

Rodríguez, C.¹;
Cayssials, V.¹

¹Grupo Ecología de Pastizales (GEP), Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, UDELAR
claudia@fcien.edu.uy;
vcd@fcien.edu.uy

CAPÍTULO IV. Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería

Proyecto FPTA 175

Período de Ejecución: Mar. 2007-Mar. 2010

RESUMEN

El pastoreo por ganado doméstico modifica los componentes de la estructura de los pastizales naturales. En los sistemas pastoreados, la vegetación se concentra entre los 0-10 cm de altura y está compuesta principalmente por gramíneas y hierbas postradas. En los sistemas en donde se ha excluido al ganado, la vegetación básicamente está conformada por gramíneas erectas y se concentra entre los 10-50 cm de altura. En algunos casos, la altura de estas exclusiones puede superar los 50 cm debido a la presencia de arbustos. Asimismo, en estos sistemas, se acumula una mayor proporción de biomasa seca. A nivel de composición de especies, el pastoreo aumenta la riqueza y la diversidad, promoviendo un importante recambio florístico. Las gramíneas que son dominantes bajo pastoreo poseen un hábito de crecimiento postrado y se expanden a través de rizomas largos o estolones. Además sus hojas son cortas y anchas y utilizan la vía metabólica C_4 . Por el contrario, en las exclusiones, predominan las gramíneas erectas con largas hojas y metabolismo fotosintético C_3 . Si bien estos atributos pueden haberse originado por presiones selectivas no relacionadas con la herbivoría, es innegable que el pastoreo ha perpetuado estas características que repercuten en la estructura de comunidad.

¿QUÉ ENTENDEMOS POR ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD VEGETAL?

La estructura de una comunidad vegetal comprende la composición de especies de la comunidad y su configuración espacial. La estructura puede ser caracterizada por una lista de especies o grupos de especies, así como por la descripción de la distribución vertical y horizontal de las hojas (Sala *et al.*, 1986). En los pastizales naturales, el pastoreo por ganado doméstico modifica alguno o todos los componentes de la estructura de la comunidad vegetal. En este capítulo, analizaremos los principales cambios generados por la ganadería en los pastizales

naturales del Río de la Plata, haciendo énfasis en los cambios observados en los pastizales uruguayos. Para ello, nos basaremos principalmente en aquellos trabajos donde se analizaron conjuntamente sistemas pastoreados con sistemas clausurados al ganado (pares clausura/pastoreo).

CAMBIOS EN LA ARQUITECTURA DE LA VEGETACIÓN

Probablemente la diferencia más conspicua que puede observarse cuando se compara un pastizal pastoreado con otro que está excluido a la ganadería, sea el aspecto de la vegetación, que se expresa

en la distribución espacial de las hojas. En un estudio realizado en la localidad de Ecilda Paullier (Departamento de San José) Altesor *et al.* (2006) analizaron las diferencias de distribución vertical de las hojas en 7 parcelas pareadas, donde cada par consistía de una parcela pastoreada y otra adyacente, excluida al pastoreo. Estos autores encontraron que en las parcelas pastoreadas se pueden distinguir dos estratos: uno de ellos, entre 0-10 cm de altura, compuesto principalmente por gramíneas y hierbas postradas, y otro entre 10-50 cm conformado por gramíneas erectas y pequeños arbustos. En este estrato, la vegetación difícilmente alcanza los 50 cm. En las parcelas excluidas al ganado, los autores distinguieron un tercer estrato, por encima de los 50 cm de altura, compuesto principalmente por arbustos.

El porcentaje de cobertura vegetal de los diferentes estratos difiere entre los tratamientos: mientras que en las parcelas pastoreadas la cobertura está concentrada entre los 0-10 cm de altura, en las parcelas no pastoreadas la mayor proporción de las hojas se encuentra entre los 10-50 cm (Figura 1).

La presencia de arbustos en las parcelas excluidas al ganado es una característica de nuestros pastizales que no puede generalizarse para otras regiones. El efecto de estos arbustos sobre las especies herbáceas que crecen a su alrededor es al momento un tema bajo estudio (Pezzani *et al.*, 2010, este volu-

men). La vegetación circundante puede ejercer efectos directos e indirectos simultáneos, los cuales pueden modificar el signo (positivo o negativo) y la intensidad de una interacción entre dos especies (Bruno *et al.*, 2003). Por ejemplo, la presencia de un arbusto puede disminuir el nivel de luz disponible para una plántula establecida en su base (un efecto negativo), pero el mismo sombreado puede a la vez proteger a la plántula de la desecación (efecto positivo).

Otra diferencia importante que es posible observar entre parcelas pastoreadas y excluidas al ganado tiene relación con la acumulación de biomasa seca, tanto de hojas secas en pie (aún adheridas a la planta) como de mantillo (hojas desprendidas de la planta y parcialmente descompuestas). En ausencia de pastoreo, la biomasa seca en pie se acumula, ya que las gramíneas en general no poseen mecanismos de abscisión de las hojas. Las hojas muertas permanecen adheridas a la planta por largos períodos de tiempo hasta que finalmente caen y pasan a formar parte del mantillo. En la misma zona de Ecilda Paullier, Altesor *et al.*, (2005) encontraron que la proporción de biomasa seca en pie (relativa al total de biomasa) acumulada en una parcela clausurada al ganado casi duplica la de la parcela pastoreada (Figura 2). Estos valores nos muestran que en ausencia de pastoreo, casi el 50% de la biomasa en pie corresponde a hojas senescentes o muertas, mientras que esta proporción disminuye a 25% bajo pastoreo.

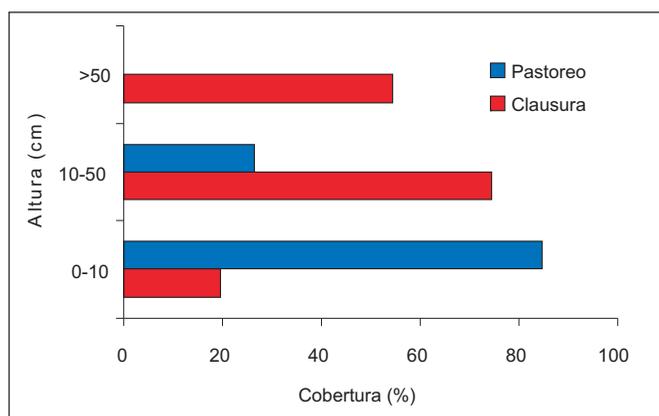


Figura 1. Distribución vertical de las hojas (0-10, 10-50, >50 cm), expresada como porcentaje de cobertura, en parcelas sometidas a pastoreo y parcelas clausuradas al ganado. Datos de Altesor *et al.* (2006).

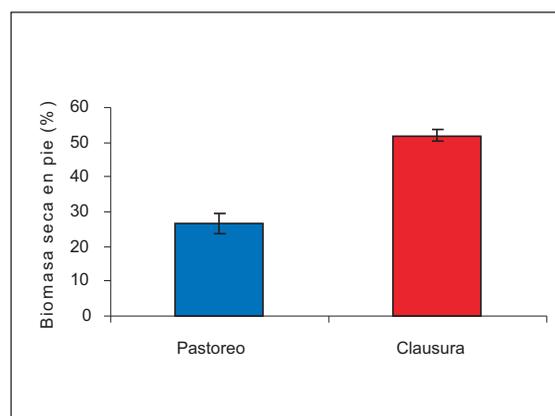


Figura 2. Porcentaje de biomasa seca en pie (relativa al total de biomasa) en dos parcelas adyacentes, una sometida a pastoreo continuo y otra clausurada al ganado durante 9 años. Datos de Altesor *et al.* (2005).

La acumulación de biomasa seca reduce la productividad de las plantas a través de cambios en la disponibilidad de luz y del ciclado de nutrientes. Sin embargo, este efecto negativo para las plantas puede ser contrarrestado bajo condiciones de pastoreo. Mingo y Oesterheld (2009) encontraron que el ganado doméstico evita el consumo de plantas de *Paspalum dilatatum* con altas proporciones de biomasa seca. Por lo tanto, en esta especie, la retención de hojas muertas constituye una ventaja para su crecimiento en presencia de herbívoros. Si bien es difícil comprobar que la retención de hojas sea un atributo que haya sido seleccionado como consecuencia de la presión por pastoreo, en las condiciones actuales constituye un mecanismo de defensa contra los herbívoros.

En relación al mantillo, fue observado que el porcentaje de cobertura es tres veces superior en condiciones de clausura (8.9%) comparado con el tratamiento de pastoreo (3.1%) (Altesor *et al.*, 2006). Formoso (1987) y Panario y May (1994), en diferentes localidades de la región basáltica del Departamento de Paysandú, también observaron que la frecuencia de restos secos se duplicaba o cuadruplicaba (dependiendo del tipo de suelo) en parcelas excluidas al pastoreo. La presencia de mantillo afecta la temperatura y humedad del suelo, así como la luz que llega a su superficie. Estos efectos pueden producir cambios importantes en la comunidad tanto a nivel estructural (composición, riqueza, diversidad, interacciones) como a nivel funcional (ciclado de carbono y nutrientes) (Facelli y Pickett, 1991).

CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y GRUPOS DE ESPECIES

Un resultado consistente que ha sido observado en diferentes trabajos de la región u otras zonas del mundo, es el aumento de la riqueza y diversidad de especies en los sistemas pastoreados. Tal aumento puede ser explicado por el efecto que el ganado provoca a través del consumo diferencial, el pisoteo y la deposición de heces y orina. Estas actividades del ganado promueven la forma-

ción de «claros» y/o «parches» que son factibles de colonizar por especies subordinadas competitivamente en situaciones de clausura, pero que pueden germinar y establecerse exitosamente cuando son abiertos estos claros. En el Cuadro 1 se observan los valores obtenidos de estos descriptores de la comunidad en pastizales uruguayos.

Cuadro 1. Riqueza y diversidad de especies (índice de Shannon, H'), en pastizales uruguayos, bajo tratamientos de pastoreo y de clausura al ganado.

	Pastoreo	Clausura	Fuente
Riqueza	36	21	Panario y May 1994
	50 ± 5.66	34.5 ± 2.12	Altesor <i>et al.</i> , 2005
	53.14 ± 4.07	37.1 ± 3.43	Altesor <i>et al.</i> , 2006
Diversidad	3.59 ± 0.16	3.03 ± 0.05	Altesor <i>et al.</i> , 2005

¿Son las mismas especies las que caracterizan a los tratamientos de pastoreo y de clausura? La respuesta definitiva es no. El pastoreo promueve cambios florísticos que generalmente resultan en la pérdida de las especies palatables en favor de las no palatables. A partir de un estudio de composición florística luego de 55 años de pastoreo ininterrumpido en el establecimiento Palleros, Cerro Largo, Altesor *et al.* (1998) encontraron una disminución notable de la calidad forrajera de las parcelas analizadas. En 1935 el 79% de las especies registradas pertenecían a la familia de las gramíneas (Poaceae), mientras que en 1990 éstas alcanzaban sólo el 48% (Gallinal *et al.*, 1938, Altesor *et al.*, 1998).

En el mismo establecimiento de Palleros, en un seguimiento de 5 parcelas durante 9 años a partir de la clausura a la herbivoría, Rodríguez *et al.* (2003) observaron que los cambios más importantes en composición de especies ocurrieron en el grupo de gramínoideas (gramíneas, ciperáceas y juncáceas). El reemplazo de especies ocurrió principalmente en los 2 ó 3 primeros años de la sucesión (Figura 3).

De acuerdo a su comportamiento sucesional las gramíneas se clasificaron en tres grupos:

1. *Gramíneas características de pastoreo:* Este grupo estuvo formado por especies de crecimiento postrado

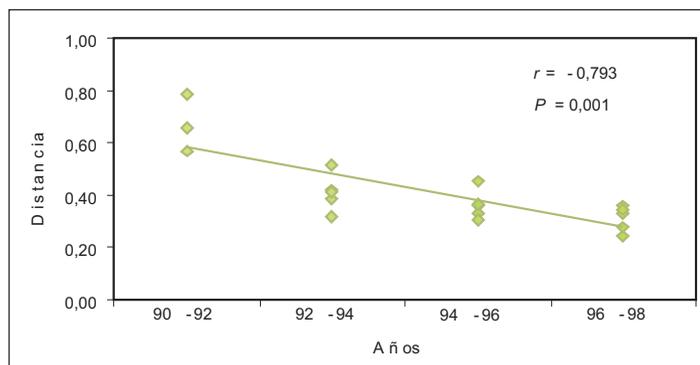


Figura 3. Distancias de Bray-Curtis entre sucesivos períodos de muestreo (1990-1992 hasta 1996-1998) en 5 parcelas donde se excluyó al ganado a partir de 1990. Cada punto representa una parcela. Las mayores distancias se observan en el período 1990-1992. Esto significa que el mayor cambio florístico de las comunidades ocurrió en este intervalo de tiempo. Datos para graminoides, tomados de Rodríguez *et al.* (2003).

como *Paspalum notatum* y *Axonopus affinis*, y erecto como *Botriochloa laguroides* y *Sporobolus platensis*. En promedio este conjunto de especies representaba más del 30% de la frecuencia de especies en las parcelas pastoreadas, y desapareció completamente después de tres años de clausura. De igual forma, Formoso (1987) y Panario y May (1994) encontraron que *P. notatum* y *A. affinis* eran especies dominantes en parcelas sometidas a pastoreo, y desaparecían o disminuían drásticamente su cobertura en condiciones de exclusión.

2. *Gramíneas sucesionalmente intermedias*: Reemplazan a las anteriores, e incluyen especies como *Paspalum plicatulum*, *Chascolitrum subaristata*, *Panicum millioides*, *Tridens brasiliensis* y *Danthonia cirrata*. Este grupo de especies aumentó su frecuencia en los primeros años de exclusión y posteriormente disminuyó dando paso a las gramíneas características de clausura.
3. *Gramíneas características de clausura*: Este grupo comprendió a especies como *Coelorachis selloana*, *Stipa nessiana*, *Piptochaetium stipoides*, *Bromus auleticus*, *Melica rigida* y *Piptochaetium bicolor*, todas ellas de hábito erecto. Estas especies, en un período de tres a cuatro años, se volvieron dominantes en todas las parcelas analizadas. En el estudio de

Formoso (1987), las especies características de las clausuras fueron *Coelorachis selloana*, *Paspalum plicatulum* y *Panicum milioides*, mientras que en el estudio de Panario y May (1994) la exclusión del pastoreo favoreció a *Stipa nessiana* y *Coelorachis selloana*.

Las hierbas no mostraron, en general, tendencias sucesionales claras. Ellas conforman un grupo de especies intersticiales menos abundante y también menos predecible en cuanto a su comportamiento sucesional. Sin embargo pueden ser buenas descriptoras de las diferencias espaciales relacionadas con factores ambientales, tales como profundidad, tipo de suelo, contenido de humedad, etc. En relación a las hierbas, es interesante mencionar una diferencia importante que se ha observado entre los pastizales de la Pampa argentina y los pastizales uruguayos. Mientras que en la Pampa el pastoreo favorece la colonización de numerosas hierbas invernales exóticas (Facelli, 1988, Rusch y Oesterheld, 1997), en los pastizales uruguayos las hierbas invernales son preponderantemente nativas. A modo de ejemplo, Chaneton *et al.* (2002) registraron entre 23-27% de especies exóticas (en su mayoría dicotiledóneas anuales) en diversos censos realizados en la Pampa. Estos valores resultan sensiblemente mayores que la proporción de especies exóticas encontrada por Altesor *et al.* (2006) en pastizales de San José (3.9%) o Lezama *et al.* (2006) en la región basáltica (4.3%). La escasa presencia de especies exóticas en los pastizales uruguayos no sería atribuible a la falta de propágulos: Haretche y Rodríguez (2004), en las mismas parcelas analizadas por Altesor *et al.* (2005), encontraron que el banco de semillas está compuesto por un número importante de especies exóticas. Otra hipótesis que podría explicar esta diferencia entre los pastizales pampeanos y uruguayos está vinculada con la resistencia biótica de las especies residentes. En algunas regiones de la Pampa, Perelman *et al.* (2007) observaron que la riqueza de especies exóticas está negativamente relacionada con el aumento en la riqueza de gramíneas estivales. Tal vez en los pastizales uruguayos estudiados, donde la importancia de

las gramíneas estivales es mayor que en la Pampa, el éxito de colonización por parte de especies exóticas se vea desfavorecido (Altesor *et al.*, 2006, Lezama *et al.*, 2006).

Una aproximación alternativa a la descripción florística tradicional y que está siendo muy utilizada en los últimos años en los estudios de impacto de las perturbaciones provocadas por el hombre, es el agrupamiento de las especies en Tipos Funcionales de Plantas (TFP) (Lavorel *et al.*, 1997, McIntyre y Lavorel 2001). En las praderas templadas se han definido cinco tipos funcionales de plantas: gramíneas invernales, gramíneas estivales, arbustos, hierbas y suculentas (Paruelo y Lauenroth, 1996). Siguiendo una aproximación por tipos funcionales, Altesor *et al.* (2006) registraron un aumento en la cobertura de arbustos y una disminución de las gramíneas estivales y de las hierbas bajo condiciones de clausura al ganado (Figura 4).

CAMBIOS EN LOS ATRIBUTOS DE LAS ESPECIES

Es esperable que las plantas que son exitosas bajo condiciones de pastoreo presenten características o atributos de historia de vida que les permitan reducir el impacto de la herbivoría. Estas características pueden clasificarse como mecanismos de evasión, defensa o tolerancia (Figura 5).

El atributo más fuertemente asociado a la respuesta al pastoreo es la forma de crecimiento de las plantas. Las plantas con una forma de crecimiento postrado u horizontal, o con pequeños tallos erectos, son características de zonas pastoreadas. En el otro extremo, las plantas que crecen erectas y elevan sus hojas rápidamente después de su germinación o rebrote, son características de las parcelas clausuradas al ganado. Rodríguez *et al.* (2003) encontraron que la frecuencia del hábito de crecimiento postrado y/o arrosado disminuye a partir de la exclusión de la ganadería. Este cambio se dio conjuntamente con la disminución en la presencia de rizomas largos y estolones, que es una característica estrechamente vinculada con el crecimiento

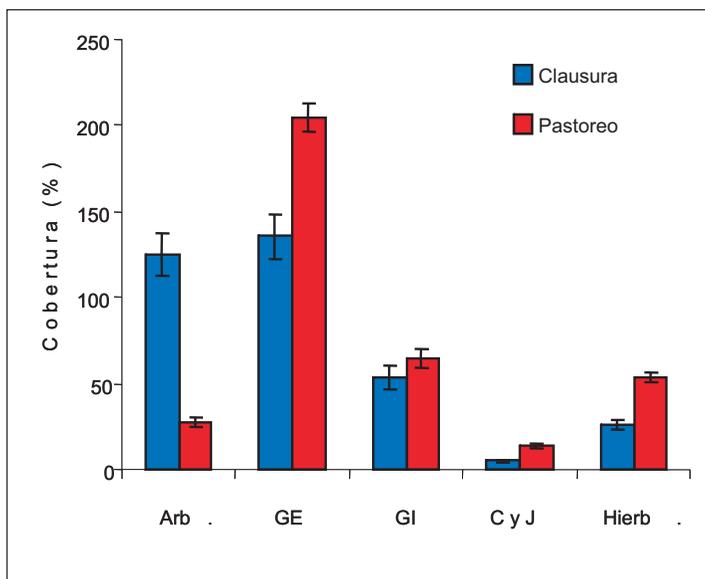


Figura 4. Cobertura (%) de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP) en parcelas pastoreadas y clausuradas al ganado. Arb.=Arbustos; GE=Gramíneas estivales; GI=Gramíneas invernales; C y J= Ciperáceas y juncáceas, Hierb.=Hierbas. Los datos corresponden a la media (\pm E.E.) de 7 parcelas. La cobertura en ciertos grupos supera el 100% debido a que están considerados tres estratos. Datos de Altesor *et al.* (2006).

postrado (Millot *et al.*, 1987). Por el contrario, la altura de las plantas mayor a 30 cm fue el atributo que más rápidamente aumentó su frecuencia a partir de la exclusión (Figura 6).

Otra diferencia importante en los atributos que fue observada en este estudio es la forma de las hojas: el pastoreo favorece especies con hojas cortas y anchas mientras que las especies características de las clausuras poseen hojas más largas y finas (Figura 6). Tanto la altura de las plantas como la forma de las hojas son características que se relacionan con los principales factores que están estructurando a las comunidades bajo los diferentes tratamientos. Bajo condiciones de pastoreo, el hábito de crecimiento postrado o la baja estatura constituye un mecanismo eficiente para evadir la herbivoría. Una vez que las comunidades son liberadas de la presión de herbivoría, las plantas altas y erectas, que se encontraban relegadas bajo pastoreo, comienzan a establecerse. Como consecuencia, comienza a operar la competencia por luz y probablemente sustituya a la herbivoría como uno de los

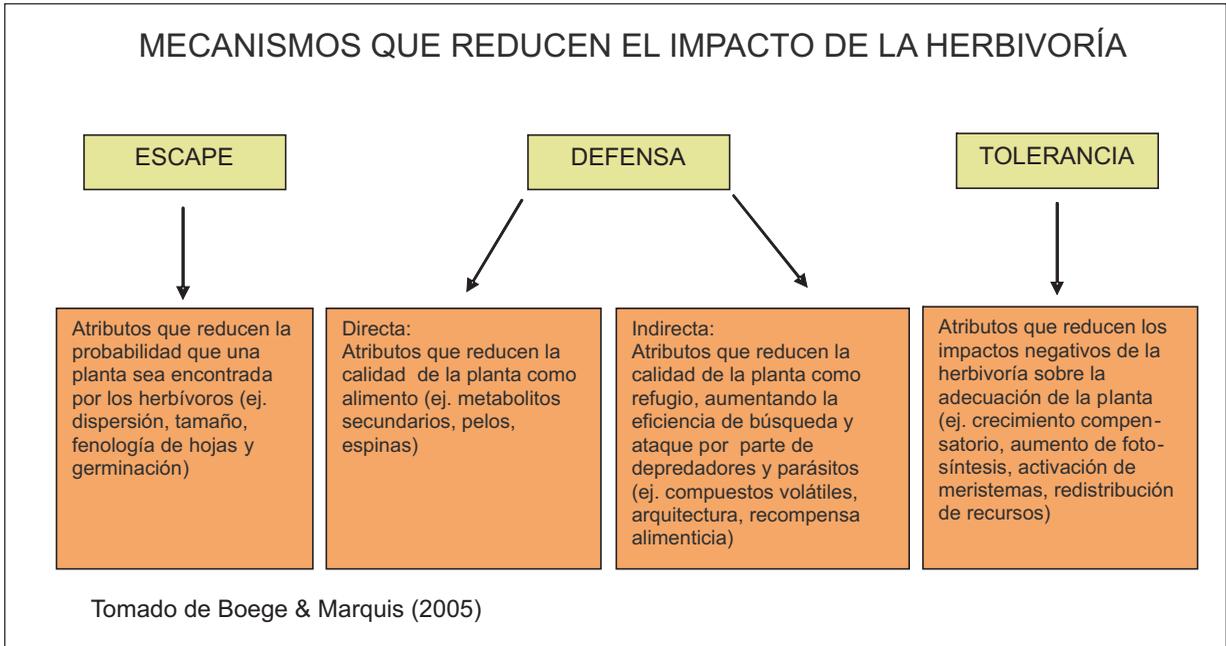


Figura 5. Principales mecanismos que se expresan en las plantas para reducir el impacto de la herbivoría. El impacto puede ser reducido: a) escapando de los ataques de los herbívoros, b) a través de atributos defensivos que disminuyan su calidad como alimento (defensas directas) o mediante la interacción con un tercer nivel trófico (defensas indirectas) y c) una vez que el daño ya ocurrió, se pueden expresar mecanismos de tolerancia que mantengan la adecuación de la planta.

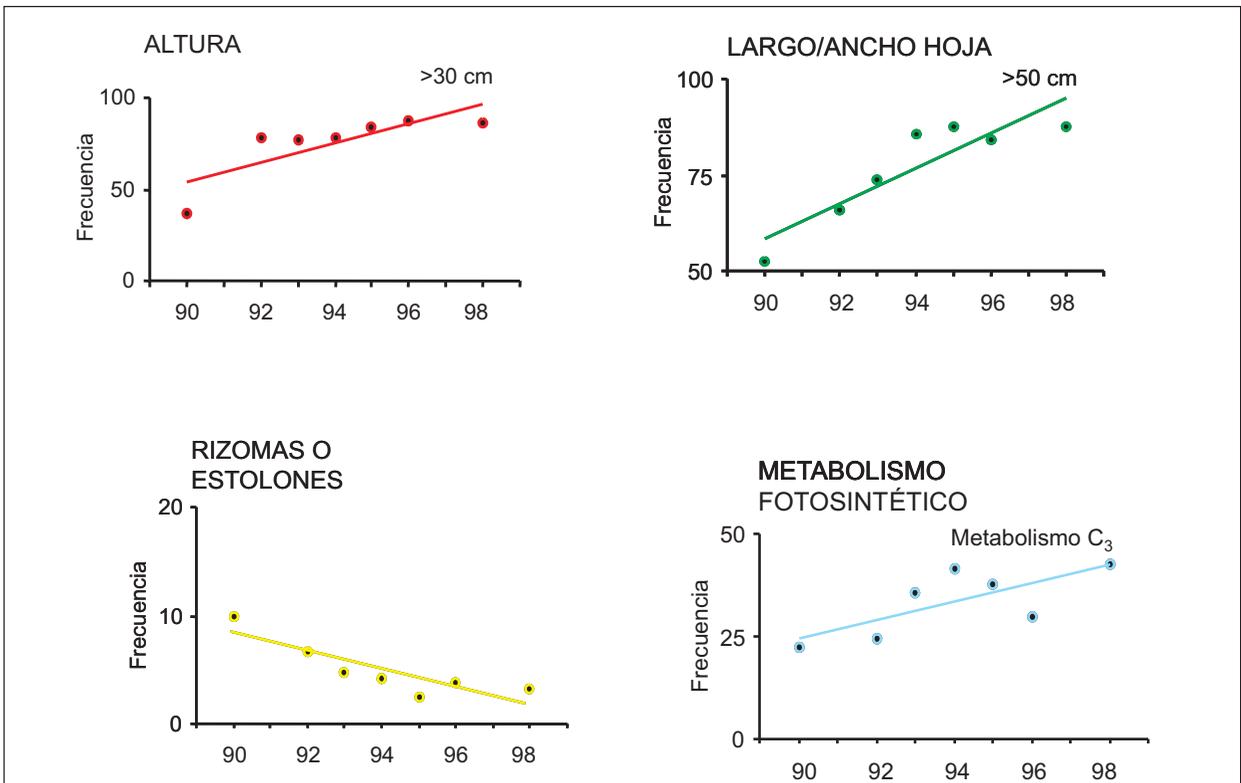


Figura 6. Relación entre la frecuencia de diferentes atributos de gramíneas y el tiempo, a partir de la exclusión del ganado en 5 parcelas de Cerro Largo. La escala del eje de las ordenadas cambia en las diferentes gráficas. Datos de Rodríguez *et al.* (2003).

principales factores estructuradores de la comunidad. Por lo tanto, bajo condiciones de exclusión, una mayor altura y hojas más largas son atributos que confieren a las especies ventajas competitivas para la captación de luz y son los que se expresan más claramente asociados a estas condiciones.

Finalmente, también ha sido observado que bajo condiciones de pastoreo la comunidad se torna más estival (Panario y May, 1994; Rodríguez *et al.*, 2003, Altesor *et al.*, 2005, 2006) (Figura 6). Bajo estas condiciones, las gramíneas postradas dominantes utilizan la vía fotosintética C_4 , reemplazando a gramíneas erectas invernales C_3 , comunes bajo clausura al ganado. El metabolismo C_4 representa una serie de modificaciones anatómicas y bioquímicas de la vía C_3 , concentrando el CO_2 alrededor de la enzima Rubisco. En consecuencia, se elimina virtualmente la fotorrespiración, la cual constituye una seria limitación para las plantas que crecen a altas temperaturas y a bajas concentraciones de CO_2 . Además, el aumento de la concentración interna de CO_2 permite una baja conductancia estomática, lo cual constituye un fuerte beneficio en áreas propensas a la sequía (Sage, 2004; Edwards y Still, 2008). En pastizales pastoreados, la baja altura del tapiz, la disminución de la biomasa seca y la presencia de suelo desnudo expuesto son algunas características que promueven el incremento de la intensidad luminosa y de la temperatura de las hojas (Heckathorn *et al.*, 1999). A nivel del suelo, aumentan las oscilaciones de temperatura y disminuye la humedad. Por ejemplo, Altesor *et al.* (2006) encontraron que en las parcelas pastoreadas, el contenido de agua del suelo entre los 5-10 cm de profundidad disminuía cerca de un 10%. Estas condiciones conferirían ventajas competitivas a las gramíneas que utilizan la vía fotosintética C_4 , tornándolas dominantes en sistemas pastoreados.

En resumen, podemos afirmar que el pastoreo por ganado doméstico altera de forma significativa varios componentes de la estructura de las comunidades de pastizales naturales. En la Figura 7 se sintetizan los principales cambios que fueron expuestos a lo largo de este capítulo.

EPÍLOGO: LA HISTORIA COMPARTIDA ENTRE LOS PASTIZALES Y SUS HERBÍVOROS

La familia Poaceae es un grupo ampliamente diversificado, con aproximadamente 10.000 especies clasificadas en 800 géneros (Clayton *et al.*, 2002, Watson y Dallwitz 1992). Pueden encontrarse gramíneas en casi todos los tipos de hábitats y alrededor de un cuarto de la superficie terrestre mundial tiene pastizales como vegetación natural potencial (Shantz, 1954). De acuerdo al registro fósil, el origen de la familia se ubica en el Paleoceno (~ 60-55 Ma). Originalmente, las gramíneas eran plantas que crecían bajo la sombra de bosques o de sus márgenes, hábitat que actualmente mantienen los grupos basales de la familia y los bambúes. Allí persistieron por varios millones de años sin diversificar demasiado hasta que adquirieron una mayor tolerancia a la sequía y la capacidad de crecer y prosperar en hábitats abiertos secos (Kellogg, 2001). En América del Sur la expansión de los ecosistemas dominados por gramíneas se habría iniciado al final del Oligoceno temprano (~30 Ma), unos 15 Ma antes que en América del Norte (Jacobs *et al.*, 1999, MacFadden 2000).



Figura 7. Principales cambios generados por el ganado doméstico en la estructura de las comunidades de pastizales uruguayos. Izquierda: Clausura; Derecha: Pastoreo.

Junto a la expansión de los pastizales, se diversificaron los mamíferos adaptados al pastoreo (consumidores que se alimentan predominantemente de gramíneas o pequeñas hierbas asociadas al bioma de pastizal). En general, estos herbívoros presentan dientes de coronas altas (hipsodontia) y crecimiento continuo (hipselodontia), lo que les permite alimentarse de pastos impregnados en fitolitos de sílice altamente abrasivos (MacFadden, 1997, 2000). Estas características de las gramíneas y sus herbívoros han sido vinculadas a un proceso de coevolución (McNaughton y Tarrants 1983, MacFadden 1997). Inicialmente la composición de la dieta fue exclusivamente de plantas C_3 , pero a partir de la expansión de gramíneas C_4 durante el Mioceno tardío y el Plioceno (8-4 Ma) algunos herbívoros de América del Sur incorporaron plantas C_4 en su dieta (Cerling *et al.*, 1993, Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006). El cambio en la composición de especies posiblemente afectó la diversidad de herbívoros ya que las gramíneas C_3 en general son más nutritivas que las C_4 (Wilson y Hattersley, 1989, Barbehenn *et al.*, 2004). Algunos autores (e.g. Jacobs *et al.*, 1999, MacFadden 2000) han sugerido que la disminución en la diversidad de ungulados del final del Mioceno podría estar asociada a la dispersión de gramíneas «menos nutritivas».

Los grandes herbívoros fueron un componente dominante de la fauna sudamericana desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006). Durante el Pleistoceno se produjo un pico de intercambio de la biota americana, conocido como el «Gran Intercambio Americano» (~1 Ma), luego que América del Sur quedara conectada con América del Norte por el Istmo de Panamá. El efecto de este intercambio fue asimétrico y provocó una caída en la diversidad de ungulados de América del Sur (los inmigrantes aparentemente afectaron los herbívoros sudamericanos nativos, pero no al revés). Al final del Pleistoceno - principio del Holoceno (~10 mil años) la extendida historia evolutiva compartida entre gramíneas y grandes herbívoros se vio prácticamente interrumpida debido a la casi completa extinción de grandes mamíferos (masa corporal > 200 kg).

Esta extinción ha sido atribuida a diferentes factores (actividades de caza por humanos, cambios climático-ambientales, o una combinación de ambos) (MacFadden, 1997, Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006). En la región del Río de la Plata, el pastoreo por grandes mamíferos fue reestablecido con la introducción de la ganadería por los españoles al principio del siglo XVII.

En consecuencia, los pastizales sudamericanos han estado sometidos a diferentes intensidades de pastoreo a lo largo del tiempo evolutivo. Por esta razón, es muy difícil discernir si los atributos de las plantas que confieren ventajas bajo pastoreo son el resultado de presiones selectivas del tiempo reciente o más antiguo. Inclusive, ha sido postulado que ciertos mecanismos que reducen el impacto de la herbivoría pueden haberse originado como respuesta de las plantas a otras condiciones, como la aridez (Coughenour, 1985). Los atributos que permiten evadir o tolerar la sequía también proporcionan beneficios en condiciones de pastoreo (ej.: meristemas basales, porte pequeño, reservas subterráneas, crecimiento rápido). De todas maneras, aunque estos atributos hayan surgido por presiones selectivas diferentes a la herbivoría, es innegable que el pastoreo ha perpetuado ciertas características de las especies que repercuten en la estructura de las comunidades de pastizales.

BIBLIOGRAFÍA

- ALTESOR, A.; DILANDRO, E.; MAY, H.; EZCURRA, Y. E.** 1998. Long-term species changes 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, R. B.; SARASOLA, M.; PARUELO, J. M.** 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.

- BARBEHENN, R. V.; CHENW, Z.; KAROWEZ, D.N.; SPICKARD, A.** 2004. C_3 grasses have higher nutritional quality than C_4 grasses under ambient and elevated atmospheric CO_2 . *Global Change Biology* 10:1565-1575.
- BOEGE, K.; MARQUIS, R. J.** 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20:441-448.
- BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M.D.** 2003 Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18:119-125.
- CERLING, T. E.; WANG, Y.; QUADE, J.** 1993. Expansion of C_4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature* 361:344-345.
- CHANETON, E. J.; PERELMAN, S.B.; OMACINI, M.; LEÓN, R. J. C.** 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4:7-24.
- CLAYTON, W. D.; HARMAN, K.T.; WILLIAMSON, H.** 2002 en adelante. *World Grass Species: Descriptions, Identification, and Information Retrieval*. Disponible en URL: <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>
- COUGHENOUR, M. B.** 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72:852-863.
- EDWARDS, E. J.; STILL, C.J.** 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C_4 grasses. *Ecology Letters* 11:266-276.
- FACELLI, J. M.** 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78:21-25.
- FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A.** 1991. Plant litter: dynamics and effects on plant community structure and dynamics. *Botanical Review* 57:1-32.
- FORMOSO, D.** 1987. Efecto del pastoreo sobre el tapiz natural en campos de basalto. *Secretariado Uruguayo de la Lana, Boletín Técnico N° 16:53-62*.
- GALLINAL, J.; L. BERGALLI, L.; CAMPAL, E.; ARAGONE, L.; ROSENGURTT, B.** 1938. *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. Primera Contribución*. Imprenta Germano Uruguayaya, Montevideo.
- HARETCHE, F.; RODRÍGUEZ, C.** 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral* 16:105-113.
- HECKATHORN, S. A.; MCNAUGHTON, S. J.; COLEMAN, J. S.** 1999. C_4 plants and herbivory. Páginas 285-312 en R. F. Sage y R. K. Monson, editores. *C_4 Plant Biology*. Academic Press, San Diego, USA.
- JACOBS, B. F.; KINGSTON, J. D.; JACOBS, L.L.** 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:590-643.
- KELLOGG, E. A.** 2001. Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiology* 125:1198-1205.
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A.** 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TRENDS in Ecology and Evolution* 12:474-478.
- LEZAMA, F.; ALTESOR, A.; LEÓN, R. J. C.; PARUELO, J. M.** 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral* 16:167-182.
- MACFADDEN, B. J.** 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *TRENDS in Ecology and Evolution* 12:182-187.
- MACFADDEN, B. J.** 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: Reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:33-59.
- MCINTYRE, S.; LAVOREL, S.** 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89:209-226.
- MCNAUGHTON, S. J.; TARRANTS, J. L.** 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 80:790-791.
- MILLOT, J. C.; 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. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, 199 pp.

- MINGO, A.; OESTERHELD, M.** 2009. Retention of dead leaves by grasses as a defense against herbivores. A test on the palatable grass *Paspalum dilatatum*. *Oikos* 118:753-757.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E.; CLADERA, G. A.** 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66:498-532.
- PANARIO, D.; MAY, H.** 1994. Estudio comparativo de la sucesión ecológica de la flora pratense en dos sitios de la región basáltica, suelo superficial y suelo profundo, en condiciones de exclusión y pastoreo. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca y Agricultura, Boletín Técnico N°13:55-67.
- PARUELO, J. M.; LAUENROTH, W.** 1996. Relative abundance of functional types in grassland and shrubland of North America. *Ecological Applications* 6:1212-1224.
- PERELMAN, S. B.; CHANETON, E.J.; BATISTA, W.B.; BURKART, S.E.; LEÓN R.J.C.** Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 95: 662-673.
- PEZZANI, F.; BAEZA, S.; PARUELO, J.M.** 2011. Efecto de los arbustos sobre el estrato herbáceo de pastizales. En Altesor, A., W. Ayala y J.M. Paruelo editores. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA N° 26, INIA.
- 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.
- RUSCH, G. M.; OESTERHELD, M.** 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grasslands. *Oikos* 78:519-526.
- SAGE, R. F.** 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New Phytologist* 161:341-370.
- SALA, O.E.; OESTERHELD, M.; LEÓN, R.J.C. SORIANO, A.** 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67:27-32.
- SHANTZ, H. L.** 1954. The place of grasslands in the earth's cover. *Ecology* 35:143-145.
- WATSON, L.; DALLWITZ, M. J.** 1992 en adelante. The Grass Genera of the World: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Disponible en URL: <http://delta-intkey.com>
- WILSON, J. R.; HATTERSLEY, P. W.** 1989. Anatomical characters and digestibility of leaves of *Panicum* and other grass genera with C₃ and different types of C₄ photosynthetic pathway. *Australian Journal of Agricultural Research* 40:125-136.