

CAMBIOS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES ASOCIADOS AL PASTOREO EN LOS PASTIZALES DEL RÍO DE LA PLATA

Paruelo J.M.¹, Piñeiro G.¹, Altesor A.I.², Rodríguez C.² y Oesterheld M.¹

1. Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección. IFEVA-Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. ARGENTINA

2. Sección Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de la República. Montevideo. URUGUAY.

Introducción

Los pastizales del Río de la Plata son parte de la unidad biogeográfica de pradera natural más extensa de Sudamérica y una de las más importantes en el mundo. Ocupan un área de 70 millones de ha, entre el este de Argentina, Uruguay y Río Grande del Sur, en Brasil (Soriano 1991). Los pastizales y arbustales cubren más del 70% de la región templada de Argentina y Uruguay (MGAP, 1994,1998) (Figura 1). La ganadería vacuna y ovina es su principal actividad económica (INDEC, 1988, MGAP, 2000).

Dentro de esta región se reconoce una heterogeneidad ambiental que se traduce en diferencias fitogeográficas. León (1993) resumió la heterogeneidad de la vegetación postulando la existencia de distritos. Esta caracterización resume e integra información sobre la flora a nivel regional (Rosengurt, 1944, Vervoort, 1967, Chebataroff, 1969, Cabrera and Willkins, 1976) y local (León et al. 1979, Collantes et al. 1981, Lewis et al. 1985, Faggi 1986, Burkart et al. 1998, 1990, Batista et al. 1988, Cantero et al. 1999, Perelman et al. 2001). Este bioma ha sido sometido a distintas presiones de uso desde la llegada de los europeos, hace más de 400 años. Las modificaciones que el hombre realiza en la pradera cubren un amplio rango de alteraciones, desde la apropiación



Figura 1. Pastizales del Río de la Plata y sus subregiones: A. Pampa Ondulada, B. Pampa Interior, C. Pampa Austral, D. Pampa Inundable, E. Pampa mesopotámica, F. Campos del Sur, G. Campos del Norte. Tomado de León (1993).

de una parte de la productividad de la comunidad nativa a través de la herbivoría por ganado doméstico, hasta un reemplazo total de la cobertura vegetal por agricultura o forestación. Dentro de los distritos definidos la mayor parte de las praderas naturales de la región se concentran en la Pampa inundable y en los Campos uruguayos (Millot, 1987, Guerschman et al. 2003). Con excepción de la Pampa ondulada las estepas y praderas son un tipo de cobertura importante en el resto del área (Baldi, 2002)

La región presenta un amplio gradiente ambiental. Las precipitaciones varían entre 600 mm.año⁻¹ en el SO a más de 1300 mm.año⁻¹ en la porción brasilera. La temperatura media anual presenta diferencias de 8 grados entre los extremos del gradiente. En términos edáficos la situación es particularmente heterogénea, si bien los molisoles son dominantes

estos presentan una marcada variación en cuanto a profundidad, textura, limitaciones por alcalinidad, etc. La existencia de gradientes ambientales marcados dentro de una misma unidad biogeográfica ofrece una oportunidad para estudiar los controles de la heterogeneidad de la vegetación tanto en sus aspectos estructurales como funcionales. Si bien tenemos evidencias acerca de cómo varía regionalmente la estructura de la vegetación o la productividad primaria, ignoramos cómo cambian procesos claves del ecosistema, como la circulación de nutrientes o las interacciones bióticas. Entre estas últimas el pastoreo ha sido insistentemente mencionado como un factor clave sobre el funcionamiento de estos ecosistemas (Sala et al. 1986, Rusch y Oesterheld 1997, Lavado y Taboada 1985, Chanton et al. 1996). Los efectos del pastoreo no solo producen cambios en la estructura del canopeo o la composición de especies, sino que estos tienen también potenciales consecuencias sobre el funcionamiento del ecosistema, es decir sobre los flujos de materia y energía que en él ocurren. Las evidencias disponibles en la región acerca del efecto del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento del ecosistema de pradera son escasas y en general provienen de estudios en sitios particulares sin haberse descrito aún un patrón general que abarque toda la heterogeneidad de la pradera. El no disponer de un modelo que explique los efectos de la herbivoría por grandes ungulados, el principal disturbio de las praderas de la región, condiciona la posibilidad de desarrollar pautas de manejo que hagan compatibles objetivos de conservación y de producción. Un manejo eficiente de este recurso permitirá preservar su diversidad florística y/o aumentar la captura del carbono agregando un valor ecológico, y eventualmente económico, a la producción ganadera (Sala y Paruelo 1997).

Los efectos del pastoreo varían según el nivel de organización considerado y la escala del análisis. Así puede estudiarse a nivel de planta individual de comunidad o ecosistema y a escala de parche, de paisaje o región. El objetivo de este artículo es resumir y analizar las evidencias disponibles acerca de los cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los pastizales del Río de la Plata en el marco de los modelos generales de efecto de este disturbio en pastizales y arbustales. Por último analizaremos a partir de experimentos de simulación las consecuencias a escala regional del pastoreo de largo plazo sobre la productividad primaria, el carbono orgánico del suelo y la dinámica del nitrógeno.

Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo: evidencias empíricas y generalizaciones

El pastoreo modifica la estructura y el funcionamiento de estepas, pastizales y sabanas (Milchunas y Lauenroth 1993). La magnitud y sentido de estos cambios ha generado numerosas controversias. Muchas de las disputas se asocian a una falta de definición del nivel y la escala del análisis. Las evidencias disponibles provienen de dos fuentes principales: generalizaciones realizadas a partir del comportamiento de un sitio en particular, o de meta-análisis (Milchunas y Lauenroth 1993) en los cuales generalmente se reúnen resultados obtenidos con protocolos de observación distintos.

A nivel de plantas individuales la defoliación reduce el área foliar y por lo tanto la capacidad de fijar carbono, la tasa de crecimiento relativo y la acumulación de biomasa. Sin embargo la defoliación puede dar lugar a aumentos de la tasa de crecimiento, tanto en términos absolutos como relativos (McNaughton, 1979, Oesterheld y McNaughton, 1988, 1991). Este crecimiento compensatorio tiene distintas componentes y es explicado por diversos mecanismos, algunos relacionados con el crecimiento de las plantas y otros con las modificaciones que el pastoreo realiza del ambiente biótico y abiótico (McNaughton, 1983).

En el caso de poblaciones y a escalas evolutivas, el pastoreo ejerce una presión de selección favoreciendo aquellas formas postradas con alta tasa de crecimiento y de menor relación tallo raíz. Las modificaciones en la frecuencia génica pueden dar lugar a la

diferenciación de ecotipos, pero en el único caso estudiado en estos pastizales, el de *Paspalum dilatatum* en la Pampa argentina, tal diferenciación fue mínima, quizás debido a la corta historia evolutiva del pastoreo con grandes herbívoros en la región (Loreti et al. 2001).

Entre otras modificaciones, el pastoreo a nivel de comunidad promueve cambios florísticos que generalmente resultan en la pérdida de las especies palatables en favor de las no palatables. Este reemplazo de especies coincide a veces con incrementos en la proporción de las especies leñosas. Numerosos ejemplos muestran que la dinámica del agua en el suelo regula el efecto de los herbívoros sobre la vegetación y, que a su vez, los cambios en la vegetación pueden alterar la dinámica del agua (Milchunas y Lauenroth 1993, Varnamkhasti et al. 1995). Por ejemplo, el pastoreo sólo promovió la arbustización de las sabanas del sur estadounidense cuando coincidió con una secuencia extraordinaria de años húmedos (Archer et al. 1988). En condiciones experimentales ciertas especies no palatables sólo obtienen ventajas competitivas por la defoliación diferencial cuando el agua es limitante (Van Auken y Bush 1997). Por otro lado, el pastoreo modifica la disponibilidad y dinámica de agua en el suelo a través de su efecto sobre el área foliar y sobre la abundancia relativa de especies con perfiles radicales contrastantes (McNaughton 1983).

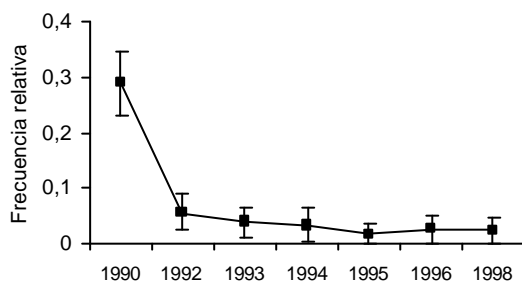


Figura 2. Cambios en la frecuencia relativa de las gramíneas postradas a lo largo de la sucesión iniciada por la supresión del pastoreo. Los valores corresponden a la media y ES de 5 parcelas (Palleros, Cerro Largo). Modificado de Rodríguez et al. 2003.

1988, Altensor et al. 1998, Rodríguez et al. 2003) (Figura 2). Otra importante diferencia se da en la fenología de las gramíneas nativas dominantes en las clausuras en donde aumentan las de ciclo invernal (Rusch y Oesterheld 1997, Altensor et al. 2004). El pastoreo torna más estival a la comunidad.

En un seguimiento de 9 años, a partir de la clausura a la herbivoría, se observó que los cambios más importantes en composición de especies ocurrieron en el grupo de gramíneas, ciperáceas y juncáceas. El reemplazo de especies ocurrió principalmente en los 2 o 3 primeros años de la sucesión (Figura 3), desaparecieron completamente las gramíneas de hábito de crecimiento postrado quienes eran dominantes bajo pastoreo (Figura 2). La dinámica

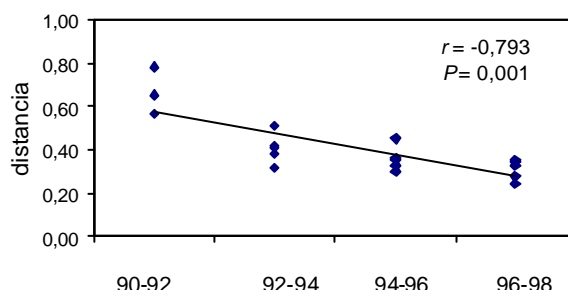


Figura 3. Diferencia en composición florística a lo largo de la sucesión iniciada por la supresión del pastoreo medida a través de la distancia Bray-Curtis entre fechas de muestreo. Cada punto corresponde a una parcela (Palleros, Cerro Largo). Modificado de Rodríguez et al. 2003.

Dentro de la región de las praderas del Río de la Plata existen estudios que muestran distintas respuestas a los efectos del pastoreo, evidenciando que no existe un único patrón. Así por ejemplo, si bien en la Pampa inundable como en los Campos de Uruguay el pastoreo promueve un aumento de la riqueza de especies de plantas, en el primer caso se explica por un aumento de hierbas exóticas, con crecimiento invernal, mientras que en los Campos de Uruguay aumentan las gramíneas con crecimiento postrado y las hierbas nativas no palatables (Chaneton et al 2002, Rush & Oesterheld 1997, Sala et al. 1986, Sala

sucesional de las hierbas, en cambio, parece estar más controlada por condiciones ambientales que por el pastoreo. Las especies anuales fueron muy escasas en la comunidad, registrándose sólo 3 gramíneas anuales durante todo el período estudiado (Rodríguez et al. 2003). El pastoreo moderado promoverían un aumento de la diversidad vegetal (Rusch y Oesterheld 1997, Rodríguez et al. 2003) y una sensible disminución de la cantidad de material senescente en pie (Altesor et al. enviado). En un análisis de la composición florística y de tipos funcionales realizado en 6 parcelas pareadas clausura-pastoreo se registró un aumento de las gramíneas estivales y de las hierbas bajo pastoreo (Figura 4). Las especies exóticas fueron muy escasas tanto en clausura como en pastoreo representando el 4% y el 3,8% respectivamente.

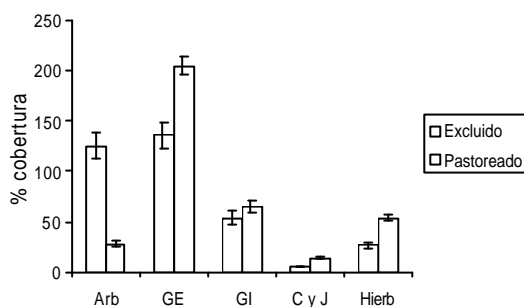


Figura 4. Porcentaje de cobertura de los Tipos funcionales de plantas: Arbustos (Arb), Gramíneas estivales (GE), Gramíneas invernales (GI), Cyperaceas y Juncaceas (CyJ) y Hierbas (Hierb) en 6 pares de parcelas clausura-pastoreo (El Relincho, San José).

Milchunas et al. (1988) propusieron un modelo general sobre el efecto del pastoreo a nivel de comunidad. Este planteaba que la magnitud del efecto dependerá de los niveles de disponibilidad de agua y de la historia evolutiva del pastoreo del sitio. En un trabajo posterior (Milchunas y Lauenroth 1993) en donde analizaron resultados de más de 200 estudios encontraron que los sitios más húmedos (y más productivos) presentaban mayores diferencias en composición florística. Esto confirmaba la hipótesis planteada en el modelo original. Los efectos de la historia

evolutiva del pastoreo no fueron claros, probablemente debido a las dificultades para cuantificar objetivamente este factor.

Las evidencias muestran que el pastoreo puede aumentar o disminuir la productividad primaria neta aérea (PPNA). Rusch y Oesterheld (1997) encontraron que en la Pampa inundable las áreas clausuradas producían más que las pastoreadas, aún cuando se igualara la cantidad de biomasa presente al comienzo del período de medición. Por el contrario Altesor et al. (enviado) encontraron que el área pastoreada producía un 51% más que su par clausurado al pastoreo. Sin embargo, cuando se igualaron las biomásas iniciales entre tratamientos el área no pastoreada fue un 29% más productiva. Estas diferencias se asociarían con el efecto que tendrían los cambios estructurales (composición de especies, tipos funcionales y distribución vertical de la biomasa) promovidos por el pastoreo sobre el nivel de recursos (agua, nutrientes y luz). En ocasiones, el pastoreo al remover o impedir la acumulación de material senescente aumenta la absorción de luz por parte del canopy. En la medida en que la radiación sea el factor limitante la PPNA aumentará. Al modificar las condiciones microambientales los cambios estructurales asociados al pastoreo alteran la

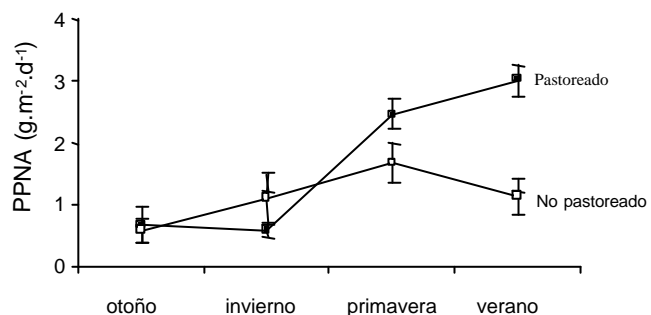


Figura 5. Variación estacional de la PPNA en un área pastoreada y otra clausurada a la herbivoría por 9 años (El Relincho, San José). Modificado de Altesor et al. (enviado).

dinámica de los nutrientes y del agua. De la magnitud de estos efectos y del grado de limitación ejercido por cada factor resultará el sentido y magnitud del efecto del pastoreo sobre la PPNA. El pastoreo induce cambios importantes en la dinámica estacional de la productividad (Figura 5)

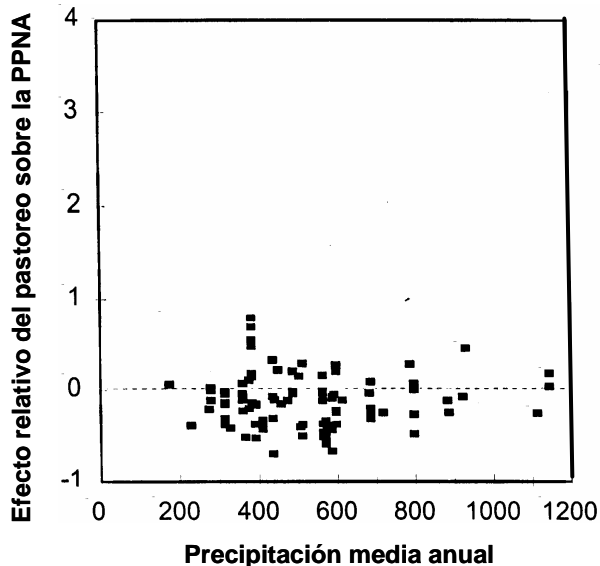


Figura 6. Efecto relativo del pastoreo sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) $((PPNA_{\text{pastoreo}} - PPNA_{\text{no-pastoreo}}) / PPNA_{\text{no-pastoreo}})$ para sitios de pastizal y sábana. Tomado de Oesterheld et al. 1999.

Oesterheld et al. (1999) recopilieron datos de experimentos en los cuales se evaluó la PPNA en condiciones de clausura y pastoreo en pastizales y sabanas distribuidas a lo largo de un amplio gradiente de precipitación. Como en los estudios reseñados para la región, el pastoreo puede aumentar o disminuir la PPNA. Sin embargo el efecto promedio del pastoreo fue disminuir ligeramente la PPNA respecto de la situación pastoreada (Figura 6) (la mayor parte de los puntos estuvieron por debajo de la línea punteada de 0 efecto relativo). Por otra parte no fue evidente ningún cambio en el sentido o magnitud del efecto del pastoreo a lo largo del gradiente de precipitación.

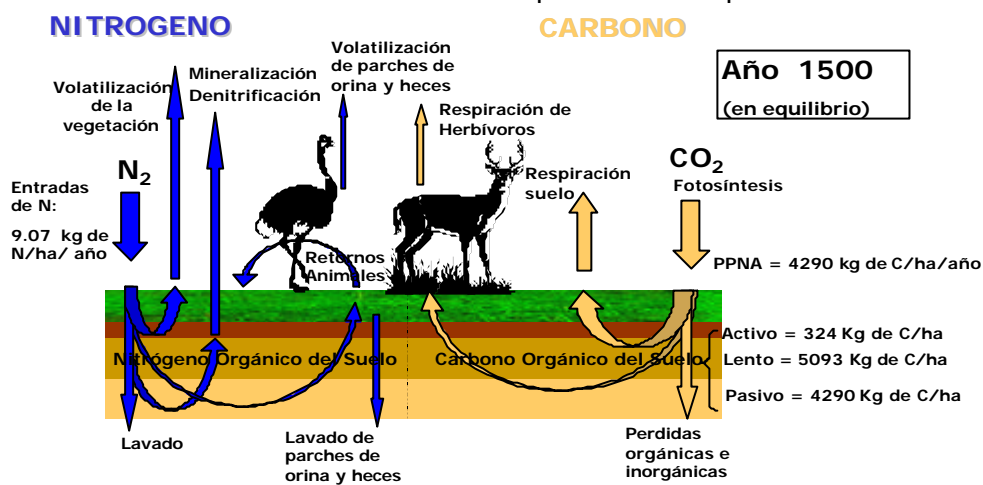
Cambios en la productividad primaria, el ciclado de nutrientes y los reservorios de C a escala regional asociados al pastoreo

Pocos estudios se han abocado al estudio de los efectos del pastoreo con animales domésticos sobre la materia orgánica del suelo de la región. Esto se debe, tal vez, a que los resultados obtenidos en algunos trabajos pioneros sugerían que los cambios esperables eran de poca magnitud (Lavado and Taboada 1985).

Sin embargo, recientemente Piñeiro et al. (2004) analizaron los efectos de la introducción de herbívoros domésticos en los pastizales del Río de la Plata mediante el modelo CENTURY (Parton et al. 1987), un modelo biogeoquímico desarrollado en los pastizales de Norte América. El modelo permite analizar una serie de variables del ciclo del carbono (productividad primaria, respiración de suelo, retornos de carbono al suelo, etc.) y del nitrógeno (absorción vegetal, inmovilización, mineralización, volatilización, desnitrificación, lavado de nitrógeno, etc.). Para realizar esto divide al reservorio de C orgánico en el suelo en tres compartimientos que difieren en la tasa a la cual el C se descompone y calcula los flujos de entrada y salida. Piñeiro et al. (2004) evaluaron los efectos de la introducción del ganado doméstico sobre la productividad primaria y el C orgánico del suelo a partir de simulaciones para 11 sitios distribuidos a lo largo de los Pastizales del Río de la Plata. Sus simulaciones permitieron comparar estos procesos en dos condiciones: con y sin herbívoros domésticos.

Las simulaciones mostraron que en todos los sitios del gradiente el carbono orgánico del suelo disminuyó marcadamente luego de 400 años de pastoreo con herbívoros domésticos. Las mayores pérdidas ocurrieron en la fracción lenta (de ciclado 20-40 años) de la materia orgánica (Figura 7). Estas pérdidas representaron en promedio una reducción del

22% del carbono acumulado en el suelo. Su magnitud se asemeja a lo observado luego de varios años de agricultura continua (Andriulo et al. 1999, Alvarez 2001, Fabrizzi et al. 2003). Sin embargo, la cantidad de años que debe estar el suelo bajo agricultura continua para provocar cambios de esta magnitud sería mucho menor a la necesaria para producir un efecto similar en condiciones de pastoreo a altas cargas. Las pérdidas de carbono estuvieron asociadas a las mayores salidas de nitrógeno de los ecosistemas, provocadas por las volatilizaciones y el lavado de nitrógeno de los parches de orina y heces. En la figura 7 se ejemplifican, para la localidad de Canelones, las variaciones en los flujos y compartimentos de C y N. En ella se observan cambios en los flujos de salida de N y C, y un aumento en la velocidad de ciclado del N (indicados por el grosor de las flechas). La aceleración del ciclado de nutrientes fue observada en otros sistemas pastoriles (McNaughton et al. 1997). Las simulaciones indican que la productividad primaria luego de 400 años de pastoreo habría disminuido un 27% en promedio para todos los sitios.



(Sitio 5: suelo tipo Arquidol –USDA o Brunosol-FAO de Canelones, Uruguay)

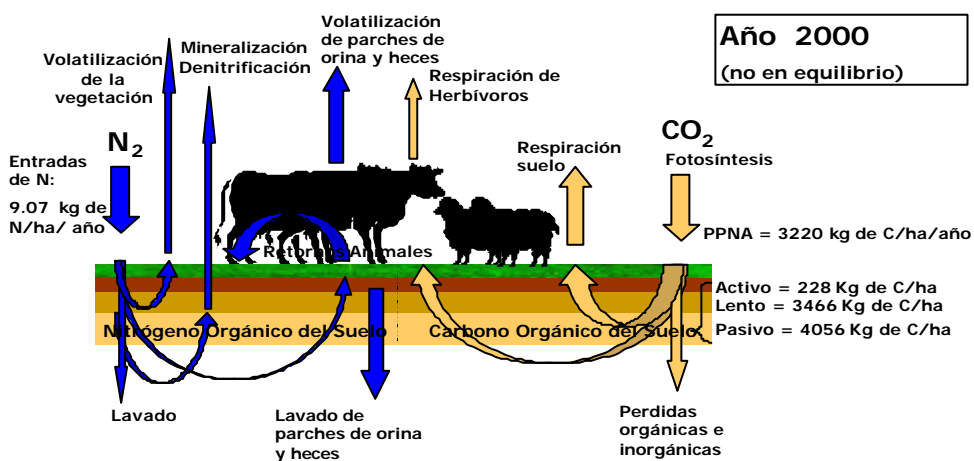


Figura 7. Esquema de las alteraciones producidas por el pastoreo con altas cargas de herbívoros domésticos sobre los ciclos biogeoquímicos del carbono y nitrógeno, para un suelo profundo en Canelones, Uruguay. Los tamaños de las flechas y de las cajas son proporcionales a la magnitud del flujo y al tamaño de las reservas, respectivamente.

Algunos autores señalan la importancia del tiempo en el análisis de los efectos del pastoreo (Brown and Allen 1989, Milchunas and Lauenroth 1993), ya que muchas veces se han detectado efectos contrarios a diferentes escalas de tiempo. Los resultados observados a campo (Lavado y Taboada, 1985) entonces estarían reflejando procesos a otra escala temporal que los que surgen de los análisis de simulación. Análisis a lo largo de gradientes ambientales de situaciones de clausura y pastoreo brindarían nuevos elementos para la comprensión de los efectos del pastoreo sobre la dinámica del C y el N.

Agradecimientos: Este análisis de los efectos del pastoreo en los pastizales del Río de la Plata fue realizado en el marco de proyectos financiados por FONTAGRO, UBACYT y FONCYT.

Literatura citada

- Alvarez, R. 2001. Estimation of carbon losses by cultivation from soils of the Argentine Pampa using the Century model. *Soil Use and Management*. 17:62-66.
- Andriulo, A., J. Guerif, y B. Mary. 1999. Evolution of soil carbon with various cropping sequences on the rolling pampas. Determination of carbon origin using variations in natural ¹³C abundances. *Agronomie* 19:349-364.
- Altesor, A, Dilandro, E., May, H. y E. Ezcurra. 1998. Long –term species changes in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*. 9: 173-180.
- Altesor, A, J.M. Paruelo, G.Piñeiro, M.Sarasola & F. Lezama. 2004. El pastoreo modifica la estructura de la vegetación y la mesofauna del suelo en los campos uruguayos. Reunión Asociación Argentina de Ecología. Mendoza. Octubre 2004.
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F. y Rodríguez, C. Effect of grazing enclosure on community structure and productivity of a temperate grassland (enviado a *Plant Ecology*).
- Archer, S., C. Scifres, C. R. Bassham, and R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodalnd. *Ecological Monographs* 58: 111-27.
- Balde, G. 2002. Fragmentación del paisaje en la región de los pastizales del Río de la Plata: una cuantificación espacial mediante el uso de imágenes LANDSAT TM. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Batista, W. B., León, R. J. y Perelman, S. B. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la región de Laprida, Prov. de Bs. As., Argentina. *Phytocoenologia*. 16 : 465-480.
- Brown, B. J., and T. F. H. Allen. 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos* 54:189-194.
- Burkart, S. E., León, R. J. C. y C. P. Movia. 1990. Inventario Fitosociológico del Pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*. 30(1-4): 27-69.

- Burkart, S. E., León, R. J. C., Perelman, S. B. y M. Agnusdei. 1998. The grasslands of the flooding pampas (Argentina): Floristic heterogeneity of natural communities of the southern Rio Salado basin. *Coenoses* 13(1):17-27.
- Cabrera, A. y A. Willink. 1976. Biogeografía de América Latina. Ser. Biol. Monogr. 13, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Organización de Estados Americanos, Washington, DC.
- Cantero, J.J. y R.J.C. León. 1999. The vegetation of saltmarshes in central Argentina. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 71: 203-242.
- Chaneton, E.J.; S.B. Perelman; M. Omacini and R.J.C. León. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions*, 4: 7-24.
- Collantes, M.B., M. Kade y A. Puerto. 1981. Empleo de técnicas de análisis factorial y análisis diferencial en el estudio de un área de pastizales de la Depresión del Río Salado (Pcia. de Buenos Aires). *Estudio Ecológica* 1:89-107.
- Chaneton, E., J. Lemcoff, and R. Lavado. 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *Journal of Applied Ecology* 33:291-302.
- Chebataroff, J.1960. Algunos Aspectos Evolutivos de la Vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. Apartado de la Revista Nacional N°201. Montevideo.
- Fabrizzi, K. P., A. Moron, and F. O. García. 2003. Soil carbon and nitrogen organic fractions in degraded vs. non-degraded mollisols in Argentina. *Soil Science Society of America Journal* 67:1831-1841.
- Faggi, A. 1986. Mapa de vegetación de Alsina, provincia de Buenos Aires. *Parodiana*, 4: 381-400.
- Guerschman JP, Paruelo JM,, DiBella C, Giallorenzi MC, Pacín F (2003b). Land cover classification in the Argentine Pampas using multi-temporal Landsat TM data. *International Journal of Remote Sensing* 24:3381-3402.
- INDEC (1988). Censo Nacional Agropecuario. Resultados Generales. Instituto Nacional de Estadística y Censos. Ministerio de Economía. Buenos Aires Argentina.
- Lavado, R. S., and M. A. Taboada. 1985. Influencia del pastoreo sobre algunas propiedades químicas de un natracuol de la pampa deprimida. *Ciencia del Suelo* 3:102-108.
- León, R. J. C., Burkart, S. y C. Movia. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la depresión del Salado. *Serie Fitogeográfica* 17:90pp. INTA .Buenos Aires.
- León, R. J. C. 1993. Rio de la Plata Grasslands. En: *Ecosystems of the World. 8 A. NATURAL GRASSLANDS. Introduction and western hemisphere.* Coupland, R.T. de Elsevier.

Lewis J.P.; M.B. Collantes; E.F. Pire; N.J. Carnevale; S.I. Boccanelli; S.L. Stofella and D.E. Prado. 1985. Floristic groups and plant communities of southeastern Santa Fe, Argentina. *Vegetatio*, 60: 67-90.

Loreti, J., M. Oesterheld y O.E. Sala. 2001. Lack of intraspecific variation in resistance to defoliation in a grass that evolved under light grazing pressure. *Plant Ecology* 157, 197-204

McNaughton, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. - *American Naturalist* 113: 691-703

McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. - *Oikos* 40: 329-36.

McNaughton, S., F. Banyikwa, y M. McNaughton. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278:1798-1800.

Ministerio de Ganadería , Agricultura y Pesca. 2000. Censo General Agropecuario 2000. Dirección de Censos y Encuestas. Montevideo.

Milchunas, D. G., O. E. Sala, y W. K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106

Milchunas, D. G., y W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-66.

Millot, J.C., Risso, D. & Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Informa Técnico, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo.

Oesterheld M., Loreti J., Semmartin M., Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. pp. 287-306. In: "Ecosystems of disturbed ground" L.R. Walker (ed). Series: Ecosystems of the World. Elsevier

Oesterheld, M. y S.J. McNaughton. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85, 305-313.

Oesterheld, M. y S.J. McNaughton. 1991. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* 88, 153-156.

Parton, W. J., D. S. Schimel, C. V. Cole, and D. S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of American Journal* 51:1173-1179.

Perelman, S. B., R. J. C. León & M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*. 89: 562-577.

Piñeiro, G., J. M. Paruelo, M. Oesterheld, E. G. Jobbagy, R. D. Jackson, y A. I. Altesor. 2004. Efectos del pastoreo sobre los ciclos de carbono y nitrógeno en los Pastizales del Río de la Plata. en Asociación Argentina de la ciencia del suelo. AACs, Paraná, Entre Ríos.

- 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
- Rosengurtt, B., B. R. Arrillaga de Maffei & P. Izaguirre de Artucio. 1970. *Gramíneas Uruguayas*. Montevideo.
- Rusch, G.M. y M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grasslands. *Oikos* 78, 519-526.
- Sala, O. E.; M. Oesterheld; R. J. C. León and A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67: 27-32.
- Sala, O. E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. In M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, H. J. Daring, and J. T. A. Verboeven, editors. *Plant form and vegetation structure: 317-330* SPB Academic Publishing, The Hague.
- Sala, O. E., and J. M. Paruelo. 1997. Ecosystem services in grasslands. Pages 237-252 in G. C. Daily, editor. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, D.C
- Soriano, A. 1991. Rio De Plata Grasslands. In "Ecosystems of the World: Natural Grasslands", Vol. 8A, pp. 367-408. Elsevier, Amsterdam.
- Van Auken y Bush 1997
- Varnamkhasti, A. S., D. G. Milchunas, W. K. Lauenroth, and H. Goetz. 1995. Production and rain use efficiency in short-grass steppe: Grazing history, defoliation and water resource. *Journal of Vegetation Science* 6: 787-796.
- Vervoorst, F.B., 1967. *Las comunidades vegetales de la depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires)*. Serie Fitogeográfica 7. INTA. Buenos Aires.