

Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata 103 (1), 1998

Estructura y funcionamiento de un pastizal de montaña bajo pastoreo y su respuesta luego de su exclusión

E. PUCHETA, F. VENDRAMINI, M. CABIDO & S. DÍAZ

¹Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET) y Cátedra de Biogeografía, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. CC 495, 5000 Córdoba.
E-mail: epucheta@com.uncor.edu

PUCHETA, E., F. VENDRAMINI, M. CABIDO & S. DÍAZ. 1998. Estructura y funcionamiento de un pastizal de montaña bajo pastoreo y su respuesta luego de su exclusión. Rev. Fac. Agron., La Plata 103 (1):77-92.

Se estudió el efecto del pastoreo por ganado doméstico y de distintos tiempos de exclusión sobre la composición florística y la diversidad, y sobre la dinámica de la biomasa aérea, el contenido de nitrógeno y la productividad primaria de diferentes formas de vida, en un pastizal semi-natural de montaña de la provincia de Córdoba. El pastoreo promovió una mayor diversidad de especies, aunque la biomasa total y la productividad fueron máximas en el sitio con mayor tiempo de exclusión. El pastoreo promovió la abundancia de especies rastreras y graminoides. Las gramíneas en penacho sólo aparecen a partir de los 4 años de exclusión y representan más del 90% de la biomasa total en el sitio excluido del pastoreo por 15 años. No hubo diferencias significativas en la dinámica estacional de la biomasa en pie ni del nitrógeno de las diferentes formas de crecimiento en los diferentes sitios estudiados, pero las formas de crecimiento rastreras y graminoides prolongaron su estación de crecimiento bajo pastoreo, y se observó un mayor contenido de nitrógeno en las plantas pastoreadas. La productividad primaria neta aérea estuvo limitada a la primavera y el verano, entre los meses de octubre y marzo. La productividad disminuyó ligeramente luego de la exclusión del pastizal, pero aumentó significativamente a partir de los 4 años sin pastoreo.

Palabras clave: formas de crecimiento, dinámica estacional, productividad primaria neta aérea, exclusión, nitrógeno, pastoreo, pastizal montano.

PUCHETA, E., F. VENDRAMINI, M. CABIDO & S. DÍAZ. 1998. Structure and functioning of a mountain grazed grassland and their response after exclosure. Rev. Fac. Agron., La Plata 103 (1):77-92.

The effect of grazing and different times of exclosure on floristic composition, biomass, plant nitrogen concentration and aboveground net plant productivity were studied in a mountain grassland of Córdoba, Argentina. Plant diversity was maximum at the grazed site and no invasion of alien species was recorded at any site, but total standing biomass and aboveground net plant productivity were maximum at the site exclosed from grazing for 15 years. Prostrate, graminoid and annual growth forms accounted for more than 90% of live biomass at the grazed site. Rosettes increased their biomass with grazing exclosure and tussock grasses were apparent only after 4 years of exclosure and accounted for 90% of total biomass after 15 years of exclosure. There was no site effect on seasonal dynamics of standing biomass and plant nitrogen content of different plant growth forms, but prostrates and graminoids showed a prolonged growth season under grazing, and plant nitrogen content was higher in grazed plants. Aboveground net plant productivity (ANPP) was limited to spring and summer, from October to March. Two years of exclosure from grazing slightly decreased ANPP, but significantly increased after 4 years without livestock grazing.

Key words: aboveground net primary productivity, exclosures, growth forms, mountain grassland, plant nitrogen, seasonal dynamics.

Recibido: 13/11/97. Aceptado: 19/08/98.

INTRODUCCIÓN

Los grandes herbívoros representan un factor estructurante clave de las comunidades de pastizales naturales, modificando su composición florística y su diversidad (Belsky, 1992; Milchunas & Lauenroth, 1993; McIntyre & Lavorel, 1994; Pettit *et al.*, 1995), su biomasa (Milchunas & Lauenroth, 1989; Milchunas *et al.*, 1989; Coughenour, 1991; Pandey & Singh, 1992), su productividad primaria neta aérea (McNaughton, 1979; Coppock *et al.*, 1983; Beaulieu *et al.*, 1995) y la distribución de carbono y nutrientes en el sistema suelo-planta (Coppock *et al.*, 1983). En algunos pastizales del mundo se ha observado que la herbivoría favorece el ciclado de nutrientes y aumenta la concentración de nitrógeno en la porción aérea de las plantas (McNaughton, 1979; Coppock *et al.*, 1983; Oesterheld, 1992; Hiernaux & Turner, 1996; Dutoit & Alard, 1997).

La composición florística y la diversidad de comunidades de plantas sometidas al pastoreo pueden cambiar más o menos drásticamente dependiendo, entre otras cosas, de la disponibilidad de agua del sistema (o de su productividad) y de su historia evolutiva de pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988, 1989; Milchunas & Lauenroth, 1993). Los pastizales de las Sierras de Córdoba han soportado el pastoreo por animales domésticos desde hace más de 300 años, y es probable que la ocurrencia de grandes herbívoros nativos, como camélidos, sea aún más antigua (Díaz, 1989; Díaz *et al.*, 1994). Estos pastizales soportan actualmente un régimen de ganadería extensiva, con cargas moderadas o altas de ganado vacuno y equino.

El objetivo de este trabajo fue determinar los efectos que produce el pastoreo por herbívoros domésticos y los diferentes tiempos de exclusión sobre 1) la composición florística y la diversidad del pastizal, 2) la dinámica estacional de la biomasa aérea y el contenido de nitrógeno de diferentes formas de vida y 3) la productividad primaria neta aérea. La hipóte-

sis que se sostiene es que la respuesta del pastizal frente a la herbivoría se ajuste a lo esperado para pastizales con una larga historia de pastoreo (Milchunas *et al.*, 1989; Milchunas & Lauenroth, 1989).

MATERIALES Y MÉTODOS

El sitio de estudio

El área de estudio está ubicada en la altiplanicie granítica de Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, ubicada a 2200 m snm. Abarca una faja orientada en sentido N-S, de unos 60 km de longitud (31° 24' - 31° 50' S) y 8 km en su parte más ancha (64° 45' - 64° 52' W).

El clima es típicamente de montaña, con temperaturas bajas en invierno, grandes variaciones térmicas, fuertes vientos, lluvias concentradas en la estación más cálida, heladas frecuentes durante gran parte del año y algunas nevadas (Cabido, 1985). La temperatura presenta un ritmo anual bien definido, lo que determina la ocurrencia de un invierno térmico y un verano corto y fresco. Las temperaturas medias de invierno y verano son de 5 y 11,4 °C respectivamente. Las precipitaciones alcanzan un valor promedio de 850 mm (12 años de registros) (Cabido, 1985). El patrón de distribución de las lluvias pone en evidencia dos estaciones bien marcadas, una lluviosa, desde octubre a abril, con medias mensuales superiores a 40 mm, y una relativamente seca, desde mayo hasta setiembre, en la cual el mes más lluvioso presenta una media de 26 mm (Cabido *et al.*, 1987).

La Pampa de Achala se encuentra ubicada fitogeográficamente en el subpiso superior de pastizales de altura de las Sierras de Córdoba (Luti *et al.*, 1979) dentro del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976) aunque la pertenencia de estos pastizales a la Región Chaqueña ha sido discutida por Funes & Cabido (1995) y por Cabido *et al.* (en prensa) quienes los consideran de linaje andino con un componente menor de tipo chaqueño.

La vegetación es un pastizal determinado climáticamente, sujeto a uso ganadero. A escala local, la distribución espacial de las comunidades vegetales se relaciona principalmente con la textura del suelo y el régimen hídrico (Cabido *et al.*, 1987). Las comunidades más importantes en el área de estudio son los pastizales de *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*, y los céspedes de *Alchemilla pinnata*, *Relbunium richardianum* y *Muhlenbergia peruviana*.

Diseño del muestreo y análisis de los datos

El efecto del pastoreo y de diferentes tiempos de exclusión sobre la composición florística y la diversidad del pastizal se evaluó durante la estación de crecimiento de los años 1993-1994, en un sitio pastoreado y en sitios con 2, 4 y 15 años de exclusión de herbívoros domésticos. En un potrero de 45 ha pastoreado con una carga ganadera de 0.5 vaca/ha durante los últimos 15 años, se instalaron 3 parcelas contiguas de 25 x 25 m en 1978, 1989 y 1991.

Los diferentes sitios presentaban una gran similitud en la vegetación en el momento de la instalación de la primera exclusión (Sipowicz *et al.*, 1978); sin embargo, esto no soluciona el problema estadístico de la falta de verdaderas réplicas para los diferentes sitios (Hurlbert, 1984), pero aumenta la probabilidad que diferencias significativas entre sitios se deban al tiempo de protección contra los herbívoros.

Composición florística y diversidad

En cada uno de los sitios, al final de la estación de crecimiento del año 1993, se colocaron aleatoriamente 10 unidades muestrales de 0,25 m² subdivididos en 25 cuadrados donde se registró la presencia de todas las especies.

Para evaluar las principales tendencias de variación en la composición florística en los sitios excluidos del pastoreo y en el sitio pastoreado, se confeccionó una matriz con los valores de frecuencia de las especies presen-

tes en las diferentes submuestras de cada sitio, la que se sometió a un análisis de DCA (Hill & Gauch, 1980). La similitud en la composición florística entre los diferentes sitios se determinó mediante el índice de Sørensen (Magurran, 1988). La diversidad de especies de plantas de cada sitio (H') se calculó para cada submuestra mediante el índice de Shannon-Wiener (Magurran, 1988) utilizando a la frecuencia como estimador de la abundancia. La equitatividad (J) se estimó según Pielou (1975). Las diferencias entre los valores de los índices de diversidad y equitatividad, y en el número de especies entre los diferentes sitios se evaluaron por medio de análisis de la varianza y posteriores contrastes ortogonales de Bonferroni, los que tienen la particularidad de disminuir los errores aleatorios cuando se calculan múltiples comparaciones (Norušis, 1992).

Biomasa, productividad primaria neta aérea y contenido de N

Para conocer los efectos que produce el pastoreo y su exclusión sobre la biomasa aérea y la productividad primaria neta aérea anual de diferentes formas de vida, se cosechó la biomasa aérea durante diciembre, enero, febrero, marzo, abril, julio y noviembre durante el período 1993-94 en todos los sitios.

En los sitios excluidos al pastoreo, se recolectó la biomasa aérea en cada fecha dentro de 10 unidades muestrales de 30x30 cm ubicadas aleatoriamente. En el sitio pastoreado, en cambio, la estimación del consumo y de la productividad primaria neta aérea debió realizarse por medio de exclusiones temporarias o jaulas, las que se construyeron con malla de acero cuadrada de 5 x 5 cm y con unas dimensiones de 50 x 50 x 50 cm. Para esto, 10 de estas exclusiones temporarias se instalaron en forma aleatoria. La biomasa aérea se recolectó dentro y fuera de dichas exclusiones mediante submuestras de 30x30 cm. Luego de cada muestreo, las exclusiones temporarias se ubicaron en nuevos sitios. Nunca se

colocaron submuestras en sitios previamente cortados. En el laboratorio se separó la biomasa aérea viva y muerta de 5 formas de crecimiento: anuales (sólo 3 especies fueron registradas, dos gramíneas y una latifoliada) y las siguientes especies perennes: gramínoideas (gramíneas de pequeño porte y ciperáceas), gramíneas en penacho (forman macollas de gran tamaño), rastreras (estoloníferas) y rosetas. Se encontró sólo una especie de geófito de biomasa despreciable (*Nothoscordum inodorum*) por lo que se la trató junto a las gramínoideas. De cada una de las submuestras se recolectó la broza manualmente. El material separado se lavó con ayuda de tamices de 0,5 y 1 mm de sección y se secó a 60°C hasta peso constante para su posterior pesado.

Las diferencias de biomasa de las distintas fechas y entre los diferentes sitios se evaluaron por medio del análisis de Kruskal-Wallis (Norušis, 1992) y de pruebas de significancia de dos muestras (Mann-Whitney-Wilcoxon, en Norušis, 1992). Se utilizaron pruebas no paramétricas debido a que los datos no se ajustaron a una distribución normal.

La productividad primaria neta aérea, en los sitios excluidos del pastoreo, se estimó por medio de la sumatoria de todos los incrementos de la biomasa viva, entre fechas consecutivas de muestreo. En el sitio pastoreado, para cuantificar el efecto del pastoreo, la productividad se estimó mediante la sumatoria de las diferencias en biomasa viva entre el pastizal, dentro de la exclusión temporaria en tiempo t y la biomasa del pastizal fuera de la exclusión (pastoreado) en tiempo t-1. El consumo de los herbívoros se estimó a través de la sumatoria de las diferencias en biomasa en pie entre el interior y el exterior de la exclusión temporaria en tiempo t. Los métodos utilizados para estimar la PPNA pueden estar sujetos a errores tendientes a la sobreestimación (Sala et al., 1988; Biondini et al., 1991).

En los sitios con mayor contraste en sus historias de uso (sitio pastoreado y sitio con

15 años de exclusión) se determinó el contenido de nitrógeno foliar del material vivo y muerto de las especies más importantes. Para esto, se obtuvieron 3 muestras compuestas de las especies más comunes de cada forma de crecimiento del material vegetal vivo y muerto separado y secado para la estimación de la biomasa aérea. A cada muestra molida, y homogeneizada se le midió el contenido de nitrógeno soluble total mediante el método de Kjelhdal (Henry et al., 1980) con un aparato Büchi 425-315. Los valores de nitrógeno total fueron expresados como porcentaje de peso seco.

Para comparar el contenido de nitrógeno de las distintas fechas y entre los sitios se utilizó la misma metodología descrita para comparar los valores de biomasa.

RESULTADOS

Composición florística y diversidad del pastizal

En el pastizal estudiado se encontraron 49 especies de plantas vasculares incluyendo 1 helecho (*Selaginella peruviana*) (Tabla 1). El 32% de las especies presentes son comunes a todos los sitios estudiados. En los diferentes sitios se registró un escaso número de especies exclusivas y sólo 3 especies cosmopolitas (*Cerastium arvense*, *Taraxacum officinale* y *Rumex acetosella*). Sólo 3 especies tienen forma de vida anual (una dicotiledónea, *Gentianella parviflora*, y 2 gramíneas, *Muhlenbergia peruviana* y *Vulpia myurus* var. *megallura*).

Las especies con forma de crecimiento rastrera (*Relbunium richardianum*, *Mitracarpus cuspidatus* y *Alchemilla pinnata*) y gramínoideas (*Carex fuscula* var. *distenta*, *Agrostis pyrogea*, *Agrostis montevidensis* y *Eragrostis lugens*) disminuyeron su frecuencia al aumentar el tiempo de protección del pastizal (Tabla 1). Las especies anuales mostraron sus valores más altos de frecuencia en los sitios pasto-

Tabla 1. Valores medios de frecuencia (n=10; rango=0-25) de las especies presentes en un sitio pastoreado y en sitios con diferentes tiempos de exclusión de los herbívoros domésticos, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina. Formas de crecimiento: anu, anuales; arb, arbustos; geo, geófitos; gra, gramínoideas; ggr, gramíneas en penacho; ras, rastreras y ros, rosetas.

Mean frequency values (n=10; range=0-25) of species present in a grazed site and in sites excluded from grazing for 2, 4 and 15 years, in a mountain grassland from Córdoba, Argentina. Growth-forms: anu, annuals; arb, shrubs; geo, geophytes; gra, graminoids; ggr, tussocks; ras, creeping forbs and ros, rosettes.

Sitios	formas de crecimiento	pastoreado	exclusión		
			2 años	4 años	15 años
número de especies por censo		25.2	23.6	17.3	4.4
número total de especies		38	40	37	23
diversidad de Shannon		2.84	2.83	2.53	0.68
<i>Alternanthera pumila</i> STUTZER	ras	0.6			
<i>Gnaphalium gaudichaudianum</i> DC.	ros	0.3			
<i>Oenothera indecora</i> CAMB.	ras	0.6			
<i>Sorghastrum pellitum</i> (HACK.) PARODI	gra	0.9			
<i>Stenandrium dulce</i> (CAV.) NEES	ros	0.2			
<i>Facelis retusa</i> (LAM.) SCH. BIP.	ras	0.1	0.3		
<i>Luzula hieronymi</i> BUCH. et GRISEB.	ros	0.3	0.3		
<i>Carex boliviensis</i> van HEURCK et MULL.	gra		0.5		
<i>Pratia hederacea</i> (CHAM.) DON	ras		0.1	0.1	
<i>Juncus uruguensis</i> GRISEB.	gra		0.6	0.1	
<i>Stipa juncooides</i> SPEG.	gra		2.6	2.6	
<i>Vulpia myurus</i> var. <i>megalura</i> (NUTT.) AUQUIER	gra		0.7	0.1	
<i>Grindelia globulariaefolia</i> GRISEB.	ros		0.4	0.8	
<i>Eryngium agavifolium</i> GRISEB.	ros				0.9
<i>Baccharis myrtilloides</i> GRISEB.	arb				0.5
<i>Poa stuckertii</i> (HACK.) PARODI	ggr				2.5
<i>Astragalus parodii</i> JOHNST.	ras	0.6	0.2		0.1
<i>Rumex acetosella</i> L.	ros		0.3		0.3
<i>Festuca tucumanica</i> E.B. ALEXEEV.	gra-ggr		1.0	7.7	10.0
<i>Bromus auleticus</i> TRIN. et NEES	gra	3.6		1.9	
<i>Alchemilla pinnata</i> R. et P.	ras	12.4	8.9	4.7	
<i>Cardionema ramosissimum</i> (WEINM.) NELSON et McBRIDE	ras	1.4	0.5	0.3	
<i>Chaptalia integerrima</i> (VELL.) BURKART	ros	0.7	0.6	0.6	
<i>Muhlenbergia peruviana</i> (BEAUV.) STEUDEL	anu	12.2	3.7	0.2	
<i>Agrostis montevidensis</i> SPRENG. ex NEES	gra	6.8	6.7	5.3	
<i>Eragrostis lugens</i> NEES	gra	7.7	7.4	4.6	
<i>Plantago myosuroides</i> LAM subsp. <i>myosuroides</i> LAM.	ros	7.0	6.9	0.9	
<i>Nothoscordum inodorum</i> (AIT.) NICHOLSON	geo	2.6	0.6	0.1	
<i>Alchemilla</i> sp.	ras	5.2	6.7	4.0	
<i>Gamochoaeta spicata</i> (LAM.) CABRERA	ros	1.7	1.3	0.0	
<i>Sisyrinchium unguiculatum</i> GRISEB.	gra	0.9	4.0	3.1	
<i>Taraxacum officinale</i> WEB.	ros	0.6	0.3	1.0	
<i>Mitracarpus cuspidatus</i> DC.	ras	16.6	7.8	3.8	
<i>Relbunium richardianum</i> (GILL. ex HOOK. et ARN.) HICKEN	ras	24.8	21.3	4.5	0.2
<i>Carex fuscata</i> var. <i>distenta</i> (BOECK.) KÜKENTHAL	gra	10.1	10.1	8.4	1.7
<i>Agrostis pyrogea</i> SPEG.	gra	7.3	5.1	0.9	1.1
<i>Selaginella peruviana</i> (MILDE) HIERON.	ras	6.8	4.1	3.1	0.5
<i>Poa resinulosa</i> NEES	gra	4.6	2.5	3.8	0.1
<i>Gamochoaeta filaginea</i> (DC.) CABRERA	ros	6.8	5.6	1.9	0.8
<i>Gentianella parviflora</i> (GRISEB.) T. N. HO	anu	7.5	18.7	8.0	1.0
<i>Oreomyrrhis andicola</i> (KNUTH) HOOK.	ros	12.3	19.3	17.6	2.0
<i>Plantago brasiliensis</i> SIMS	gra	3.1	11.6	14.4	1.3
<i>Noticastrum aff marginatum</i> (H.B.K.) CUATRECASAS	ros	2.9	4.1	4.0	1.9
<i>Briza subaristata</i> LAM.	gra	0.2	5.9	2.9	0.6
<i>Deyeuxia hieronymi</i> (HACK.) TÜRPE	gra-ggr	4.9	11.3	9.8	13.3
<i>Eryngium nudicaule</i> LAM.	ros	0.5	0.5	1.5	1.4
<i>Stipa nidulans</i> MEZ.	gra	2.0	0.8	1.2	0.2
<i>Cerastium arvense</i> L.	ras	1.8	0.9	1.1	0.3
<i>Hieracium giganteum</i> var. <i>setulosum</i> SLEV.	ros	0.7	0.6	1.3	0.3

reado y excluido por 2 años. Por otro lado, la exclusión prolongada del pastizal permitió la instalación de un arbusto (*Baccharis myrtilloides*), de una gramínea perenne de gran porte (*Poa stuckertii*), y el incremento en los valores de frecuencia de otras gramíneas en penacho como *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*.

El número promedio de especies por submuestra disminuyó significativamente luego de 4 años de protección contra el ganado ($F = 72.05$, $P = 0.00001$), mientras que los índices de diversidad ($F = 55.93$, $P = 0.00001$) y equitatividad ($F = 19.47$, $P = 0.00001$) disminuyeron significativamente sólo después de 15 años de protección del pastizal.

Los sitios con 2 y 4 años de exclusión al pastoreo mostraron índices de similitud de 0,70 y 0,65, respectivamente, en relación al sitio pastoreado, mientras que aquel con 15 años de exclusión sólo alcanzó un índice de 0,15. Estas diferencias florísticas entre los sitios

pueden observarse en el DCA de la Fig. 1, donde se aprecia la ubicación de los censos en función de su composición y abundancia de las especies. El pastoreo produjo una distribución espacial de las especies muy homogénea, mientras que la exclusión del pastizal, por el contrario, promovió la creación de parches de baja diversidad dominados por diferentes especies de grandes gramíneas en penacho.

Biomasa aérea viva, muerta y broza

El aumento en el tiempo de exclusión del ganado produjo incrementos significativos de la biomasa en pie (vivo más muerto) alcanzando un valor 5 veces mayor en el sitio protegido por 15 años en comparación con el pastoreado ($X^2 = 148,2$; $P = 0,0001$). A pesar de este incremento paulatino en la biomasa en pie, la viva aumentó significativamente sólo a partir de los 15 años de exclusión, mientras que la biomasa muerta y la broza aumentaron significativamente a partir de los 2 años de protección contra el ganado (Fig. 2; Tabla 1, Apéndice).

Biomasa viva de diferentes formas de vida

En el sitio pastoreado, el 90% de la biomasa viva total estaba constituido por plantas perennes, tanto gramínoideas (48%) como rastrojeras (32%). Una pequeña proporción de la biomasa estuvo representada por especies anuales y arrosetadas. Las especies anuales disminuyeron significativamente al aumentar el tiempo de exclusión ($X^2 = 153,5$; $P = 0,0001$); las especies con hábitos rastrojeras y gramínoideas, en cambio, incrementaron su biomasa los 2 primeros años de exclusión para luego disminuir en tiempos más prolongados de exclusión ($X^2 = 171,9$; $P = 0,0001$ y $X^2 = 157,4$; $P = 0,0001$, respectivamente) (Fig. 3; Apéndice, Tabla 2).

La exclusión prolongada (más de 4 años) permitió la aparición de una forma de crecimiento ausente en el pastizal pastoreado, las gramíneas en penacho, y un aumento signifi-

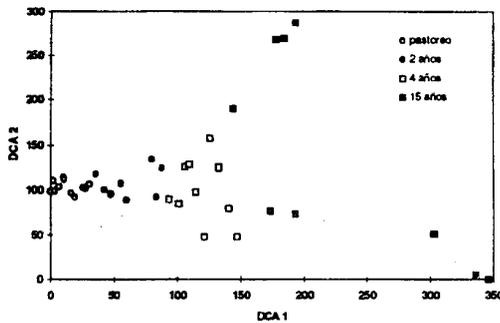


Figura 1. Análisis de ordenación (DCA) de las muestras en función de su composición de especies en un sitio pastoreado (círculos blancos) y en sitios excluidos del pastoreo por 2 (círculos negros), 4 (cuadrados blancos) y 15 años (cuadrados negros), en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina.

DCA ordination of samples in relation to their floristic composition in a grazed site (open circles) and in sites excluded from grazing for 2 (filled circles), 4 (open squares) and 15 years (filled squares), in a mountain grassland of Córdoba, Argentina.

Tabla 2. Dinámica estacional de la biomasa de diferentes formas de crecimiento y de la biomasa viva, muerto en pie y broza (g. m²), en un sitio excluido del pastoreo por 15 años, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina. Últimas dos columnas, resultado del análisis de Kruskal-Wallis; letras diferentes entre columnas indican diferencias significativas (P<0.05) según pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Seasonal dynamics of different growth-forms and of total live, standing dead and litter (g. m²), in a site excluded from livestock grazing for 15 years, in a mountain grassland from Córdoba, Argentina. Last two columns, results from Kruskal-Wallis analysis. Different letters denote significant differences (P<0.05) according to Mann-Whitney-Wilcoxon tests.

Compartimiento	diciembre	enero	febrero	marzo	abril	julio	noviembre	Kruskal- Wallis	
								X ²	P
1993-94									
<i>Formas de crecimiento</i>									
anuales	0	0	0.6±0.5	0.8±0.7	0.7±0.5	0	0	10.62	0.101
rastreras	1.2±0.7	0.7±0.7	4.0±2.5	0.7±0.7	1.6±1.1	0	1.3±0.9	10.58	0.102
graminoides	8.7±2.5	5.0±1.1	23.6±7.0	10.6±3.5	4.1±2.3	6.3±2.4	8.3±2.9	8.79	0.186
rosetas	9.2±3.6 ^a	12.2±6.6 ^a	59.8±27.7 ^b	19.7±14.1 ^a	16.5±7.4 ^a	0.7±0.5 ^c	4.1±3.5 ^c	14.46	0.025
gramíneas en penacho	315.6±78.8	288.1±40.9	320.6±88.8	395.2±57.6	360.2±81.2	354.2±56.4	146.8±35.3	10.46	0.106
<i>Materia seca aérea</i>									
biomasa viva	334.5±82.3	305.9±44.3	408.7±83.3	426.9±60.9	382.9±80.8	361.3±55.3	160.6±34.9	11.89	0.064
muerto en pie	972.0±262.6	1113.2±137.1	908.5±204.7	1177.3±152.2	1205.6±219.4	1304.7±170.6	1169.6±167.0	3.55	0.736
broza	923.6±227.4	1591.3±299.9	717.8±191.7	892.7±161.6	553.9±151.1	938.4±210.6	799.9±256.7	9.10	0.168
biomasa total	1306.7±275.0	1295.3±179.3	1317.2±240.6	1604.3±170.6	1588.5±286.2	1666.0±218.2	1330.2±170.6	3.57	0.735

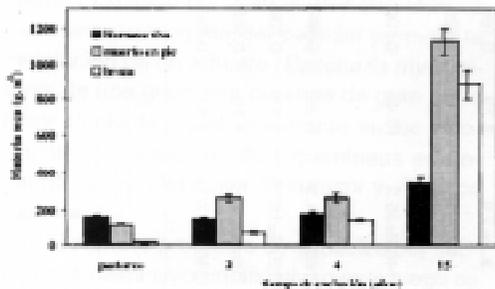


Figura 2. Biomasa viva, muerto en pie y broza ($g.m^{-2}$) en un sitio pastoreado y en sitios con 2, 4, y 15 años de exclusión del pastoreo, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina.

Live biomass, standing dead and litter ($g.m^{-2}$), in a grazed site and in sites excluded from grazing for 2, 4 and 15 years, in a mountain grassland of Córdoba, Argentina.

cativo de la biomasa de rosetas ($X^2 = 14,3$; $P = 0,002$) (Fig. 3). El incremento en la biomasa de rosetas puede explicarse por el reemplazo de especies pequeñas en el sitio pastoreado (*Gamochaeta spicata*, *G. filaginea*, *Plantago*

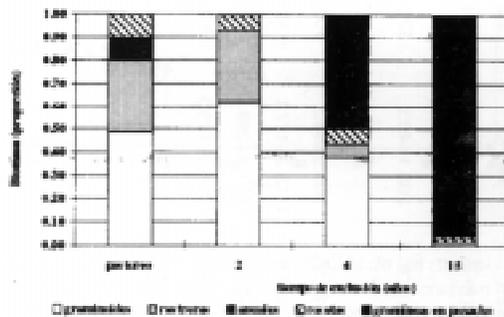


Figura 3. Contribución relativa de las diferentes formas de crecimiento en un sitio pastoreado y en sitios con 2, 4, y 15 años de exclusión del pastoreo, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina.

Relative contribution of different plant growth-forms in a grazed site and in sites excluded from grazing for 2, 4 and 15 years, in a mountain grassland of Córdoba, Argentina.

especie de gran tamaño (*Eryngium agavifolium*) en el sitio excluido por 15 años. Las especies de gramíneas en penacho (*Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*) no son especies exclusivas de este sitio (Tabla 1) sino que en el sitio pastoreado son mantenidas con una forma de crecimiento graminoide (por atomización y miniaturización de las macollas) por los herbívoros.

Dinámica estacional de la biomasa aérea

Los datos de dinámica estacional que se presentan corresponden a los sitios con historia de uso más contrastantes, sitio pastoreado y sitio excluido por 15 años.

En el sitio excluido del pastoreo por 15 años, el único grupo de plantas que mostró cambios estacionales significativos en su biomasa viva fue el grupo de rosetas, que mostró un pico en febrero, uno de los meses más favorables (Tabla 2). Sin embargo, a pesar de no haberse encontrado diferencias estacionales significativas en los demás grupos de plantas, para el caso de rastreras y graminoides pudieron observarse valores de biomasa viva comparativamente altos igualmente en el mes de febrero. Las especies anuales se hicieron perceptibles en febrero y completaron su ciclo en sólo tres meses. El grupo de gramíneas en penacho mostró un comportamiento bien diferente al del resto de las especies del pastizal excluido del pastoreo, ya que su biomasa viva no tuvo cambios importantes a lo largo del año.

Los compartimentos de biomasa viva y muerta (sin broza) no mostraron cambios significativos a lo largo de la estación de crecimiento, y la broza mostró un incremento en enero aunque no significativo.

En el pastizal pastoreado el consumo por los herbívoros no permitió el desarrollo de gramíneas en penacho, en cambio, las mismas especies mantuvieron una forma de crecimiento graminoide (Tabla 3). La ausencia de gramíneas de gran porte permitió un incremento en la biomasa de otros grupos de plantas, como anuales, rastreras y graminoides y una

Tabla 3. Dinámica estacional de la biomasa ($g. m^{-2}$) de diferentes formas de crecimiento y de la biomasa viva, muerto en pie y broza, en un sitio pastoreado, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina. Últimas dos columnas, resultado del análisis de Kruskal-Wallis; letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) según pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Seasonal dynamics of different growth-forms and of total live, standing dead and litter, in a grazed site, in a mountain grassland from Córdoba, Argentina. Last two columns, results from Kruskal-Wallis analysis. Different letters denote significant differences ($P < 0.05$) according to Mann-Whitney-Wilcoxon tests.

Compartimiento	diciembre	enero	febrero	marzo 1993-94	abril	julio	noviembre	Kruskal-Wallis X^2	P
Formas de crecimiento									
anuales	0.5±0.3 ^a	6.3±4.0 ^b	16.4±3.9 ^c	27.5±4.9 ^c	38.9±6.8 ^c	0	1.0±0.5 ^a	53.7	0.000
rastreras	53.9±11.3	63.2±56.6	56.9±15.9	81.9±24.0	93.4±24.1	52.9±17.0	69.7±17.0	2.6	0.853
graminoides	43.9±10.4 ^a	46.2±15.6 ^a	76.3±7.9 ^b	81.6±10.5 ^b	89.9±16.1 ^b	46.9±6.7 ^a	37.8±4.7 ^a	23.4	0.001
rosetas	16.0±4.6	25.6±14.6	25.2±5.3	26.6±2.3	24.3±4.5	11.9±3.6	15.7±5.4	11.9	0.064
Materia seca aérea									
biomasa viva	115.9±15.4 ^a	144.8±15.2 ^b	176.4±9.1 ^c	219.3±23.0 ^c	248.6±15.8 ^c	111.8±18.0 ^a	125.1±12.4 ^a	36.8	0.000
muerto en pie	146.2±13.1 ^a	99.6±14.8 ^b	87.4±11.5 ^b	73.0±9.0 ^b	94.1±10.2 ^b	136.7±9.1 ^a	111.5±9.7 ^a	22.9	0.001
broza	11.2±2.5 ^a	15.5±3.3 ^a	40.8±6.5 ^b	22.0±5.9 ^b	8.2±2.1 ^{ab}	7.0±1.8 ^a	3.7±1.3 ^a	28.1	0.000
biomasa total	262.1±21.8 ^a	244.3±24.4 ^a	263.8±18.7 ^a	292.3±22.4 ^a	342.7±21.1 ^b	248.5±18.6 ^a	236.6±13.2 ^a	14.6	0.023

ampliación de su estación de crecimiento. Las gramíneas mostraron un incremento significativo de biomasa viva entre los meses de febrero y abril, y valores más bajos durante el invierno. Las rosetas, al contrario de lo observado en el sitio excluido del pastoreo, no mostraron cambios significativos en su biomasa viva, aunque los mayores valores se observaron entre los meses de enero y abril.

La biomasa viva total en el sitio pastoreado mostró un pico significativo entre los meses de marzo y abril, al final de la estación de crecimiento, en tanto que la muerta en pie lo hizo pasada la estación de crecimiento, entre julio y diciembre. En febrero y marzo se observaron los valores más altos de broza, momento coincidente con la producción del pico

de biomasa viva en el sitio pastoreado.

Dinámica estacional del nitrógeno foliar

La concentración de nitrógeno de la biomasa aérea total fue significativamente mayor en el sitio pastoreado ($P < 0,01$) (Fig. 4). No obstante, las variaciones temporales mostraron tendencias similares en ambos sitios. La concentración de nitrógeno de la biomasa viva, muerta en pie y broza siguió el mismo patrón que el observado en la biomasa total, con diferencias significativas en favor del sitio pastoreado ($P < 0,01$). Dentro de cada sitio, no se encontraron diferencias significativas en la concentración de nitrógeno de cada compartimiento de biomasa a lo largo del año (Fig.4).

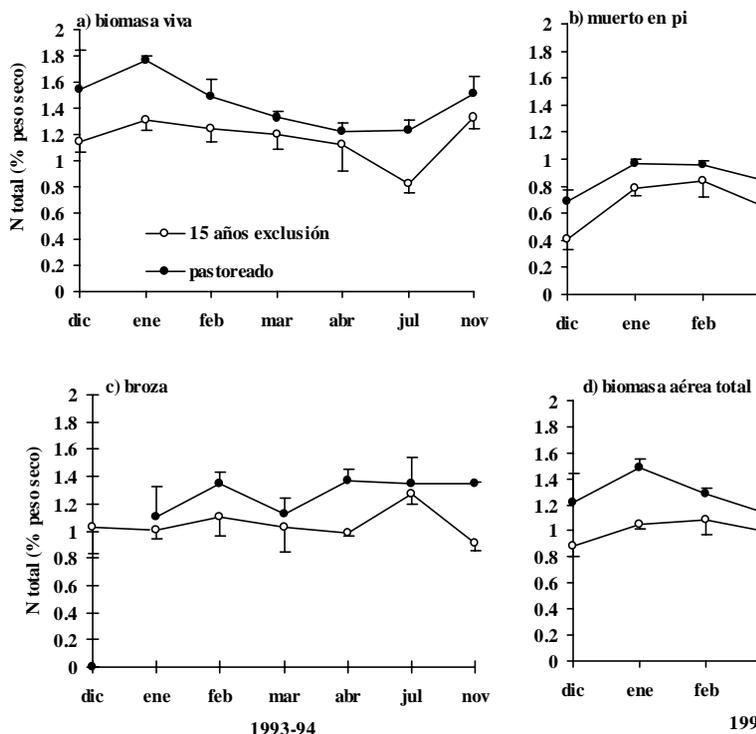


Figura 4. Dinámica estacional de la concentración de nitrógeno total de a) la biomasa viva, b) muerto en pie, c) broza y d) biomasa aérea total, en un sitio pastoreado y en un sitio excluido de los herbívoros por 15 años, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina.

Seasonal dynamics of total nitrogen concentration in a) live biomass, b) standing dead, c) litter, and d) total aboveground biomass, at a site grazed by cattle and at a site excluded from grazing for 15 years, in a mountain grassland of Córdoba, Argentina.

La concentración de nitrógeno de cada forma de crecimiento mostró valores mayores en el sitio pastoreado, aunque las diferencias no fueron significativas ($P > 0,05$; Fig. 5), a excepción del grupo de gramíneas y graminoides ($P < 0,01$) (Fig. 5a). Como se dijo más arriba, algunas de las especies con forma de crecimiento graminoides en el sitio pastoreado, poseen una forma de crecimiento en penacho en los sitios con mayor tiempo de exclusión, es por esto que para determinar diferencias en el contenido de N de estas especies se consideraron ambos grupos en conjunto. El mayor porcentaje de N en ambos sitios, se observó en las especies con forma de crecimiento arrosada (Fig. 5d).

Productividad primaria neta aérea (PPNA)

La exclusión del pastizal produjo inicialmente una disminución no significativa de la PPNA, pasando desde $522 \pm 45 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ en el sitio pastoreado, hasta valores de $404 \pm 40 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ luego de 2 años de exclusión. Luego de 4 años de abandono, el pastizal incrementó significativamente su productividad alcanzando los $757 \pm 53 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ ($\chi^2 = 15,13$; $P = 0,002$). El sitio con 15 años de exclusión al pastoreo tuvo una PPNA de $830 \pm 201 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$, aunque no representó un cambio significativo con respecto a los 4 años de exclusión. La PPNA siguió un patrón similar al de la biomasa total y opuesto al de la diversidad, la que se correlacionó inversamente con la PPNA

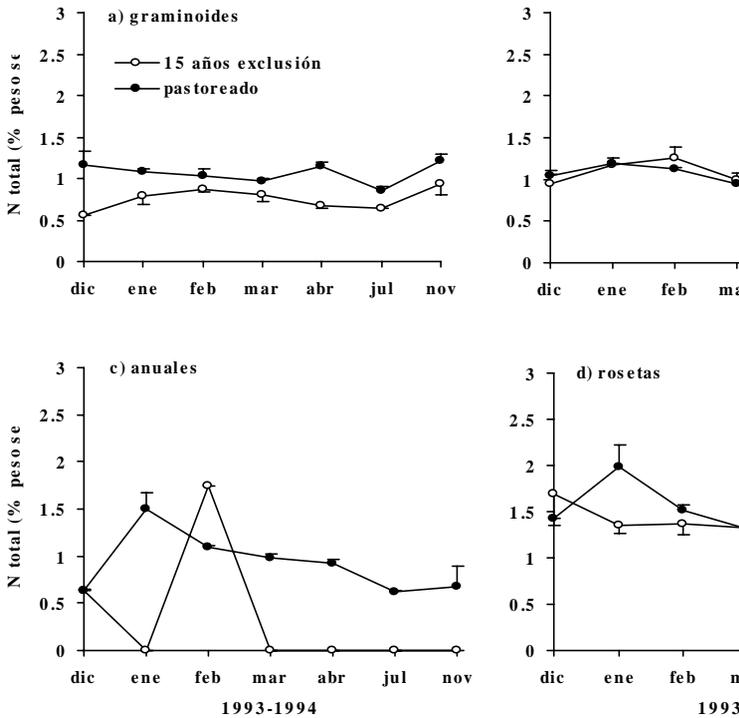


Figura 5. Dinámica estacional de la concentración de nitrógeno total de la biomasa viva de diferentes formas de crecimiento, en un sitio pastoreado y en un sitio excluido de los herbívoros por 15 años, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina.

Seasonal dynamics of total nitrogen concentration in live biomass of different plant growth-forms at a site grazed by cattle and at a site excluded from grazing for 15 years, in a mountain grassland of Córdoba, Argentina.

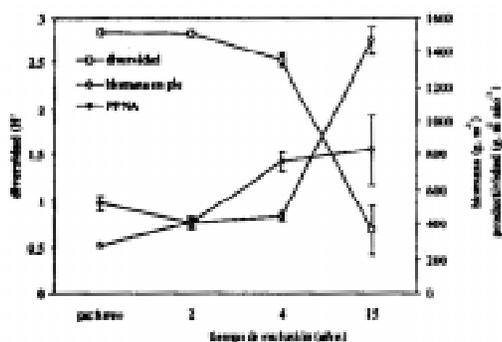


Figura 6. Relaciones entre productividad ($g.m^{-2}.año^{-1}$), biomasa total ($g.m^{-2}$) y diversidad (índice de Shannon) en un sitio pastoreado y en sitios excluidos de los herbívoros por 2, 4 y 15 años, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina.

Productivity ($g.m^{-2}.yr^{-1}$), total biomass ($g.m^{-2}$) and plant diversity (Shannon index) in a site grazed by cattle and in sites excluded from grazing for 2, 4 and 15 años, in a mountain grassland of Córdoba, Argentina.

($r = -0,99$; $P = 0,006$) (Fig. 6).

El consumo de los herbívoros comprendió cerca de un 35% de la PPNA ($170,1 \pm 85,7 g.m^{-2}.año^{-1}$).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Cambios en la composición florística y diversidad del pastizal

Las diferencias en composición de especies y diversidad entre el sitio pastoreado y los excluidos del pastoreo se incrementaron con el tiempo de exclusión, siendo máxima la riqueza y diversidad en el pastoreado. No se registró la presencia de malezas nativas o exóticas en el sitio pastoreado, a pesar de que la invasión de especies exóticas ha sido registrada en pastizales similares sujetos a roturación (Díaz *et al.*, 1990, 1994). Aún más, especies ruderales de origen europeo son comunes en el área a lo largo de caminos, en áreas peridomésticas (E. Pucheta, obs. pers.) y en el banco de semillas (Funes *et al.*, 1997).

Diferencias florísticas entre sitios pastoreados y excluidos del pastoreo y, en general, un aumento de la diversidad con el pastoreo, han sido generalmente atribuidos a 1) un cambio desde numerosas especies nativas de tamaño menor, tolerantes o evasoras del pastoreo en presencia de herbívoros, hacia pocas especies de gran tamaño en condiciones de abandono; o 2) la invasión del pastizal por especies exóticas (Milchunas *et al.*, 1988; Milchunas & Lauenroth, 1993). Los datos sugieren que en el pastizal estudiado ocurre el primer mecanismo. Resultados similares han sido observados en pastizales subhúmedos de Norte América (Coppock *et al.*, 1983) y África (McNaughton, 1979, 1985; Belsky, 1992), en pastizales semiáridos de Norte América (Milchunas *et al.*, 1989), y en el Mediterráneo (Noy-Meir *et al.*, 1989; Montalvo *et al.*, 1993). Por el contrario, se ha observado la invasión por especies exóticas del pastizal pastoreado en otros húmedos o subhúmedos argentinos (Sala *et al.*, 1986; Chaneton *et al.*, 1988; Sala, 1988; Chaneton & Facelli, 1991; Frangi & Bottino, 1995; Rusch & Oesterheld, 1997) o por arbustos, en el caso de pastizales de la Sierra de la Ventana (Frangi & Bottino, 1995; Barrera & Frangi, 1996).

Cambios en la biomasa de diferentes formas de crecimiento

La distribución de la biomasa de distintas formas de crecimiento y de vida es diferente en los sitios pastoreado y excluidos de los herbívoros domésticos. Las especies con forma de crecimiento postrado y graminoide (anuales y perennes) predominaron en el sitio pastoreado, no así especies con forma de crecimiento arrossetado, contrariamente a lo observado en otros pastizales húmedos de la Argentina (Rusch & Oesterheld, 1997). El tiempo creciente de exclusión, como se ha observado en numerosos pastizales (McNaughton, 1979; Coppock *et al.*, 1983; Rusch & Oesterheld, 1997), favorece la dominancia de especies con forma de crecimiento en penacho, las

que producen una gran acumulación de materia seca en pie y broza. Contrariamente a lo sugerido por Knapp & Seastedt (1986), la acumulación de materia muerta no limita la productividad del pastizal estudiado. Por otro lado, el mantenimiento por los herbívoros de "céspedes de pastoreo" de alta diversidad de especies nativas y con predominio de formas de crecimiento rastreras y gramínoideas ha sido descrito para pastizales africanos (McNaughton, 1979, 1985).

Cambios en la biomasa total y en la productividad primaria neta aérea

Si bien el pastoreo produjo una reducción de la biomasa total con respecto al sitio recientemente excluido, la biomasa viva sólo fue significativamente mayor luego de 4 años de exclusión del pastoreo. Tanto la biomasa como la productividad primaria neta aérea fueron máximas en el sitio con mayor tiempo de exclusión, donde se registró la mínima diversidad. Resultados similares han sido comentados por Rusch & Oesterheld (1997) para pastizales inundables de la Pampa Deprimida. Recientemente, Milchunas & Lauenroth (1993) encontraron que, para un conjunto de datos de 236 pastizales de diferentes sitios del mundo, en la mayoría de los casos la diferencia entre la PPNA de sitios pastoreados y excluidos del pastoreo fueron negativas, y sólo el 17% de esos estudios mostraron efectos positivos del pastoreo sobre la PPNA. La estimulación de la PPNA por el pastoreo estuvo generalmente asociada a pastizales con una larga historia de pastoreo y una baja productividad (pastizales semiáridos). Por otro lado, se predicen efectos negativos del pastoreo sobre la PPNA en pastizales con larga historia de pastoreo y alta productividad (pastizales húmedos o subhúmedos).

Cambios en la concentración de N

El pastoreo produjo un incremento en la concentración de nitrógeno de la biomasa aé-

rea. Este efecto ya ha sido observado en otros pastizales del mundo (Chapin, 1980; Detling & Painter, 1983; McNaughton, 1984; Jaramillo & Detling, 1988; Coughenour, 1991; Chanton *et al.*, 1996), y podría resultar de la defoliación que remueve los tejidos foliares más viejos, los cuales son reemplazados continuamente por jóvenes con tasas fotosintéticas más altas y mayor contenido de nutrientes (Floate, 1981; Coughenour, 1991). La concentración de N de la biomasa muerta en pie fue en ambas situaciones un 40% menor que la concentración de N de la biomasa viva, por lo que es posible que las plantas reasignen parte del nitrógeno del tejido senescente hacia el resto de la planta o que exista un fuerte lixiviado. El primer mecanismo ha sido descrito por Chapin (1980), Woodmansee *et al.* (1981) y Aerts (1996), y permitiría a las plantas reutilizar los nutrientes evitando que una parte, al menos, pase hacia los descomponedores.

Los resultados obtenidos coinciden con las conclusiones de varios autores para distintos ecosistemas del mundo con larga historia de pastoreo, en cuanto a que los herbívoros modifican positivamente la calidad de los recursos alimenticios (Coppock *et al.*, 1983; McNaughton, 1984; Fryxell, 1991).

CONSIDERACIONES FINALES

Las respuestas del pastizal al pastoreo y a diferentes tiempos de exclusión estudiadas permiten considerar a los herbívoros como una pieza clave permitiendo, entre otras cosas, el mantenimiento de una máxima diversidad sin la invasión de especies exóticas. En el pastizal de montaña estudiado el pastoreo promueve el aumento de la concentración de nitrógeno de las plantas y de la biomasa de especies con formas de crecimiento rastrera y gramínoide, sobre los cuales los herbívoros concentran sus actividades alimentarias.

A pesar de que la exclusión del pastizal durante los 2 primeros años produjo un importante aumento de la biomasa en pie, esto último no se vió reflejado en un incremento equivalente de la productividad primaria neta aérea, indicando que frente al pastoreo la relación productividad/biomasa es mayor. Sin embargo, luego de 4 años de exclusión tanto la biomasa cuanto la productividad aumentaron significativamente.

La hipótesis que los pastizales de montaña del centro de la Argentina poseen una larga historia de pastoreo parece ajustarse a lo observado en relación a los efectos que produce actualmente el pastoreo por ganado doméstico sobre la estructura y el funcionamiento de los mismos.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo no hubiera sido posible sin la permanente y desinteresada colaboración de Valeria Falczuk, Guillermo Funes e Ivano Bonamici, quienes entregaron su tiempo en tareas de campo y laboratorio. Agradecemos a los propietarios y trabajadores de "La Posta" por permitirnos llevar a cabo nuestros experimentos en su propiedad. Los fondos utilizados en este proyecto fueron suministrados por el Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Provincia de Córdoba (CONICOR), por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y por la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Córdoba (SECyT).

APÉNDICE - APPENDIX

Tabla 1. Biomasa viva, muerto en pie y broza en un sitio pastoreado por ganado doméstico y en sitios excluidos del pastoreo por diferente tiempo, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina. Últimas dos columnas, resultado del análisis de Kruskal-Wallis; letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) según pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Live biomass, standing dead, and litter, in a grazed site and in sites excluded from livestock grazing for 2, 4, and 15 years, in a mountain grassland from Córdoba, Argentina. Last two columns, results from Kruskal-Wallis analysis. Different letters denote significant differences ($P < 0.05$) according to Mann-Whitney-Wilcoxon tests.

Compartimiento	Pastoreado		Exclusión		Kruskal-Wallis	
	2 años	4 años	4 años	15 años	χ^2	P
biomasa viva	162.8±8.3 ^{ab}	144.5±12.8 ^b	179.3± 9.2 ^a	338.7± 26.3 ^c	44.9	0.0001
muerto en pie	106.9±5.0 ^a	261.8±15.1 ^b	263.9± 19.8 ^b	1123.2± 71.6 ^c	163.7	0.0001
broza	15.5±2.0 ^a	64.0± 7.1 ^b	137.3± 8.7 ^c	882.4± 85.5 ^d	176.5	0.0001
total	269.7±8.4 ^a	406.3±21.7 ^b	443.2 ± 24.0 ^b	1461.9± 83.3 ^c	148.2	0.0001

Tabla 2. Biomasa en pie de diferentes formas de crecimiento en un sitio pastoreado por ganado doméstico y en sitios excluidos del pastoreo por diferente tiempo, en un pastizal de montaña de la Provincia de Córdoba, Argentina. Las últimas 2 columnas, resultados del ANOVA de Kruskal-Wallis; letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) según pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Standing biomass of different growth-forms, in a grazed site and in sites excluded from livestock grazing for 2, 4, and 15 years, in a mountain grassland from Córdoba, Argentina. Last two columns, results from Kruskal-Wallis analysis. Different letters denote significant differences ($P < 0.05$) according to Mann-Whitney-Wilcoxon tests.

Formas de crecimiento	Pastoreado		Exclusión		Kruskal-Wallis	
	2 años	4 años	4 años	15 años	χ^2	P
anuales	28.2±2.4 ^a	sin datos	5.3±0.6 ^b	0.3±0.1 ^c	153.5	0.0001
rastreras	85.6±7.8 ^a	125.1±11.3 ^b	21.2±2.3 ^c	3.6±1.2 ^d	171.9	0.0001
graminoides	129.3±6.3 ^a	253.9±16.6 ^b	166.2±10.5 ^a	18.2±3.2 ^c	157.4	0.0001
rosetas	26.6±2.1 ^a	27.3±3.6 ^a	26.4±2.2 ^a	34.2±7.6 ^b	14.3	0.002
grandes gramíneas	0	0	224.1±27.3 ^a	1405.5±85.2 ^b	86.0	0.0001
total	269.7±8.4 ^a	406.3±21.7 ^b	443.2±24.0 ^b	1461.9±83.3 ^c	148.2	0.0001

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R.** 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Barrera, M. D. & J. L. Frangi.** 1996. Estructura poblacional de los arbustos *Eupatorium buniifolium* y *Discaria americana* con relación al suelo y el pastoreo en la Sierra de la Ventana, Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 101 (2): 113-125.
- Beaulieu, J., G. Gauthier & L. Rochefort.** 1996. The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology* 84: 905-914.
- Belsky, A. J.** 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3: 187-200.
- Biondini, M. E., W. K. Lauenroth & O. E. Sala.** 1991. Correcting estimates of net primary production: are we overestimating plant production in rangelands? *Journal of Range Management* 44: 194-198.
- Cabido, M.** 1985. Las comunidades vegetales de la pampa de Achala. Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9: 431-443.
- Cabido, M., R. Breimer & G. Vega.** 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development* 7: 25-42.
- Cabido, M., G. Funes, E. Pucheta, F. Vendramini & S. Díaz** (en prensa). A Chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco?. *Candollea*.
- Cabrera, A.** 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Buenos Aires, Argentina. pp.
- Coppock, D. L., J. K. Detling, J. E. Ellis & M. I. Dyer.** 1983. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. *Oecologia* 56: 1-9.
- Coughenour, M. B.** 1991. Biomass and nitrogen responses to grazing of upland steppe on Yellowstone's Northern winter range. *Journal of Applied Ecology* 28: 71-82.
- Chaneton, E. J. & J. M. Facelli.** 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- Chaneton, E. J., J. H. Lemcoff & R. S. Lavado.** 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *Journal of Applied Ecology* 33:2 91-302.
- Chaneton, E. J., M. Facelli & R. J. C. León.** 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grassland in Argentina. *Journal of Range Management* 41: 495-499.
- Chapin, F. S. III.** 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Detling, J. K. & E. L. Painter.** 1983. Defoliation responses of Western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57: 65-71.
- Díaz, S.** 1989. Recuperación Post-Disturbio en Pastizales de Altura. *Laboreo de la Tierra y Uso Pastoral*. Ph D. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. 97 pp.
- Díaz, S., A. Acosta & M. Cabido.** 1990. Spatial patterns and diversity in a post-ploughing succession in high plateau grassland (Pampa de San Luis, Córdoba, Argentina). *Studia Geobotanica* 10: 3-13.
- Díaz, S., A. Acosta & M. Cabido.** 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science* 5: 483-488.
- Dutoit, T. & D. Alard.** 1997. Mineral contents of chalk grasslands in relation with sheep grazing involved in conservation management systems. *Source Revue D Ecologie - La Terre et La Vie* 52: 9-20.
- Floate, M. J. S.** 1981. Effects of grazing by large herbivores on nitrogen cycling in agricultural ecosystems. *Mountain Research and Development* 33: 585-601.
- Frangi, J. L. & O. J. Bottino.** 1995. Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía* 71: 93-133.
- Fryxell, J. M.** 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *American Naturalist* 138: 478-498.
- Funes, G. & M. Cabido.** 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24: 173-188.
- Funes, G., S. Basconcelo, S. Díaz. & M. Cabido.** 1997. Caracterización de bancos de semillas de un pastizal de altura en las Sierras de Córdoba; XVIII Reunión de la Asociación Argentina de Ecología, Libro de Resúmenes, Buenos Aires. p. 51.
- Henry, R., D. Cannon & J. Winkelman.** 1980. *Química clínica: Bases y Técnicas*. Barcelona, 402 pp.

- Hiernaux, P. & M. D. Turner.** 1996. The effect of clipping on growth and nutrient uptake of Sahelian annual rangelands. *Journal of Applied Ecology* 33: 387-399.
- Hill, M. O. & H. G. Gauch.** 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hurlbert, S. H.** 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Jaramillo, V. J. & J. K. Detling.** 1988. Grazing history, defoliation, and competition: Effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69: 1599-1608.
- Knapp, A. K. & T. R. Seastedt.** 1986. Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie. *Bioscience* 36: 662-668.
- Luti, R., M. Solís, F. M. Galera, N. Müller, M. Berzal, M. Nores, M. Herrera & J. C. Barreira.** 1979. Vegetación. En: *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Vázquez J, R Miatello y M Roque, Eds. Ed. Boldt., Buenos Aires: 297-368.
- Magurran, A. E.** 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Chapman and Hall, London. 179 pp.
- McIntyre, S. & S. Lavorel.** 1994. How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands. *Journal of Vegetation Science* 5: 373-384.
- McNaughton, S. J.** 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113: 691-703.
- McNaughton, S. J.** 1984. Grazing lawns: Animal in herds, plant form, and coevolution. *The American Naturalist* 124: 863-886.
- McNaughton, S. J.** 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- Milchunas, D. G. & W. K. Lauenroth.** 1989. Three-dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass steppe. *Oikos* 55:82-86.
- Milchunas, D. G. & W. K. Lauenroth.** 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, D. G., O. E. Sala & W. K. Lauenroth.** 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.
- Milchunas, D. G., W. K. Lauenroth, Ph. L. Chapman & M. K. Kazempour.** 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* 80: 11-23.
- Montalvo, J., M. A. Casado, C. Levassor & F. D. Pineda.** 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4: 213-222.
- Norušis, M. J.** 1992. *SPSS for Windows. Advanced Statistics Release 5*. SPSS Inc., Chicago. 580 pp.
- Noy-Meir, I., M. Gutman & Y. Kaplan.** 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Oesterheld, M.** 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia* 92: 313-316.
- Pandey, C. B. & J. S. Singh.** 1992. Influence of rainfall and grazing on herbage dynamics in a seasonally dry tropical savanna. *Vegetatio* 102: 107-124.
- Pettit N. E., R. H. Froend & P. G. Ladd.** 1995. Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life form groups. *Journal of Vegetation Science* 6: 121-130.
- Pielou, E. C.** 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 165 pp.
- Rusch, G. & M. Oesterheld.** 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.
- Sala, O. E.** 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. En: *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, plasticity, and relation to herbivory*. Werger MJA, PJM van der Aart, HJ During & JTA Verhoeven, Eds. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands: 317-330.
- Sala, O. E., M. Oesterheld, R. J. C. León & A. Soriano.** 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Sala, O. E., M. E. Biondini & W. K. Lauenroth.** 1988. Bias in estimates of primary production: An analytical solution. *Ecological Modelling* 44: 43-55.
- Sipowicz, D. I., R. Luti & C. Morlans.** 1978. Productividad primaria de la estepa de altura de las Sierras Grandes, Córdoba. *Ecología Argentina* 3: 117-123.
- Woodmansee, R. G., I. Vallis & J. J. Mott.** 1981. Grassland nitrogen. *Ecological Bulletin* 33: 443-462.

Leyendas de Figuras