y el tamaño corporal de los herbívoros, todas características dependientes de la capacidad de carga del ecosistema (Oesterheld et al. 1999). Los potreros de los PRP se solapan con los patrones topográficos y edáficos a escala de paisaje (Perelman et al. 2001), y son mucho menores que las unidades de manejo típicas de las estepas Patagónicas. Además, los potreros de los PRP son pastoreados en forma relativamente uniforme por vacunos durante todo el año. Por el contrario, los potreros grandes de Patagonia contienen una considerable heterogeneidad asociada con la topografía y la localización de las fuentes de agua. Esto genera una presión de pastoreo variable espacialmente reforzada por los movimientos de los animales (principalmente ovinos) entre las estaciones de invierno y verano (Paruelo et al. 2007).

Solamente un estudio previo ha reportado cómo afecta el pastoreo a la diversidad  $\beta$  a lo largo de gradientes de productividad. Frank (2005) examinó el efecto de los herbívoros nativos sobre la diversidad  $\beta$  a lo largo de un gradiente de PPNA de  $500 \text{ g m}^{-2}$  en el parque nacional de Yellowstone (USA). En este estudio, el pastoreo ejerció un efecto no lineal sobre la diversidad  $\beta$ , al disminuir la heterogeneidad espacial tanto en los sitios extremos de baja y alta productividad, pero aumentándola en sitios intermedios (Frank 2005). Llamativamente, este patrón se correlacionó con el impacto del pastoreo sobre la riqueza de especies local. Así, considerados en conjunto, nuestros datos para pastizales y estepas de Sud América y los datos de Frank (2005) de los pastizales de Yellowstone indican que un entendimiento cabal de la influencia de la productividad del hábitat en la respuesta de la vegetación al pastoreo debería hacer foco en el reemplazo espacial de especies entre y dentro de las comunidades. Más aún, se destaca la necesidad de futuros estudios para determinar cómo los herbívoros afectan la diversidad  $\beta$  a lo largo de gradientes de productividad.

#### *2.4.4 Respuestas idiosincráticas de las formas de vida al pastoreo*

Me propuse examinar si las diferentes formas de vida exhiben respuestas consistentes al pastoreo a través de gradientes regionales de productividad. Los patrones de abundancia de formas de vida podrían ayudar a comprender los cambios provocados por el pastoreo más allá de las respuestas individuales de las especies (Milchunas & Lauenroth 1993; Noy-Meir et al. 1989; Díaz et al. 2007). Sin embargo, encontré escasa evidencia de la ocurrencia de cambios predecibles asociados al pastoreo en la cobertura de grandes formas de vida en un conjunto de sitios de productividad variable (Tabla 2.2; Figura 2.5).

El incremento del efecto promotor de la exclusión de ganado de la cobertura de arbustos a lo largo del gradiente completo de productividad fue la única tendencia clara observada. Sorpresivamente, el pastoreo redujo la cobertura de arbustos en la mayoría de los sitios, y este efecto fue más pronunciado en los pastizales sub-húmedos que en las estepas semiáridas (ver Fig. 2.5d). Los arbustos dieron cuenta de más del 20% de la cobertura vegetal en la mitad de las áreas clausuradas incluidas en nuestro estudio. Este resultado contrasta con la visión generalizada de que el pastoreo promueve la lignificación en pastizales áridos y méxicos alrededor del mundo (McPherson et al. 1988; Milchunas & Lauenroth 1993; Van Auken 2000; Roques et al. 2001; Briggs et al. 2005). Los mecanismos responsables de la disminución de la cobertura de arbustos con el pastoreo permanecen escasamente explorados. Aunque, al menos para la subregión de los PRP, éstos podrían involucrar la reducción en la infiltración de agua asociada a la compactación del suelo y el daño físico directo del pisoteo a los renuevos de los arbustos.

Por otro lado, hierbas y gramínoideas mostraron respuestas al pastoreo mayormente idiosincráticas a través de los sitios de pastizales y estepas estudiados (Figuras 2.5b, f). Se observaron incrementos y reducciones similares de la cobertura de gramínoideas en sitios de productividad variable. Probablemente, esto es reflejo de la heterogeneidad funcional contenida dentro del grupo de gramínoideas, que podría estar incluyendo tanto especies susceptibles como resistentes al pastoreo, inclusive dentro de una misma comunidad (Sala 1988; Chaneton et al. 2002; Anderson et al. 2007; Díaz et al. 2007). La falta de consistencia en la respuesta de la cobertura de hierbas fue algo inesperado, al menos en los sitios de los PRP (ver Perelman et al. 2001;

Chaneton et al. 2002). Aunque las hierbas tendieron a incrementarse en las áreas pastoreadas, estuvieron lejos de mostrar un patrón significativo tanto a escala regional como subregional (ver Figura 2.5f, Tabla 2.2). Muchas de las especies de hierbas en estos sistemas son de vida corta y se comportan como colonizadoras oportunistas, y por lo tanto su respuesta al pastoreo podría ser fuertemente dependiente de factores locales (como por ejemplo el manejo) y la estocasticidad ambiental.

### CAPÍTULO 3.

EL PISOTEO, LA SELECTIVIDAD Y LA DEPOSICIÓN DE ORINA TAMBIÉN  
CONTRIBUYEN A COMPRENDER LOS EFECTOS DEL PASTOREO



### 3.1 INTRODUCCIÓN

El efecto del pastoreo por grandes herbívoros involucra los efectos individuales y/o combinados de distintos componentes que ocurren simultáneamente; defoliación, pisoteo, deposición de heces y orina (Mikola et al. 2009). La defoliación, i.e. remoción de tejido foliar, ha sido el componente más exhaustivamente estudiado y muchas veces considerado el más relevante. Este provoca cambios a varios niveles de organización, tanto a nivel aéreo como por debajo del suelo en sistemas de pastizales (Olf et al. 1999). Sin embargo, experimentos de simulación de los otros componentes han demostrado también importantes efectos desde el nivel de planta individual hasta el nivel ecosistémico (Steinauer & Collins 1995; Striker et al. 2011). El análisis de los efectos aislados de los componentes ha permitido ahondar en la comprensión de los mecanismos responsables de las respuestas al pastoreo. A través de estas aproximaciones, se han observado desde efectos convergentes hasta efectos opuestos de los distintos componentes. Por ejemplo, por un lado la defoliación y el pisoteo promueven especies de hábito prostrado y roseta, mientras que la fertilización con nutrientes favorece a especies competidoras por luz de alto porte (Tilman 1993; Striker et al. 2011).

La intensidad del pastoreo, entendida como la proporción de la PPNA consumida por los herbívoros, así como de los restantes componentes, es muy variable a distintas escalas espaciales. A escala de potrero, la variabilidad es altamente dependiente de la densidad y del tipo de herbívoros. Dentro de una misma unidad de manejo, la defoliación a bajas densidades frecuentemente es parcheado, coexistiendo en un mismo potrero áreas visitadas en forma reiterada, donde los animales remueven el forraje en áreas previamente defoliadas, y áreas menos visitadas donde se acumula forraje senescente (Mc Naughton 1984). Por el contrario a altas densidades, la defoliación tiende a ser más uniforme y a homogeneizar fisonómicamente la vegetación. A escala de potrero es usual que haya zonas donde se concentra particularmente la deposición de heces y orina y el pisoteo, como sucede en dormideros y senderos (Kohler et al. 2004; Seifan et al. 2012).

A escala de stand (área de vegetación físómicamente homogénea) también ocurre una marcada variabilidad espacial de los efectos del pastoreo. Se ha observado que la deposición de orina afecta una pequeña proporción del área de un sitio de pastoreo (Augustine & Frank 2001), inclusive la intensidad de la defoliación a la que son sometidas las plantas puede ser sumamente variable entre las especies presentes en el dosel. Es decir, la selectividad en el consumo de una especie, definida como la relación de la frecuencia con que son consumidas con respecto a la frecuencia en la que aparecen en la oferta suele ser variable entre las especies. Esta selectividad se origina de la expresión en forma diferencial de mecanismos de evasión entre las especies, que actúan reduciendo su palatabilidad y/o accesibilidad (Briske 1991; Augustine & McNaughton 1998). La selectividad de los herbívoros ha sido identificada como el principal factor responsable del reemplazo de especies y del cambio en composición en estudios de campo de largo plazo en pastizales de Norteamérica, Sudamérica y África (O'Connor 1991; Brown & Stuth 1993; Moretto & Distel 1999).

Los pastizales que cubren el territorio de Uruguay están comprendidos en la zona fitogeográfica de los campos del Río de la Plata (Soriano 1992). Estos pastizales presentan una marcada heterogeneidad en términos de tipos de comunidades y comprenden un conjunto diverso de especies vegetales y tipos funcionales de planta (Soriano 1992; Lezama et al. 2011). La estructura a escala de stand consiste básicamente en una matriz de gramíneas perennes, de crecimiento fundamentalmente estival, y un grupo secundario de especies intersticiales que incluyen gramíneas anuales y hierbas. Frecuentemente se agrega a esta estructura un estrato de mayor altura de subarbustos y gramíneas de alto porte (Lezama et al. 2011). El espectro de apetecibilidad de las especies es amplio, abarcando desde pastos y leguminosas de alta calidad nutritiva hasta subarbustos espinosos o tóxicos y pastos extremadamente duros (Rosengurtt 1979). Altesor et al. (1998) observaron que la ocupación continua de potreros por parte de ganado durante 50 años produjo importantes cambios a nivel de la composición de la comunidad, identificando especies de comportamiento claramente creciente y otras de comportamiento decreciente. Si bien a grandes rasgos las especies decrecientes comprenden pastos palatables y las crecientes pastos y dicotiledóneas no palatables, algunas de

las especies escapan a esta tipificación como es el caso de *Paspalum dilatatum*, un pasto de alta palatabilidad y que pasó de ser raro a común en el lapso de 50 años. En definitiva, aún falta dilucidar los mecanismos atrás de los cambios de largo plazo reportados para los pastizales de Uruguay.

Las consecuencias del pastoreo en los pastizales del Río de la Plata están ampliamente documentadas, proviniendo la información mayormente de comparaciones clausura-pastoreo (Sala et al. 1986; Chaneton & Facelli 1991; Altesor et al. 2006; Lezama et al. 2013). Se han reportado patrones claros a nivel de comunidades, habiéndose detectado cambios en la composición de especies, riqueza, diversidad, estructura del dosel y atributos morfológicos de las plantas (Rodríguez et al. 2003). El efecto descrito sobre la riqueza de especies es un aumento de la misma, explicado fundamentalmente por el aumento en el número de gramíneas postradas y hierbas de pequeño porte (Rodríguez et al. 2003). A nivel ecosistémico, atributos como la productividad primaria neta (PPN), carbono orgánico del suelo (COS), materia orgánica del suelo (MOS), composición de tipos funcionales de planta (TFP), también se han visto modificados (Sala 1988; Altesor et al. 2006). Sin embargo, es preciso afirmar también que varios de los atributos no presentan respuestas consistentes al pastoreo. Tal es el caso de la fenología de la vegetación. Por un lado, en un estudio de seguimiento temporal en el noreste del país se detectó un aumento en la abundancia de especies de gramíneas con metabolismo fotosintético C3 bajo clausura al pastoreo (Rodríguez et al. 2003). En cambio, otro estudio que abarcó una serie de pares clausura-pastoreo ubicados en el Departamento de San José, no detectó una diferencia significativa en la abundancia de las gramíneas C3 entre tratamientos (Altesor et al. 2006). Otro ejemplo es la respuesta individual de muchas especies de gramíneas frecuentes en los pastizales. Cayssials (2010) encontró que de una lista de 41 especies solamente el 41.5 % mostró respuestas consistentes a la exclusión al pastoreo. Los patrones de respuesta de las especies o los tipos funcionales de planta así como los cambios en la estructura del pastizal se han interpretado fundamentalmente sobre la base del efecto de la defoliación (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005), siendo escasas las menciones existentes a los otros componentes del pastoreo en este contexto (ver sin embargo Altesor et al. 2006).

Si bien a nivel mundial el pastoreo ha sido analizado ampliamente en experimentos con animales, evaluando por ende la acción combinada de los distintos componentes, así como también se ha analizado cada componente en forma aislada en experimentos manipulativos de simulación, existen escasos antecedentes de estudios desglosando los componentes del pastoreo (Kohler et al. 2004; Mikola et al. 2009; Sorensen et al. 2009). El objetivo de este trabajo fue analizar a través de un experimento factorial los efectos de la intensidad de defoliación, la selectividad en la remoción, la fertilización con nitrógeno y el pisoteo en la estructura y funcionamiento de un pastizal natural a escala de parche. El trabajo experimental se planteó de manera de describir la respuesta del ecosistema a los componentes aislados del pastoreo y a su combinación, y por consiguiente permitirá determinar si los componentes interactúan en su efecto sobre la estructura de la comunidad vegetal, una cuestión escasamente analizada en la literatura en sistemas tan diversos como los pastizales templados del Río de la Plata. Más aun, aportará información sobre los efectos de la selectividad de la defoliación a nivel de la totalidad de la comunidad, de los cuales no existen antecedentes (en condiciones de invernáculo, ver Anderson & Briske, 1995).

A través de este estudio evalué distintas hipótesis acerca de las relaciones entre diversidad, abundancia de tipos funcionales de planta, régimen de perturbación y funcionamiento ecosistémico. Las hipótesis que evalué fueron las siguientes:

- 1) Debido a la estrecha relación entre productividad y riqueza (Tilman 1993), los componentes del pastoreo que presenten efectos sobre la productividad producirán en última instancia efectos sobre la diversidad de especies. Los tratamientos que provoquen un aumento en la PPNA traerán aparejados efectos sobre la diversidad al ocurrir un desplazamiento de las especies menos productivas por especies de alto porte competitivamente superiores (Tilman 1993). Particularmente, la predicción que se pone a prueba es que la diversidad disminuirá en aquellos parches donde ocurra un aumento en la productividad asociada a la fertilización con N.
- 2) El pastoreo genera claros en el pastizal que permiten la colonización de nuevas especies, provocando así un aumento en la diversidad. Se predice que los tratamientos con pisoteo y alta remoción de biomasa generan

perturbaciones y aperturas en el canopy, actuando solos o en combinación, provocando de esta manera un aumento en la diversidad (Crawley 1997).

3) La defoliación selectiva modificará las habilidades competitivas de las especies y el balance neto de las interacciones, promoviendo la abundancia de las especies rechazadas por el ganado y el decremento de especies apetecidas. A partir de los antecedentes reportados en el Uruguay para el elenco de especies presentes en el sitio de estudio se predice el aumento de las especies (crecientes en pastoreo) *Eryngium horridum* y *Baccharis trimera* en los tratamientos con remoción selectiva y la disminución de *Aristida uruguayensis*. A su vez, para la especie *Paspalum dilatatum* reportada como creciente y simultáneamente palatable no se tiene una predicción específica.

4) La fertilización con Nitrógeno y la alta intensidad de remoción de biomasa ejercen efectos antagónicos sobre la estructura del pastizal. Por un lado, la incorporación de nitrógeno mediante la deposición de orina aumenta la productividad del pastizal, convirtiéndose consecuentemente a la luz en un recurso limitante, lo que favorece un aumento de las especies y los TFP de alto porte (competidoras por luz superiores). A la inversa, la alta remoción de biomasa promoverá la frecuencia de especies y TFP con mecanismos de evasión a través del escape al pastoreo (hierbas de bajo porte y gramíneas postradas). Las predicciones asociadas a esta hipótesis son:

- La fertilización con N favorecerá a especies y TFP reportados como decrecientes bajo pastoreo y provocará una reducción en la riqueza de especies a través del desplazamiento competitivo.
- La alta intensidad de remoción de biomasa favorecerá a especies y TFP de bajo porte (crecientes bajo pastoreo) y aumentará la diversidad mediante el relajamiento de la exclusión competitiva.

## 3.2 MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el establecimiento “El Relincho”, ubicado en el Departamento de San José, región centro-sur de Uruguay (31°54’S, 58°15’O). El promedio anual de lluvia es de 1099 mm, mientras que el promedio anual de temperatura es de 17.4 °C (Dirección Nacional de

Meteorología). El establecimiento abarca aproximadamente 400 hectáreas destinadas a la ganadería extensiva. Si bien el predio tiene una historia de actividades agrícolas, hace 25 años que presenta pastoreo de ovinos y vacunos ininterrumpido sobre pastizales naturales. En este mismo establecimiento se han realizado varios trabajos de investigación en ecología de pastizales (ver Altesor et al. 2005, Altesor et al. 2006, Piñeiro et al. 2009). El experimento se llevó a cabo en un área de 5000 m<sup>2</sup> clausurada al pastoreo en 2006 y ubicada en un área alta plana, sobre un suelo de tipo Vertisol rúptico (Altamirano et al. 1976). El potrero en el cual está ubicada la clausura abarca aproximadamente 100 hectáreas y durante el transcurso del experimento presentó una carga ganadera promedio de 0.4 UG/ha.

### 3.2.2 Diseño experimental

El experimento consistió en la aplicación de 4 factores que simulan los distintos componentes del “síndrome pastoreo”: a. pisoteo, b. fertilización (deposición de orina), c. intensidad de remoción de biomasa y d. selectividad de la remoción. Los factores experimentales presentaron dos niveles cada uno: intensidad de remoción moderada e intensa (Intensidad); remoción no selectiva y selectiva (Selectividad); pisoteo nulo y con pisoteo (Pisoteo); con y sin fertilización (Fertilización con nitrógeno). De la combinación de los 4 factores resultó la aplicación de 16 tratamientos (ver Tabla 3.1).

					<b>INTENSIDAD</b>			
					I+		I-	
					<b>SELECTIVIDAD</b>			
					S+	S-	S+	S-
<b>PISOTEO</b>	P+	<b>NITRÓGENO</b>	N	N	I+S+P+N+	I+S-P+N+	I-S+P+N+	I-S-P+N+
			+	+				
	N		-	I+S+P+N-	I+S-P+N-	I-S+P+N-	I-S-P+N-	
	-		-					
P-	N	N	I+S+P-N+	I+S-P-N+	I-S+P-N+	I-S-P-N+		
	+	-						
-	N	-	I+S+P-N-	I+S-P-N-	I-S+P-N-	I-S-P-N-		
	-	-						

Tabla 3.1. Representación de los dieciseis tratamientos del experimento factorial de simulación de los componentes del pastoreo.

En el área cercada se demarcó una grilla de parcelas de 2.56 m<sup>2</sup> (1.6 x 1.6 m) con un arreglo espacial de 4 x 28 parcelas y corredores de 0.4 m. Del total de 112 parcelas presentes en la grilla se seleccionarán 68 en base a su homogeneidad estructural y florística. En este conjunto de parcelas se asignaron en forma aleatoria los 16 tratamientos experimentales (número de repeticiones=4 para cada tratamiento) y 4 parcelas de referencia sin intervención. Paralelamente, se establecieron 4 parcelas en el área pastoreada contigua a efectos de contar con una situación de referencia de pastoreo sin control.

La remoción de biomasa se llevó a cabo en forma estacional, sobre la base de una grilla de 64 celdas de 20x20cm. El corte se efectuó en forma secuencial hasta alcanzar el peso fresco de 300 gramos en los tratamientos de remoción intensiva y 150 gramos en los tratamientos de remoción moderada. La secuencia de celdas defoliadas siguió un orden aleatorio determinado en cada estación de corte mediante un nuevo sorteo. La biomasa removida fue secada 48 hs a 50°C, para estimar la materia seca removida. En el transcurso de un año se removieron en promedio a 210.9 g/m<sup>2</sup> y 105.4 g/m<sup>2</sup> de materia seca en los tratamientos intensivos y moderados respectivamente. Estos valores representan aproximadamente el 35% y 17.5 % de la PPNA anual estimada en un área próxima (Altesor et al. 2005). La remoción no selectiva consistió en el corte de todo el material vegetal por encima de los 2 - 3 cm. en cada celda, mientras que en el modo selectivo permanecieron sin remover las especies catalogadas como no apetecidas en la bibliografía (*Baccharis trimera*, *Baccharis coridifolia*, *Eryngium horridum*, *Stipa charruana*, *Sporobolus indicus* y *Schizachyrium microstachyum*) (Rosengurtt 1979).

Los tratamientos de pisoteo y fertilización se aplicaron en forma homogénea sobre toda la superficie de la parcela. La metodología del pisoteo siguió el procedimiento descrito por Striker et al. (2006) y consistió en la aplicación de una pezuña artificial de plomo con una superficie de aproximadamente 82 cm<sup>2</sup> y un peso de aproximadamente 22.5 kg. Las aplicaciones de pisoteo se realizaron a intervalos de 2- 3 meses, totalizando 12 al final del experimento. La fertilización se efectuó mediante una regadera, aplicando en cada parcela una solución de 200g de urea en 10 litros de agua

(36 g N/m<sup>2</sup>). Las fertilizaciones se realizaron en el mes de junio de tres años consecutivos (2007-2009).

### 3.2.3 Obtención de datos

Se registró la composición de especies al inicio del experimento, registrando las condiciones iniciales (diciembre del 2006), y al cabo de tres años de aplicación de los tratamientos (diciembre del 2009). El muestreo de vegetación se realizó en cuadrados permanentes de 80x80cm ubicados en el centro de cada parcela, de forma de dejar una franja *buffer* de 40 cm. de ancho alrededor de cada cuadrado. Se obtuvieron datos de frecuencia de las especies empleando la técnica de intercepción de canopeo (Greig–Smith 1983). Dentro del cuadrado se registraron los contactos de las especies con una aguja vertical en 4 hileras de 13 puntos distribuidos en forma sistemática (totalizando 52 posiciones).

Mediante un radiómetro de mano (modelo Skye) se registró la radiación incidente y reflejada por el dosel en 4 bandas de longitud de onda: 530, 570, 900 y 990 nm. Las mediciones con Skye fueron hechas sombreando las parcelas para disminuir el efecto de la reflectancia bidireccional al trabajar con luz difusa y posicionando el radiómetro a una altura aproximada del suelo de 1.50 m para cubrir una superficie circular de 0.70 m de diámetro en el centro de cada parcela. Estas mediciones se efectuaron reiteradas veces a lo largo de la duración del experimento.

Al final del período experimental se tomaron en cada parcela muestras compuestas, mezclas de tres sub-muestras, de los primeros 5 cm de suelo con un barreno de 2cm de diámetro. Las muestras de suelo se sometieron a de análisis nitrógeno y densidad aparente. Las concentraciones de nitrógeno mineral (amonio y nitratos) fueron estimadas por reflectometría a partir de kits de ensayo de la marca Reflectoquant® System y reflectómetro RQflex10. El contenido de nitrógeno total, por su parte, se determinó mediante el método Kjeldahl.

### 3.2.4 Análisis de datos

A partir de los datos florísticos se calcularon la riqueza ( $S$ = número de especies por parcela), Índice de Shannon–Weiner ( $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , donde  $p_i$



corresponde a la frecuencia relativa de la especie  $i$ ) (Greig-Smith 1983) y equitatividad ( $E = H'/\ln(S)$ ), como medidas de la variabilidad inter-parcela para cada tratamiento. Se utilizó la distancia de Bray-Curtis, como medida de diversidad Beta, para evaluar la disimilitud en composición de especies entre parcelas de un mismo tratamiento (McCune & Mefford 1999). Los valores de este índice varían entre 1 (composición de especies idéntica) a 0 (ninguna especie compartida) (McCune & Mefford 1999). A efectos de analizar si los cambios en la riqueza están relacionados con procesos de colonización y/o extinción de especies, se calculó la ganancia y pérdida de especies por parcela comparando la composición del año 2006 contra la composición del 2009.

El funcionamiento del pastizal fue evaluado mediante dos índices espectrales calculados a partir de las reflectancias cuantificadas como: (reflejado/incidente) con el radiómetro a campo. Se calculó el Índice de Vegetación Normalizado (IVN), un índice calculado a partir de la reflectancia en las bandas del rojo (R) y del infrarrojo cercano (IRC) del espectro electromagnético:

$$IVN = \frac{IRC - R}{IRC + R}$$

Este índice es un estimador de la radiación interceptada por los tejidos verdes (DiBella et al. 2004) y por lo tanto está estrechamente ligado a la productividad primaria del ecosistema (Monteith 1980). Además se calculó el Índice de Reflectancia Fotoquímica (IRF), un estimador de la eficiencia en el uso de la luz por parte de las plantas, a partir de la siguiente ecuación:  $(R_{530} - R_{570}) / (R_{530} + R_{570})$  (Peñuelas et al. 1995).

Los efectos de los tratamientos sobre riqueza, diversidad, equitatividad, frecuencia de las especies dominantes y los tipos funcionales de planta y los índices espectrales se analizaron mediante Análisis de Varianza de cuatro vías para medidas repetidas, con efectos principales e interacciones de segundo orden. Cuando se encontraron efectos significativos de los tratamientos se realizaron Test de  $t$  para muestras apareadas con los factores implicados.

Para explorar los efectos generales de los tratamientos sobre la comunidad de pastizal se analizó la matriz de parcelas por especies con los datos de frecuencia al inicio y al fin del experimento (2006 y 2009) a través de

análisis de componentes principales. Se incluyeron en este análisis 26 de 73 especies registradas y la totalidad de las parcelas con tratamientos de simulación (68). Los efectos de los tratamientos sobre los ejes principales de variación detectados fueron analizados mediante Análisis de Varianza de cuatro vías para medidas repetidas. En todos los casos se testeó la homogeneidad de varianzas a través del test de Levene y cuando fue necesario se utilizaron distintas transformaciones según la variable de respuesta (hubo casos en que no se logró la homogeneidad).

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Efectividad de los tratamientos

Al cabo de tres años los tratamientos experimentales provocaron efectos significativos sobre algunos atributos del suelo (ver Tabla 1 en Apéndice 2). La densidad aparente de los primeros 5 cm de suelo aumentó en promedio aproximadamente un 9,2% con el pisoteo (Figura 3.1a). El suelo de las parcelas fertilizadas con urea presentó en promedio una concentración de N mineral un 93.4% superior al de las no fertilizadas. Por el contrario, la fracción de N orgánico no mostró diferencias entre parcelas con y sin fertilización (Figura 3.1b).

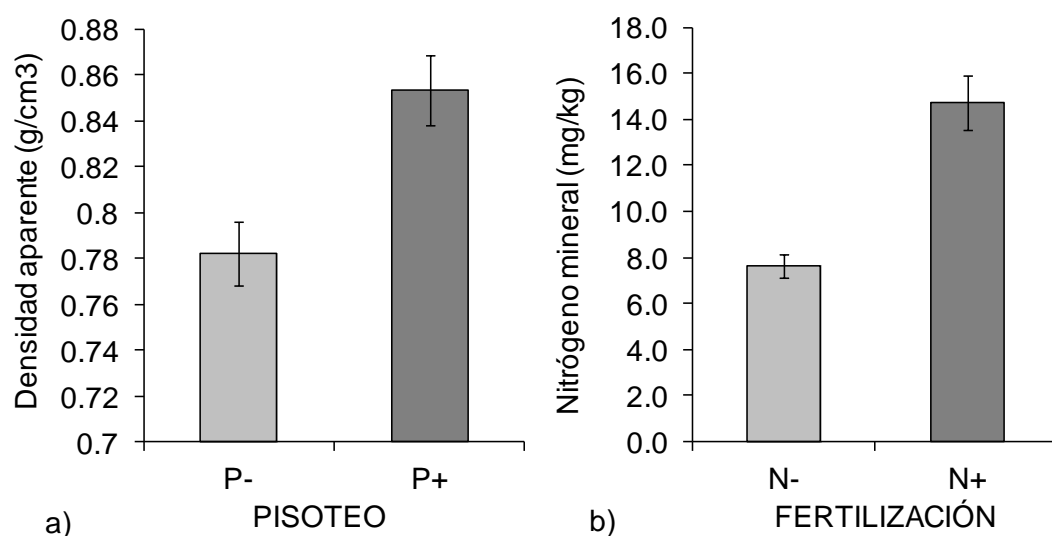


Figura 3.1. a) Densidad aparente y b) contenido de Nitrógeno mineral (NO<sub>3</sub> + NH<sub>4</sub>) en respuesta a la simulación de los componentes de pastoreo (Promedio ± Error Estándar). Se presenta solamente la variación relacionada a los factores que presentaron efectos significativos sobre las variables de respuesta.

Al final del período experimental la superficie defoliada por parcela, expresada como número de celdas defoliadas, además de estar determinada por la intensidad de remoción, estuvo afectada por la interacción de los factores de selectividad y fertilización con Nitrógeno (Figura 3.2a y b). En la última fecha de corte la superficie defoliada de las parcelas con remoción intensa fue en promedio un 170% mayor que las parcelas moderadamente defoliadas (Figura 3.2a). La superficie defoliada de las parcelas con remoción selectiva fue un 108% mayor a la de las parcelas con remoción no selectiva en ausencia de fertilización y un 34% mayor en las parcelas con fertilización nitrogenada (Figura 3.2b) Este resultado permite inferir que la fertilización aumentó la capacidad de compensación de las especies palatables a las pérdidas por defoliación.

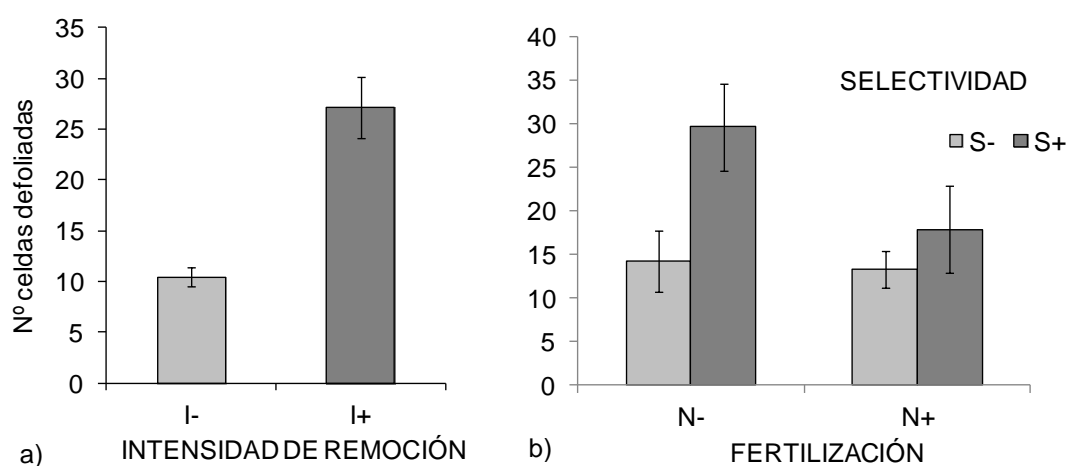


Figura 3.2. N° de celdas defoliadas en la última fecha de corte en respuesta a la simulación de los componentes de pastoreo (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presenta solamente la variación relacionada a los factores que presentaron efectos significativos a) Intensidad de Remoción, b) Interacción Fertilización - Selectividad.

### 3.3.2 Riqueza, diversidad y heterogeneidad

En los muestreos llevados a cabo en los años 2006 y 2009 se registraron 61 y 72 especies respectivamente, acumulándose entre ambos muestreos un total de 73 especies (ver Tabla 2 en Apéndice 2). Del conjunto total de especies, 5 son calificadas como especies anuales y 68 como

especies perennes. En el año 2009 no se registró la gramínea perenne *S. platensis* (registrada en el 2006) y en cambio se registraron 12 especies nuevas, mayoritariamente hierbas perennes.

La fertilización con Nitrógeno redujo la riqueza de especies a nivel de parcela, registrándose cambios significativos en el transcurso del experimento en los tratamientos con y sin adición de N (ver Tabla 3 en Apéndice 2) (Figura 3.3a). Por un lado las parcelas fertilizadas presentaron una disminución del 8.9 %, mientras que por otro lado las parcelas sin fertilizar mostraron un aumento del 13.4 % de su riqueza. Los cambios en la riqueza de especies asociados a la fertilización se explican por el aumento del 101% en la tasa de extinción de especies, en tanto que no hubo cambios significativos en la tasa de colonización. La fertilización con N presentó efecto además sobre la diversidad de especies medida como índice de Shannon pero no sobre la Equitatividad. Los factores tiempo, intensidad de defoliación, pisoteo y selectividad no tuvieron efectos sobre la riqueza ni sobre los procesos de colonización y extinción de la comunidad (ver Tabla 3 en Apéndice 2).

Si bien la riqueza global permaneció sin cambiar con el tiempo (independientemente de los tratamientos), la riqueza de especies discriminada por tipos funcionales de planta mostró tendencias de cambio temporal en todos tratamientos. Se produjo un aumento generalizado en la riqueza de hierbas, el cual fue contrarrestado por la disminución en la riqueza de los otros TFP (ver Tabla 3 en Apéndice 1). La reducción en la riqueza global a la fertilización está explicada por su impacto sobre la riqueza de arbustos y gramíneas estivales. El nitrógeno afectó la riqueza de arbustos en un 58.8 % (Figura 3.3b), y el efecto negativo sobre las gramíneas estivales dependió del tipo de remoción. Las parcelas fertilizadas con remoción no selectiva mostraron una disminución del 17.3% y en las de remoción selectiva la disminución fue del 38.9 % (Figura 3.3c).

La heterogeneidad espacial de la comunidad de pastizal aumentó durante el período experimental. Entre 2006 y 2009 disminuyó la similitud general entre parcelas, medida como 1- Distancia Bray Curtis entre todos los pares de parcelas, de 42.6% a 37.6% ( $F_{4832}=250.32$ ,  $p>0.05$ ). Por otro lado, la

heterogeneidad entre parcelas de un mismo tratamiento no presentó efectos significativos de ninguno de los componentes (ver Tabla 3 en Apéndice 1).

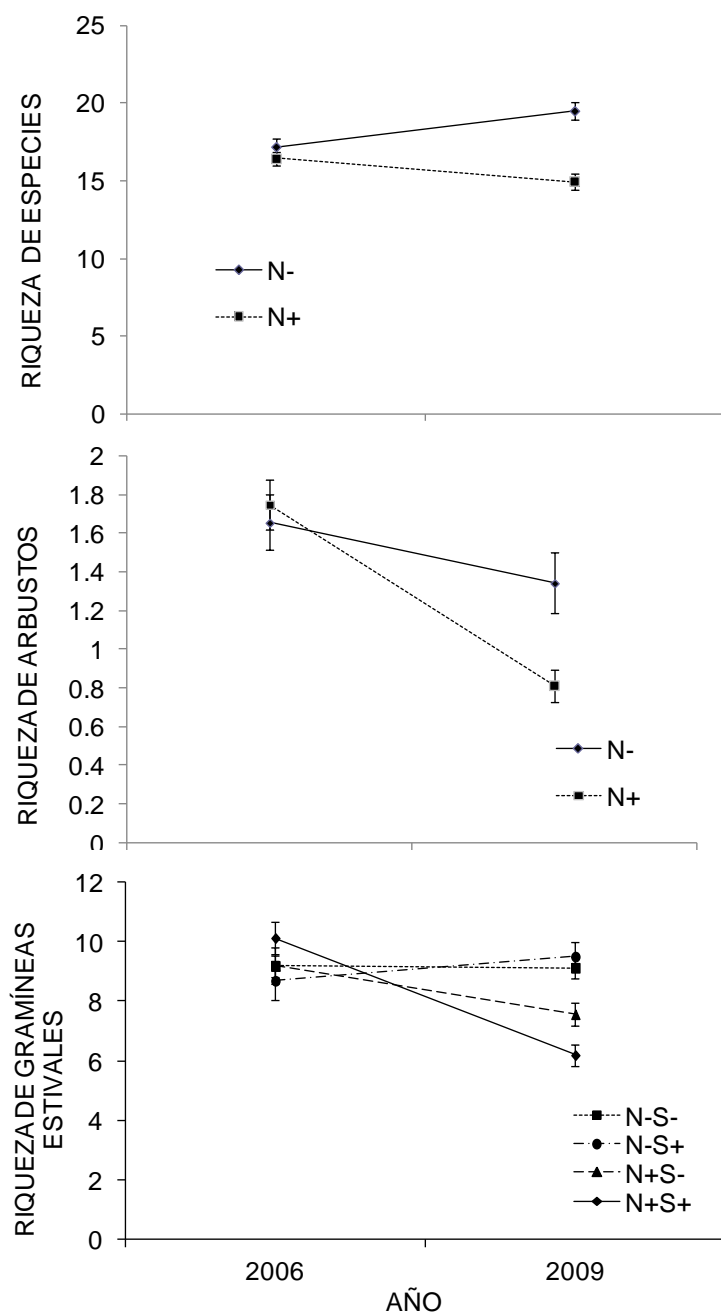


Figura 3.3. Variación en la riqueza de especies total (a) y riqueza de tipos funcionales de planta (b y c) relacionada a los tratamientos experimentales de Fertilización con N (N) y remoción selectiva de biomasa (S) (Promedio  $\pm$  Error Estándar).

### 3.3.3 Frecuencia de tipos funcionales de planta

Los cuatro factores (intensidad de remoción, selectividad, pisoteo y fertilización con nitrógeno) presentaron efectos significativos, *per se* o en interacción con los otros factores, sobre la frecuencia de al menos un TFP (ver

Tabla 4 en Apéndice 2). A la vez, se observó una tendencia temporal de aumento en la frecuencia promedio de hierbas, gramíneas invernales y gramínoideas (un aumento de 201%, 13.8% y 177% respectivamente). Por otro lado, dos de los cinco tipos funcionales, gramíneas estivales y gramíneas invernales, no difirieron entre las parcelas con tratamientos distintos en términos de frecuencia (ver Tabla 4 en Apéndice 2).

El pisoteo presentó efectos significativos sobre la frecuencia de gramínoideas (Figura 3.4a). Si bien ésta aumentó independientemente del tratamiento entre 2006 y 2009, este aumento fue mayor en las parcelas con pisoteo (aproximadamente 202%). Además el pisoteo interactuó significativamente con la fertilización con N por un lado, y con la intensidad de remoción por otro, sobre la frecuencia de arbustos (Figura 3.4 b y c). En general, en los tratamientos que incluyeron pisoteo se produjo una reducción en la frecuencia de arbustos. Los tratamientos que no incluyeron pisoteo, incrementaron la frecuencia de arbustos un 132.5% cuando no fueron fertilizados, no cambiando la frecuencia de este TFP en los que incluyeron fertilización. La frecuencia de arbustos en las parcelas con pisoteo disminuyó un 67.7% y un 27.7% cuando se adicionó N y cuando no se hizo respectivamente. Las parcelas con pisoteo cuando experimentaron remoción moderada vieron reducida la frecuencia de arbustos en un 50.0%, mientras que en las parcelas con remoción intensa la reducción fue de un 38.3%. Los tratamientos que no incluyeron pisoteo, y la remoción fue moderada incrementaron la frecuencia de arbustos en un 87%, en tanto que las parcelas con remoción intensa no manifestaron cambios en este sentido.

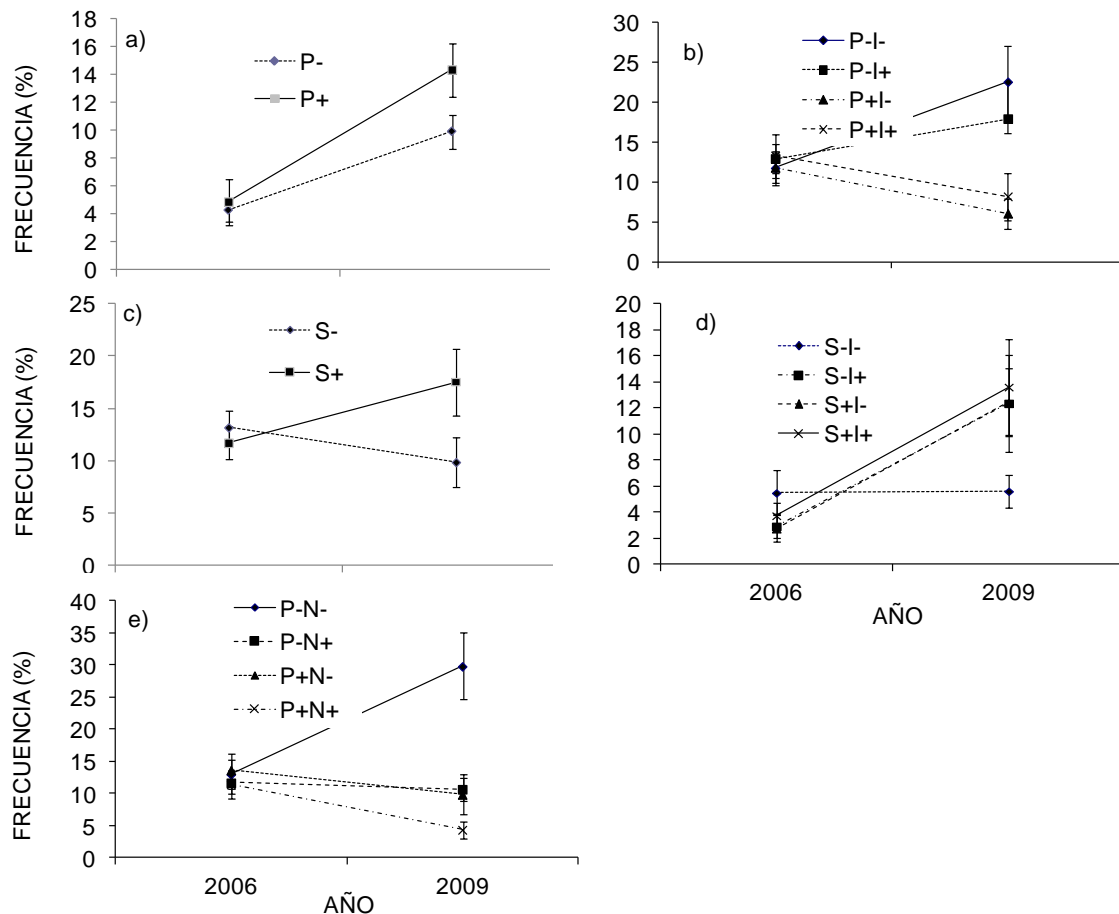


Figura 3.4. Frecuencia de Tipos Funcionales de Planta (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presenta solamente la variación en frecuencia relacionada a los factores que presentaron efectos significativos a) Graminoides; b, c y d) Arbustos y e) Hierbas. Las abreviaturas corresponden a: I: Intensidad de remoción, S: Selectividad, P: pisoteo, N: fertilización con Nitrógeno.

La selectividad presentó efectos significativos sobre la frecuencia de arbustos y hierbas (Figura 3.4 d y e). La remoción no selectiva disminuyó la frecuencia de arbustos un 25,8%. El factor selectividad interactuó con la intensidad de remoción en el caso de las hierbas. Los tratamientos que incluyeron remoción intensiva y/o selectiva produjeron aumentos significativos en la frecuencia hierbas, alcanzando un máximo de 368% en la combinación de remoción moderada y selectiva. El tratamiento de remoción moderada y no selectiva, en cambio, no presentó cambios en el período 2006-2009.

### 3.3.4 Cambios en la composición de especies



Los tres primeros ejes del Análisis de Componentes Principales de la matriz de 128 parcelas x 26 especies con los datos de 2006 y 2009 explicaron el 37.3% de la varianza. El pisoteo, la fertilización con nitrógeno, la selectividad en la remoción de biomasa y la fecha de muestreo mostraron efectos generales significativos sobre la composición florística (Tabla 3.1).

El eje 1, relacionado negativamente a *S. secundatum* y *S. papposa* y positivamente a *P. stipoides* y *S. charruana* (Tabla 3.2), fue afectado por el pisoteo en primer lugar y en segundo lugar por la fertilización con Nitrógeno (Tabla 3.2). El eje 2 estuvo asociado negativamente a las especies *S. secundatum* y *S. charruana* y positivamente a *A. uruguayensis* y *S. papposa*. Sobre este eje se detectaron efectos en primer lugar de importancia de la fertilización con Nitrógeno, y en segundo lugar por la Selectividad y la interacción Selectividad x Pisoteo. El eje 3, asociado positivamente a *C. dactylon* y *P. stipoides* y negativamente a *A. uruguayensis* y *E. horridum*, presentó efectos significativos del pisoteo.

Tabla 3.2. Resultados del ANVA de medidas repetidas de los datos de las coordenadas en los ejes del ACP. Se presentan los valores de F. \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001; ns P>0.05.

	EJE 1	EJE 2	EJE 3
Fecha	<b>57.349***</b>	<b>31.874***</b>	<b>7.254*</b>
FXI	1.346	3.070	0.001
FXS	0.357	<b>4.344*</b>	1.114
FXP	<b>9.041*</b>	0.892	<b>9.296*</b>
FXN	<b>8.280*</b>	<b>15.270***</b>	1.738
FXIXS	1.311	0.970	0.009
FXIXP	0.938	1.042	0.003
FXIXN	0.055	3.706	0.073
FXSXP	1.631	<b>4.404*</b>	1.384
FXSXN	1.136	0.002	0.000
FXPXN	0.241	0.133	0.781

Tabla 3. 3. Contribución de las especies al Análisis de Componentes Principales de la matriz de especies x parcelas con datos de 2006 y 2009. Solo se representan las especies con contribuciones mayores a 0.2.

	EJE 1	EJE 2	EJE 3
<i>A. murina</i>		0.298	
<i>A. uruguayensis</i>	0.2356	0.338	-0.4035
<i>B. laguroides</i>	-0.2372		
<i>B. megapotamica</i>		0.1388	
<i>C. selloana</i>		-0.1717	-0.1441
<i>C. dactylon</i>	0.2025		0.6604
<i>C. phalaroides</i>		0.1745	
<i>E. horridum</i>	0.177		-0.259
<i>P. dilatatum</i>		0.2019	0.2303
<i>P. stipoides</i>	0.3799	-0.1741	0.4191
<i>S. microstachyum</i>			-0.1244
<i>S. secundatum</i>	-0.517	-0.5118	
<i>S. charruana</i>	0.3118	-0.513	-0.1695
<i>S. neesiana</i>	0.1511		-0.1207
<i>S. papposa</i>	-0.5042	0.3019	

### 3.3.5 Respuesta individual de las especies dominantes

En 2006 se registraron doce especies con una frecuencia de ocurrencia mayor al 65%, y por consiguiente pasibles de ser consideradas dominantes. En el 2009 pasaron a ser diez especies las dominantes, de las cuales solamente *A. murina* no presentaba la condición de dominante al inicio del experimento (ver Tabla 2 en Apéndice 2). La mayor parte de estas especies, once de trece, están presentes entre las especies con mayor contribución a los primeros ejes del Análisis de componentes principales (Tabla 3.2). Dentro del conjunto de especies dominantes, diez presentaron algún efecto de los tratamientos en su frecuencia analizadas individualmente, una especie presentó un efecto exclusivamente temporal (*S. neesiana*) y dos no presentaron cambios significativos por efecto de los tratamientos ni asociados al tiempo de muestreo (*S. charruana* y *P. stipoides*) (ver Tabla 5 en Apéndice 2). Los efectos significativos de los factores sin interacción con el factor tiempo se interpretan como diferencias previas a los tratamientos explicadas por error experimental y no se presentan en las tablas.

En concordancia con el análisis de los efectos generales, los análisis individuales de las especies dominantes mostraron efectos significativos del pisoteo, la fertilización con Nitrógeno y de la selectividad en la remoción de biomasa (ver Tabla 5 en Apéndice 2). No obstante, a nivel de especies dominantes, se detectaron tres interacciones entre factores, que no se manifestaron en el análisis multivariado: N x S en *P. dilatatum*, P x N en *E. horridum* e I x N en *B. laguroides*. En cambio no se detectó a nivel de especies individuales la interacción S x P manifiesta en el segundo componente principal.

El pisoteo presentó efectos significativos sobre varias de las especies dominantes (Figura 3.5). Los tratamientos que incluyeron pisoteo promovieron la frecuencia de la cyperacea *C. phalaroides* (es la especie que explica la respuesta positiva de graminoides) y de la gramínea estival *P. dilatatum* (aumentaron un 358% y 476% respectivamente) ( $t=-7.915$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.001$ ;  $t=-6.814$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.001$  respectivamente). Por otro lado, los tratamientos que incluyeron ausencia de pisoteo provocaron un incremento en la frecuencia de la gramínea estival *A. uruguayensis* en un 46 % ( $t=-2.713$   $gl=31$ ,  $P=0.011$ ), y redujeron la frecuencia de la gramínea invernal *S. papposa* en un 62.3% ( $t=4.625$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.001$ ).

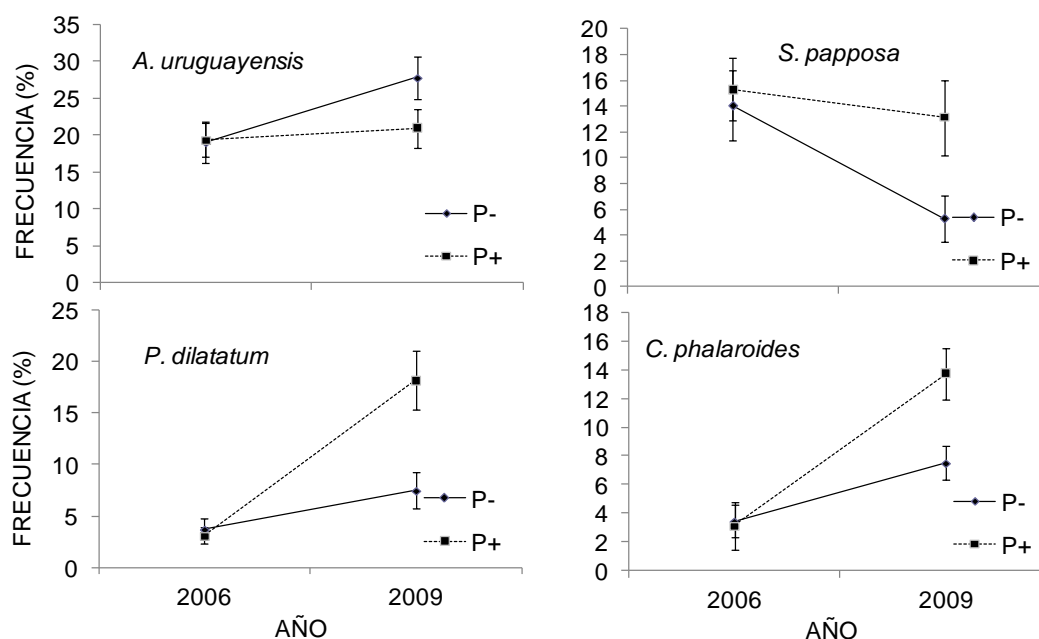


Figura 3.5. Variación en la frecuencia de especies dominantes relacionada a los tratamientos con pisoteo (Promedio  $\pm$  Error Estándar). a) *A. uruguayensis*; b) *S. papposa*; c) *P. dilatatum* y d) *C. phalaroides*.

La fertilización con N produjo un aumento del 57.2% en la frecuencia de *A. uruguayensis* y una reducción en la frecuencia de las gramíneas estivales *B. imperatooides* y *S. secundatum* (66.3 y 74.3% respectivamente) ( $t=4.937$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.01$ ) ( $t=6.727$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.01$ ) (Figura 3.6). En la frecuencia de tres especies hubo efecto de la interacción entre la fertilización con nitrógeno y alguno de los restantes factores. El efecto de la fertilización con N sobre la gramínea *P. dilatatum* dependió del tipo de selectividad en la remoción. La fertilización con N produjo en promedio un incremento en la frecuencia de *P. dilatatum* pero al combinarse con remoción no selectiva el aumento fue aún mayor (varía de 388 a 498%) ( $t=-2.908$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.011$ ) ( $t=-4.381$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.001$ ). En cambio, en las parcelas sin fertilización no hubo diferencias en la frecuencia en respuesta al factor selectividad. En la especie subarabustiva *E. horridum* se detectó un efecto de la interacción Pisoteo x Nitrógeno. La ausencia de pisoteo en combinación con la ausencia de fertilización nitrogenada produjo una disminución en la frecuencia de *E. horridum* del 162% ( $t=-4.07$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.001$ ), mientras que en las parcelas con las restantes combinaciones de pisoteo y fertilización no ocurrieron cambios significativos en su frecuencia. En la frecuencia de la gramínea estival *B. laguroides* se detectaron efectos de la interacción Intensidad de remoción x fertilización con Nitrógeno. Esta especie disminuyó un 51,5% en las parcelas con remoción moderada y sin fertilizar ( $t=2.200$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.044$ ), disminuyó cerca de un 90% en las parcelas con fertilización ( $t=2.334$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.034$ ) ( $t=4.576$ ,  $gl=15$ ,  $P<0.001$ ) y permaneció incambiada en las parcelas con alta intensidad de remoción y sin fertilizar ( $t=0.324$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.751$ ).

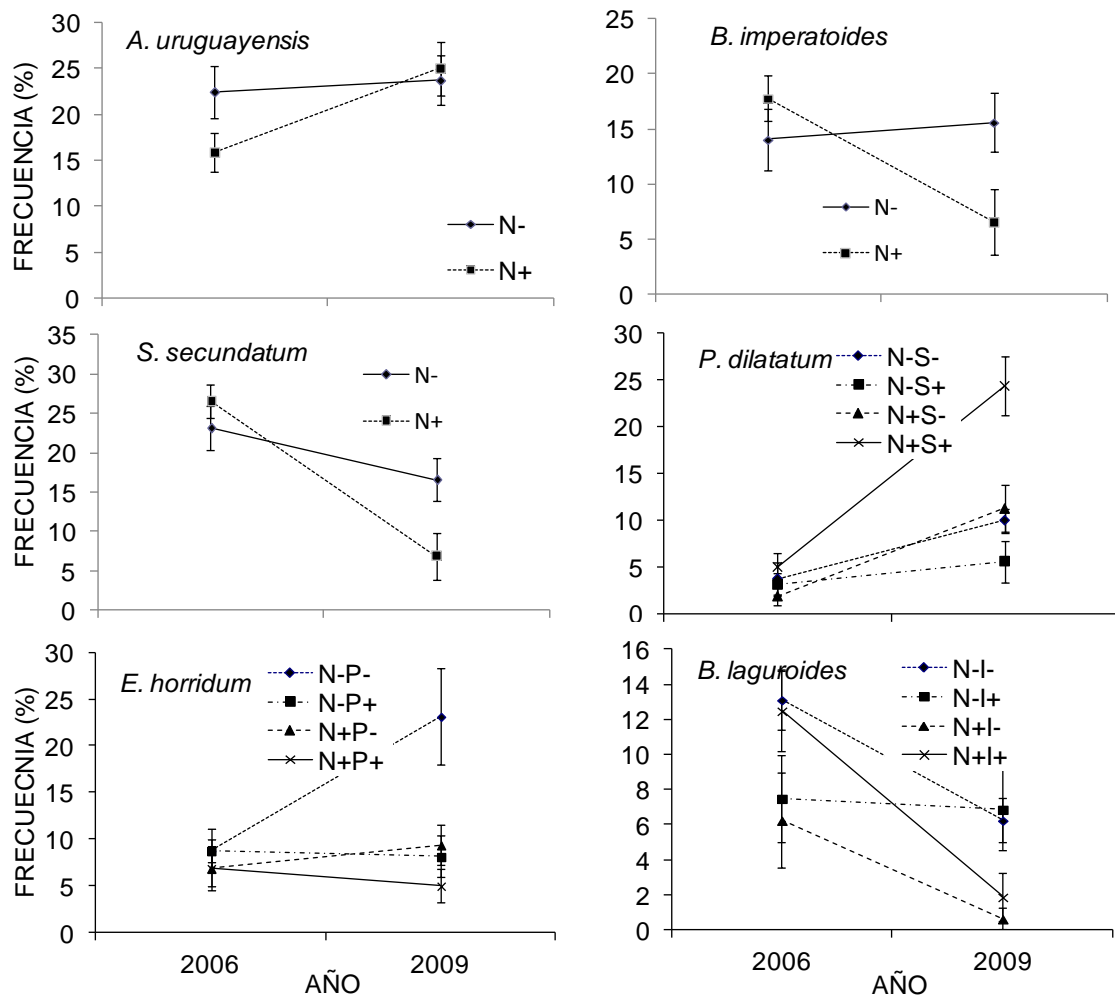


Figura 3.6. Variación en la frecuencia de especies dominantes relacionada a los tratamientos con fertilización nitrogenada (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presentan los efectos individuales de la fertilización sobre: a) *A. uruguayensis*; b) *B. imperatooides*; c) *S. secundatum*; y sus efectos en interacción con la selectividad, el pisoteo y la intensidad de remoción sobre d) *P. dilatatum*; e) *E. horridum* y f) *B. laguroides*. Las abreviaturas corresponden a: I: Intensidad de remoción, S: Selectividad, P: pisoteo, N: fertilización con Nitrógeno.

El factor selectividad presentó efectos *per se* en la frecuencia de cuatro especies dominantes (sin interacción con los otros componentes) (Figura 3.7a-c). Las gramíneas *A. uruguayensis* y *A. murina* incrementaron su frecuencia en los tratamientos con remoción uniforme (53.7 y 108.7%) ( $t=-3.695$ ,  $gl=31$ ,  $P=0.001$ )( $t=-4822$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.001$ ). La primera no cambio en los tratamientos con remoción selectiva y la segunda aumentó pero en menor proporción que cuando la remoción era no selectiva (71.2%) ( $t=-2.522$   $P=0.016$ ). El subarbusto *B. trimera* experimentó una disminución en su frecuencia en los tratamientos con remoción no selectiva del 93.4% ( $t=4.305$ ,  $P<0.001$ ), mientras que su frecuencia permaneció sin cambiar significativamente bajo los tratamientos con

remoción selectiva. El subarbusto *E. horridum*, por el contrario, aumentó su frecuencia en los tratamientos con remoción selectiva (88%) ( $t=-2.642$ ,  $P=0.013$ ), mientras que su frecuencia permaneció estable en los tratamientos con remoción no selectiva.

La intensidad de remoción, si bien no mostró efectos generales sobre la comunidad vegetal, presentó efectos sobre la frecuencia de la gramínea estival *S. secundatum* (Figura 3.7d). En los tratamientos con alta intensidad de remoción provocó una acentuación en la reducción de su frecuencia entre 2006 y 2009. Las parcelas con tratamientos de remoción leve vieron reducida la frecuencia de esta especie en un 40.9% mientras que en las parcelas con alta intensidad de remoción la reducción fue del 62.9% ( $t=3.053$ ,  $gl=31$ ,  $P=0.005$ ) ( $t=5.304$ ,  $gl=31$ ,  $P<0.001$ ).

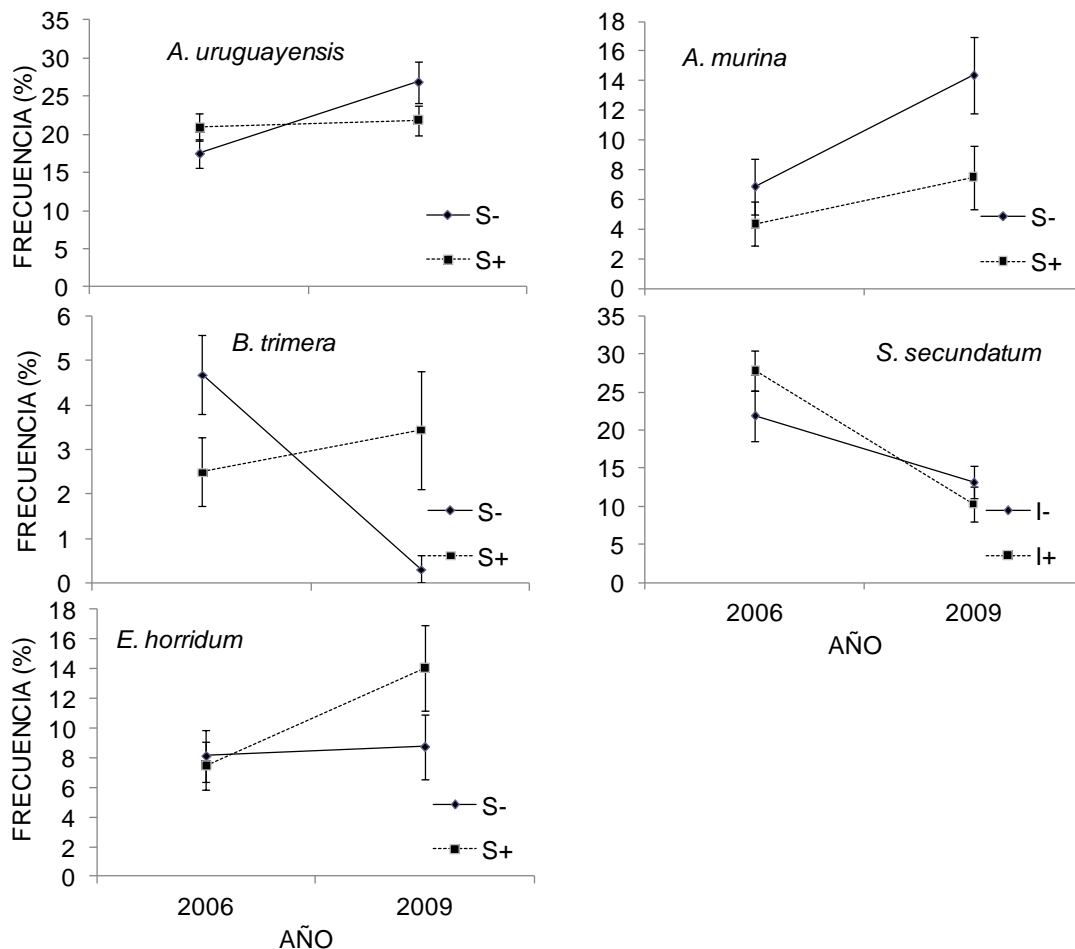


Figura 3.7. Efecto de la Selectividad (S) y la Intensidad de remoción (I) sobre la frecuencia de especies dominantes (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se presenta solamente la variación relacionada a los factores que presentaron efectos significativos a) *A. uruguayensis*; b) *A. murina*; c) *B. trimera*; d) *E. horridum* y f) *S. secundatum*.

### 3.3.6 Cambios en el funcionamiento del pastizal

Los índices espectrales evaluados mostraron variación temporal significativa (Figura 3.8a-c) (ver Tabla 6 en Apéndice 2). El IVN alcanzó los mayores valores en julio del 2009 y los mínimos en febrero del 2009, mientras que el IRF presentó el mínimo en julio del 2009 y el máximo en febrero del 2009. En cuanto a los componentes del pastoreo, la fertilización con N, el pisoteo y la intensidad de remoción presentaron efectos sobre alguno de los índices espectrales. Solamente el factor selectividad de remoción no mostró efectos sobre las variables de funcionamiento evaluadas.

La fertilización con Nitrógeno presentó un efecto positivo sobre el índice de vegetación normalizado. El IVN aumentó en promedio para las seis fechas estudiadas un 3,3%, observándose la mayor diferencia en julio del 2009 (8,8%) (Figura 3.8a).

El pisoteo provocó un incremento en la eficiencia en el uso de la radiación del dosel medida a través del IRF. El aumento promedio en respuesta al pisoteo, para todas las fechas, fue de un 7,3% (Figura 3.8b). El factor fecha de medición interactuó en forma significativa con el factor intensidad de remoción para la variable IRF (Figura 3.8c) (ver Tabla 6 en Apéndice 2). Los tratamientos con alta intensidad de remoción presentaron mayores valores de IRF que los tratamientos con remoción moderada en abril del 2009, no detectándose efecto de este factor en las restantes fechas.

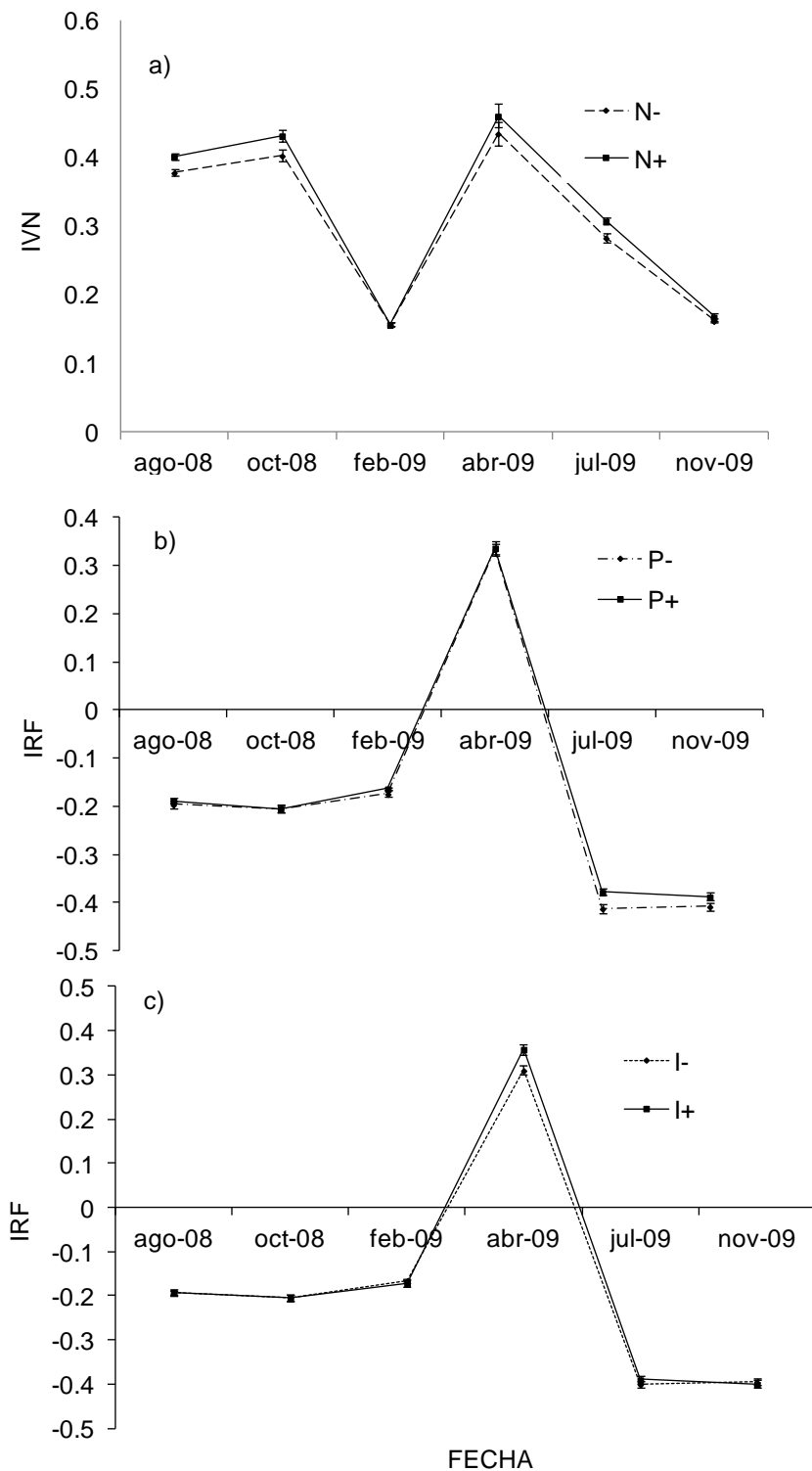


Figura 3.8. Índice de Vegetación Normalizado (a) e Índice de Reflectancia Fotoquímica (b y c) registrados en el período agosto/2008 a noviembre/2009 en las parcelas con simulación de componentes del pastoreo. Se presentan solamente los factores con efectos significativos sobre los índices espectrales (N= fertilización con Nitrógeno, P= pisoteo) (Promedio  $\pm$  Error Estándar).

### 3.4 DISCUSIÓN



Nuestros resultados muestran efectos significativos de los cuatro componentes del pastoreo simulados sobre la estructura del pastizal. Los efectos se manifestaron a nivel de especies individuales, la composición y diversidad de la comunidad y a nivel de tipos funcionales de planta. La aplicación de los tratamientos provocó una divergencia en la composición botánica entre las parcelas pertenecientes a los distintos tratamientos aumentando la variabilidad espacial del pastizal a escala de parche. Sin embargo, dado que la mayor parte de las especies al finalizar el experimento estaban ya presentes al inicio o en la comunidad pastoreada adyacente, y tampoco hubo especies que pasaron a ser dominantes a raíz de los tratamientos, se puede afirmar que el experimento no modificó la composición de la comunidad en términos cualitativos, sino que más bien afectó la importancia relativa de las distintas especies.

Tres de los componentes, fertilización con N, pisoteo e intensidad de remoción, presentaron asimismo efectos significativos sobre atributos funcionales del pastizal. Los componentes afectaron la PPNA del pastizal a través del porcentaje de radiación fotosintéticamente absorbido estimado a partir del IVN (adición de N) y a través de la EUR (pisoteo e intensidad de remoción).

La estructura del pastizal evidenció una tendencia temporal de cambio independiente de los tratamientos, manifiesta en el análisis de componentes principales así como en las respuestas individuales de algunas especies y TFP. Esto es frecuente en experimentos de campo que involucran períodos de observación de varios años, donde es abarcada la variación interanual de factores climáticos o la exclusión de ganado para efectuar experimentos controlados como es nuestro caso (Bullock et al. 2001). La tendencia temporal se manifestó por ejemplo en un aumento de la riqueza y frecuencia de hierbas, algo que también sucedió en las parcelas de referencia pastoreadas (ver Apéndice 2). Por el contrario, las parcelas clausuradas de referencia no presentaron estas tendencias. Es probable que los cambios en la importancia de hierbas estén asociados a la variabilidad climática interanual (particularmente al evento de sequía ocurrido en el 2008, ver Figura 1 en

Apéndice 2). En cambio, la cobertura de gramíneas invernales y de gramínoideas que se incrementaron en el experimento mientras que permanecieron estables en las parcelas pastoreadas adyacentes y en las clausuradas exigen otra explicación. Es probable que sea parte de un proceso de sucesión desencadenado por la introducción de los tratamientos en el área clausurada.

La importancia relativa de los distintos factores varió según el atributo evaluado. La composición de formas de vida fue determinada en mayor medida por el pisoteo, mientras que la diversidad específica fue afectada primordialmente por la adición de N. La estructura del pastizal en términos de composición específica global evidencia la importancia de ambos factores, Pisoteo y Nitrógeno (dependiendo del eje del análisis multivariado). Desde el punto de vista del funcionamiento se destaca la importancia de la fertilización con N sobre la variable IVN, y el pisoteo sobre la variable EUR. En estudios experimentales previos de simulación de pastoreo, los distintos componentes han diferido en la jerarquía de importancia como mecanismos de estructuración de las comunidades. Tal vez esta variabilidad esté relacionada en parte por la variación de los herbívoros simulados y por la variación de los sistemas. Por ejemplo, mientras que Sorensen et al. (2011) encontraron un efecto predominante del pisoteo en la estructuración de un pastizal subártico, Kohler et al. (2004) y Mikola et al. (2009) determinaron un efecto primordial de la defoliación en el control de la estructura de la comunidad de plantas en pastizales de montaña y pasturas implantadas respectivamente. A diferencia de los estudios citados, en este trabajo no se contó con un nivel de remoción nulo (a excepción de las parcelas de referencia), y es posiblemente por este motivo que no se detectó al factor intensidad de remoción como primordial.

### *3.4.1 Diversidad*

La hipótesis de que los cambios en el funcionamiento del pastizal estaban asociados a cambios en la diversidad encuentra soporte en nuestros

resultados. De los componentes evaluados solamente la fertilización presentó efecto sobre la diversidad de la comunidad afectando simultáneamente al IVN, nuestro estimador de la productividad primaria del pastizal. La fertilización presentó un efecto negativo sobre la diversidad y se expresó sobre el componente riqueza pero no sobre el componente equitatividad, coincidentemente con lo reportado para otras comunidades herbáceas (Gough et al. 2000; Kohler et al. 2004).

Estos resultados concuerdan con la predicción derivada de la hipótesis de que la disminución es debida al desplazamiento competitivo de especies de baja estatura, resultante de la limitación por luz (Theodose & Bowman; 1997). Más aún, dado que la reducción en la riqueza y la diversidad por la fertilización nitrogenada está basada en el aumento en la tasa de pérdida de especies existentes en las parcelas y no en una reducción en la tasa de ganancia (colonización) de especies se encontró mayor soporte a la idea de exclusión competitiva tal como lo plantea Tilman (1993).

Al igual que en la mayor parte de los antecedentes (Tilman 1993), el efecto de la fertilización no fue uniforme a través de los distintos TFP. En nuestro estudio los grupos cuya riqueza se vio afectada negativamente fueron los arbustos y las gramíneas estivales. Por consiguiente, los efectos sobre la riqueza de especies redundan en última instancia también en una reducción de la diversidad funcional del sistema.

Los antecedentes indican que la exclusión de grandes herbívoros, al igual que la fertilización con N, provoca una disminución de la riqueza en estos pastizales. Inclusive hay coincidencia parcial en el hecho de que el patrón está basado mayormente en la respuesta de la riqueza de gramíneas estivales, un TFP desplazado por TFP competitivamente superiores bajo estas condiciones (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2006). Estos resultados indican que se estaría observando efectos convergentes de la exclusión y la fertilización a través de un mecanismo en común. Sin embargo, es preciso señalar que las respuestas son divergentes en cuanto a los arbustos. Se ha observado que la exclusión promueve la arbustización (Altesor et al. 2006), en tanto que nuestros resultados indican que la fertilización actúa en sentido contrario, provocando su reducción. Los subarbustos, cuya resistencia al pastoreo está basada en evitar la defoliación, representan plantas de alto porte

y por lo tanto competidoras por luz. Éstos se podrían encontrar en desventaja competitiva en circunstancias de alta disponibilidad de nitrógeno frente a especies tolerantes a la defoliación y de rápida reposición del área foliar como proponen Augustine & McNaughton (1998).

El efecto del pisoteo y de la intensidad de remoción sobre el IRF, y por ende sobre la productividad del pastizal, no trajo aparejado cambios en la diversidad. Ambos componentes producen cambios en la estructura vertical en el sentido contrario a la fertilización (Striker et al. 2011), concentrando la biomasa aérea en los primeros centímetros por encima del suelo. Asimismo reducen la cantidad de tejido senescente en pie (Altesor et al. 2006) al cual el IRF sería sensible según lo reportado por Gamon & Surfus (1999). Evidentemente, este efecto no produce una limitación por luz ni, por consiguiente, el desplazamiento competitivo de especies de pequeño tamaño.

La hipótesis de que el pisoteo y la alta intensidad de remoción provocarían un aumento de la diversidad a través de la generación de claros y un consecuente aumento en la colonización de especies no encontró respaldo en nuestros datos. Contrariamente a lo que se esperaba, no se detectó efectos de estos factores sobre la riqueza a nivel de parcela y tampoco sobre la tasa de ganancia de especies. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Kohler et al. (2004) que tampoco encontraron efectos del pisoteo simulado ni de distintos niveles de defoliación sobre la riqueza de la comunidad vegetal. Una explicación podría residir en que la riqueza está limitada por la disponibilidad de propágulos (Foster 2001). De hecho en el pool de especies del pastizal estudiado son muy escasas las especies anuales y la reproducción es primordialmente vegetativa por medio de rizomas y estolones de plantas ya instaladas. La colonización por semillas no sería especialmente beneficiada por los claros creados por el pisoteo y la alta intensidad de remoción. Sin embargo Foster (2001) en un experimento con adición de semillas encontró escasa evidencia de la limitación de disponibilidad de especies en la riqueza de ambientes productivos como los de este sistema. Según este autor la riqueza en estos sistemas estaría controlada primordialmente por factores bióticos como las interacciones entre plantas vecinas. En cualquier caso, estos resultados aportan evidencia en la línea de señalar la escasa importancia relativa de la reproducción por semillas en este sistema, característica que ya

ha sido indicada para pastizales de la región, particularmente en condiciones de pastoreo (Rodríguez et al. 2003).

### 3.4.2 Especies dominantes y tipos funcionales de planta

Se predijo efectos antagónicos de la fertilización y la defoliación; se esperaba que la primera promovería especies y tipos funcionales de alto porte, y que la defoliación intensa actuaría en sentido contrario favoreciendo especies y TFP postradas. Los resultados obtenidos apoyan parcialmente estas predicciones. Solamente la respuesta de la gramínea *B. laguroides* es consistente con la idea del antagonismo de los efectos de la fertilización y la intensidad de remoción. Esta especie posee hábito postrado y ha sido identificada como indicadora de pastoreo en varios trabajos (Rodríguez et al. 2003; Cayssials 2010), representando la única especie entre las dominantes del sitio experimental con estas características. Contrariamente a lo esperado, la especie *S. secundatum*, en lugar de mostrar efectos antagónicos mostró efectos convergentes, fue perjudicada tanto por la fertilización con N como por la intensidad de remoción alta. Llamativamente esta especie, de hábito típicamente postrado, es calificada como de respuesta inconsistente al pastoreo en los antecedentes (Cayssials 2010).

Las hierbas, de acuerdo a lo que se esperaba (Hipótesis 4), incrementaron su frecuencia frente al aumento de la intensidad de la defoliación y a los tratamientos con remoción selectiva. Estas respuestas pueden ser explicadas en gran medida por su capacidad de reducir la probabilidad de ser defoliada por el mecanismo de escape (Briske 1991). Los efectos de la selectividad son mayormente atribuibles a su componente accesibilidad y no a la palatabilidad, ya que todas las especies de este grupo fueron consideradas palatables a efectos del diseño experimental. Coincidentemente varias de las especies que componen el TFP hierbas son plantas en forma de roseta, reportadas como indicadoras de sobre pastoreo (Rosengurtt, 1979) o crecientes frente al pastoreo en experimentos clausura – pastoreo (Rodríguez et al. 2003; Cayssials 2010).

La predicción de que la abundancia de las especies no palatables iba a ser promovida por la remoción selectiva de biomasa a expensas de las especies palatables encontró escaso apoyo en nuestros datos. De hecho, de las cinco especies no palatables solamente *E. horridum* respondió en forma positiva a no ser defoliada y su frecuencia no cambió frente al tratamiento de remoción uniforme. Por su parte, la especie *B. trimeria* no respondió al tratamiento de remoción selectiva. En cambio sí respondió a la defoliación uniforme frente a la cual redujo su frecuencia, al igual que el grupo de subarbustos al que pertenece. Entretanto, la única especie dominante palatable que respondió en forma negativa al tratamiento selectivo fue *P. dilatatum*, y solo respondió de esta forma al combinarse la remoción selectiva con la adición de N. En realidad el efecto del tratamiento selectivo consistió en atenuar el efecto promotor de la adición de N, no detectándose efectos en los tratamientos sin adición de N. Curiosamente tanto *E. horridum* como *B. trimeria* y *P. dilatatum* han sido catalogadas en la bibliografía como crecientes al pastoreo en el largo plazo (Altesor et al. 1998), un patrón difícil de relacionar con las respuestas observadas en este trabajo.

Los reemplazos de especies inducidos por la defoliación pueden ser explicados por cambios en la habilidad competitiva de las especies mediados por el pastoreo y también sobre la base de la resistencia diferencial al pastoreo, incluyendo en este concepto la tolerancia a la defoliación y su evasión (Briske 1991). Varios trabajos (Anderson & Briske 1995; Moretto & Distel 1999) señalan que la herbivoría selectiva es el determinante principal en este proceso. La reducción en la capacidad de capturar recursos y por ende en la habilidad competitiva de las plantas defoliadas en relación a la de las plantas vecinas no defoliadas, al asignar recursos al rebrote, magnificaría el efecto negativo de la competencia. Por el contrario, Del Val & Crawley (2005) encontraron que las especies dominantes bajo pastoreo en pastizales británicos son aquellas de alta tolerancia, con alta capacidad de reponer el tejido removido por la herbivoría. Dado que la estrategia de defensa de las plantas a la herbivoría implica una asignación de recursos en desmedro de la capacidad de rebrotar, se ha postulado que existe un compromiso entre la estrategia de defensa y tolerancia (Pacala & Crawley 1992). Augustine &

McNaughton (1998) proponen que el grado de reemplazo de especies por el pastoreo depende de las diferencias entre las especies en la tolerancia a la defoliación y de las diferencias de selectividad.

Nuestro abordaje no permite dilucidar la importancia relativa de la tolerancia o la interacción defoliación selectiva- habilidad competitiva en la contribución al reemplazo de especies asociado al pastoreo. Sin embargo a partir de nuestros resultados es posible afirmar que en estos pastizales bajo pastoreo coexisten especies dominantes con estrategias disímiles. La categorización simple de crecientes no palatables promovidas por la selectividad tal como se ha observado en sistemas semi-áridos (Moretto & Distel 1999) o crecientes tolerantes al pastoreo como en Gran Bretaña (Del Val & Crawley 2005) no da cuenta del recambio en la composición de especies en los pastizales de la región.

Es importante precisar aquí que en este experimento el tratamiento selectivo implicó no solamente dejar intactas las especies no palatables sino también una mayor presión de defoliación sobre las plantas preferidas. Este hecho podría significar una ventaja amplificada en la habilidad competitiva de las plantas no palatables. Si bien es similar a lo que sucede en situaciones de herbivoría real, experimentalmente presenta el inconveniente de confundir los efectos del factor defoliado versus no defoliado con los efectos de la intensidad de defoliación. Es decir, las plantas preferidas de los tratamientos con remoción selectiva no solo se encuentran en desventaja frente a las no palatables al no ser estas últimas defoliadas, sino que además la presencia de éstas incrementa la presión de defoliación sobre las primeras. De todos modos, es destacable la respuesta moderada a nivel de especies dominantes a este factor, lo que estaría indicando un alto nivel de tolerancia y/o habilidad competitiva de las especies palatables presentes en el pastizal y una alta resiliencia del pastizal a este factor de perturbación.

Existe evidencia de que el pisoteo actúa tanto directamente sobre la vegetación a través del daño mecánico de órganos aéreos y subterráneos e indirectamente modificando la aireación y el régimen hídrico del suelo a través de la compactación del suelo (Cole 1995; Striker et al. 2011). Cole (1995) encontró que la respuesta de la vegetación al pisoteo puede ser explicada a partir de características morfológicas simples de las plantas (altura, forma de

vida, hábito). Nuestros resultados aportan evidencia en este mismo sentido, de hecho el pisoteo aparece como el factor más gravitante en la determinación de la composición de forma de vida. Por un lado, el pisoteo incrementó la frecuencia de gramínoideas y por otro lado tuvo efectos duales sobre la frecuencia de arbustos. Los tratamientos que incluyeron pisoteo produjeron una disminución en los arbustos, en tanto que la ausencia de pisoteo produjo un incremento cuando se combinaba con la no aplicación de N o la intensidad de remoción moderada. Las interacciones implicaron además que en ausencia de pisoteo no se observaron cambios significativos en la frecuencia cuando el tratamiento incluía adición de Nitrógeno o alta intensidad de remoción. El impedimento que ejerce la adición de N al incremento de arbustos podría estar explicada por la hipótesis sugerida por Augustine & McNaughton (1998) de que la fertilización constituye una ventaja para las especies tolerantes al pastoreo, el nitrógeno adicionado lo capitalizarían sobre todo las herbáceas con altas tasas de rebrote (Bullock et al. 2001), y no así para las especies con estrategias de resistencia basadas en la evasión como es el caso de los subarbustos.

A diferencia de lo que sucede en otras regiones del mundo, en los pastizales del Río de la Plata se manifiesta una arbustización generalizada en ausencia de pastoreo (Altesor et al. 2006; Lezama et al. 2013). En condiciones de exclusión de grandes herbívoros los arbustos son capaces de establecerse y crecer por encima de los pastos tornándose una forma de vida dominante dentro de la comunidad. Nuestros resultados estarían indicando que los arbustos son altamente susceptibles al pisoteo, ya sea directa o indirectamente, y que los patrones de arbustización descritos pueden ser explicados a partir de este componente del pastoreo.

A nivel de especies, el pisoteo incrementó la frecuencia de *C. phalaroides*, especie que explica mayormente la respuesta general de las gramínoideas. Esta especie y el TFP al que pertenece han sido identificadas como indicadores de situaciones pastoreadas (Altesor et al. 2006; Cayssials 2010). La compactación del suelo producida por el pisoteo y el cambio asociado en el régimen hídrico del suelo probablemente promueva a estas plantas con características hidrofíticas. El pisoteo promovió además a la especie *P. dilatatum*, resultado que concuerda con los resultados obtenidos en



condiciones de invernáculo por Striker et al. (2011). Según este autor la alta tolerancia al pisoteo de esta especie podría estar relacionada con características anatómicas de las raíces (Striker et al. 2011).

En reiteradas oportunidades a lo largo de la discusión se ha explorado la relación de los patrones observados en el experimento de simulación de pastoreo con respuestas al pastoreo reportadas en otros trabajos que involucraron extensiones temporales variables, desde 2 a 3 años hasta varias décadas (Rodríguez et al 2003; Altesor et al 1998). En el caso de las respuestas reportadas a partir de estudios de exclusión se ha observado que los cambios mas drásticos ocurren en el transcurso de los primeros 2-3 años (Rodríguez et al 2003), es decir, cambios que son perceptibles a través de la escala temporal empleada en este estudio. En cambio, en el caso de las respuestas de largo plazo, como las reportadas por Altesor et al 1998, se vuelve más problemático establecer comparaciones. Tal vez esta sea la razón de la escasa coincidencia entre las respuestas encontradas en este trabajo y las reportadas por el mencionado trabajo en ocasión de discutir el rol de la selectividad en el reemplazo de especies asociado al pastoreo.

### 3.5 CONCLUSIONES

En conclusión, los resultados presentados en este capítulo refuerzan la escasa evidencia empírica obtenida hasta el momento de que todos los componentes del pastoreo presentan al menos algún tipo de efecto sobre la estructura y el funcionamiento de la vegetación. Evidencian además que los efectos globales del “complejo” pastoreo son el resultado del balance entre los distintos componentes, pudiendo diferir éstos por lo tanto en magnitud y en sentido según la importancia de cada componente. Las implicancias de estos resultados serán tratadas con mayor amplitud en el capítulo final.

## CAPÍTULO 4. RELACIONES ENTRE EL COMPORTAMIENTO DIETARIO DEL GANADO, LA ESTRUCTURA DEL PASTIZAL Y LA CARGA GANADERA EN PREDIOS DE SIERRAS

## 4.1 INTRODUCCIÓN

Los efectos de la remoción del pastoreo sobre la estructura de los pastizales del Uruguay están documentados a través de estudios de pares clausura - pastoreo (Formoso & Collucci 2003; Rodríguez et al. 2003, Altesor et al. 2006; Lezama et al. 2013). No obstante, es escasa la información acerca de cuáles son las respuestas de la vegetación a factores de manejo como la intensidad o el método de pastoreo. Aún más escasa es la información sobre cómo estas respuestas de la estructura de la vegetación inciden en la productividad animal. Considerando que el consumo y la dieta de los herbívoros y los efectos del pastoreo sobre la vegetación son el resultado de complejas interacciones entre los animales y la vegetación (Prache & Delagarde 2011), esta información es especialmente relevante tanto desde el punto de vista aplicado como básico (Bullock et al. 2001).

Una de las formas en las que incide la vegetación sobre el desempeño animal es a través de sus efectos sobre la selectividad y a su vez la selectividad por parte de los animales en pastoreo es un elemento clave para entender la dinámica del sistema planta-herbívoro (Heady & Child 1994). A través del pastoreo selectivo los animales consumen una dieta de calidad nutritiva mayor que la de la oferta y re-distribuyen materiales de una calidad distinta en el paisaje (Prache & Delagarde 2011). La selección se manifiesta por un cambio relativo de la frecuencia de un ítem forrajero particular (una dada especie) en la dieta respecto de la oferta (por ejemplo su cobertura o biomasa en la comunidad). La selectividad es el resultado de la preferencia animal, de su habilidad para alcanzar el forraje preferido y de las limitaciones que impone la composición y estructura del dosel (Grant et al. 1985). En este contexto preferencia está definida como aquello que los animales seleccionan con el mínimo de restricciones físicas y selectividad como la preferencia modificada por circunstancias ambientales (Rutter 2006). Una serie de factores controlan la preferencia. Heady & Child (1994) citan a la composición química, particularmente la cantidad de proteína cruda, sílice, fibra cruda y la presencia de ciertos aceites esenciales o compuestos secundarios; al estado ontogénico y de desarrollo de la planta, fundamentalmente a través de cambios en la cantidad de tejidos estructurales lignificados y de material senescente y a las

características estructurales de las plantas, presencia de espinas, pelos. Por supuesto una serie de factores relacionados con el animal modificarán también la preferencia. Entre ellos se encuentran el estado fisiológico del animal, el comportamiento y las condiciones ambientales (Heady & Child 1994).

La metodología más utilizada mundialmente para conocer el uso de la vegetación por herbívoros en sistemas extensivos es la estimación de la composición botánica de sus dietas por microanálisis de heces (Sparks & Malechek 1968; Holechek et al. 1984). A pesar de que la ganadería en Uruguay se realiza mayormente en forma extensiva, no existen antecedentes del uso de esta técnica con herbívoros domésticos. En cambio sí hay información de dieta generada sobre la base de animales fistulados en parcelas experimentales (Formoso 1993; Montossi et al. 1998, 2000). El estudio ya sea de muestras fecales, ruminales o esofágicas tiene un requerimiento básico común, la utilización de características de la epidermis para la identificación de los componentes vegetales de la dieta (Holechek et al. 1982). Los distintos elementos celulares que componen la epidermis (células epidérmicas propiamente dichas, tricomas, estomas) y su distribución en los órganos de las plantas presentan una enorme variabilidad y proporcionan caracteres útiles para el reconocimiento de especies y para estudios de relaciones filogenéticas a distintos niveles. Por otro lado, la presencia de cutina en forma de cutícula o de impregnaciones en las paredes celulares le confiere a la epidermis gran resistencia a la descomposición por microorganismos, permitiendo su estudio en materiales poco conservados como en ejemplares fósiles y componentes digeridos por herbívoros (Esau 1977). Si bien es reconocida su importancia desde el punto de vista básico y aplicado en ecología de pastizales, los estudios que describen patrones micro-histológicos de especies nativas del Uruguay son escasos y parciales. No se dispone de claves y patrones para la identificación de especies a partir de preparados micro-histológicos lo que restringe seriamente la posibilidad de analizar la selectividad en forma directa y objetiva de animales en pastoreo y de integrarla a los modelos de dinámica de las comunidades de campo natural y de manejo de la vegetación.

El pastoreo conjunto de lanares y vacunos en proporciones variables es una práctica extendida en el Uruguay y particularmente en la región bajo estudio. A raíz principalmente de la desvalorización de la lana, en las últimas

décadas ha ocurrido una disminución importante de la presencia de lanares y un concomitante incremento de vacunos, reviviendo la controversia en torno a las ventajas del pastoreo mixto frente al pastoreo exclusivamente vacuno que aún resta resolver. Se ha propuesto que el pastoreo mixto presenta ventajas desde el punto de vista de la productividad animal, sobre todo en términos de productividad de carne ovina (Millot et al. 1987). Desde el punto de vista de la productividad de pastizal sin embargo no hay evidencias claras de las ventajas del pastoreo mixto (Arosteguy, 1984) (ver sin embargo Abaye et al. 1994 por efectos en la calidad de la pastizal). En cuanto a la selección de dieta hay algunas evidencias que indicarían complementariedad en el pastoreo. Por ejemplo, está reportado que los ovinos consumen forraje próximo a fecas mientras que el ganado lo rechaza (Brelín 1979). La dieta del ovino además suele contener un mayor porcentaje de dicotiledóneas, mientras que el vacuno está capacitado para consumir forraje más fibroso proveniente de pastos altos (Montossi et al. 2000). Dentro del marco conceptual de la competencia entre especies, esta interacción entre herbívoros mediada por el forraje representa un caso particularmente interesante, dada las relaciones de retroalimentación entre el consumidor y el recurso (Prins & Van Langevelde 2008).

La heterogeneidad de la vegetación de la región de Sierras del Este ha sido interpretada en un sentido amplio por su relación con factores edáficos (básicamente por su relación con gradientes de disponibilidad de agua controlados por la profundidad del suelo) (Lezama et al. 2011). Si bien en diferentes estudios de pares clausura-pastoreo se han observado cambios drásticos en la composición de especies (Formoso y Colucci 2003; Lezama et al. 2013), el pastoreo como un factor determinante de la heterogeneidad entre predios es escasamente comprendido. En cuanto a la dieta, existen algunas evidencias de los efectos del método de pastoreo (Formoso 1993) y de la relación lanar - vacuno (Formoso 1999) las cuales estarían indicando que son de escasa magnitud. A la luz de estos antecedentes surge que resta evaluar aún el efecto de la presión de pastoreo tanto sobre la composición de los pastizales como sobre la dieta de los herbívoros. Dado que este factor de manejo es identificado en la literatura como el factor más relevante en los sistemas pastoriles (Heady & Child 1994), la información acerca de sus efectos

constituye un prerequisite para entender y mejorar la utilización de los pastizales de sierras.

El objetivo general de este capítulo es estudiar la relación entre la estructura y el funcionamiento de los pastizales y la dieta de los herbívoros que los pastorean en varios establecimientos ganaderos de la región de sierras. Se exploró en particular los efectos de la variable de manejo carga ganadera, que opera a nivel de establecimientos ganaderos, sobre la vegetación y los herbívoros.

## 4.2 MÉTODOS

### 4.2.1 *Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en las sierras del este del Uruguay, una región eminentemente ganadera. La región abarca aproximadamente el 14.3% del territorio nacional (2,5 millones de hectáreas). Conforman un conjunto de elevaciones con una dirección SW-NE, representando la región con mayor energía de relieve del territorio uruguayo. Comprende una amplia variedad de materiales geológicos (ectinitas, migmatitas, granitos, basaltos, entre otros).

Asimismo comprende una gran diversidad de tipos de suelos, predominando los superficiales y muy superficiales con alto contenido de gravilla y pedregosos. Los pastizales y pastizales arbustivos naturales son las formaciones vegetales dominantes en la región (aproximadamente un 90%) (Ferreira 2001), aunque localmente pueden adquirir importancia en términos de superficie arbustales y bosques. Los pastizales naturales de la región presentan una alta variación en términos de composición botánica, variabilidad a su vez altamente asociada a los gradientes de profundidad del suelo presentes en la región (Lezama et al. 2011). La ganadería extensiva con pastoreo mixto de bovinos y ovinos es la actividad preponderante en la región, con cifras de dotaciones entre las más altas del país (Ferreira 2001).

Se seleccionaron 5 establecimientos de ganadería ubicados en los departamentos de Lavalleja, Treinta y Tres y Florida (Figura 4.1). Los predios se seleccionaron de manera de incluir las situaciones más representativas de la región en cuanto a método de pastoreo (pastoreo continuo), razas de herbívoros (vacunos Hereford y ovinos Corriedale) y tipos de suelo (presencia de Litosoles y Brunosoles). Además se tomó en cuenta que se tratara de predios con pastoreo mixto al menos en los últimos 5 años. Desde el punto de vista de la carga ganadera los establecimientos se clasificaron en tres categorías: dos de alta carga (1,34 - 1,36 UG/há), uno de carga media (0,9 - 1UG/) y dos en carga baja (0,64-0,7 UG/ há). Se obtuvo información de dieta, composición y productividad de la vegetación de 20 potreros distribuidos a través de los predios seleccionados.

Las muestras de dieta de vacunos y ovinos se obtuvieron colectando una muestra compuesta por potrero de material fecal fresco de 10 - 15 deposiciones asumidas como provenientes de individuos diferentes. La colecta de material fecal se efectuó en marzo y agosto del 2008 (abarcando el final del verano y el final del invierno respectivamente), períodos contrastantes desde el punto de vista de la disponibilidad forrajera (Mas et al. 1991).

En los mismos potreros en que se obtuvieron muestras de dieta se llevaron a cabo relevamientos de vegetación de acuerdo al método relevé (Mueller - Dombois & Ellenberg 1974). Los censos abarcaron stands de la comunidad A (dominantes en los predios bajo estudio), caracterizada por presentarse sobre suelos medios-profundos de topografía plana y convexa

(Lezama et al. 2011). Se localizaron cuadrados de 25 m<sup>2</sup> en áreas centrales de los stands seleccionados y se registraron todas las especies presentes en los mismos. A cada especie se le asignó visualmente un valor de cobertura – abundancia siguiendo la escala de Braun-Blanquet (Mueller - Dombois & Ellenberg 1974).

Asimismo, se dispuso de la información de PPNA correspondiente a los potreros evaluados a partir de la base de datos del sistema SEGEF (Paruelo et al. 2011). La PPNA fue calculada a partir de serie temporales de imágenes MODIS del Índice de vegetación Normalizado del período 2001-2008.

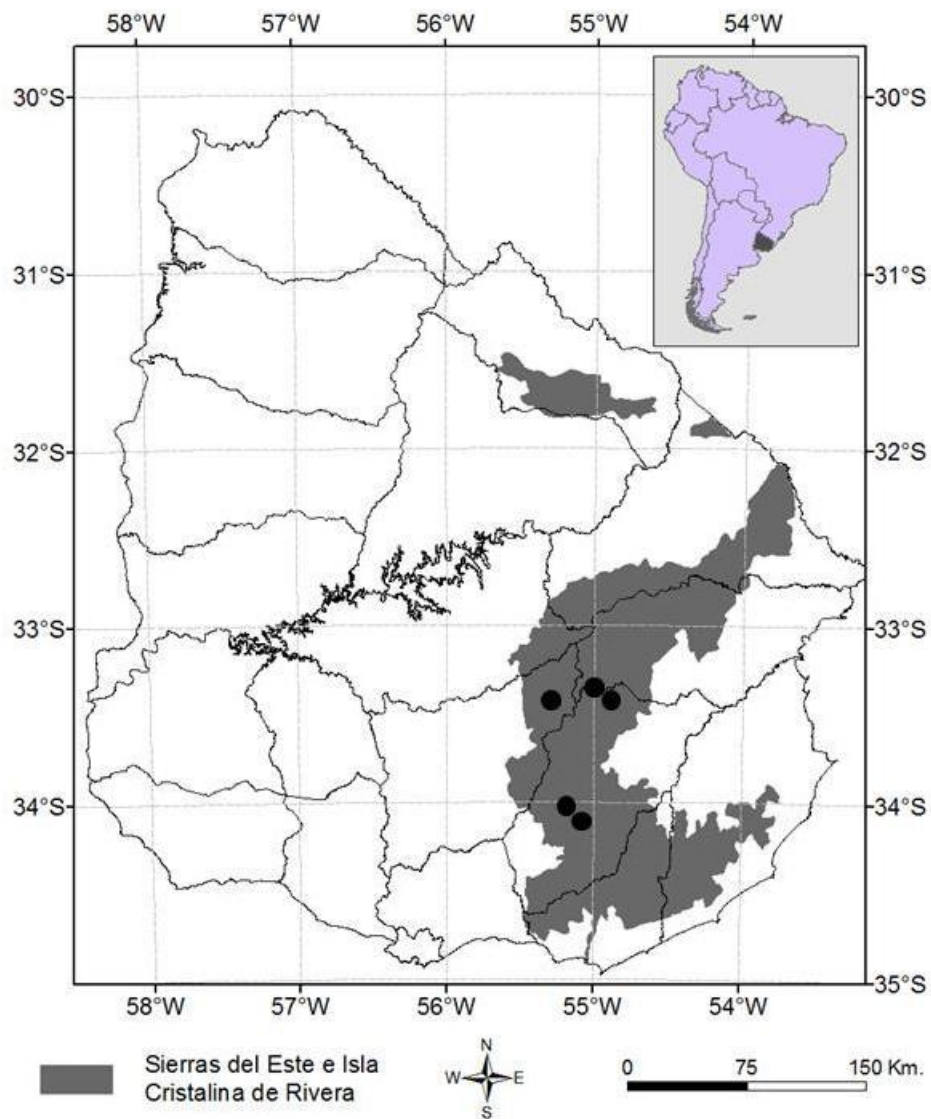




Figura 4.1. Localización de los predios estudiados dentro de la región de Sierras del Este de Uruguay. Los predios están representados sobre un mapa geomorfológico (Panario 1988) y departamental.

#### 4.2.2 Obtención de datos

Las muestras fecales se analizaron microhistológicamente, analizando la composición y abundancia de los ítems forrajeros, de acuerdo al protocolo elaborado por Holechek y Gross (1982). Las partículas pequeñas, así como pelos y tricomas no fueron cuantificados según recomienda el protocolo mencionado.

La determinación de los ítems dietarios se realizó a nivel de tipos forrajeros de plantas, que por otra parte pueden ser asignados a tipos funcionales de planta habitualmente utilizados en ecología de pastizales: Gramíneas Estivales, Gramíneas Invernales, Dicotiledóneas (hierbas y arbustos) y Graminoides (Cyperaceae y Juncaceae).

Gramíneas Estivales: células epidérmicas organizadas en filas de células largas y cortas alternadas, paredes celulares sinuosas, presencia de micropelos y cuerpos silíceos en forma de pesas de gimnasia o de cruz. Estomas con células auxiliares de forma levemente cupulada a triangular, o semicirculares.

Gramíneas Invernales: células epidérmicas organizadas en filas de células largas y cortas, paredes celulares lisas o poco sinuosas, cuerpos silíceos nodulares, rectangulares o circulares. Estomas con células auxiliares de forma rectangular.

Dicotiledóneas: células epidérmicas no organizadas en hileras, de forma poligonal, pentagonal o irregular.

Graminoides: células epidérmicas organizadas en hileras, ausencia de células cortas. Estomas con células auxiliares de forma de domo.

Para la identificación del material a este nivel se elaboraron preparados de referencia para 60 especies, y sobre esta base y las descripciones disponibles en la bibliografía se elaboró una clave de clases forrajeras o tipos forrajeros de plantas. Para la colección de preparados de referencia se seleccionaron especies de plantas vasculares con frecuencia de ocurrencia media y alta observada en un conjunto de censos florísticos llevados a cabo en la región de sierras (Lezama et al. 2011). El material proveniente de ejemplares

creciendo a campo se acondicionó por el método descrito por Hansen et al. (n.d.).

La exactitud y la precisión de las cuantificaciones realizadas por el operador se evaluaron mediante la cuantificación de mezclas de composición conocidas en peso seco (Holechek & Gross, 1982). Se efectuaron comparaciones entre el peso estimado y el peso real de muestras problema de composición conocida las cuales fueron elaboradas por una persona distinta al observador, y su composición era desconocida al momento de las observaciones microscópicas. Las muestras problema se prepararon con material molido en molino Wiley, tamiz 1mm, con especies de los cuatro grupos forrajeros: *P. notatum*, *E. angustifolius*, *P. plicatulum*, *S. charruana*, *P. montevidense*, *Carex bonariensis* y *Oxalis sp.* La relación entre el peso estimado y el peso real se cuantificó mediante análisis de regresión lineal, comparándose asimismo la ecuación obtenida con la ecuación de la línea de equidad.

#### 4.2.3 Análisis de datos

La relación entre la composición del pastizal y la carga ganadera a la que está sometida fue evaluada mediante procedimientos de multirespuesta por permutación (la sigla en inglés es MRPP) (McCune & Mefford 1999). El efecto de la carga ganadera sobre la cobertura de las especies dominantes del pastizal, la cobertura de los tipos forrajeros y de la PPNA fue analizada mediante un ANVA de una vía.

La composición dietaria en términos de tipos forrajeros se analizó a través de análisis de varianza de tres vías (Fecha, Tipo de herbívoro, Carga Ganadera). La homogeneidad de varianza fue evaluada a través del test de Levene. Se transformaron los datos mediante la función raíz cuadrada en los casos que fue necesario para cumplir el requisito de homogeneidad de varianza.

El solapamiento entre las dietas de vacunos y ovinos se evaluó mediante el índice de similitud de Sorensen (McCune & Mefford 1999). Se

evaluaron los efectos de la fecha de muestreo y la carga ganadera sobre el solapamiento a través de análisis de varianza de dos vías.

La selectividad de la dieta se calculó a través del índice de similitud de Sorensen entre la oferta de tipos forrajeros de cada potrero y la información de dieta de agosto, fecha más próxima a la descripción de la oferta. La oferta de tipos forrajeros de los potreros fue estimada mediante mapas de vegetación de los predios (Baeza et al. 2011). Para ello se utilizaron los valores promedio de las comunidades (publicados en Lezama et al. 2011), ponderados por la importancia de cada comunidad presente en el potrero.

## 4.3 RESULTADOS

### 4.3.1 Variación en la estructura y el funcionamiento del pastizal entre potreros con niveles de carga ganadera contrastante

El análisis a través del MRPP mostró diferencias en la composición florística entre potreros relacionadas a la carga ganadera, detectándose diferencias significativas entre los tres niveles de carga (MRPP:  $d= 0.73$ ,  $p < 0.001$ ). A nivel de especies dominantes también se encontraron diferencias entre las distintas cargas ganaderas (Tabla 4.1). La hierba de bajo porte *Dichondra sericea* presentó en los niveles medio y alto, una cobertura dos órdenes de magnitud superior que en el nivel de carga bajo. Por el contrario, la gramínea erecta *Panicum millioides* presentó valores de cobertura un orden de magnitud mayores en los niveles de carga bajo en relación al nivel de carga alto (Tabla 4.1). Algunas de las especies dominantes presentaron respuestas no lineales frente a la carga ganadera. Por ejemplo, la hierba *Richardia humistrata* presentó mayor cobertura en los niveles de carga bajo y alto en relación al nivel de carga intermedio.

Con respecto a la cobertura en términos de tipos forrajeros se observaron diferencias significativas entre los potreros en las gramíneas invernales y dicotiledóneas, no así en gramíneas estivales ni graminoides (Tabla 4.1). La cobertura de gramíneas invernales disminuyó en función del nivel de carga ganadera, variando un 66.9% desde el extremo de carga baja al

extremo de carga alta. La cobertura de dicotiledóneas, por su lado, mostró una tendencia opuesta, difiriendo significativamente entre el nivel de carga moderada y alta en un 36 %. Al discriminar las dicotiledóneas de acuerdo a su forma de vida, arbustos y hierbas, queda evidenciado que el patrón de dicotiledóneas se explica a partir del aumento de las hierbas (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Cobertura de especies dominantes (de alta ocurrencia) y Tipos forrajeros en comunidades de pastizal bajo distintos niveles de carga ganadera (Promedio  $\pm$  Error Estándar). Se indican las comparaciones entre cargas significativamente diferentes (Holm-Sidak,  $p < 0.05$ ).

	CG1 (baja)	CG 2 (media)	CG 3 (alta)	P<0.05
N° de censos	14	8	7	
<b>ESPECIES</b>				
<i>P. montevidensis</i>	10.4 $\pm$ 2.1	12.0 $\pm$ 4.5	6.1 $\pm$ 1.8	ns.
<i>R. humistrata</i>	9.3 $\pm$ 2.5	3.7 $\pm$ 2.7	14.8 $\pm$ 3.1	1>2, 2<3
<i>D. seríceea</i>	0.04 $\pm$ 0.01	1.3 $\pm$ 0.8	4.4 $\pm$ 1.9	1<2, 1<3
<i>P. notatum</i>	2.1 $\pm$ 0.9	10.9 $\pm$ 4.9	0.1 $\pm$ 0.02	2>3
<i>B. laguroides</i>	10.1 $\pm$ 2.4	1.5 $\pm$ 0.8	3.9 $\pm$ 1.3	1>2
<i>B. trímera</i>	2.2 $\pm$ 2.1	4.8 $\pm$ 2.5	2.8 $\pm$ 1.5	1<2
<i>P. millioides</i>	1.2 $\pm$ 0.7	0.2 $\pm$ 0.12	0.02 $\pm$ 0.01	1>3
<b>TIPOS FORRAJEROS</b>				
<b>Gramíneas</b>				
Estivales	35.5 $\pm$ 5.3	49.7 $\pm$ 7.9	31.8 $\pm$ 5.6	ns.
<b>Gramíneas</b>				
Invernales	26.9 $\pm$ 3.9	13.6 $\pm$ 5.0	8.9 $\pm$ 2.2	1>3
Graminoides	4.9 $\pm$ 1.1	2.2 $\pm$ 1.3	1.6 $\pm$ 0.9	ns.
Dicotiledóneas	17.0 $\pm$ 3.9	14.8 $\pm$ 7.0	35.3 $\pm$ 6.9	1<3, 2<3
<b>FORMAS DE VIDA</b>				
Hierbas	13.9 $\pm$ 2.4	8.8 $\pm$ 4.4	30.6 $\pm$ 3.5	1<3, 2<3
Arbustos	5.6 $\pm$ 3.9	10.8 $\pm$ 5.9	15.2 $\pm$ 5.2	ns

La cobertura vegetal del suelo de la comunidad dominante (comunidad A) no difirió significativamente entre potreros con distintas cargas ganaderas, ubicándose ésta en el entorno del 86% ( $F_{2, 23}=0.0613$ ;  $p=0.48$ ). En relación al funcionamiento del pastizal, los potreros con distintos niveles de carga no difirieron en términos de su productividad forrajera estimada a partir de imágenes satelitales ( $F_{2, 17}=0.09176$ ,  $p=0.913$ ). La PPNA promedio para el período 2001-2008 fue de 4592 kgMS ha.  $^{-1}$  año $^{-1}$ , con un rango de 4168 a 5153 kgMS ha.  $^{-1}$  año $^{-1}$ . La carga ganadera tampoco mostró efectos sobre la estacionalidad de la PPNA (Kruskal – Wallis  $_{2, 17}=3.718$ ,  $p=0.156$ ). La PPNA promedio de marzo del 2008 se ubicó en 456.7 kgMS ha.  $^{-1}$  año $^{-1}$  y en agosto de ese mismo año en 257.9 kgMS ha.  $^{-1}$  año $^{-1}$ .

#### *4.3.2 Ajuste de la técnica microhistológica*

El análisis de regresión mostró una relación positiva y altamente significativa entre el peso seco real y el estimado de cada ítem considerado en las muestras problema, explicando la ecuación obtenida el 94,3% de la varianza de los datos ( $F_{1, 28}: 413.1$ ;  $p>0.0001$ ) (Figura 4.2). La comparación de la ecuación de regresión con la línea de equidad no encontró diferencias en la pendiente ni en intercepto ( $F_{1, 29}=0.000$ ,  $p=0.99$ ) ( $F_{1, 30}=0.004$ ,  $p=0.95$ ), de lo cual se desprende que las estimaciones fueron exactas y precisas. El elevado ajuste de las cuantificaciones de la composición botánica de las muestras problemas con los valores reales permite considerar aceptables los microanálisis del conjunto total de las muestras analizadas.

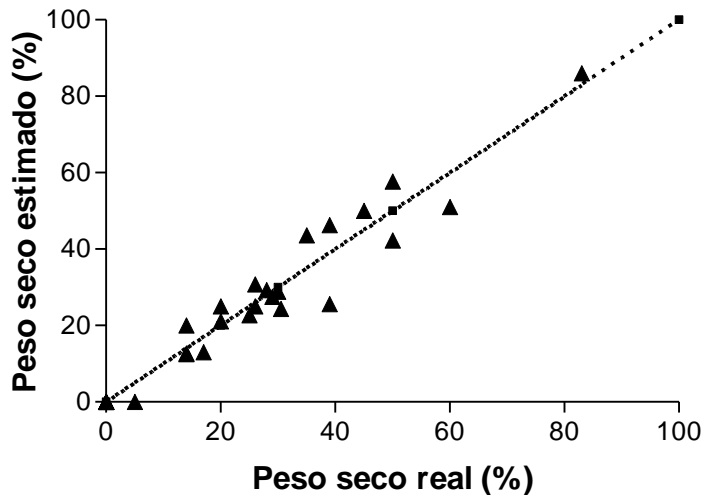


Figura 4.2. Relación entre el porcentaje de tipos forrajeros por microanálisis estimado (y) y real (x), en peso seco, para las muestras problema.

#### 4.3.3 Patrones de dieta

Las gramíneas estivales fueron claramente el tipo forrajero dominante en las dietas de ovinos y vacunos. Su porcentaje superó el 50 % en todas las combinaciones de Tipo de Herbívoro, Carga Ganadera y Fecha, salvo en invierno en los potreros de alta carga donde se ubicó en un 41.7 % en vacunos y 47.1 % en ovinos (Figura 4.3a). En el segundo lugar de importancia en la dieta se alternaron las gramíneas invernales y las dicotiledóneas según la fecha, el tipo de herbívoro o la carga ganadera.

La importancia de las gramíneas estivales en la dieta varió significativamente entre fechas de muestreo y niveles de carga ganadera, no difiriendo en cambio entre tipo de herbívoro (ver Tabla 1 Apéndice 3) (Figura 4.3a). El porcentaje de gramíneas estivales, promediando ovinos y vacunos, varió de 72.5% en marzo a 52.3% en agosto y fue un 15% menor en los potreros con alta carga ganadera.

El porcentaje de gramíneas invernales de la dieta varió de 7% en marzo a 22.2% en agosto, promediando datos de ovinos y vacunos. En tanto que el efecto de la carga ganadera sobre la importancia de este tipo forrajero dependió del tipo de herbívoro (ver Tabla 1 Apéndice 3). La dieta de ovinos de los potreros con mayor nivel de carga presentó un 19.1% menos de gramíneas

invernales en relación a los otros niveles, representando la única situación en que la dieta de ovinos difirió significativamente de la dieta de vacunos en términos de este componente (dentro de la misma fecha de muestreo) (Figura 4.3b).

Los porcentajes de dicotiledóneas y gramínoideas también variaron con la carga ganadera pero en interacción con el tipo de herbívoro y la fecha de muestreo (ver Tabla 1 Apéndice 3). En ovinos y vacunos el efecto de la carga se expresó en el porcentaje de dicotiledóneas en la dieta, mostrando siempre mayores valores en los potreros con mayor carga ganadera en relación a los potreros restantes dentro de la misma estación (Figura 4.3c). El ejemplo más acentuado de este patrón se observó en la dieta de vacunos de agosto en la cual la diferencia entre los niveles medio y alto de carga fue del 104%. La diferencia entre herbívoros en marzo se manifestó en los niveles de carga bajo y alto, en los cuales los ovinos presentaron mayores porcentajes de dicotiledóneas en sus dietas que los vacunos. En agosto, por el contrario, los vacunos presentaron valores mayores de dicotiledóneas en la dieta que los ovinos en el nivel de carga alto.

El porcentaje de gramínoideas de la dieta de ovinos no varió entre niveles de carga ganadera mientras que en vacunos difirió con la carga en los datos de agosto, cuando varió de 10.8 % en el nivel de carga baja a 3.3% en el nivel de carga alta. Por otro lado, la dieta de los ovinos mostró un cambio estacional en términos de su porcentaje de gramínoideas, variando en promedio de 3.9 % a 8.1% de fines de verano a fines de invierno (más que duplicaron su importancia), mientras que en la dieta de vacunos no se manifestó esta tendencia (Figura 4.3d).

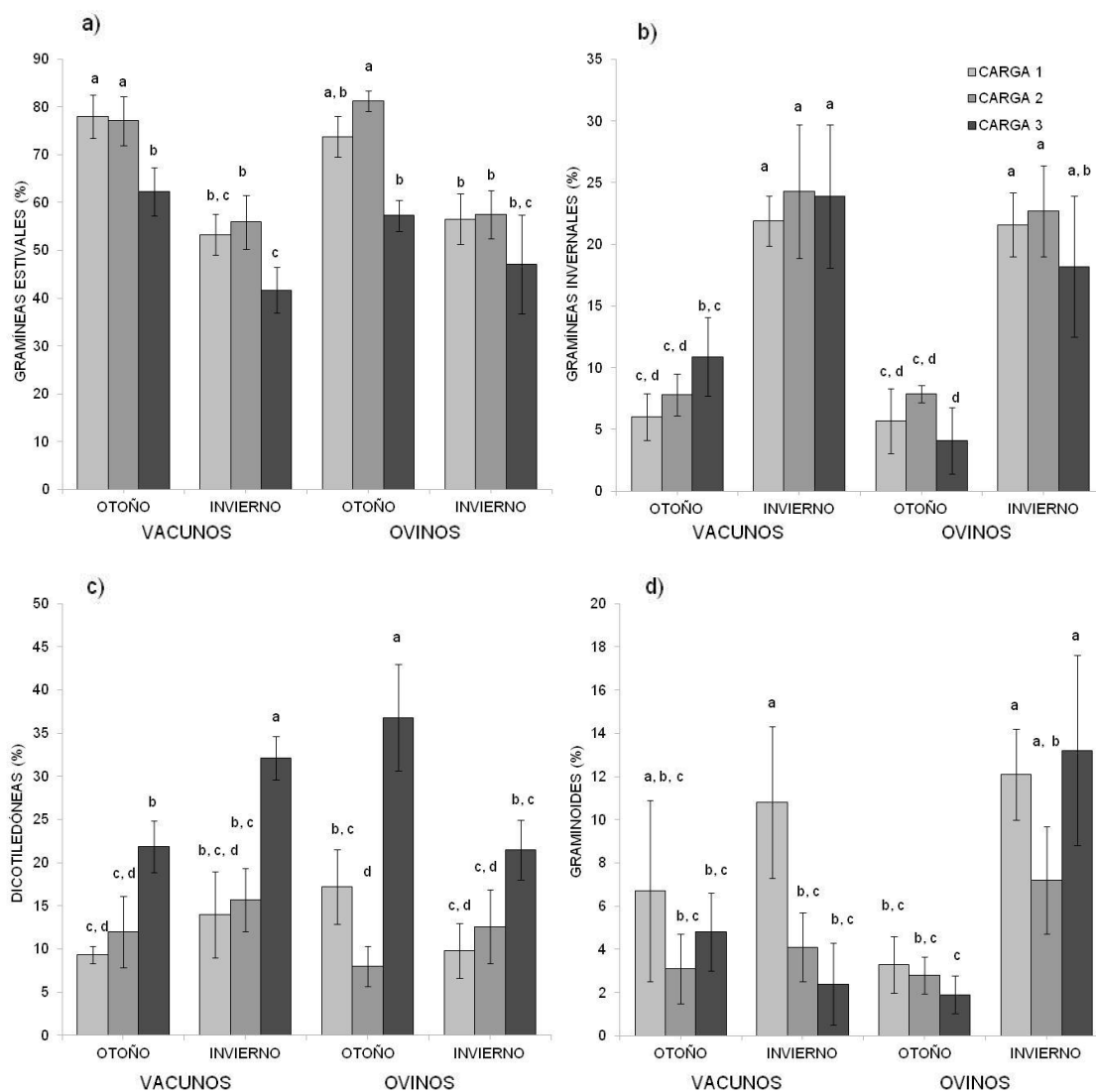


Figura 4.3. Contribución porcentual (%) de los tipos forrajeros a la dieta de ovinos y vacunos en marzo y agosto de 2008 en tres situaciones de carga ganadera contrastantes (CG1: 0,64-0,7 UG/ há; CG 2: (9,0-1UG/há y CG 3: 1,34-1,36 UG/há) (Promedio  $\pm$  Error Estándar): a) Gramíneas estivales, b) Gramíneas invernales, c) Dicotiledóneas y d) Graminoides. Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Holm- Sidak,  $p < 0.05$ ).

La variación en la composición de dieta de tipos forrajeros resultó en que el solapamiento entre los herbívoros mostrara claros efectos de la carga ganadera (Figura 4.4). En promedio, los potreros con alta carga presentaron un grado de solapamiento un 11% menor que los potreros con carga baja y media los cuales no difirieron entre sí. Por otro lado, el solapamiento entre las dietas no manifestó diferencias entre las fechas de muestreo (Ver Tabla 2 en Apéndice 3).



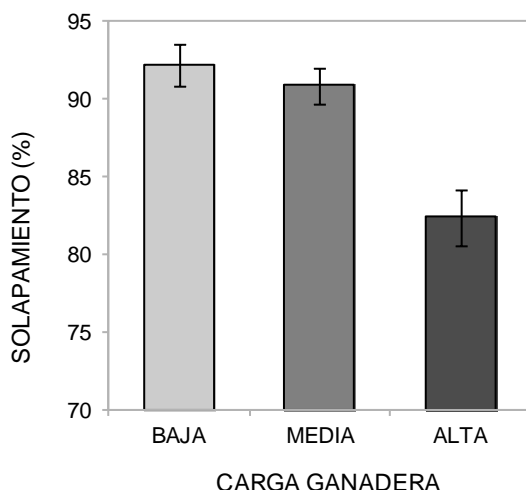


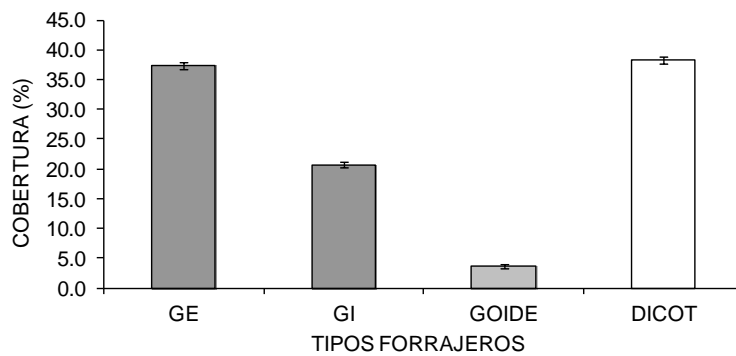
Figura 4.4. Solapamiento de dieta entre vacunos y ovinos en pastizales de Sierras del Uruguay. Se representan los valores promedio de las dos fechas de muestreo (marzo y agosto 2008) para las tres cargas ganaderas evaluadas (Promedio  $\pm$  Error Estándar) (Baja: 0,64-0,7 UG/ há; Media: (0,9-1 UG/há y Alta: 1,34-1,36 UG/há).

En la Figura 4.5a está representada la oferta de los distintos tipos forrajeros en los pastizales de sierra durante la primavera, estimadas a partir de los mapas de vegetación de las unidades fitosociológicas. La mayor disponibilidad corresponde a dicotiledóneas y gramíneas estivales con valores de cobertura promedio similares, 38,3 % y 37,3% respectivamente. En segundo lugar se ubican las gramíneas invernales con un aporte aproximado de 20 % y en último lugar los graminoides con valores próximos al 4%.

En la comparación de la dieta con los valores de oferta se puede observar en términos generales un desacople similar en términos cualitativos para ambas especies de herbívoros (ver Figura 4.3 y Figura 4.5a). Existe una sobrerrepresentación generalizada de gramíneas estivales y graminoides y una subrepresentación de dicotiledóneas en la dieta.

La selectividad a finales de invierno, medida como 1 – Índice de Sorensen, fue afectada por el tipo de herbívoro en interacción con la carga ganadera (ver Tabla 2 en Apéndice 3) (Figura 4.5b). Los test a posteriori indican que la selectividad de vacunos de los potreros de alta carga es la única que difiere de las restantes, siendo ésta un 61.5 % menor que las demás (Figura 4.5b).

a)



b)

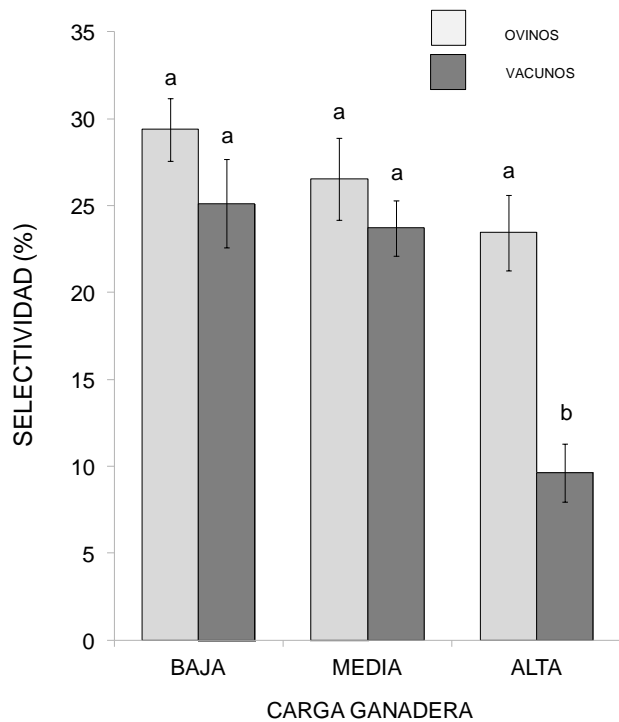


Figura 4.5. a) Cobertura de tipos forrajeros (Promedio  $\pm$  Error Estándar), para los distintos potreros a partir de muestreos de campo realizados en octubre y noviembre 2008-2009 (GE: gramíneas estivales, GI: gramíneas invernales, GOI: graminoides, DICOT: dicotiledóneas). b) Selectividad de la dieta de vacunos y ovinos en los muestreos de agosto (1- Índice de Sorensen). Letras distintas indican diferencias significativas (Test de Holm- Sidak,  $p < 0.05$ ).

## 4.4 DISCUSIÓN

### 4.4.1 Cambios estructurales y funcionales del pastizal relacionados a la variación en carga ganadera

En este estudio se detectaron claros patrones de variación de la vegetación entre predios, a escala regional, asociados a la intensidad del pastoreo expresada en términos de carga ganadera. La comunidad A de *P. stipoides* –*B. laguroides* – *G. fragilis* característica de suelos medios y profundos drenados mostró una marcada diferenciación de acuerdo al predio donde se ubicaba. Fundamentalmente nuestros resultados indicarían el reemplazo de gramíneas invernales por hierbas con el sobrepastoreo.

Estos tipos funcionales de planta, por otra parte, han sido identificados como de respuesta opuesta al pastoreo, más precisamente las gramíneas invernales como crecientes frente a la ausencia de pastoreo mientras que las hierbas han sido señaladas como decrecientes. El descenso de la importancia de gramíneas invernales en presencia de pastoreo sería un indicio de que son altamente seleccionadas debido a su mayor palatabilidad (Formoso & Collucci 2003), pero su susceptibilidad además ha sido relacionada con la ausencia de mecanismos de escape entre las especies que lo integran (Rodríguez et al. 2003) y que el reinicio del crecimiento estacional y floración coincide con la salida del invierno, momento en el que es más agudo el déficit forrajero (Rossengurtt 1979). Independientemente de cuál sea el mecanismo está claro que la susceptibilidad de las gramíneas invernales se acentúa conforme aumenta la intensidad del pastoreo. La respuesta de las hierbas (tanto de crecimiento invernal como estival) puede ser explicada por su hábito de crecimiento predominantemente de tipo roseta o estolonífero rastrero promovido con el pastoreo al posibilitar mecanismos efectivos de escape de la defoliación (Rodríguez et al. 2003). Llamativamente, dos aspectos conspicuos de la estructura de la vegetación de pastizales como es su grado de arbustización y el porcentaje de cobertura vegetal del suelo no mostraron estar relacionados con el gradiente de carga ganadera. El hecho de que dentro de una comunidad florística la variación fisonómica y composicional estén

desacopladas dificulta sensiblemente el monitoreo de su condición así como también la elaboración de mapas de vegetación (Paruelo et al. 2004).

Frecuentemente se asume la existencia de una estrecha correspondencia entre la estructura de la vegetación y su funcionamiento (Paruelo et al. 2004), y en todo caso generalmente se postula que el funcionamiento de la vegetación es más sensible que su estructura frente a los impactos antrópicos (Milchunas & Lauenroth 1995). Sin embargo en el caso de los pastizales de las sierras se puede observar un desacople entre estos aspectos frente a la intensificación del uso ganadero, manifestándose cambios estructurales previamente a cambios en el funcionamiento. Estos resultados concuerdan con los reportados por Pereira (2013) para comunidades de pastizal post-agrícolas de la región norte del Uruguay, y en conjunto presentan importantes implicancias para el monitoreo de la condición de estos pastizales naturales. El mantenimiento de los servicios que brindan los pastizales requiere necesariamente que éstos sean medidos y reportados, lo que requiere desarrollar procedimientos de monitoreo y un sistema de reporte de datos a los interesados. En este contexto algunos indicadores tradicionalmente empleados como la PPNA y la cobertura vegetal del suelo no parecen ser tan apropiados considerando su escasa sensibilidad a los impactos de altas cargas ganaderas. Alternativamente, la composición funcional del pastizal aparece como un aspecto central a tener en cuenta en el monitoreo de estos pastizales.

#### *4.4.2 Patrones de variación en la dieta relacionados a la estacionalidad del pastizal, la carga ganadera y el tipo de herbívoro*

La técnica microhistológica empleada en este estudio permitió generar información acerca de las dietas de vacunos y ovinos en condiciones de pastoreo extensivo sobre pastizales naturales de sierras. Los resultados presentan en general concordancia con resultados obtenidos a través del estudio de animales fistulados en parcelas de campo experimentales (Formoso 1993; Montossi et al. 1998; Montossi et al. 2000). Las dietas se caracterizaron en primer lugar por ser ampliamente generalistas, conteniendo proporciones importantes de distintos tipos forrajeros (Baldi et al. 2004). Un aspecto

llamativo, y esta es una de las principales diferencias en relación a los antecedentes nacionales mencionados, es la elevada importancia de dicotiledóneas en las dietas, siendo especialmente llamativos los altos porcentajes alcanzados en la dieta de vacunos. En general se considera que la estrategia de forrajeo en ungulados está determinada fuertemente por el tamaño corporal (Jarman 1974). En términos de composición de dieta hay profusa evidencia de que la importancia de dicotiledóneas decrece a medida que aumenta el tamaño de los herbívoros. Así, los ovinos han sido descritos como herbívoros intermedios, desde pastadores a ramoneadores según el ecosistema, mientras que los vacunos han sido descritos unánimemente como pastadores. Sin embargo, en este estudio se encontró que los vacunos en determinadas circunstancias (agosto + potreros de alta carga) constituyeron casi una tercera parte de su dieta en base a dicotiledóneas, superando incluso la proporción de dicotiledóneas encontrada en los ovinos en esas mismas condiciones. No se encontró antecedentes de esto en la bibliografía y es un aspecto para profundizar en futuros estudios. Tal vez la información más precisa de que especies vegetales están consumiendo permita ahondar en la interpretación de los datos.

Un segundo aspecto general para subrayar es que ambas dietas mostraron una marcada variación estacional en la composición de tipos forrajeros, acorde a la composición mixta del pastizal, con componentes de crecimiento estival e invernal. No obstante, si bien se pudo observar un decremento en la importancia de las gramíneas estivales acompañado de un incremento sustancial de las gramíneas invernales en la importancia de la dieta en el pasaje de fines de verano a fines de invierno, es notable el carácter dominante de las gramíneas estivales en la dieta. Más aún, considerando que los porcentajes de éstas en la dieta están muy por encima de los porcentajes con que se presentan en la oferta del pastizal. Una posibilidad es que estén siendo sobreestimadas por la técnica de análisis de heces debido a que son resistentes a la degradación en relación a los otros tipos forrajeros. Sin embargo, Formoso (1993) trabajando en la misma región pero con ovinos fistulados (y por lo tanto sin el problema de sesgo por degradación diferencial), encontró también valores dominantes de las gramíneas estivales con porcentajes similares. El desplazamiento en el consumo de la producción

estival hacia el invierno deja en evidencia además la escasez de oferta de pastos invernales y la marcada estacionalidad de la producción de forraje en este sistema.

Curiosamente la reducción en la importancia de gramíneas estivales con la carga ganadera en la dieta no se ve acompañada por una reducción en la oferta (calculada a partir de su cobertura en los censos de la comunidad de pastizal dominante). Tal vez ocurre un cambio composicional en las especies dominantes que trae aparejado una reducción en la productividad de los pastos estivales. En cualquier caso, este tipo forrajero muestra claramente que tiene una alta capacidad de reponerse a la defoliación selectiva por parte de los animales en pastoreo continuo.

A partir de la información de que la productividad forrajera no cambia significativamente entre potreros con niveles de carga ganadera marcadamente diferentes, es posible asumir que la disponibilidad forrajera si difiere entre estos potreros. Ahora bien, si asumimos que en forma asociada al gradiente de carga ganadera abarcado en este trabajo ocurre una disminución en la disponibilidad de forraje, podríamos esperar una disminución generalizada de la selectividad de los herbívoros frente al aumento de carga, una hipótesis que encuentra amplio soporte a partir de estudios bajo condiciones controladas (Burns et al 1989). Sin embargo, la evidencia a partir de los datos de dieta de agosto indicó que solamente se vio afectada la selectividad de los vacunos a altas cargas. Este resultado coincide con observaciones reportadas a nivel mundial de que los ovinos se caracterizan por su alta capacidad de mantener la calidad de la dieta independientemente de la carga ganadera (García et al. 2003). En el mismo sentido que los resultados de selectividad, el análisis del solapamiento de dieta tanto de otoño como de invierno permitió observar que las dietas de ovinos y vacunos divergieron en los potreros con carga alta. los tipos forrajeros que explican la reducción en el solapamiento varían según la fecha. La reducción del solapamiento en otoño en el nivel de carga alta está explicada por la mayor importancia de gramíneas invernales en vacunos que en ovinos (Figura 4.3b). Al ser el grupo forrajero que disminuye en la oferta frente al aumento de carga ganadera (Tabla 4.1), es posible afirmar que mientras que el ovino cambió su dieta frente al aumento de carga en forma asociada al cambio de la vegetación, el vacuno consumió los mismos porcentajes

independientemente de la oferta. En efecto, los vacunos consumieron el mismo porcentaje de gramíneas invernales en un rango de situaciones en que su cobertura varió cerca de un 70%. Considerando que las gramíneas invernales en marzo recién están reiniciando el crecimiento y que probablemente sean mayormente maciegas de pastos duros como *Stipa charruana* o *Stipa filifolia*, es posible pensar que la calidad de la dieta de los vacunos en esta fecha fue muy reducida.

En invierno los tipos forrajeros que explican la reducción en el solapamiento son las dicotiledóneas y los gramínoles (Figura 4.3c y d). Básicamente la divergencia se explica porque en los potreros con niveles de carga altos los vacunos presentan un mayor consumo de dicotiledóneas que en los restantes niveles de carga, llegando inclusive a porcentajes similares a la oferta, y a la vez muestran porcentajes menores de gramínoles en la dieta.

Formoso (1993) encontró que las dicotiledóneas constituyen un aporte importante, tanto en términos de cantidad de forraje como de calidad nutritiva, a la dieta de los ovinos en invierno en un experimento realizado sobre campo natural. Encontró que las principales especies que realizaban el aporte a la dieta eran en su mayoría hierbas de bajo porte inaccesibles para el ganado vacuno. En contraposición, los altos porcentajes de dicotiledóneas encontrados en este trabajo en la dieta de vacunos en invierno en los potreros de alta carga posiblemente se deban al consumo de subarbustos como *E. horridum* (D. Formoso com. pers.). Al igual que lo que sucede con las gramíneas invernales en otoño, estas evidencias estarían indicando que el vacuno se ve más afectado que el ovino en términos de calidad de dieta en condiciones de alta carga ganadera.

En resumen se puede afirmar que la variación en la carga ganadera presentó efectos generales sobre ambos herbívoros pero que el impacto de altos niveles de carga fue especialmente pronunciado en los vacunos. Formoso (2005), en un estudio experimental sobre desempeño animal en pastizales de la región, encontró a la carga como la variable de manejo de mayor efecto, señalando también que los bovinos son más afectados que los ovinos en condiciones de alta carga ganadera. Se ha postulado que la amplitud de la boca es un factor determinante de la selectividad de ítems forrajeros de alta calidad y relacionado a este parámetro morfológico los ungulados difieren en su

habilidad en alimentarse en pasturas de diferente altura. Illius y Gordon (1987) observaron una ventaja morfológica de los ovinos que acceden a mejor forraje inaccesible para el ganado vacuno en pasturas cortas. Nuestros resultados son consistentes con la evidencia de que una diferencia de escasos centímetros puede limitar el tamaño-volumen y frecuencia de bocado conduciendo a la exclusión de los ungulados de mayor tamaño.

Usualmente se asume que el solapamiento de dieta es evidencia, aunque no suficiente, para señalar la existencia de competencia interespecífica (Murray & Illius 2000). Más aún, según esta hipótesis, en circunstancias de escasez de recursos es esperable que el solapamiento de dieta entre herbívoros y la competencia entre ellos se acentúe (Baldi et al. 2004). Sin embargo, este sería el caso si la competencia se diera a través de la explotación simultánea de los recursos sin diferencias en su accesibilidad. En nuestro caso, sin embargo, las dietas de vacunos y ovinos reducen su solapamiento conforme aumenta la carga ganadera. Las modificaciones impuestas por el aumento de carga, tanto composicionales como estructurales, colocarían al ovino en una ventaja competitiva al permanecer capacitado para consumir de forma selectiva en tanto que los vacunos quedarían relegados a consumir las plantas de mayor porte y rechazadas por los ovinos. O sea, la reducción en el solapamiento no implicaría que se borre la competencia a altas cargas sino más bien lo contrario. A cargas bajas y medias son especies potencialmente competidoras pero a cargas elevadas efectivamente estarían compitiendo, siendo capturado el forraje por parte de los ovinos. Esto es consistente con la idea de Murray y Illius (2000) de que la herbivoría por una de las especies puede modificar la vegetación de tal forma de convertirla en menos provechosa para la especie competidora. Así, plantean estos autores, la modificación de la vegetación es un componente crítico en la competencia por recursos en herbívoros.





CAPÍTULO 5.  
DISCUSIÓN GENERAL

### *5.1 Relación planta - herbívoro: algunos patrones claros y mucho por aprender.*

En esta tesis analicé la interacción planta - herbívoro a través de varios tipos de aproximaciones; desde un experimento manipulativo controlado (capítulo 3) hasta un tipo de abordaje completamente observacional (capítulo 4), pasando por un estudio de sitios pareados clausuras-pastoreo de tipo intermedio observacional- experimental (capítulo 2). Además en la tesis se empleó diversidad de abordajes en cuanto a la utilización de distintas escalas espaciales, variando éstas tanto en extensión como en resolución. Se realizaron observaciones a escala de detalle dentro de un parche de pastizal (capítulo 3) hasta análisis a nivel de establecimientos ganaderos a escala regional (capítulo 4). Más allá de la diversidad de aproximaciones empleada, la selectividad del pastoreo aparece recurrentemente como un aspecto clave de la interacción planta – animal, y constituye un hilo conductor a lo largo de los capítulos de la tesis.

El patrón general de cambio de la magnitud de los efectos del pastoreo con la productividad del hábitat, descrito el Capítulo 2, se puede relacionar con la acción de distintos mecanismos subyacentes. Entre ellos, aparece con fuerza la hipótesis que vincula el efecto del pastoreo al consumo selectivo de especies competitivamente superiores (Harper 1969; Pacala & Crawley 1992). En la medida que este mecanismo operaría en los ambientes altamente productivos pero no así en los de baja productividad, provee una explicación al patrón regional observado. En el Capítulo 3 se evaluaron los efectos de la selectividad a escala de parche, mediante una regla de decisión simple de defoliación (plantas palatables versus no palatables). A través de este experimento se demostró efectos promotores y reductores de la defoliación selectiva y de la defoliación uniforme sobre especies y tipos funcionales de planta. Asimismo se mostró que el factor selectividad de defoliación interactúa con los otros componentes del pastoreo en varios de sus efectos sobre atributos estructurales de la vegetación. De esta manera se contribuye al debate instalado en la actualidad en torno a la relevancia de la selectividad de la herbivoría (Dorrugh & Moxham 2012). Por último, en el Capítulo 4 se cuantificó la selectividad de dos especies de herbívoros ungulados consumiendo conjuntamente un mismo recurso. Por un lado se mostró a la

selectividad del ganado como un proceso dependiente de la interacción entre el tipo de herbívoro y la densidad de herbívoros. Los resultados obtenidos son consistentes con los obtenidos en otros sistemas (Grant et al. 1985; Kausurud et al. 2006). Por otro lado, los resultados de este estudio coinciden con la conceptualización de Prins & Van Langevelde (2008) en señalar a la interacción planta – herbívoro en sistemas pastoriles como una interacción compleja en que la selectividad aparece como un proceso dinámico, actuando al mismo tiempo como causa y efecto de la vegetación (reafirmando el concepto de control interactivo de Chapin et al. 2011).

En relación al tema de la selectividad destaco dos áreas de estudio que requieren ser analizadas experimentalmente con mayor profundidad:

- Numerosos autores proponen que los cambios en composición de especies de las comunidades de pastizal frente al pastoreo se pueden predecir básicamente a partir de la selectividad de la herbivoría y de la habilidad de las plantas de tolerar (rebrotar o reproducirse después del daño) o evadir la herbivoría (reducir de la probabilidad de ser defoliada) (Briske 1991; Augustine & McNaughton 1998; Evju et al. 2009). Sin embargo, un aspecto clave del impacto de la defoliación a nivel de planta es si el efecto es directo (relacionado a distintos niveles de tolerancia) o indirecto, afectando la interacción de competencia con las plantas vecinas. Nuestro abordaje en el capítulo 3 nos permitió mostrar respuestas divergentes del pastizal a dos modalidades de remoción, no obstante no nos permitió discriminar entre estos mecanismos en las respuestas encontradas. Estudios de escala fina que cuantifiquen la importancia de estos mecanismos ayudarían a comprender no sólo los efectos de la defoliación de las plantas por los animales, sino también el efecto complejo de los vecinos sobre la planta defoliada. Asimismo permitirían evaluar hipótesis relativas al reemplazo de especies asociado al pastoreo, tal como la hipótesis de que el pastoreo selectivo beneficia indirectamente a las especies no preferidas al modificar las jerarquías competitivas y liberar los recursos previamente utilizados por las plantas preferidas (Crawley 1997). Recientemente esta hipótesis se ha explorado en pastizales semiáridos de sudamérica (Moretto & Distel 1999; Graff 2009), pastizales altos de Norteamérica (Hendon & Briske 2002) y pastizales del sur de Australia

(Dorrough & Moxham 2012), pero se desconocen estudios con este enfoque que se hayan realizado en pastizales templados de Sudamérica (PRP).

- Un tema central en la teoría del forrajeo es que los procesos de selectividad pueden operar a distintas escalas espaciales (y temporales), tema frecuentemente conceptualizado en forma de una jerarquía que abarca desde el nivel de selección de órganos y plantas, en la escala de mayor detalle, atravesando el nivel de parche y hábitat a escalas intermedias y alcanzando el nivel de paisaje a escalas mayores (Senft et al. 1987). De hecho, está documentado que el ganado es capaz de discriminar entre ítems forrajeros a escalas de detalle, así como responder también a parches de distinta calidad forrajera a escalas mayores (Edwards et al. 1994). Desde este punto de vista, la información de dieta registrada en este estudio representa una integración de selectividad a varios niveles, promediando en gran medida la heterogeneidad interna de los potreros. Una descripción más completa de la selectividad del ganado debería incluir además su uso del espacio, esto es, la selección de hábitat y su variabilidad temporal. Esta información significaría un insumo importante a efectos de comprender el rol de la selectividad tanto en la interacción entre herbívoros como en la dinámica de la vegetación. En relación a este segundo punto, precisamente en el capítulo 2 se planteó la hipótesis de que los mecanismos que están guiando los cambios en los efectos del pastoreo sobre la heterogeneidad en función de la productividad del hábitat involucran el comportamiento espacial de los herbívoros, la escala del forrajeo y la escala de la heterogeneidad del pastizal. Sería interesante asimismo, evaluar si la selectividad de hábitat es afectada por la variación en la densidad de herbívoros de la misma forma en que es afectada la selectividad de dieta (como se vió en el capítulo 4), y si esta eventual variación en la selectividad de hábitat repercute en los efectos del pastoreo sobre la heterogeneidad espacial del pastizal.

## *5.2 El pastoreo no afecta la estructura de la vegetación con un patrón único*

En el capítulo 2 se documenta para una amplia zona de pastizales y estepas de Sudamérica un incremento generalizado de la magnitud del efecto del pastoreo a través de un gradiente de productividad regional. No obstante, se encontró que las relaciones entre pastoreo y productividad frecuentemente se diluyeron al realizar el análisis a nivel de subregión, esto es reduciendo la extensión espacial del análisis. El incremento de la incertidumbre acerca de las respuestas dentro de las subregiones podría estar reflejando la influencia de factores no controlados por este estudio. Por su importancia como variables de manejo, se destacan entre estos factores la intensidad de pastoreo (Milchunas & Lauenroth 1993) y el tipo de herbívoro (Olf & Ritchie 1998; Bakker et al. 2006). En concreto, para los pastizales del Uruguay y teniendo en cuenta el amplio rango de cargas ganaderas presentes en el territorio y las diferencias en el forrajeo que manifiestan vacunos y ovinos en cuanto a la selectividad (capítulo 4 de esta tesis), aparece como particularmente pertinentes la evaluación de la influencia estos factores en la magnitud del efecto del pastoreo.

Por otro lado, no resultan claros los mecanismos que controlan los cambios en los efectos del pastoreo con la productividad del hábitat. Por ejemplo, observando simultáneamente diferentes atributos de la vegetación, se mostró que las respuestas son distintas dependiendo del atributo. La hipótesis que surge es que probablemente haya varios mecanismos subyacentes actuando en forma combinada, afectando los impactos del pastoreo sobre diferentes componentes de la diversidad de la comunidad en ecosistemas de alta versus de baja productividad. Tratar de dilucidar la influencia relativa de diferentes mecanismos actuando simultáneamente representa un desafío desde el punto de vista de la investigación. Los estudios de gradiente, como el reportado en el Cap. 2, permiten la elaborar hipótesis que, necesariamente, deben ser evaluadas con otras aproximaciones experimentales que permitan manipular de manera independiente distintos factores (ver Cap. 3).

Por ejemplo y en relación a los efectos variables del pastoreo sobre la diversidad: ¿Cuál es la importancia relativa del consumo selectivo de especies competitivamente superiores (Harper 1969; Pacala & Crawley 1992), la generación de claros en canopeos densos (Huston 1979) y la eliminación de

especies palatables subordinadas o raras por pastoreo selectivo? (Pacala & Crawley 1992)?

Desde el punto de vista aplicado nuestros resultados proveen información valiosa para la conservación de la biodiversidad en sistemas manejados con herbívoros domésticos. El pastoreo por ganado puede ser usado como una herramienta para mantener o incluso aumentar la diversidad de plantas a escalas locales en los PRP así como en otros pastizales méxicos (Collins et al. 1988; Bakker et al. 2006; Schultz et al. 2011). Sin embargo los cambios en riqueza de especies a pequeñas escalas pueden no reflejarse a escalas mayores en estos sistemas. Por otra parte, el pastoreo puede potencialmente reducir la biodiversidad a escalas regionales en pastizales méxicos, lo cual representa una cuestión importante para tener en mente en el contexto de la toma de decisiones de manejo de la conservación (Landsberg et al. 2002; Dorrough et al. 2007; Lunt et al. 2007). En contraposición con los PRP, en sistemas poco productivos tales como las estepas Patagónicas los grandes herbívoros pueden tener efectos negativos sobre la diversidad a escalas locales (Bakker et al. 2006). En definitiva esta información permite predecir en qué ecosistemas los grandes herbívoros pueden cumplir un rol en la conservación de la biodiversidad, excluyéndolos o integrándolos al manejo (Bakker et al. 2006).

Adicionalmente, nuestro estudio confirma que los efectos del pastoreo evaluados en términos de respuesta de formas de vida no pueden ser extrapolados fácilmente a través de regiones climáticamente diferentes (Díaz et al. 2007). En consecuencia, la utilidad de las clasificaciones en formas de vida como herramientas de monitoreo de pastizales deberían ser circunscriptas a ciertos sistemas. En resumen, los programas de conservación de biodiversidad deberían tomar en consideración atentamente los impactos diferenciales que produce el pastoreo en varios atributos de la vegetación a lo largo de gradientes de productividad.

### *5.3 Todos los componentes del pastoreo son relevantes*

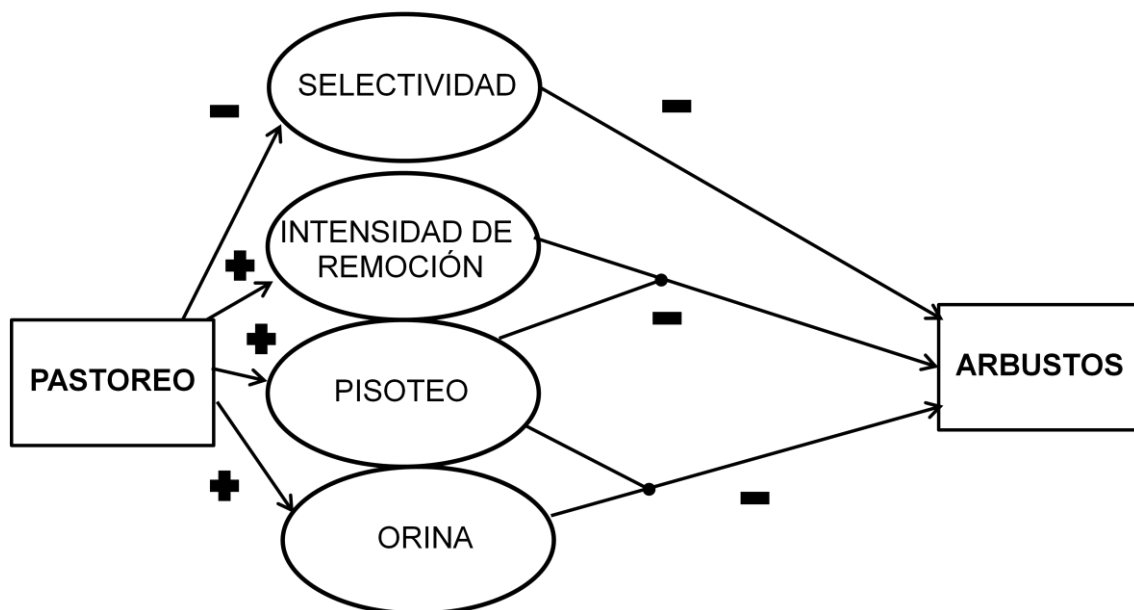
En el capítulo 3 de esta tesis se describe un amplio espectro de efectos individuales y en interacción, directos e indirectos, de los componentes del pastoreo sobre atributos estructurales y funcionales del pastizal. Asimismo, a partir de nuestro experimento se pusieron en evidencia efectos convergentes para algunas variables de respuesta (por ej. los efectos de la selectividad y la intensidad de remoción sobre la frecuencia de hierbas) (ver Figura 3.4e), mientras que para otras variables se encontraron efectos antagónicos de los componentes (por ej. los efectos de la fertilización y la alta intensidad de remoción y el pisoteo sobre la frecuencia de *B. laguroides*) (ver Figura 3.6f). Este conjunto de resultados evidencia que los efectos globales del “complejo” pastoreo son el resultado del balance entre los distintos componentes. Se desprende claramente de este trabajo que los efectos del pastoreo interpretados a partir de la acción aislada de un solo componente (i.e. defoliación) es demasiado simplista. Esta evidencia se agrega a la de varios trabajos recientes que apuntan en el sentido de que es necesario considerar no solo la defoliación sino también los restantes componentes del pastoreo (Kohler et al. 2006, Mikola et al. 2009, Sorensen et al. 2011, Carmona et al. 2013; Schrama et al. 2013). Por otro lado, dado que el balance de componentes puede variar tanto en magnitud como en sentido es esperable resultados contradictorios del efecto global pastoreo como de hecho sucede con un número importante de atributos (Milchunas & Lauenroth 1993). Si se considera que la importancia relativa de cada componente en situaciones de pastoreo reales varía tanto espacial y temporalmente, y no simplemente en términos cualitativos como en nuestro diseño experimental, la variabilidad de los efectos globales del pastoreo esperables es sumamente amplia. Por ejemplo, a escala de lote, la distribución diferencial de los componentes en el espacio, permiten esperar efectos globales distintos en distintas áreas de pastoreo.

La dependencia de la intensidad y selectividad del pastoreo, la deposición de orina (fertilización con N) y el pisoteo de la densidad de animales están ampliamente documentadas en la literatura (Dormaer & Willms 1998; Augustine & McNaughton 1998; Kausurud et al. 2006; capítulo 4 de esta tesis). A partir de esto surge que la densidad de animales podría ser un factor de manejo determinante del balance de componentes y por lo tanto una eventual



explicación de la variabilidad de los efectos del pastoreo reportados. A la luz de nuestros resultados es posible plantear un esquema de dependencia de los efectos del pastoreo de la carga ganadera para el caso de las respuestas de los arbustos (Figura 5.1). El esquema representa una hipótesis de cómo podrían actuar los componentes del pastoreo en situaciones extremas de carga y explicar de esta manera respuestas opuestas de parte de los arbustos al pastoreo. En un escenario de baja carga ganadera, con baja intensidad de pisoteo, baja remoción de biomasa, baja fertilización y alta selectividad, se verían promovidos los subarbustos (Figura 5.1a). Por el contrario, en un escenario de alta carga ganadera, y por ende con alta intensidad de pisoteo y de remoción de biomasa, alta fertilización y baja selectividad, se esperaría una reducción en los subarbustos (Figura 5.1b). Estas consideraciones podrían explicar en cierta forma el elevado número de inconsistencias detectadas a nivel de especies y tipos funcionales de planta en pastizales del Uruguay en estudios de pares clausura- pastoreo. Incorporar cuantificaciones de la importancia de cada componente en la situación pastoreada podría aumentar la predictibilidad a este nivel, un aspecto fundamental en el manejo de pastizales.

a) Efecto reductor en condiciones de alta carga ganadera



b) Efecto promotor en condiciones de baja carga ganadera

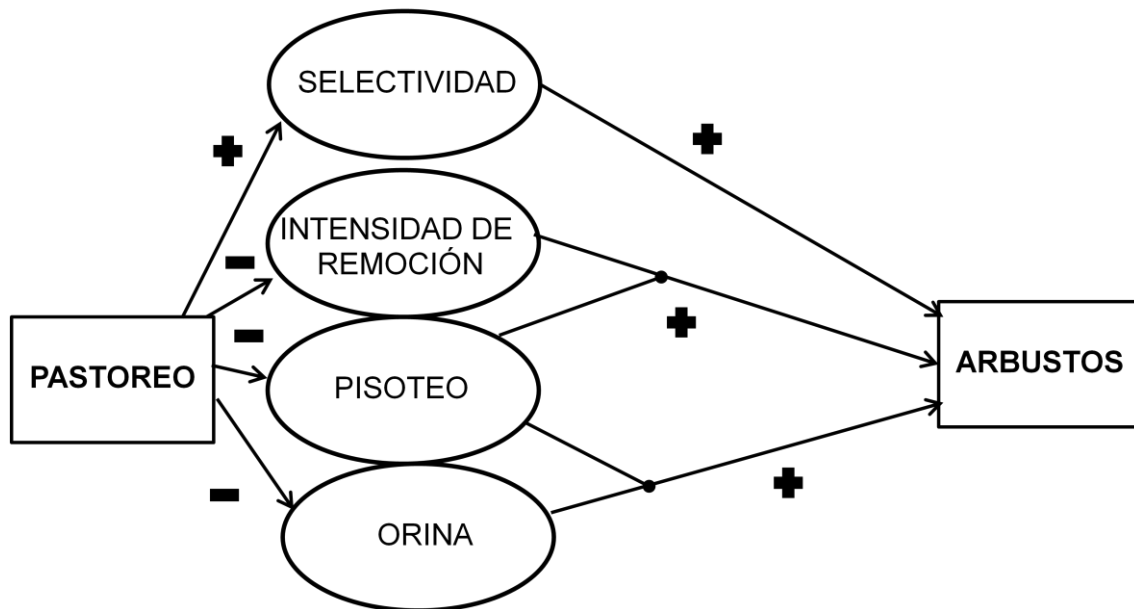


Figura 5.1 Esquema hipotético que representa los mecanismos por los cuales el balance neto de los componentes del pastoreo podría reducir (a) o promover (b) la abundancia de arbustos en pastizales. Las flechas provenientes del componente pisoteo se combinan con los componentes intensidad y deposición de orina representando el efecto en interacción de estos componentes.

Según el enfoque fitosociológico, un tipo de comunidad representa un grupo de especies que coinciden en estar presentes en ambientes semejantes y a la vez coinciden en excluirse con otros conjuntos de especies. Estas comunidades son el resultado de respuestas coincidentes a distintas combinaciones de factores del ambiente (entre ellos el manejo del pastoreo) (Perelman & León 2011). Los resultados obtenidos en el experimento de simulación de componentes del pastoreo, al no modificar la composición de la comunidad en términos cualitativos sino solamente afectar la importancia relativa de las distintas especies, tienen implicancias en este contexto. En otras palabras, siempre y cuando estuvo presente algún componente del pastoreo (en el conjunto de parcelas correspondientes a dieciséis tratamientos diferentes de simulación) el pastizal conservó su identidad cualitativamente. En contraposición con estos resultados, en transiciones de pastoreo a clausura el pastizal experimenta cambios profundos en su estructura en los primeros años de exclusión del ganado, que dan lugar a comunidades cualitativamente diferentes (Rodríguez et al. 2003). De esta manera el experimento de

simulación de componentes evalúa una hipótesis subyacente al método fitosociológico en pastizales: las unidades definidas persisten, mantienen su identidad en un rango amplio de condiciones de pastoreo, cambiando solamente con la clausura al pastoreo.

Los datos y sus análisis presentados en este capítulo promueven nuevas perspectivas e interrogantes para estudiar acerca de mecanismos subyacentes a los efectos de los componentes del pastoreo que aún restan explorar (controles directos en el sentido usado por Chapin et al. 2011). Una cuestión de particular interés es la relacionada al tema de la arbustización de pastizales. La información generada en este trabajo (Capítulos 2 y 3) identifica al tipo funcional de plantas arbustos como susceptibles al pastoreo en la subregión de los PRP. Los mecanismos responsables de la reducción de la cobertura de arbustos con el pastoreo permanecen escasamente explorados, aunque el componente pisoteo parecería tener un rol destacado. A su vez, el pisoteo podría involucrar dos mecanismos distintos: la reducción en la infiltración de agua asociada a la compactación del suelo y el daño físico directo del pisoteo a los renuevos de los arbustos. La notable compactación que experimenta el suelo bajo pisoteo de ganado (Piñeiro et al. 2006, capítulo 3 de esta tesis), y el hecho de que los gramínoideos (cyperáceas y juncáceas) con características hidromórficas se vieran promovidos por el pisoteo nos está sugiriendo que este mecanismo podría estar operando. Sin embargo, es necesario evaluar estas hipótesis a través de experimentos controlados, cuantificando, entre otras cosas, la dinámica del agua en suelos con y sin compactación y su influencia sobre la instalación y sobrevivencia de arbustos.

#### *5.4 Interacción planta - herbívoro a distintos niveles de biomasa de herbívoros*

Los resultados presentados en el capítulo 4 identifican a la carga ganadera como un factor de manejo ampliamente variable entre predios de la región de sierras del Uruguay. Asimismo, muestra que tanto la composición de los pastizales como la de la dieta de los herbívoros que la pastorean están relacionadas estrechamente con la carga ganadera a nivel predial. En este sentido, este capítulo subraya la importancia de evaluar no solo el efecto

genérico del pastoreo, como ha sido señalado por varios autores (comparando presencia de herbívoros versus ausencia de los mismos) (Westoby 1999; Bullock et al. 2001), sino también la variación en características de su régimen como pueden ser el momento y la intensidad del pastoreo.

Un aspecto sobresaliente de este capítulo es que se aportan fuertes indicios sobre la estrecha interdependencia entre vegetación y herbívoro, al describir patrones de variación en la vegetación relacionados a la selectividad del pastoreo y simultáneamente mostrar como la dieta es profundamente afectada por cambios en la estructura de la vegetación. De acuerdo a los resultados obtenidos, se puede relacionar el aumento de la carga ganadera con un incremento de la selectividad de vacunos por gramíneas invernales y una reducción de este tipo funcional de planta en el pastizal. El hecho de que el aumento en la carga ganadera (y las modificaciones estructurales asociadas del pastizal acarree un aumento de la selectividad del vacuno por las gramíneas invernales probablemente se deba a su mayor accesibilidad, esto es, las gramíneas invernales presentan mayor exposición a la defoliación que los otros tipos forrajeros debido a su hábito de crecimiento. La explicación de la reducción que experimenta este tipo forrajero es menos clara, algunas hipótesis fueron mencionadas en el capítulo 4, y en todo caso no son excluyentes. Sin embargo, lo más interesante, es que si se vinculan estas variables es posible plantearse un modelo como el que está representado en la Figura 5.2. Posiblemente el aumento de carga ganadera desencadene un proceso de retroalimentación en que el aumento de la selectividad del vacuno provoca una reducción de las gramíneas invernales al aumentar la presión de defoliación sobre este tipo forrajero y esto a su vez conduzca a un agudizamiento de la selectividad. Es esperable que por debajo de un determinado umbral de cobertura la selectividad por este tipo forrajero se vea limitada por la probabilidad de encuentro de plantas por parte del herbívoro, de lo cual se desprende que el modelo es aplicable dentro de un rango de cobertura de gramíneas invernales y prediga en el largo plazo una drástica reducción del tipo forrajero y no necesariamente su extinción. La flecha negra contenida en el modelo representa una hipótesis a explorar (Figura 5.2).

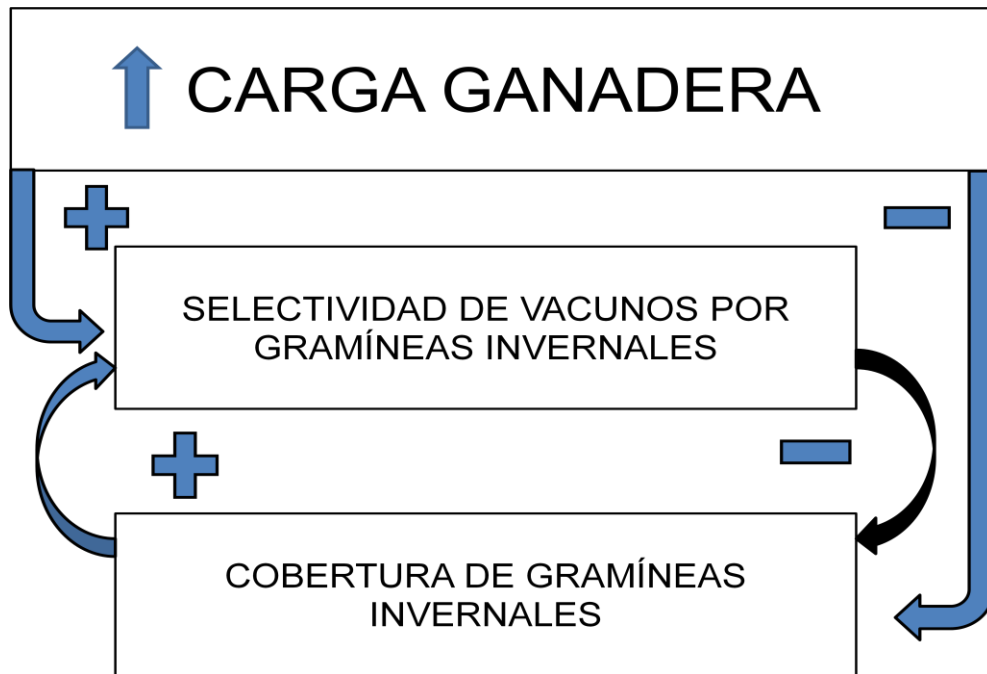


Figura 5.2. Esquema hipotético que plantea un modelo conceptual de interacción entre carga ganadera, selectividad y oferta de gramíneas invernales.

Recientemente se ha demostrado que el forrajeo selectivo de plantas menos nutritivas de la comunidad incrementa el ciclado de nutrientes (Stark et al. 2000). Al eludir la vía de descomposición lenta por los microorganismos del suelo, los nutrientes retornan al suelo en forma rápidamente disponible para las plantas. Queda planteada la interrogante de en qué medida podría explicar la aceleración del ciclado a través de este mecanismo los llamativos niveles de PPNA de los potreros con altas cargas ganaderas.

El tipo de aproximación observacional de este estudio permitió describir efectos a largo plazo de prácticas de manejo comerciales y a una escala espacial difícilmente abordables por experimentos manipulativos. Adicionalmente permitió explorar hipótesis ecológicas relacionadas a interacciones entre especies de herbívoros. Sin embargo, no nos permitió discriminar entre los efectos de dos aspectos de la estructura de la vegetación influenciados por la carga ganadera altamente correlacionados, la disponibilidad de forraje y la composición de especies. Para superar estas limitaciones a la interpretación de los patrones de variación de la dieta es necesario experimentos de tipo

manipulativos, en el que a través de pasturas “construidas” se pueda aislar los efectos de estos factores (Prache & Delagarde 2012).

Los efectos de la variación de la carga ganadera sobre la dieta y la composición de los pastizales descritos en este estudio deberían ser complementados con la evaluación de sus efectos sobre la producción animal para confirmar en forma abarcativa su pertinencia y relevancia en el contexto del manejo ganadero de estos pastizales (McIvor 2011). No obstante, se ha señalado que la variable carga ganadera presenta limitaciones desde el punto de vista de la interpretación de la interacción planta animal, ya que relaciona simplemente un número de unidades animales con un área determinada. En consecuencia, puede ocurrir que haya situaciones con cargas ganaderas iguales sobre distintas estructuras de pastizal y con resultados de desempeño animal dispares (Sollenberger et al 2005). Disponer en futuros estudios de estimaciones de la oferta forrajera, una variable que integra información del componente animal a la vez que abarca las características del pastizal, permitiría ahondar en la comprensión de la interacción planta – animal en estos sistemas (Sollenberger et al 2005).

## 6. REFERENCIAS

Abaye AO, Allen VG, Fontenot JP. 1994. Influence of grazing cattle and sheep together and separately on animal performance and forage quality. *Journal of Animal Science* 72:1013-1022.

Adler PB, Lauenroth WK. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3: 213-222.

Adler PB, Raff DA, Lauenroth WK. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.

Altamirano A, Da Silva H, Durán A, Echeverría A, Panario D, Puentes R. 1976. Clasificación de Suelos. Dirección de Suelos y Fertilizantes. Ministerio de Agricultura y Pesca. Tomo I. Montevideo.

Altesor A, Di Landro E, May H, Ezcurra E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9: 173-180.

Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodríguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83-91.

Altesor A, Piñeiro G, Lezama F, Jackson RB, Sarasola M, Paruelo JM. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17:323-332.

Anderson VJ, Briske DD. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance?. *Ecological Applications* 5(4): 1014-1024.

Anderson TM, Ritchie ME, McNaughton SJ. 2007. Rainfall and soils modify plant community response to grazing in Serengeti National Park. *Ecology* 88: 1191-1201.

Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Frajt NJB, Stegen JC, Swenson NG. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.

Arosteguy JC. 1984. Pastoreo mixto por bovinas y ovinos en pasturas de ambientes templado-húmedos. *Revista Argentina de Producción Animal* 4(1): 61-75.

- Augustine DJ, McNaughton SJ. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62 (4): 1165-1183.
- Augustine DJ, Frank DA. 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology* 82(11): 3149-3162.
- Baeza S, Gallego F, Lezama F, Altesor A, Paruelo JM. 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Pp. 33-54 en: Altesor A, W Ayala, JM Paruelo, JM (eds.) Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA INIA 26, Uruguay.
- Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM., Sims PL. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49(5): 386-400.
- Bakker C, Blair JM, Knapp AK. 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia* 137: 385-391
- Bakker ES, Ritchie ME, Olff H, Milchunas DG, Knops JMH. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780-788.
- Baldi G, Paruelo JM. 2008. Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology and Society* 13: 6 [online].
- Baldi R, Pelliza-Sbriller A., Elston D, Albon S. 2004. High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *Journal of Wildlife Management* 68 (4): 924-938.
- Barnosky AD, Lindsey EL. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* 217: 10-29.
- Brelin B . 1979. Mixed grazing with sheep and cattle compared with single grazing. *Swedish Journal of Agricultural Research*. 9(3): 113-120.
- Briggs JM, Knapp AK, Blair JM, Heisler, JL Hoch, GA, Lett MS, McCarron JK. 2005. An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience* 55 : 243-254.
- Briske DD. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. Pages 85–108 In: R. K. Heitschmidt & J. W. Stuth, editors. *Grazing management. An ecological perspective*. Timber Press, Portland.



- Brown B J, Allen TFH. 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos* 54: 189-194.
- Brown JR., Stuth JW. 1993. How herbivory affects grazing tolerant and sensitive grasses in a central Texas grassland: integrating plant response across hierarchical levels. *Oikos* 67: 291-297.
- Bullock JM, Franklin J, Stevenson MJ, Silvertown J, Coulson SJ, Gregory SJ, Tofts R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38: 253–267.
- Burkart A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon* 24: 53-66.
- Cabrera AL, Willink A. 1976. *Biogeografía de América Latina*. Washington DC: Organización de los Estados Americanos.
- Carmona CP, Azcárate FM, Peco B. 2013. Does cattle dung cause differences between grazing increaser and decreaser germination response?. *Acta Oecologica* 47: 1-7.
- Cayssials V. 2010. Relación entre atributos de las gramíneas nativas de pastizales uruguayos y el ambiente: efectos del hábitat y del pastoreo. Tesis de Maestría. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas, Montevideo, Uruguay
- Chaneton EJ, Facelli JM. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143–155
- Chaneton EJ, Perelman SB, Omacini M, León RJC. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- Chaneton EJ, Perelman SB, León RJC. 2005. Floristic heterogeneity of Flooding Pampa grasslands: a multi-scale analysis. *Plant Biosystems* 139: 245-254.
- Chapin III FS, Matson PPA. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer.
- Chase JM, Leibold MA, Downing AL, Shurin JB. 2000. The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology* 81: 2485-2497.
- Cesa A, Paruelo JM. 2011. Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (southern Argentina). *Journal of Arid Environments* 75:1129-1135.

Cingolani AM, Noy-Meir I, Díaz S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15: 757-775.

Cole DN. 1995. Experimental trampling of vegetation. I. Relationship between trampling intensity and vegetation response. *Journal of Applied Ecology* 32: 203-214.

Cole DN. 1995. Experimental trampling of vegetation. II. Predictors of resistance and resilience. *Journal of Applied Ecology* 32: 215-224.

Collins SL, Knapp AK, Briggs JM, Blair JM, Steinauer EM. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* 280: 745–747.

Coughenour MB. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations and interacting processes. *Annals Missouri Botanical Garden* 72: 852-863.

Crawley MJ. 1997. Plant–herbivore dynamics. En: *Plant Ecology* (ed. M.J.Crawley), pp. 401 – 474. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.

De Bello F, Leps J, Sebastia MT. 2007. Grazing effects on the species-area relationship: variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34.

Del-Val EK, Crawley MJ. 2005. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *Journal of Ecology* 93(5): 1005-1016.

Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.

Di Bella CM, Paruelo JM, Becerra JE, Bacour C, Baret F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI based estimates of fAPAR: experimental and modeling evidences. *International Journal of Remote Sensing* 25: 5415–5427.

Dirección Nacional de Meteorología.  
[www.meteorologia.com.uy/estad\\_colonia.htm](http://www.meteorologia.com.uy/estad_colonia.htm).

Dormaer JF, Willms WD. 1998. Effect of forty-four years of grazing on fescue grassland soils. *Journal of Range Management* 51: 122-126.

Dorrough JW, Ash JE, Bruce S, McIntyre S. 2007. From plant neighbourhood to landscape scales: how grazing modifies native and exotic plant species richness in grassland. *Plant Ecology* 191: 185-198.

- Dorrrough JW, Moxham C. 2012. Does it matter if herbivory is selective? Responses of an endangered herbaceous legume to experimental grazing. *Plant Ecology & Diversity* 5 (3): 301–310
- Edwards GR, Newman JA, Parsons AJ, Krebs JR. 1994. Effects of the scale and spatial distribution of the food resource and animal state on diet selection: an example with sheep. *Journal of Animal Ecology* 63: 816-826.
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. Wiley, New York, 2nd ed.
- Facelli JM, Leon RJC, Deregibus VA. 1989. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the flooding Pampa. Argentina. *American Midland Naturalist* 121: 125-133.
- Fernández R J, Sala O E, Golluscio RA. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management*. 44: 434–437.
- Ferreira G. 2001. Caracterización de los Sistemas de Producción Ganadera de Basalto, Sierras del Este, Cristalino del Centro y Este, Areniscas y Brunosoles del Noreste. pp. 149-160 en Risso D. y Berretta E. editores. *Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay*. Boletín de Divulgación N° 76. INIA Tacuarembó. Editora INIA, Montevideo, Uruguay.
- Formoso D. 1993. Composición botánica y calidad de la dieta de ovinos en dos alternativas de pastoreo sobre campo natural. *Producción ovina* 6: 39-68
- Formoso D, Colucci PE. 1999. Efecto del Sistema de Pastoreo en la Dieta de Primavera de Ovinos y Bovinos Pastoreando Campo Natural. *Producción Ovina* 12: 19-26.
- Formoso D, Colucci P. 2003. Vegetation Changes in Native Plant Communities in Basaltics Deep an Shallow Soils after 10 Years of Grazing Exclosure in Uruguay. Pp. 327-330. In. VII International Rangeland Congresss, Durban, South Africa.
- Formoso D. 2005. La investigación en utilización de pasturas naturales sobre cristalino desarrollada por el Secretariado Uruguayo de la Lana. pp 51- 57. En: Risso D, Ayala W, Bermúdez R, Berreta EJ. (ed.) *Seminario de Actualización Técnica de Manejo de Campo Natural*. Serie Técnica N° 151. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. INIA Treinta y Tres. Uruguay.
- Foster BL. 2001. Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecology Letters* 4(6): 530-535.
- Frank DA. 2005. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia* 143: 629–634

Gamon JA, Surfus JS. 1999. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist* 143(1): 105-117.

Garcia F, Carrère P, Soussana JF, Baumont R. 2003. The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season. *Journal of Agricultural Science* 140 (1): 113-124

Gough L, Osenberg, CW, Gross KL, Collins SL. 2000. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos* 89(3): 428-439.

Grant, SA, Suckling DE, Smith HK, Torvell L, Forbes TDA, Hodgson J. 1985. Comparative studies of diet selection by sheep and cattle: the hill grasslands. *Journal of Ecology* 987-1004.

Graff P. 2009. Efecto de la competencia, la facilitación y el pastoreo sobre la estructura espacial y dinámica de la estepa patagónica. Tesis de Doctorado. Escuela para Graduados "Alberto Soriano", Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

Greig-Smith P. 1983. *Quantitative plant ecology* (Vol. 9). University of California Pr.

Hansen RM, Foppe TM, Gilbert MB, Clark RC, Reynolds HW. n.d. The microhistological analysis of feces as an estimator of herbivore dietary. Unpublished MS, Composition Analysis Lab., Colorado State Univ. Fort Collins. 20 p.

Harper JL. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 48-62.

Heady HF, Child RD. 1994. *Rangeland Ecology and Management*. Westview press, San Francisco, CA.

Hendon BC, Briske DD. 2002. Relative herbivory tolerance and competitive ability in two dominant: subordinate pairs of perennial grasses in a native grassland. *Plant Ecology* 160(1): 43-51.

Hidalgo LG, Cauhepé MA. 1991. Effect of seasonal rest on the aboveground biomass for a native grassland of the Flooding Pampa, Argentina. *Journal of Range Management*. 44: 471-475.

Hillebrand H, Gruner DS, Borer ET, Bracken MTS, Cleland EE, Elser JJ, et al. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 10904-10909.

- Holechek JL, Gross BD. 1982. Training needed for quantifying diets from fragmented range plants. *Journal of Range Management* 35:644-648.
- Holechek JL, Vavra M, Pieper RD. 1984. Methods for determining the botanical composition, similarity, and overlap of range herbivore diets. In: National Research Council/National Academy of Science eds. *Developing Strategies for rangeland management*. Westview Press, Boulder, Col. USA.
- Huisman J, Olff H. 1998. Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. *Ecology Letters* 1: 25–29.
- Huston MA. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Illius AW, Gordon IJ. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology*. 56 (3): 989-999
- Jarman PJ. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215–267
- Kausrud K, Myrnerud A, Rekdal Y, Holand Ø, Austrheim G. 2006. Density-dependent foraging behaviour of sheep on alpine pastures: effects of scale. *Journal of Zoology* 270(1): 63-71.
- Kohler F, Gillet F, Gobat JM, Buttler A. 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science* 15(2): 143-150.
- Landsberg J, James CD, Maconochie J, Nicholls AO, Stol J, Tynan R. 2002. Scale-related effects of grazing on native plant communities in an arid rangeland region of South Australia. *Journal of Applied Ecology* 39, 427-44.
- Leibold MA. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *American Naturalist* 147: 784–812.
- León RJC, Bran D, Collantes M, Paruelo JM, Soriano A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia. *Ecología Austral* 8: 125-143.
- Lezama F, Altesor A, M Pereira M, Paruelo JM. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. Pp.15-32. In: Altesor, A., Ayala, W. Paruelo, J.M. (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA- INIA 26. Uruguay.
- Lezama F, Baeza, S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM. 2013. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *J. Veg. Sci.* doi: 10.1111/jvs.12053.

Lunt ID, Eldridge DJ, Morgan JW, Bradd Witt G. 2007. A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosystems in Australia. *Australian Journal of Botany* 55, 401-15.

Mack RN. 1989. Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M, Williamson M (eds) *Biological Invasions: A Global Perspective*, pp 155–179. John Wiley & Sons, Chichester, UK

Mas C, Bermudez R, Ayala W. 1991. Crecimiento de las pasturas naturales en dos suelos de la Región Este. pp.59 - 64. In: *Pasturas y Producción Animal en áreas de ganadería extensiva. Serie Técnica No. 13.* INIA.

McCune B, Mefford MJ. 1999. *Multivariate analysis of ecological data. MjM Software.* Gleneden Beach.

McFadden BJ. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12:182-187.

McNaughton SJ. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological monographs* 53(3): 291-320.

McNaughton S, Oesterheld M, Frank D, Williams K. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341(6238): 142-144.

McIvor JG. 2011. Importance of scale in the management of grassland resources. En: *Grassland productivity and ecosystem services.* Editor(s): Lemaire, G. Hodgson, J. Chabbi, A.

McPherson GR, Wright HA, Wester DB. 1988. Patterns of shrub invasion in semiarid Texas grasslands. *American Midland Naturalist* 120: 391-397.

Mikola J, Setälä H, Virkajärvi P, Saarijärvi K, Ilmarinen K, Voigt W, Vestberg M. 2009. Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs* 79(2): 221-244.

Milchunas, DG, Sala OE, Lauenroth WK. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-105.

Milchunas DG, Lauenroth WK. 1993. A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.

Milchunas DT, Lauenroth WK. 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecological Applications* 5(2): 452-458.

Millot JC, Risso D, Methol R. 1987. Relevamiento de Pasturas Naturales y Mejoramientos Extensivos en Áreas Ganaderas del Uruguay. Informe Técnico para la Comisión Honoraria del Plan Agropecuario. Ed. FUCREA, Montevideo, Uruguay.

Montossi F, Berretta E, Pigurina G, Santamarina I, Bemhaja M, San Julián R, Risso DF, Mieres J. 1998. Estudio de la selectividad de ovinos y vacunos en diferentes comunidades vegetales de la región de basalto. pp 257-285. En: Berretta EJ. (ed.) Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto. Serie Técnica N° 102. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. INIA Tacuarembó. Uruguay.

Montossi F, Pigurina G, Santamarina I, Berretta E. 2000. Selectividad animal y valor nutritivo de la dieta de ovinos y vacunos en sistemas ganaderos: Teoría y práctica. Serie Técnica N° 113. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. INIA Tacuarembó. Uruguay.

Moretto AS, Distel RA. 1999. Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Journal of Arid Environments* 42(3): 167-175.

Mueller - Dombois D, Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley & Sons, New York

Murray MG, Illius AW. 2000. Vegetation modification and resource competition in grazing ungulates. *Oikos* 89 (3), pp. 501-508.

Noy-Meir I, Gutman M, Kaplan Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.

O'Connor T G. 1991. Influence of rainfall and grazing on the compositional change of the herbaceous layer of a sandveld savanna. *Journal of the Grassland Society of southern Africa* 8(3): 103-109.

Oesterheld M, Sala OE, McNaughton S J. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356: 234–236.

Oesterheld M, Semmartin M. 2011. Impact of grazing on species composition: adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology* 36: 881-890.

Oesterheld M, Loreti J, Semmartin M, Paruelo JM. 1999. Grazing, fire and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. In: Walker, L. (Ed.), *Ecosystems of Disturbed Ground*. Elsevier, pp. 303–322.

- Olf H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261- 265.
- Olf H, Vera FWM, Bokdam J, Bakker ES, Gleichman JM, Maeyer KD, Smit R. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1(2): 127-137.
- Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J. 2002. Grazing effects on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90: 936-946.
- Pacala SW, Crawley MJ. 1992. Herbivores and plant diversity. *American Naturalist* 140: 243-260.
- Paruelo JM, Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grasslands region of the U.S. *Ecology* 78: 953-958.
- Paruelo JM, Aguiar MR. 2003 El impacto humano sobre los ecosistemas: el caso de la desertificación en Patagonia. *Ciencia Hoy* 13: 48-59.
- Paruelo JM, Golluscio RA, Guerschman JP, Cesa A, Jouve VV, Garbulsky MF. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: The case of the Patagonian steppes *Global Ecology and Biogeography* 13 (5): 385-395
- Paruelo JM, Jobbágy EG, Oesterheld M, Golluscio RA, Aguiar MR. 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains. Pp 232-248. In T. Veblen, K. Young and A. Orme (eds.). *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press, Oxford.
- Paruelo JM; Oyarzabal M, Oesterheld M. 2011. El seguimiento de los recursos forrajeros mediante sensores remotos: bases y aplicaciones. In: Altesor, A., Ayala, W. Paruelo, J.M. (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA- INIA 26. Uruguay.
- Peñuelas J, Filella I, Gamon JA. 1995. Assessment of photosynthetic radiation use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* 131: 291-296.
- Pereira M. (en prensa). Using participatory research, remote sensing and field surveys to build a state and transition model for the native pastures of northern Uruguay. *Proceedings of the International Grassland Congress*.
- Perelman SB, León RJC, Bussacca JP. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20: 400-406.
- Perelman SB, León RJC, Oesterheld M . 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562–577.



Perelman SB, León RJC. 2011, Caracterización de las comunidades vegetales y su importancia en sistemas ganaderos extensivos. In: Altesor, A., Ayala, W. Paruelo, J.M. (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA- INIA 26. Uruguay.

Piñeiro G, Oesterheld M, Paruelo JM. 2006. Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems* 9: 357-373

Piñeiro G. 2006. Biogeoquímica de carbono y nitrógeno en los pastizales pastoreados del Río de la Plata: Un análisis basado en modelos de simulación, sensores remotos y experimentos a campo. Tesis de Doctorado. Escuela para Graduados "Alberto Soriano", Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

Piñeiro G, Paruelo JM, Jobbágy EG, Jackson RB, Oesterheld M. 2009. Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2).

Prache S, Delagarde R. 2011. The influence of vegetation characteristics on foraging strategy and ingestive behaviour. In: *Grassland productivity and ecosystem services*. Editor(s): Lemaire, G. Hodgson, J. Chabbi, A.

Prince SD. 1991. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing* 12: 1301-1311.

Prins HT, Van Langevelde F. 2008. Prospects for further development of resource ecology (pp.267-272). In: *Resource ecology spatial and Temporal dynamics of Foraging*. Springer.

Proulx M, Mazumder A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581-2592.

Rodríguez C, Leoni E, Lezama F, Altesor A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.

Roques KG, Connor TG, Watkinson AR. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38: 268-280.

Rosengurt B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Universidad de la República, Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.

- Roy DP, Borak JS, Devadiga S, Wolfe RE, Zheng M, Descloitres J. 2002. The MODIS Land product quality assessment approach. *Remote Sensing of Environment* 83: 62-76.
- Rusch GM, Oesterheld M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78: 519–526.
- Ruimy A, Saugier B, Dedieu G. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research* 99: 5263-5283.
- Rutter, S M. 2006. Diet preference for grass and legumes in free-ranging domestic sheep and cattle: current theory and future application. *Applied Animal Behaviour Science* 97.1: 17-35.
- Sala OE, Oesterheld M, León RJC, Soriano A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67(1): 27-32.
- Sala OE. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. In: Werger, M.J.A., van der Aart, P.J.M., During, H.J. and Verboeven, J.T.A. (eds.) *Plant form and vegetation structure*, pp. 317-330. SPB, The Hague, NL.
- Sankaran M, McNaughton SJ. 2005. *Terrestrial plant-herbivore interactions: integrating across multiple determinants and trophic levels* (pp. 265-285). Blackwell Publishing: Malden, USA.
- Schrama M, Heijning P, Bakker JP, van Wijnen HJ, Berg MP, Olf H. 2012. Herbivore trampling as an alternative pathway for explaining differences in nitrogen mineralization in moist grasslands. *Oecologia* 1-13.
- Schultz NL, Morgan JW, Lunt ID. 2011. Effects of grazing exclusion on plant species richness and phytomass accumulation vary across a regional productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 22: 130–142.
- Seifan M, Seifan T, Jeltsch F, Tielbörger K. 2012. Combined disturbances and the role of their spatial and temporal properties in shaping community structure. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(3): 217-229.
- Sollenberger LE, Moore JE, Allen VG, Pedreira, CG. 2005. Reporting forage allowance in grazing experiments. *Crop Science* 45(3): 896-900.
- Sørensen LI, Mikola J, Kytöviita MM, Olofsson J. 2009. Trampling and spatial heterogeneity explain decomposer abundances in a sub-arctic grassland subjected to simulated reindeer grazing. *Ecosystems* 12(5): 830-842.

- Soriano A. 1992. Río de la Plata grasslands. In: Coupland, R.T (ed.) Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere, pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Sparks DR, Malechek JC. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *Journal of Range Management* 21:264-265.
- Stark S, Wardle DA, Ohtonen R, Helle T, Yeates GW. 2000. The effect of reindeer grazing on decomposition, mineralisation and soil biota in a dry oligotrophic Scots Pine forest. *Oikos* 90:301–310
- Steinauer EM, Collins SL. 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology* 76(4): 1195-1205.
- Stohlgren TJ, Schell LD, Vanden Heuvel B. 1999. Effects of grazing and soil quality on native and exotic plant species in Rocky Mountain grasslands. *Ecological Applications* 9: 45-64.
- Striker GG, Mollard FPO, Grimoldi AA, León RJC, Insausti P. 2011. Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms. *Applied Vegetation Science* 14(1): 95-106.
- Striker GG, Insausti P, Grimoldi AA, Leon RJC. 2006. Root strength and trampling tolerance in the grass *Paspalum dilatatum* and the dicot *Lotus glaber* in flooded soil. *Functional Ecology* 20(1): 4-10.
- Theodose TA, Bowman WD. 1997. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology* 78(6): 1861-1872.
- Tilman D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74(8): 2179-2191.
- Van Auken OW. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 197-215.
- Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- Zuloaga F, Morrone O, Belgrano MJ (eds.). 2008. Catálogo de las plantas vasculares del cono sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107, 3 v. 3486 pp.

APÉNDICE 1.

Tabla 1. Listado de las especies registradas en Patagonia (PAT) y Río de la Plata (PRP).

<b>Especies</b>	<b>Familia</b>	<b>Sub-región</b>
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	PAT
<i>Acaena splendens</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Rosaceae	PAT
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	Asteraceae	PRP
<i>Acicarpa tribuloides</i> Juss.	Calyceraceae	PRP
<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R. K. Jansen	Asteraceae	PRP
<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC	Fabaceae	PRP
<i>Adesmia lotooides</i> Hook.	Fabaceae	PAT
<i>Adesmia parvifolia</i> Phil.	Fabaceae	PAT
<i>Adesmia villosa</i> Hook.	Fabaceae	PAT
<i>Adesmia volckmanni</i> Phil.	Fabaceae	PAT
<i>Agalinis communis</i> (Cham. & Schldl.) D´Arcy	Scrophulariaceae	PRP
<i>Agenium villosum</i> (Nees) Pilg.	Poaceae	PRP
<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng.	Poaceae	PRP
<i>Agrostis</i> sp.	Poaceae	PRP
<i>Aloysia chamaedryfolia</i> Cham.	Verbenaceae	PRP
<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	Asteraceae	PRP
<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	Poaceae	PRP
<i>Anemone multifida</i> Poir.	Ranunculaceae	PAT
<i>Apium leptophyllum</i> (Pers.) F. Muell. ex Benth.	Apiaceae	PRP
<i>Aristida echinulata</i> Roseng. et Izag.	Poaceae	PRP
<i>Aristida filifolia</i> (Arech.) Herter	Poaceae	PRP
<i>Aristida murina</i> Cav.	Poaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Aristida</i> sp.	Poaceae	PRP

---

<i>Aristida spgazzzini</i> Arechav.	Poaceae	PRP
<i>Aristida uruguayensis</i> Henrard	Poaceae	PRP
<i>Aristida venustula</i> Arechav.	Poaceae	PRP
<i>Arjona patagonica</i> Hombr. & Jacquinot ex Decne.	Santalaceae	PAT
<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	Plumbaginaceae	PAT
<i>Asclepias mellodora</i> Saint-Hilaire	Asclepiadaceae	PRP
<i>Aspilia</i> sp.	Asteraceae	PRP
<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.	Asteraceae	PRP
<i>Axonopus affinis</i> Chase	Poaceae	PRP
<i>Axonopus argentinus</i> Parodi	Poaceae	PRP
<i>Ayenia mansfeldiana</i> (Herter) Herter ex Cristóbal	Sterculiaceae	PRP
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis notoserghila</i> Griseb.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis ochracea</i> Spreng.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis punctulata</i> DC.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	Asteraceae	PRP
<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.	Asteraceae	PRP
<i>Berberis darwinii</i> Hook.	Berberidaceae	PAT
<i>Berberis heterophylla</i> Juss. ex Poir.	Berberidaceae	PAT
<i>Berroa gnaphalioides</i> (Less.) Beauverd	Asteraceae	PRP
<i>Bohtriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	Poaceae	PRP
<i>Bouteloua megapotamica</i> (Spreng.) Kuntze	Poaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Brachyclados lycioides</i> D. Don	Asteraceae	PAT
<i>Briza lamarckiana</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Briza minor</i> L.	Poaceae	PRP

---

---

<i>Briza rufa</i> (J. Presl) Steud,	Poaceae	PRP
<i>Briza</i> sp.	Poaceae	PRP
<i>Briza subaristata</i> Lam.	Poaceae	PRP
<i>Bromidium tandilense</i> (Kuntze) Rúgolo = <i>Agrostis tandilensis</i> (Kuntze) Parodi	Poaceae	PRP
<i>Bromus auleticus</i> Trin. ex Nees	Poaceae	PRP
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	Poaceae	PRP
<i>Bromus setifolius</i> J. Presl. var. <i>pictus</i> Skottsbo.	Poaceae	PAT
<i>Buddleja grandiflora</i> Cham. & Schldl.	Buddlejaceae	PRP
<i>Calamagrostis alba</i> (J. Presl) Steud.	Poaceae	PRP
<i>Calamagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) Steud.	Poaceae	PRP
<i>Calceolaria polyrhiza</i> Cav.	Calceolariaceae	PAT
<i>Carelia cistifolia</i> Less.	Asteraceae	PRP
<i>Carex bonariensis</i> Desf. ex Poir.	Cyperaceae	PRP
<i>Carex phalaroides</i> Kunth	Cyperaceae	PRP
<i>Carex</i> sp.	Cyperaceae	PRP
<i>Carex andina</i> Phil.	Cyperaceae	PAT
<i>Carex</i> sp.	Cyperaceae	PAT
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urb.	Apiaceae	PRP
<i>Centunculus minimus</i> L.	Primulaceae	PRP
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	PRP
<i>Cerastium</i> sp.	Caryophyllaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Cerastium arvensis</i> L.	Caryophyllaceae	PAT
<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker	Asteraceae	PRP
<i>Chaptalia piloselloides</i> (Vahl) Baker	Asteraceae	PRP
<i>Chevreulia acuminata</i> Less.	Asteraceae	PRP
<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S. F. Blake	Asteraceae	PRP

---

<i>Chloris grandiflora</i> Roseng. et Izag.	Poaceae	PRP
<i>Chloris</i> sp.	Poaceae	PRP
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	PRP
<i>Cliococca selaginoides</i> (Lam.) C. M. Rogers & Mildner	Linaceae	PRP
<i>Coelorhachis selloana</i> (Hack.) A. Camus	Poaceae	PRP
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Asteraceae	PRP
<i>Conyza</i> sp.	Asteraceae	PRP
<i>Criscia stricta</i> (Spreng.) Katinas	Asteraceae	PRP
<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. Et Schlecht.	Lythraceae	PRP
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers	Poaceae	PRP
<i>Cyperus reflexus</i> Vahl	Cyperaceae	PRP
<i>Cyperus</i> sp.	Cyperaceae	PRP
<i>Danthonia cirrata</i> Hack. & Arechav.	Poaceae	PRP
<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.	Poaceae	PRP
<i>Danthonia rhizomata</i> Swallen	Poaceae	PRP
<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl.	Poaceae	PRP
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Fabaceae	PRP
<i>Dichondra sericea</i> Sw	Convolvulaceae	PRP
<i>Discaria americana</i> Gillies & Hook.	Rhamnaceae	PRP
<i>Doniophyton anomalum</i> (D. Don) Kurtz	Asteraceae	PAT
Continúa Tabla 1.		
<i>Eleocharis</i> sp.	Cyperaceae	PRP
<i>Eleocharis viridans</i> Kük	Cyperaceae	PRP
<i>Ephedra frustillata</i> Miers.	Ephedraceae	PAT
<i>Eragrostis cataclasta</i> Nicora	Poaceae	PRP
<i>Eragrostis lugens</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Eragrostis neesii</i> Trin.	Poaceae	PRP
<i>Eragrostis</i> sp.	Poaceae	PRP

<i>Erianthus angustifolius</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Erigeron cinereus</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	PAT
<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam.	Apiaceae	PRP
<i>Eryngium echinatum</i> Urb.	Apiaceae	PRP
<i>Eryngium horridum</i> Malme	Apiaceae	PRP
<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	Apiaceae	PRP
<i>Eryngium paniculatum</i> Cav. & Dombey ex F. Delaroché	Apiaceae	PAT
<i>Eupatorium buniifolium</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	PRP
<i>Eupatorium inulifolium</i> Kunth	Asteraceae	PRP
<i>Eupatorium subhastatum</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	PRP
<i>Euphorbia collina</i> Phil.	Euphorbiaceae	PAT
<i>Eustachys caribaea</i> (Spreng.) Herter	Poaceae	PRP
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw	Convolvulaceae	PRP
<i>Festuca pallescens</i> (St.-Yves) Parodi	Poaceae	PAT
<i>Festuca pyrogea</i> Speg.	Poaceae	PAT
<i>Fimbristylis</i> sp.	Cyperaceae	PRP
<i>Fragaria chilensis</i> (L.) Duchesne	Rosaceae	PAT
<i>Galactia marginalis</i> Benth.	Fabaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Galium noxium</i> (A. St.-Hil.) Dempster subsp. <i>valantoides</i> (Cham. & Schtdl.) Dempster	Rubiaceae	PRP
<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. Ex Walp.	Rubiaceae	PAT, PRP
<i>Gamochaeta platensis</i> (Cabrera) Cabrera	Asteraceae	PRP
<i>Gamochaeta</i> sp.	Asteraceae	PRP
<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae	PRP
<i>Geranium</i> sp.	Geraniaceae	PRP
<i>Geranium molle</i> L.	Geraniaceae	PAT
<i>Gilia laciniata</i> Ruiz & Pav.	Polemoniaceae	PAT



<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small	Verbenaceae	PRP
<i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.	Verbenaceae	PRP
<i>Gymnopogon</i> sp.	Poaceae	PRP
<i>Haplopappus diplopappus</i> J. Rémy	Asteraceae	PAT
<i>Hedyotis salzmannii</i> (DC.) Steud.	Rubiaceae	PRP
<i>Helianthemum brasiliense</i> (Lam.) Pers.	Cistaceae	PRP
<i>Herbertia lahue</i> ssp. <i>amoena</i> (Griseb.) Goldblatt	Iridaceae	PRP
<i>Holcus lanatus</i> L.	Poaceae	PRP
<i>Hordeum pusillum</i> Nutt.	Poaceae	PRP
<i>Hordeum comosum</i> J. Presl	Poaceae	PAT
<i>Huanaca acaulis</i> Cav.	Apiaceae	PAT
<i>Hydrocotyle</i> sp.	Apiaceae	PRP
<i>Hypochaeris montana</i> (Phil.) Reiche	Asteraceae	PAT
<i>Hypochaeris</i> sp.	Asteraceae	PAT
<i>Hypochaeris tenuifolia</i> (Hook. & Arn) Griseb.	Asteraceae	PAT
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	Asteraceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Hypochoeris</i> sp.	Asteraceae	PRP
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	Hypoxidaceae	PRP
<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.	Lamiaceae	PRP
<i>Indigofera</i> sp.	Fabaceae	PRP
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	Asteraceae	PRP
<i>Juncus capillaceus</i> Lam.	Juncaceae	PRP
<i>Juncus dombeyanus</i> J. Gay ex Laharpe	Juncaceae	PRP
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	Juncaceae	PRP
<i>Juncus marginatus</i> Rostk.	Juncaceae	PRP
<i>Juncus</i> sp. .	Juncaceae	PRP
<i>Koeleria permollis</i> Nees ex Steud.	Poaceae	PAT

<i>Koeleria</i> sp.	Poaceae	PAT
<i>Krapovickasia flavescens</i> (Cav.) Fryxell	Malvaceae	PRP
<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	Cyperaceae	PRP
<i>Lathyrus subulatus</i> Lam.	Fabaceae	PRP
<i>Lathyrus magellanicus</i> Lam.	Fabaceae	PAT
<i>Leptocoryphium lanatum</i> (H. B. K.) Nees	Poaceae	PRP
<i>Leucheria candidissima</i> D. Don	Asteraceae	PAT
<i>Loasa bergii</i> Hieron.	Loasaceae	PAT
<i>Lobelia hederacea</i> Cham.	Campanulaceae	PRP
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Poaceae	PRP
<i>Lotus</i> sp.	Fabaceae	PRP
<i>Lucilia acutifolia</i> (Poir.) Cass.	Asteraceae	PRP
<i>Lycium ameghinoi</i> Speg.	Solanaceae	PAT
<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	Rosaceae	PAT, PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Mecardonia montevidensis</i> (Spreng.) Pennell	Scrophulariaceae	PRP
<i>Mecardonia tenella</i> (Cham. & Schltld.) Pennell	Scrophulariaceae	PRP
<i>Medicago</i> sp.	Fabaceae	PRP
<i>Melica rigida</i> Cav.	Poaceae	PRP
<i>Microbriza poaemorpha</i> (J. Presl.) Parodi ex Nicora & Rógolo	Poaceae	PRP
<i>Microchloa indica</i> (L. f.) P. Beauv.	Poaceae	PRP
<i>Microgynella trifurcata</i> (Less.) Grau	Asteraceae	PRP
<i>Micropsis spathulata</i> (Pers.) Cabrera	Asteraceae	PRP
<i>Microsteris gracilis</i> (Hook.) Greene	Polemoniaceae	PAT
<i>Mulinum spinosum</i> (Cav.) Pers.	Apiaceae	PAT
<i>Myosotis stricta</i> Link.	Boraginaceae	PAT
<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	PRP

<i>Nassauvia aculeata</i> (Less.) Poepp. & Endl.	Asteraceae	PAT
<i>Oenotera parodiana</i> Munz	Onagraceae	PRP
<i>Oenothera</i> sp.	Onagraceae	PRP
<i>Ophioglossum crotalophoroides</i> Walter	Ophioglossaceae	PRP
<i>Oxalis</i> sp.	Oxalidaceae	PAT, PRP
<i>Oxalis squamosa-radicosa</i> Steud.	Oxalidaceae	PAT
<i>Oxypetalum commersonianum</i> (Decne.) Fontella & E.A. Schwarz	Asclepiadaceae	PRP
<i>Panicum hians</i> Elliott	Poaceae	PRP
<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	Poaceae	PRP
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	Poaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Paspalum indecorum</i> Mez	Poaceae	PRP
<i>Paspalum notatum</i> Flugge	Poaceae	PRP
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Poaceae	PRP
<i>Paspalum pumilum</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Paspalum quadrifarium</i> Lam.	Poaceae	PRP
<i>Pavonia</i> sp.	Malvaceae	PRP
<i>Perezia recurvata</i> (Vahl) Less.	Asteraceae	PAT
<i>Pfaffia glomerata</i> (Sprengel) Pedersen	Amaranthaceae	PRP
<i>Pfaffia gnaphalioides</i> (L. F.) Mart.	Amaranthaceae	PRP
<i>Phalaris platensis</i> Henrard ex Henkels	Poaceae	PRP
<i>Picrosia longifolia</i> D. Don	Asteraceae	PRP
<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) Desv.	Poaceae	PRP
<i>Piptochaetium lasianthum</i> Griseb.	Poaceae	PRP
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	Poaceae	PRP
<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack.	Poaceae	PRP

---

<i>Piptochaetium uruguense</i> Griseb.	Poaceae	PRP
<i>Plantago myosuroides</i> Lam.	Plantaginaceae	PRP
<i>Plantago tomentosa</i> Lam.	Plantaginaceae	PRP
<i>Poa lanigera</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Poa lanuginosa</i> Poir.	Poaceae	PAT
<i>Poa ligularis</i> Nees ap. Steud.	Poaceae	PAT
<i>Polygala</i> sp.	Polygalaceae	PRP
<i>Polygala darwiniana</i> A.W. Benn.	Polygalaceae	PAT
<i>Pterocaulon</i> sp.	Asteraceae	PRP
<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Schoepfiaceae	PAT
Continúa Tabla 1.		
<i>Relbunium</i> sp.	Rubiaceae	PRP
<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Fabaceae	PRP
<i>Rhynchospora luzuliformis</i> Boeck.	Cyperaceae	PRP
<i>Rhynchospora picta</i> (Nees & Meyen) Nicora	Poaceae	PAT
<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltld.) Steud.	Rubiaceae	PRP
<i>Richardia stellaris</i> (Cham. & Schltld.) Steud.	Rubiaceae	PRP
<i>Ruellia morongii</i> Britton	Acanthaceae	PRP
<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	PAT
<i>Rumex crispus</i> L.	Polygonaceae	PAT
<i>Schinus</i> sp.	Anacardiaceae	PRP
<i>Schismus barbatus</i> (L.) Thell.	Poaceae	PAT
<i>Schizachyrium condensatum</i> (H.B.K.) Nees	Poaceae	PRP
<i>Schizachyrium salzmanii</i> (Trin. ex Steud.) Nash	Poaceae	PRP
<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	Poaceae	PRP
<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R. E. Fr.	Scrophulariaceae	PRP
<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.	Lamiaceae	PRP
<i>Selaginella sellowii</i> Hieron	Selaginellaceae	PRP

---

---

<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	Asteraceae	PRP
<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	Asteraceae	PRP
<i>Senecio</i> sp.	Asteraceae	PRP
<i>Senecio filaginoides</i> DC.	Asteraceae	PAT
<i>Senecio sericeo-nitens</i> Speg.	Asteraceae	PAT
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	Poaceae	PRP
<i>Setaria</i> sp.	Poaceae	PRP
<i>Sida rombifolia</i> L.	Malvaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Silene</i> sp.	Caryophyllaceae	PRP
<i>Silene gallica</i> L.	Caryophyllaceae	PAT
<i>Sisyrinchium</i> sp.	Iridaceae	PRP
<i>Sisyrinchium junceum</i> E. Mey. ex C. Presl	Iridaceae	PAT
<i>Sisyrinchium macrocarpum</i> Hieron.	Iridaceae	PAT
<i>Sisyrinchium</i> sp.	Iridaceae	PRP
<i>Solanum chenopodioides</i> Lam.	Solanaceae	PRP
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	PRP
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Asteraceae	PRP
<i>Soliva pterosperma</i> (Juss.) Less.	Asteraceae	PRP
<i>Sorghastrum pellitum</i> (Hack.) Parodi	Poaceae	PRP
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	Poaceae	PRP
<i>Sporobolus platensis</i> Parodi	Poaceae	PRP
<i>Stenachaenium campestre</i> Baker	Asteraceae	PRP
<i>Stenandrium</i> sp.	Acanthaceae	PRP
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	Poaceae	PRP
<i>Stipa charruana</i> Arechav.	Poaceae	PRP
<i>Stipa filifolia</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Stipa humilis</i> Cav.	Poaceae	PAT

---

---

<i>Stipa megapotamia</i> Spreng. ex Trin.	Poaceae	PRP
<i>Stipa neesiana</i> Trin. & Rupr.	Poaceae	PRP
<i>Stipa papposa</i> Nees	Poaceae	PRP
<i>Stipa speciosa</i> Trin. & Rupr.	Poaceae	PAT
<i>Stipa psylantha</i> Speg.	Poaceae	PAT
<i>Stylosanthes montevidensis</i> Vogel	Fabaceae	PRP
Continúa Tabla 1.		
<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H. Wigg.	Asteraceae	PAT
<i>Trachypogon montufari</i> (H.B.K.) Nees	Poaceae	PRP
<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzch ex Baill.	Euphorbiaceae	PRP
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	PAT
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	Poaceae	PRP
<i>Triptilion achilleae</i> DC.	Asteraceae	PAT
<i>Turnera sidoides</i> L.	Turneraceae	PRP
<i>Valeriana clarionifolia</i> Phil.	Caprifoliaceae	PAT
<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	Verbenaceae	PRP
<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	Verbenaceae	PRP
<i>Verbena</i> sp.	Verbenaceae	PRP
<i>Vernonia flexuosa</i> Sims	Asteraceae	PRP
<i>Vernonia squarrosa</i> (Less.) Less.	Asteraceae	PRP
<i>Vicia bijuga</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Fabaceae	PAT
<i>Viola maculata</i> Cav.	Violaceae	PAT
<i>Vulpia australis</i> (Nees ex Steud.) Blom	Poaceae	PAT, PRP

---

## APÉNDICE 2.

Tabla 1. Resultados del ANVA de los datos de suelo (DAP, Nitrógeno orgánico e inorgánico de marzo 2010) y N° de celdas defoliadas de octubre de 2009 (Log transformed). Los contenidos de Nitrógeno se evaluaron solamente en las parcelas con tratamientos de remoción intensa. Por este motivo no se presentan estadísticos relacionados al factor Intensidad de remoción para esta variable de respuesta. Se presentan los valores de F. \*P<0.05;\*\*P<0.01;\*\*\*P<0.001; ns P>0.05.

	DAP	NMIN	NORG	N°CELDAS
I	0.214			<b>66.576***</b>
S	0.000	0.504	0.367	<b>22.771***</b>
P	<b>11.502***</b>	0.011	0.125	3.470
N	0.046	2.219	<b>20.747***</b>	<b>4.031*</b>
IXS	0.281			0.000
IXP	3.272			0.030
SXP	0.003	0.009	0.168	0.017
IXSXP	0.036			1.253
IXN	1.232			1.579
SXN	0.019	0.007	0.367	<b>4.697*</b>
IXSXN	0.768			1.631
PXN	0.274	1.410	2.375	0.187
IXPXN	0.015			0.417
SXPXN	1.689	0.022	0.626	1.373

Tabla 2. Listado de especies registradas en los muestreos florísticos iniciales y finales del experimento. Se indica para cada una de ellas la familia y tipo funcional (TFP) al que pertenece: gramínea invernal (GI); gramínea estival (GE); graminóide (GOI); hierba (H); y subarbusto (Sar). Se señala además con negrita las especies dominantes en el área experimental de acuerdo a su frecuencia de aparición. Los nombres científicos de las especies registradas fueron actualizados según la base de datos de la Flora del Conosur del Instituto de Botánica Darwinion (URL 3).

Familia	Especie	TFP
Fabaceae	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.	H
Poaceae	<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees	GI
Iridaceae	<i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt	GOI
Asteraceae	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	H
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i> L.	H
Poaceae	<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	GE
Apiaceae	<i>Cyclospermum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague	H
<b>Poaceae</b>	<b><i>Aristida murina</i> Cav.</b>	<b>GE</b>
Poaceae	<i>Aristida venustula</i> Arechav.	GE
<b>Poaceae</b>	<b><i>Aristida uruguayensis</i> Henrard</b>	<b>GE</b>
Asteraceae	<i>Symphotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	H
Poaceae	<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms.	GE
Asteraceae	<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	Sar
Asteraceae	<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	Sar
<b>Asteraceae</b>	<b><i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.</b>	<b>Sar</b>
<b>Poaceae</b>	<b><i>Bothriochloa imperatoides</i> (Hack.) Herter</b>	<b>GE</b>
<b>Poaceae</b>	<b><i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter</b>	<b>GE</b>
Poaceae	<i>Bouteloua megapotámica</i> (Spreng.) Kuntze	GE
Poaceae	<i>Briza subaristata</i> Lam.	GI
Poaceae	<i>Deyeuxia</i> sp.	GI
Gentianaceae	<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	H
Asteraceae	<i>Chapatlia exscapa</i> (Pers.) Baker	H
Asteraceae	<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S.F. Blake	H
Linaceae	<i>Cliococca selaginoides</i> (Lam.) C.M. Rogers & Mildner	H
Poaceae	<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef	GE
Asteraceae	<i>Conyza</i> sp.	H
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	GE
<b>Cyperaceae</b>	<b><i>Carex phalaroides</i> Kunth</b>	<b>GOI</b>
Fabaceae	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	H
Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	H
Asteraceae	<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	H
Cyperaceae	<i>Eleocharis</i> sp.	GOI
Poaceae	<i>Eragrostis lugens</i> Nees	GE
<b>Apiaceae</b>	<b><i>Eryngium horridum</i> Malme</b>	<b>Sar</b>
Apiaceae	<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	H
Continúa Tabla 1.		
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia berteriana</i> Spreng.	H
Convolvulaceae	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	H



Asteraceae	<i>Gamochaeta sp</i>	H
Verbenaceae	<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small	H
Verbenaceae	<i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.	H
Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i> (Mutis ex L. f.) Baill.	H
Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	H
Juncaceae	<i>Juncus sp.</i>	GOI
Juncaceae	<i>Juncus capillaceus</i> Lam.	GOI
Linaceae	<i>Linum littorale</i> A. St.-Hil.	H
Rosaceae	<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	Sar
Fabaceae	<i>Medicago lupulina</i> L.	H
Poaceae	<i>Melica rigida</i> Cav.	GI
Solanaceae	<i>Nierembergia calycina</i> Hook.	H
Poaceae	<i>Dichantherium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark	GE
<b>Poaceae</b>	<b><i>Paspalum dilatatum</i> Poir.</b>	<b>GE</b>
Poaceae	<i>Paspalum denticulatum</i> Trin.	GE
Poaceae	<i>Paspalum notatum</i> Flügge	GE
Poaceae	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	GE
Poaceae	<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) E. Desv.	GI
Poaceae	<i>Piptochaetium lasianthum</i> Griseb.	GI
Poaceae	<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	GI
<b>Poaceae</b>	<b><i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. &amp; Rupr.) Hack. ex Arechav.</b>	<b>GI</b>
Plantaginaceae	<i>Plantago sp</i>	H
Rubiaceae	<i>Galium bigeminum</i> Griseb.	H
Rubiaceae	<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.	H
Rubiaceae	<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	H
Poaceae	<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	GE
Poaceae	<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	GE
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	GE
Poaceae	<i>Setaria af. vaginata</i> Spreng.	GE
Asteraceae	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	H
Poaceae	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	GE
Poaceae	<i>Sporobolus platensis</i> Parodi	GE
<b>Poaceae</b>	<b><i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze</b>	<b>GE</b>
<b>Poaceae</b>	<b><i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth</b>	<b>GI</b>
<b>Poaceae</b>	<b><i>Nassella neesiana</i> (Trin. &amp; Rupr.) Barkworth</b>	<b>GI</b>
<b>Poaceae</b>	<b><i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs &amp; J. Everett</b>	<b>GI</b>
Euphorbiaceae	<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzsch ex Baill.	H
Verbenaceae	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	H

Tabla 3. Resultados del ANVA de medidas repetidas de los datos de Riqueza (S), Diversidad (H), Equitatividad (E), Heterogeneidad (HET) y riqueza por tipos funcionales de planta: Sarb: riqueza de arbustos, Sgest; riqueza de gramíneas estivales, Sinv: riqueza de gramíneas invernales, Sgoi: riqueza de graminoides,

Shier; riqueza de hierbas). Se presentan los valores de F.  
 \*P<0.05;\*\*P<0.01;\*\*\*P<0.001; ns P>0.05.

	S	E	H	HET	SARB	SGEST	SGINV	SGO	SHIE
								I	R
Fecha	0.726	0.80	0.912	1.062	<b>24.242**</b>	<b>10.892**</b>	<b>26.630**</b>	<b>60.95</b>	<b>29.226</b>
		3			*		*	<b>6***</b>	<b>***</b>
FXI	0.039	0.53	0.108	2.101	1.515	0.222	1.315	0.824	1.722
		9							
FXS	2.274	1.09	2.917	0.327	0.970	0.972	3.473	0.824	0.994
		2							
FXP	0.017	0.03	0.082	0.630	2.970	3.088	0.740	0.033	0.069
		0							
FXN	<b>15.993*</b>	0.67	<b>8.470*</b>	0.781	<b>6.061*</b>	<b>18.740**</b>	2.486	0.297	3.771
	**	9	*			*			
FXIXS	0.004	0.00	0.020	3.076	0.061	0.090	0.514	1.615	0.620
		0							
FXIXP	1.719	0.61	0.381	0.173	3.879	1.545	1.315	0.824	0.003
		4							
FXIXN	0.004	0.00	0.002	3.659(*)	0.545	0.663	1.664	0.297	0.333
		5							
FXSXP	0.619	0.14	0.421	2.541	0.061	1.765	0.514	2.670	0.796
		0							
FXSXN	1.895	0.03	1.932	0.026	0.000	<b>4.778*</b>	1.315	0.824	1.722
		3							
FXPXN	0.017	.919	.118	2.155	0.545	0.002	1.007	1.615	0.223

Tabla 4. Resultados del ANVA de medidas repetidas de los datos de frecuencia de tipos funcionales de planta: Arb: arbustos, Gest; gramíneas estivales, Ginv:

gramíneas invernales, Goi: graminoides, Hier; hierbas). Se presentan los valores de F. \*P<0.05;\*\*P<0.01;\*\*\*P<0.001; ns P>0.05.

	ARB	GEST	GINV	GOI	HIER
F	1.696	0.161	<b>10.880*</b>	<b>90.686***</b>	<b>38.284***</b>
FXI	1.630	0.332	0.111	0.637	1.469
FXS	<b>19.822***</b>	1.903	0.297	0.031	<b>4.105*</b>
FXP	<b>30.887***</b>	2.989	0.033	<b>5.000*</b>	1.342
FXN	<b>11.377**</b>	0.222	0.206	2.068	2.535
FXIXS	0.828	0.008	1.615	0.039	<b>4.883*</b>
FXIXP	<b>4.164*</b>	1.369	0.004	0.010	0.196
FXIXN	3.207	0.418	0.008	3.025	0.333
FXSXP	0.668	0.037	1.539	0.032	0.780
FXSXN	0.257	2.869	2.289	1.144	2.747
FXPXN	<b>4.571*</b>	0.464	0.132	0.150	0.224

Tabla 5. Resultados del ANVA de medidas repetidas de los datos de frecuencia de de las especies dominantes. En negrita se presentan los valores de F. de los tests intra sujetos con  $P < 0.05$ .

	Ari uru	Bot imp	Car pha	Sti cha	Ery hor	Sti pap	Pas dil	Sti nee	Bot lag	Ari mur	Bac tri	Ste sec	Pip sti
Fecha(F)	<b>4.907*</b>	<b>13.164</b>	<b>49.089</b>	3.685	<b>7.381</b>	<b>12.129</b>	<b>47.411</b>	<b>21.689</b>	<b>23.487</b>	<b>28.426</b>	<b>3.821</b>	<b>38.072</b>	2.455
FXI	0.063	1.110	.556	.030	.126	.248	4.531	3.148	.381	.885	.032	<b>4.230</b>	.884
FXS	<b>5.520*</b>	.123	.200	1.096	<b>5.037</b>	1.198	.001	2.410	.012	<b>4.820</b>	<b>9.126</b>	.000	.884
FXP	<b>4.486*</b>	.342	<b>9.800</b>	1.096	<b>13.409</b>	<b>4.366</b>	<b>14.826</b>	3.148	.001	.000	1.547	2.158	1.844
FXN	<b>4.305*</b>	<b>23.027</b>	2.689	.030	<b>6.153</b>	1.198	<b>11.407</b>	.787	<b>5.382</b>	.885	2.558	<b>9.518</b>	1.320
FXIXS	0.379	2.315	1.089	.487	3.140	.248	1.987	.787	.910	.098	.032	1.381	.884
FXIXP	0.044	.671	1.800	1.096	.126	.485	2.904	.049	.693	.000	.284	.086	.884
FXIXN	0.780	.014	1.800	2.467	.126	.248	.006	3.984	<b>4.158</b>	<b>4.820</b>	.789	1.748	.273
FXSXP	0.902	1.110	.022	2.467	.014	2.861	.009	.197	.064	.393	1.547	.345	2.455
FXSXN	1.570	.014	.022	.122	1.130	.802	3.097	.787	.806	2.459	2.558	.540	.273
FXPXN	2.938	1.110	.556	1.096	<b>4.033</b>	.010	1.300	.049	.326	.000	1.547	.194	.011

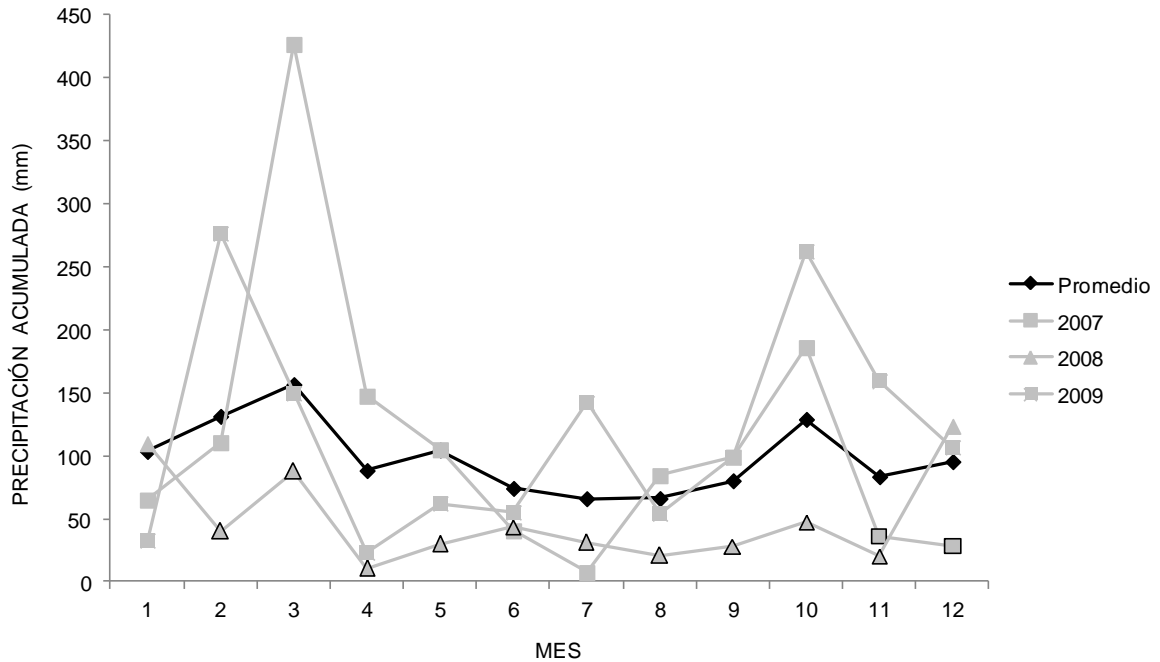
Tabla 6. Resultados del ANVA de medidas repetidas de los índices espectrales. Los contrastes entre tratamientos se efectuaron con el conjunto total de datos cuando el ANVA de medidas repetidas no reveló interacción significativa Tratamiento x Estación, mientras que cuando si se encontraron esos efectos, los contrastes se evaluaron en forma separada para cada estación. Las abreviaturas corresponden a: I: Intensidad de remoción, S: Selectividad, P: pisoteo, N: fertilización con Nitrógeno.

	Efectos intra-sujetos				Efectos inter-sujetos	
	Estación		Estación x Tratamiento		Tratamiento	
	F	P	F	P	F	P
IVN	437.7	<0.001	----	Ns	15.395	<0.001
IRF	2222.1	<0.001	3.243 (E x I)	0.019	5819	<0.001

Contrastes estadísticamente significativos							
	Todas las estaciones	Invierno 2008	Primavera 2008	Verano 2009	Otoño 2009	Invierno 2009	Primavera 2009
IVN	N+ > N-						
IRF	P+ > P-	----	----	----	I+ > I-	----	----

Figura 1. Valores de precipitación acumulada mensual en la Estación del Instituto de Investigaciones Agropecuarias “La Estanzuela”, Departamento de Colonia. Se indican los valores promedio para la serie de años 2000-2009, y los valores registrados durante el período experimental (2007 - 2009). Se puede observar la marcada diferencia negativa registrada a partir de Noviembre del 2007 hasta Diciembre del 2008 con respecto al promedio (marcadores de contorno negro).



APÉNDICE 3.

Tabla 1. Resultados de los ANVA realizados con los datos de porcentajes de tipos forrajeros (TH: Tipo de herbívoro, CG: Carga ganadera).

Fuente de variación	G. L.	Gramíneas Estivales		Gramíneas Invernales		Dicotiledóneas		Graminoides	
		F	P	F	P	F	P	F	P
TH	1	0.428	0.516	<b>8.601</b>	<b>0.005</b>	0.087	0.769	3.049	0.088
FECHA	1	<b>171.205</b>	<b>0.000</b>	271.974	0.000	0.304	0.584	<b>40.697</b>	<b>0.000</b>
CG	2	<b>42.185</b>	<b>0.000</b>	2.128	0.131	<b>82.562</b>	<b>0.000</b>	<b>11.140</b>	<b>0.000</b>
TH * FECHA	1	3.093	0.086	0.628	0.432	<b>25.707</b>	<b>.000</b>	<b>30.223</b>	<b>0.000</b>
TH * CG	2	0.377	0.688	<b>5.710</b>	<b>0.006</b>	<b>3.901</b>	<b>0.028</b>	<b>3.401</b>	<b>0.043</b>
FECHA * CG	2	0.766	0.471	0.606	0.550	<b>4.807</b>	<b>0.013</b>	1.756	0.185
TH * FECHA * CG	2	1.669	0.200	1.142	0.329	<b>9.458</b>	<b>0.000</b>	<b>6.457</b>	<b>0.004</b>
Error	43								

Tabla 2. Resultados de los ANVA realizados con los datos de solapamiento(a) y selectividad de dieta (b) (TH: Tipo de herbívoro, CG: Carga ganadera).

a) Solapamiento de dieta

Fuente de variación	g. de l.	F	P
Fecha	1	0.102	0.752
CG	2	<b>14.782</b>	<b>0.000</b>
FECHA * CG	2	2.431	0.112
Error	21		

b) Selectividad de dieta

Fuente de variación	g. de l.	F	P
CG	2	<b>21.362</b>	<b>.000</b>
TH	1	<b>25.069</b>	<b>.000</b>
CG * TH	2	<b>5.915</b>	<b>.010</b>
Error	20		