

TP. 0033

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA

EFECTO DE LA CARGA DE OVINOS EN LA  
ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE PRADERAS  
NATURALES DE BASALTO EN URUGUAY

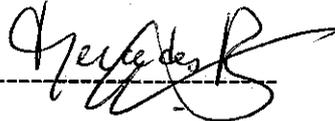
JAURENA, Martín



TESIS presentada como uno de los requisitos para obtener el título de  
Magíster en Ciencias Agrarias  
opción Ciencias Vegetales

MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2009

Tesis aprobada por:

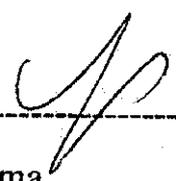
Director: Mercedes Rivas 

Nombre completo y firma

-----  
Nombre completo y firma

ELBIO J. BERRETTA 

Nombre completo y firma

FERNANDO L.F. DE QUADROS 

Nombre completo y firma

Fernando Oliva 

Nombre completo y firma

## Agradecimientos

A todos los compañeros de INIA que colaboraron con los muestreos en la Unidad Experimental Glencoe, especialmente a Martín Sosa, Ximena Lagomarsino, Saulo Díaz y Máximo Suarez. A Fernando Silveira y Andrés Nicola por su apoyo en las actividades de laboratorio. A Janet Perrone por su apoyo en las traducciones al inglés. A María Behmaja, Laura Silva, Mercedes Rivas y Walter Ayala por sus sugerencias para la corrección del manuscrito.

## Dedicatorias

A Laura y Tomás por regalarme parte de su precioso tiempo en este camino

## ÍNDICE

|   |    |
|---|----|
| Índice .....  | IV |
| Índice de cuadros y figuras .....   | VI |
| Resumen .....   | 1  |
| Summary .....   | 2  |
| I. Introducción .....   | 3  |
| II. Antecedentes .....  | 5  |
| Caracterización general de la región de Basalto .....   | 5  |
| Efectos de la carga animal en la vegetación .....   | 9  |
| Interacciones del clima y el pastoreo en praderas naturales .....   | 9  |
| Efectos en la estructura, composición y funcionamiento de la vegetación ..  | 11 |
| Efectos en la diversidad de especies de las praderas naturales .....  | 14 |
| Grupos funcionales de respuesta al pastoreo .....   | 18 |
| Modelos de evolución de pasturas naturales .....  | 22 |
| El problema a resolver .....  | 24 |
| III. Artículo 1. Efecto de la carga de capones en la estructura y composición<br>florística de praderas naturales sobre Litosoles de Basalto .. | 25 |
| Resumen .....   | 26 |
| Summary .....   | 27 |
| Introducción .....  | 28 |
| Materiales y Métodos .....  | 30 |
| Resultados y discusión .....  | 32 |
| Conclusiones .....  | 41 |
| Bibliografía .....  | 41 |

|  |    |
|--|----|
| IV. Artículo 2. Functional Type Response of Perennial Grasses to Grazing Intensity<br>in Uruguayan Basaltic Grasslands ..... | 47 |
| Abstract .....   | 48 |
| Resumen .....  | 49 |
| Introduction .....   | 50 |
| Materials and Methods .....  | 52 |
| Site Description and Experimental Design .....   | 52 |
| Vegetation Surveys .....   | 52 |
| Species Trait Measurements .....   | 53 |
| Data Analysis .....  | 53 |
| Results .....  | 55 |
| Species Traits and Grazing Relationships .....   | 55 |
| Functional Types .....   | 58 |
| Discussion .....   | 61 |
| Species Traits and Grazing Relationships .....   | 61 |
| Functional Types .....   | 63 |
| Literature Cited .....   | 64 |
| V. Discusión General .....   | 71 |
| VI. Bibliografía .....   | 74 |
| VII. Anexos .....  | 87 |

|  |    |
|--|----|
| IV. Artículo 2. Functional Type Response of Perennial Grasses to Grazing Intensity<br>in Uruguayan Basaltic Grasslands ..... | 47 |
| Abstract .....   | 48 |
| Resumen .....  | 49 |
| Introduction .....   | 50 |
| Materials and Methods .....  | 52 |
| Site Description and Experimental Design .....   | 52 |
| Vegetation Surveys .....   | 52 |
| Species Trait Measurements .....   | 53 |
| Data Analysis .....  | 53 |
| Results .....  | 55 |
| Species Traits and Grazing Relationships .....   | 55 |
| Functional Types .....   | 58 |
| Discussion .....   | 61 |
| Species Traits and Grazing Relationships .....   | 61 |
| Functional Types .....   | 63 |
| Literature Cited .....   | 64 |
| V. Discusión General .....   | 71 |
| VI. Bibliografía .....   | 74 |
| VII. Anexos .....  | 87 |

## ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

### II. Antecedentes

|  |    |
|--|----|
| Cuadro 1. Tabla de dos vías representando el valor indicador de las especies de seis comunidades de Basalto .....              | 7  |
| Cuadro 2. Contribución de especies en diferentes tipos de suelos de Basalto. .   | 8  |
| Figura 1. Producción anual de forraje de dos tipos de suelos superficiales de Basalto en Uruguay en el período 1980-1994 ..... | 10 |

### III. Artículo 1

|  |    |
|--|----|
| Figura 1. Evolución estacional de la biomasa (Kg MS/ha) según carga de capones y tipos de suelos. ....                                     | 33 |
| Cuadro 1. Número total de especies (Riqueza) y diversidad de especies (Índice Shanon-Weaver) según tipos de suelos .....                   | 34 |
| Figura 2. Dendograma de clasificación multivariada de presencias y ausencias de especies en las subparcelas .....                          | 35 |
| Cuadro 2. Contribución específica porcentual de especies perennes, gramíneas y gramíneas cespitosas según la carga de capones. ....        | 36 |
| Cuadro 3. Lista de especies indicadoras de los niveles de carga animal para cada tipo de suelo .....                                       | 36 |
| Figura 3. Ordenamiento multivariado de las transectas por escalamiento no métrico de las 24 especies más de mayor contribución .....       | 39 |
| Figura 4. Ordenamiento multivariado de las transectas por correspondencia canónica de las especies con mayor contribución específica ..... | 40 |

#### IV. Artículo 2

|  |    |
|--|----|
| Table 1. Trait attributes: low, medium and high trait classes values . . . . .   | 54 |
| Table 2. List of the 23 studied species, their tribes, growing cycle and grazing response index . . . . .  | 55 |
| Figure 1. Results of the stocking rate effects on the perennial grasses split by their growing cycle. . . . .  | 56 |
| Table 3. Pearson correlations of morphological and functional traits for the whole set of species and for warm season species . . . . .                          | 57 |
| Figure 2. Relationships of leaf dry matter content dry matter content with specific leaf area (a) and grazing response index (b) . . . . .                       | 57 |
| Table 4. Summary of results of the species grazing response and principal component analysis of attributes perennial grasses . . . . .                           | 58 |
| Figure 3. Biplot of Principal Components Analysis of species functional traits: specific leaf area, leaf dry matter content and leaf tensile strength . . . . .  | 59 |
| Figure 4. Biplot of Principal Components Analysis of species morphological traits: leaf width, plant height and leaf form . . . . .                              | 59 |
| Table 5. Result of analysis of variance of the stocking rates effects on trait variation and test of homogeneity of proportions of attributes categories . . . . | 60 |
| Table 6. Grass functional types: attributes associated to each stocking rate and species groups agree with the grazing response criterion . . . . .              | 61 |

## RESUMEN

Establecer la carga animal es la medida de manejo más importante en praderas naturales, debido a que se afecta la productividad y la sostenibilidad de los sistemas productivos. El presente trabajo aporta información experimental del impacto de dos niveles contrastantes de carga animal (5,4 y 10,8 capones por hectárea) en dos comunidades de praderas naturales sobre litosoles de Basalto en Uruguay. Por un lado, se presenta el efecto de la carga animal en la estructura de las praderas, y por otro lado se realiza una síntesis identificando atributos y tipos funcionales indicadores de dicho impacto en las 23 especies de gramíneas perennes de mayor contribución a la biomasa. El aumento de la carga animal disminuyó la oferta de forraje, pero no se detectaron cambios en la riqueza y diversidad de especies. La composición botánica varió más entre los tipos de suelos que entre las cargas de animales, siendo las gramíneas perennes de hábito cespitoso el grupo más sensible al aumento de la intensidad de pastoreo. En litosoles negros el incremento de la carga provocó la sustitución de gramíneas cespitosas por especies postradas con estrategias tolerantes y resistentes frente a la herbivoría, mientras que en litosoles rojos dicho cambio fue menor. El contenido de materia seca y el área foliar específica de las hojas fueron las características de las especies que más se relacionaron con la intensidad de pastoreo explicando el 40 y el 55 % de la respuesta a la intensidad de pastoreo. El incremento de la carga animal se relacionó con la disminución de la contribución de especies invernales cespitosas de buena calidad con niveles medios de materia seca y con la reducción de especies estivales altas de baja calidad con alto porcentaje de materia seca. Por otro lado, el aumento de la carga animal incrementó la contribución de especies estivales postradas, de hoja ancha y de tamaño intermedio, con niveles medios de calidad y bajos porcentajes de materia seca. Se identificaron 3 grupos funcionales de respuesta al incremento de la carga animal y 12 especies indicadoras de la historia reciente de pastoreo, cuya evaluación facilitará el desarrollo de planes de manejo y monitoreo de praderas naturales de Basalto. El incremento de la carga animal provocaría cambios en las proporciones de tipos funcionales que implicarían un incremento del crecimiento de las praderas en períodos lluviosos, pero al mismo tiempo aumentaría su vulnerabilidad en inviernos y durante períodos de sequías.

## SUMMARY

Stocking rate is the most important management tool in grasslands ecosystems because it determines the productivity and sustainability. In this paper we evaluate the impacts of two stocking rate levels (5.4 and 10.8 wether per hectare) in two natural grasslands communities over shallow Basaltic soils of Uruguay. We assess the effect of stocking rate on grasslands structure and composition and we made a synthesis identifying attributes and plant functional types indicators of grazing response on the 23 most abundant perennial grasses species. Increasing the stocking rate decreases the forage biomass, but species richness and diversity were not affected. In addition, botanical composition was more different between soils types than between stocking rates. Tall perennial grasses were the most sensitive group to the increase of the stocking rate. In black soils increasing stocking rate caused the substitution of tall grasses by prostrate species with tolerance and resistance strategies, whereas in red soils this change was of a smaller magnitude. The leaf dry matter and the specific leaf area were the traits most related with grazing response explaining the 40 and 55 % of the variation in the stocking rates impact. Low stocking rates were related to tall, cool season, high quality grasses with intermediate levels of dry matter, and with tall, warm season species with low quality and high percentage of dry matter. On the other hand, increasing stocking rate enhanced prostrate summer, broad leaved species with average to low levels of quality and low percentages of dry matter. Three functional types and 12 indicator species were identified by its grazing intensity response that could be used as indicators of the state of grassland conservation and its evaluation will facilitate the development of management and monitoring plans of Basaltic grasslands. The increase in stocking rate change the relative proportions of functional types implying an increase of forage growing rates in climatically favorable periods, but at the same time raising their vulnerability in winters and under severe water deficits events.

## I- INTRODUCCIÓN

Las praderas o campos naturales son el tipo de vegetación dominante en Uruguay ocupando más de 11 millones de hectáreas (71% de la superficie agropecuaria) (DIEA-MGAP, 2002). Dichas praderas son la base nutricional de la ganadería en las etapas de la cría y recria vacuna y ovina, y en la producción de lana; participando así en la generación de divisas de los principales productos de exportación de Uruguay. Además, las praderas naturales brindan otros servicios ecosistémicos aportando refugio y alimento a la fauna nativa, evitando la erosión de suelos, asegurando la calidad del agua y facilitando el mantenimiento de los acuíferos. A pesar de todos los servicios que brindan, las praderas naturales vienen siendo degradadas como consecuencia del sobrepastoreo y la transformación de su hábitat en cultivos agrícolas y forestales.

Históricamente estas praderas han coevolucionado con herbívoros nativos y luego con bovinos y ovinos introducidos, adaptándose a las condiciones de suelos y clima de las diferentes regiones de Uruguay. Las características más sobresalientes de este recurso son su alta diversidad de especies, ecotipos y variedades botánicas, y la elevada variabilidad de su producción, dentro y entre años, y entre las diferentes regiones del país. Estas particularidades se expresan en una alta variabilidad en la fisiología, hábitos y ciclos de crecimiento de las especies, posibilitando un uso complementario de los recursos en ambientes heterogéneos y expuestos a las variaciones temporales del clima. Dicha diversidad de las praderas naturales le otorga altos niveles de resistencia y resiliencia en ambientes cambiantes y expuestos a diferentes tipos de perturbaciones.

El manejo del pastoreo en praderas naturales implica el control de un sistema complejo y dinámico del sistema suelo-planta-animal que es conducido por las condiciones del clima. Los productores y técnicos tienen que manejar una cantidad de factores para hacer que este sistema sea productivo, económicamente viable y biológicamente sostenible. En los sistemas extensivos de producción ganadera el ajuste de la carga de animales es la principal decisión de manejo, ya que se afecta la producción y su estabilidad. Tradicionalmente, las cargas animales de los potreros se establecen y se mantienen teniendo en cuenta el estado de los animales y las expectativas de precios de los productos, y prácticamente no se considera el estado de conservación de las praderas.

El desarrollo de recomendaciones de manejo de la carga animal ha sido dificultoso debido a que la variabilidad climática, la heterogeneidad de suelos, los estados de degradación de las praderas y sus

interacciones generan diferentes niveles de oferta de forraje. Estas variaciones de la oferta de forraje en el tiempo y espacio para un mismo nivel de carga animal disminuyen el valor predictivo de las recomendaciones de carga animal. En este contexto, el desafío desde el punto de vista técnico es generar herramientas predictivas que permitan un ajuste dinámico de la carga de animales de acuerdo con la capacidad de carga de cada potrero.

El presente trabajo aporta información experimental del impacto de dos niveles contrastantes de carga animal en dos comunidades de praderas naturales sobre suelos superficiales de Basalto. Por un lado se evalúa el efecto de la carga animal en la estructura de las praderas y por otro lado se realiza una síntesis identificando atributos y tipos funcionales indicadores de dicho impacto.

## II- ANTECEDENTES

### Caracterización general de la región de Basalto

Los pastizales del Río de la Plata representan una de las regiones de praderas naturales templadas más extensa del mundo con un área de 760.000 Km<sup>2</sup> (Soriano, 1991). Estos pastizales incluyen a dos grandes ecorregiones de Argentina, Brasil y Uruguay: 1) el Bioma Pampas en Argentina y 2) el Bioma Campos que comprende a Uruguay, el sur de Brasil y el centro este de Argentina. El Bioma Campos se caracteriza por la presencia de praderas dominadas por gramíneas herbáceas y presenta valores únicos de biodiversidad con más de tres mil especies de plantas vasculares (Bilenca y Miñarro, 2004). La pradera natural es el tipo de vegetación dominante en Uruguay, ocupando una superficie mayor a 11 millones de hectáreas (DIEA-MGAP, 2002). Estas praderas presentan tres regiones bien definidas en la zona norte del país relacionadas con los suelos dominantes: Basalto, Areniscas y Brunosoles del Noreste, las cuales en conjunto cubren la tercera parte del territorio (Carámbula, 1988).

Las praderas nativas o campos naturales de Uruguay contienen cerca de 2000 especies (Del Puerto, 1985), las que han coevolucionado con el pastoreo de herbívoros nativos e introducidos. Las especies que integran las comunidades de praderas naturales presentan una alta diversidad de caracteres vegetativos y funcionales adaptados a los diferentes ambientes. En este ecosistema predominan especies de gramíneas (aproximadamente 400 especies), con diversos hábitos de crecimiento, diferentes metabolismos fotosintéticos, variados ciclos de vida y períodos productivos contrastantes. Estos niveles de diversidad de especies nativas implican una mayor capacidad de respuesta del ecosistema frente a cambios ambientales o perturbaciones (Chapin *et al.*, 2000) y representan un seguro frente a nuevos desafíos como es el caso del cambio climático (Rajora y Mosseler, 2001).

La región basáltica abarca aproximadamente la cuarta parte de la superficie agropecuaria de Uruguay (4,1 millones de ha) (DSA-MGAP, 1979), comprendiendo las cuencas de los Ríos Uruguay y Negro (Millot *et al.*, 1987). Esta región se caracteriza por un alto porcentaje de praderas naturales y por la predominancia de sistemas extensivos de producción ganadera. Las praderas naturales de Basalto presentan grandes variaciones según el tipo de suelos y sólo se encuentran bosques en las márgenes

de las grandes vías de drenaje (Termezana, 1976). Los suelos de la región se han formado predominantemente a partir de materiales de la Formación Arapey, la cual se originó por una sucesión de derrames basálticos (Bossi y Navarro, 1988). Los suelos superficiales, que ocupan dos tercios de la extensión total de Basalto, han sido clasificados como Litosoles por presentar el horizonte superficial menor a 30 cm apoyado sobre el horizonte C o la roca madre (Durán, 1985).

Las principales unidades de suelos superficiales son Cuchilla de Haedo - Paso de los Toros con 1.011.523 ha y Queguay Chico con 634.158 ha (Termezana, 1976). En todas las unidades de Basalto se encuentran mezclados en diferentes proporciones suelos superficiales que se asocian a otros más profundos ubicados en los valles y laderas suaves, o a planosoles en las partes altas (Millot *et al.*, 1987). Todos los trabajos de caracterización edafológica realizados en la región de Basalto (Termezana, 1976; Durán, 1985; Sganga, 1994; Berretta, 1998a) destacan la escasa capacidad de almacenamiento de agua de los suelos superficiales. La escasa profundidad de los suelos determina un alto riesgo de sequía, mientras que por otro lado el rápido escurrimiento se transforma en un agente erosivo, proceso que se acelera en pasturas sobrepastoreadas (Durán, 1985).

El principal factor determinante de la vegetación de pradera es el tipo de suelo (Rosengurtt, 1943; Millot *et al.*, 1987; Berretta, 1998a). Las praderas naturales de Basalto han sido clasificadas por Castro (1980) y Berretta y Bemhaja (1998) según los tipos de suelos en Superficiales rojos, Superficiales negros, Medios y Profundos. Lezama *et al.* (2006) estudiando una amplia región de Basalto clasificaron la heterogeneidad florística en tres unidades principales de vegetación y seis comunidades (Cuadro 1). Lezama (2005) destaca a la disponibilidad de agua como el principal factor de control ambiental que explica los gradientes florísticos y funcionales de praderas naturales de Basalto. Este factor se relaciona principalmente con la profundidad del suelo, y en menor medida con la textura y características topográficas. En síntesis, las diferentes comunidades de vegetación desarrolladas sobre distintos suelos de Basalto se encuentran mezcladas dentro de los potreros en respuesta a los gradientes de profundidad y tipos de suelos.

**Cuadro 1.** Tabla de dos vías representando el valor indicador (índice que considera la abundancia relativa y la constancia de una especie en un determinado sitio) de las especies para seis comunidades de Basalto. En negrita se resaltan aquellas especies con un valor indicador > 70 %, adaptado a partir de datos de Lezama *et al.* (2006). Las comunidades A se desarrollan sobre suelos superficiales y medios, la B sobre suelos muy superficiales y las C sobre suelos profundos.

| Especies                        | Comunidades |           |           |           |            |            |
|---------------------------------|-------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|
|                                 | A1          | A2        | B         | C1        | C2         | C3         |
| <i>Melica rigida</i>            | <b>83</b>   | 1         | 0         | 7         | 0          | 7          |
| <i>Botriochloa laguroides</i>   | <b>74</b>   | 4         | 0         | 1         | 1          | 0          |
| <i>Aristida venustula</i>       | 6           | <b>78</b> | 0         | 0         | 0          | 0          |
| <i>Chevreulia sarmentosa</i>    | 6           | <b>70</b> | 1         | 5         | 1          | 0          |
| <i>Portulaca papulosa</i>       | 0           | 0         | <b>83</b> | 0         | 0          | 0          |
| <i>Euphorbia pampeana</i>       | 0           | 0         | <b>81</b> | 0         | 0          | 0          |
| <i>Hordeum pusillum</i>         | 1           | 0         | <b>75</b> | 4         | 7          | 2          |
| <i>Selaginella sellowii</i>     | 2           | 24        | <b>72</b> | 0         | 0          | 0          |
| <i>Stipa charruana</i>          | 0           | 0         | 0         | <b>75</b> | 3          | 2          |
| <i>Kyllinga odorata</i>         | 0           | 0         | 4         | <b>72</b> | 6          | 0          |
| <i>Calotheca brizoides</i>      | 0           | 0         | 0         | <b>72</b> | 0          | 0          |
| <i>Eleocharis dunensis</i>      | 0           | 0         | 0         | 0         | <b>100</b> | 0          |
| <i>Juncus dombeyanus</i>        | 0           | 0         | 0         | 2         | <b>83</b>  | 0          |
| <i>Nothoscordum sp.</i>         | 0           | 0         | 0         | 0         | <b>77</b>  | 21         |
| <i>Juncus imbricatus</i>        | 1           | 0         | 12        | 15        | <b>72</b>  | 0          |
| <i>Hydrocotyle sp.</i>          | 0           | 0         | 0         | 0         | <b>71</b>  | 0          |
| <i>Bromus catharticus</i>       | 0           | 0         | 0         | 0         | 0          | <b>100</b> |
| <i>Relbunium bigeminum</i>      | 0           | 0         | 0         | 0         | 0          | <b>100</b> |
| <i>Poa lanigera</i>             | 0           | 0         | 0         | 0         | 2          | <b>97</b>  |
| <i>Botriochloa imperatoides</i> | 0           | 0         | 0         | 0         | 4          | <b>92</b>  |
| <i>Linum littorale</i>          | 0           | 0         | 0         | 1         | 0          | <b>92</b>  |

Los suelos superficiales negros presentan mayores niveles de fósforo, conductividad eléctrica y porcentaje de carbono orgánico que los suelos rojos (Anexo 1). Las praderas de los suelos superficiales están constituidas por una vegetación baja y más rala en los litosoles rojos que en los negros, y con porcentajes de suelo desnudo y pedregosidad mayores a medida que decrece la profundidad del suelo (Carámbula, 1988). Las praderas naturales de los suelos superficiales de Basalto están compuestas principalmente por gramíneas perennes de ciclo estival, luego gramíneas

perennes invernales, hierbas enanas y en menor medida por gramíneas anuales invernales y malezas subarborescentes como *Bacharis coridifolia* "Mío mío" (Castro, 1980; Berretta, 1998b) (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Contribución de especies (%) en diferentes tipos de suelos: SR=Superficial Rojo, SN=Superficial Negro y P=Profundo. Elaborado a partir de datos de Berretta (1998a) y Castro (1980). En negrita se resaltan las 10 especies con mayor contribución específica de cada tipo de suelo.

| Especie                        | SR         | SN          | P           |
|--------------------------------|------------|-------------|-------------|
| <i>Andropogon ternatus</i>     | 2,5        | 1,6         | <b>3,2</b>  |
| <i>Aristida spp.</i>           | 2,7        | 1,7         | 2,0         |
| <i>Bothriochloa laguroides</i> | <b>5,8</b> | <b>6,8</b>  | <b>6,0</b>  |
| <i>Bouteloua megapotamica</i>  | 1,7        | 0,7         | 0           |
| <i>Chaptalia pilloseioides</i> | 0          | <b>5,8</b>  | 0,3         |
| <i>Chloris grandiflora</i>     | <b>6,3</b> | 0           | 0           |
| <i>Cyperus sp.-Carex sp.</i>   | 0,6        | 1,9         | <b>10,5</b> |
| <i>Coelorachis selleana</i>    | 1,1        | <b>2,4</b>  | <b>5,8</b>  |
| <i>Eragrostis lugens</i>       | 1,0        | 0,4         | 0,1         |
| <i>Eustachys bahiensis</i>     | 1,9        | <b>4,9</b>  | 0           |
| <i>Oxalis spp.</i>             | <b>4,3</b> | <b>7,2</b>  | 2,1         |
| <i>Panicum milioides</i>       | 0          | 0           | 2,1         |
| <i>Paspalum dilatatum</i>      | 0,2        | 0,6         | 2,5         |
| <i>Paspalum notatum</i>        | <b>9,7</b> | <b>5,6</b>  | <b>10,3</b> |
| <i>Paspalum plicatulum</i>     | 0,6        | 1,3         | <b>4,0</b>  |
| <i>Piptochaetium sp.</i>       | <b>6,1</b> | <b>13,1</b> | <b>8,3</b>  |
| <i>Plantago myosurus</i>       | <b>4,8</b> | 0           | 0           |
| <i>Poa lanigera</i>            | 0          | 0           | <b>3,8</b>  |
| <i>Schizachyrium spicatum</i>  | <b>5,8</b> | <b>7,7</b>  | <b>3,7</b>  |
| <i>Selaginella sellowii</i>    | <b>5,3</b> | <b>2,7</b>  | 0           |
| <i>Setaria sp.</i>             | 2,7        | 0,5         | 0,2         |
| <i>Soliva pterosperma</i>      | <b>6,9</b> | 0,3         | 0           |
| <i>Stipa neesiana</i>          | <b>4,0</b> | <b>6,6</b>  | <b>5,4</b>  |
| <i>Tripogon spicatus</i>       | 3,9        | 0           | 0           |

La distribución estacional del crecimiento de las pasturas indica que la vegetación de los suelos superficiales presentan a una notable crisis estival, en este sentido se trata de los suelos de Uruguay más expuestos a las sequías (Carámbula, 1988).

## **Efectos de la carga animal en la vegetación**

### Interacciones del clima y el pastoreo en praderas naturales

El pastoreo y la variabilidad climática son agentes de cambio de la vegetación que operan en diferentes escalas espaciales y temporales. El pastoreo provoca cambios en la estructura y composición de las praderas en el largo plazo, mientras que los eventos climáticos influyen en la magnitud y trayectoria de dichos cambios en el corto plazo (Fuhlendorf *et al.*, 2001). Los efectos de las sequías en la vegetación son intermitentes y no selectivos, mientras que los impactos del pastoreo son más continuos y selectivos en las diferentes especies o grupos funcionales (Illius y O'Connor, 1999). Los períodos de sequía tienen un efecto mayor a altas intensidades de pastoreo, disminuyendo el área basal y la densidad de plantas (Allen *et al.*, 1995), e incrementando la mortalidad de individuos.

Las condiciones climáticas, específicamente las lluvias en las estaciones de primavera y verano, momentos donde se concentra la mayor parte del crecimiento de las pasturas, explican una alta proporción de la variación en la producción anual de forraje (Berretta y Bemhaja, 1998). Las praderas naturales de Basalto presentan un comportamiento semejante al de la mayoría de los ecosistemas pastoriles del mundo, en los cuales la variabilidad climática genera cambios temporales en la oferta de forraje, alternando períodos de excedentes y de escasez de forraje. Berretta y Bemhaja (1998) reportaron la producción promedio de forraje para el período 1980-1994 de 2900 (1400 - 4800) kg MS/ha/año para suelos superficiales rojos y 3800 (2400 - 5500) kg MS/ha/año para suelos superficiales negros respectivamente (Figura 1). El clima afecta notoriamente la frecuencia y la producción de las diferentes especies, siendo las lluvias la principal variable que explica dichos cambios en praderas de Uruguay (Berretta, 1991) y en otras praderas del mundo (Fynn y O'Connor, 2000).

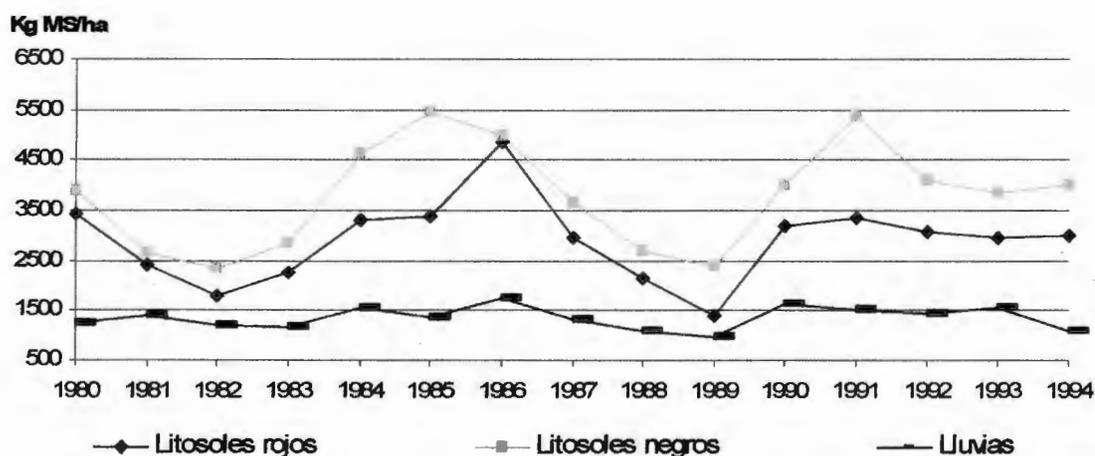


Figura 1. Producción anual de forraje de dos tipos de Litosoles de Basalto en Uruguay (Berretta *et al.*, 2001) y lluvias acumuladas anuales (Promedio Salto Grande – Tacuarembó) en el período 1980-1994.

Las praderas naturales expuestas a presiones de selección divergentes, presentan mecanismos de acción y reacción que se manifiestan en rápidas capacidades de cambio frente a variaciones en el ambiente (Milchunas *et al.*, 1988). Las precipitaciones interactúan con la carga animal provocando incrementos o disminuciones en la oferta de forraje en años secos o lluviosos. En un año seco un mismo nivel de carga animal representa una mayor presión de pastoreo, debido al menor crecimiento de la pastura comparado con un año lluvioso. Los efectos conjuntos de la carga animal y el clima implican diferentes impactos del pastoreo en la evolución de la composición de especies en años climáticamente contrastantes (Ellis y Swift, 1988). Esta interacción fue advertida por Rosengurt (1946) que recomendó adaptar la carga de animales a las fluctuaciones del estado de los campos.

Establecer el número de animales que pastorean en un potrero es la herramienta más importante en el manejo de pasturas naturales debido a que la carga animal afecta el crecimiento de la pastura, y con ello la producción animal individual y por hectárea (Holecheck *et al.*, 1999; Berretta, 2001). Cada tipo de pastura tiene un potencial de producción, el cual se alcanza o no dependiendo principalmente de las condiciones climáticas que determinan la capacidad de carga animal. En este contexto, la aplicación de determinadas prácticas de manejo combinadas con factores ambientales adversos por ejemplo (alta dotación de ganado y sequía) pueden causar degradación de la pastura por sobrepastoreo.

## Efecto del pastoreo en la estructura, composición y funcionamiento de la vegetación

Los principales efectos del pastoreo en las praderas naturales son modificaciones en la productividad primaria neta (Holechek *et al.*, 1999; McNaughton, 1983; Altesor *et al.*, 2005; Olmos *et al.*, 2005), así como cambios en la estructura y funcionamiento de las comunidades (Milchunas y Lauenroth, 1993; Rodríguez *et al.*, 2003; Cingolani *et al.*, 2005a; Altesor *et al.*, 2006). La estructura de las praderas naturales se refiere a la configuración espacial y a la composición de especies de una comunidad (Sala *et al.*, 1986). Los principales componentes de la estructura de las praderas que son afectados por el pastoreo son la composición y diversidad de especies (Noy-Meir *et al.*, 1989; McIntyre and Lavorel 2001; Rodríguez *et al.*, 2003) así como la oferta de forraje y su distribución vertical (Sala *et al.*, 1986). La magnitud y el sentido de estos cambios que provoca el pastoreo han generado numerosas controversias, muchas de las cuales según Paruelo *et al.* (2004) se atribuyen a la falta de definición del nivel y la escala de análisis. Otros autores consideran que estas respuestas estructurales y funcionales de las praderas naturales frente a la herbivoría pueden ser muy disímiles y a veces opuestas, debido principalmente a diferencias en la historia evolutiva del pastoreo, el tipo de herbívoro y la productividad del sitio (Milchunas *et al.*, 1988), el clima (Fynn y O'Connor, 2000), el manejo del pastoreo (Bullock *et al.*, 2001) y el estado de desarrollo de las plantas (Briske, 1991).

Las prácticas de manejo aplicadas a las praderas naturales afectan su tasa de crecimiento condicionando la productividad de las mismas (Olmos *et al.*, 2005). El pastoreo es considerado una perturbación en algunas praderas naturales de Australia (McIntyre y Lavorel, 1994). Sin embargo, en praderas de África oriental (Milchunas *et al.*, 1988) e Israel (Noy-Meir *et al.*, 1989) el pastoreo es un componente incorporado al ecosistema. 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 un patrón general que abarque la heterogeneidad de las praderas (Paruelo *et al.*, 2004).

Cingolani *et al.* (2005b) sugieren que los sistemas que evolucionaron con altas presiones de herbivoría son más resilientes como consecuencia de las variaciones temporales y espaciales en la presión de herbivoría durante tiempos evolutivos. Según estos últimos autores, los cambios producidos en la vegetación por las cargas ganaderas habituales son reversibles. Milchunas *et al.* (1988) plantean que la historia evolutiva de pastoreo y los niveles de selectividad en la dieta tienen un gran impacto en la fisionomía de la pastura y en su capacidad para resistir el pastoreo. En el mismo sentido, Olmos y

Godron (1990) destacan a la carga animal como factor estructurador de las comunidades de pasturas naturales. Si la dotación excede a la capacidad de carga de una pradera, generalmente se produce un cambio en la vegetación hacia una comunidad dominada por especies menos productivas, asociado a un cambio en los tipos vegetativos (Millot *et al.*, 1987; Formoso, 1995).

Al fijar la carga animal se establece la demanda animal sobre la pastura y se afecta la oferta de forraje. En la medida en que aumenta la carga animal disminuye la oferta de forraje y se reduce la selectividad de los animales, los cuales comienzan a consumir especies poco palatables. Los cambios en la carga animal también alteran la actividad de pastoreo, con lo cual se afecta el consumo de forraje mediante cambios en la frecuencia e intensidad de defoliación de las plantas (Bransby, 1988). En el corto plazo, la carga animal define la tasa de utilización de la pastura, la calidad del forraje, el pisoteo y la senescencia. En el mediano plazo, la carga animal influye en la composición botánica y la producción de forraje (Borrelli, 2001). Mientras que en el largo plazo, altas cargas animales disminuyen la frecuencia de las especies más palatables, aumentan la superficie de suelo desnudo acelerando el proceso de erosión de suelos y se reduce la receptividad ganadera (Millot *et al.*, 1987).

A nivel de suelos, el pastoreo modifica la tasa de acumulación y descomposición de mantillo y la proporción de suelo desnudo, afectando así la densidad y tipos de sitios para la regeneración de las especies a partir de semillas. El incremento de la intensidad de pastoreo disminuye la capacidad de infiltración de los suelos, debido a un incremento de la compactación superficial (Kauffman *et al.*, 2004) acelerando la erosión de suelos. El pastoreo también modifica la proporción de la biomasa aérea y radicular en el total de la planta, así como la relación entre el forraje verde y seco. Adicionalmente, altos niveles de carga animal provocan una retroalimentación negativa entre la pastura y el suelo, disminuyendo la cantidad y calidad de restos orgánicos que se incorporan al suelo (Bardgett y Wardle, 2003).

Ayala *et al.* (1993) identifican a la frecuencia y la intensidad de defoliación como las dos variables de manejo del pastoreo de mayor impacto en el crecimiento de praderas naturales en la zona este de Uruguay. La intensidad de pastoreo, define el área foliar que las plantas disponen para mantenerse y crecer, y puede tener un efecto directo sobre la productividad y persistencia de las especies más palatables (Borrelli y Oliva, 2001). Debido a la alta variabilidad en la producción estacional y anual de forraje, cargas animales relativamente altas por períodos prolongados tienden a provocar un

Rehabilitamiento de las plantas consumidas por los animales, (Berretta y Bemhaja, 1998).  
 Las circunstancias disminuyen las reservas de la planta y se condiciona la tasa de crecimiento de la  
 pastura a partir del área foliar remanente (Parson y Penning, 1988).

La consecuencia más importante del pastoreo en el crecimiento de las plantas individuales es una  
 reducción de la capacidad fotosintética asociada a la disminución del área foliar (Briske, 1991).  
 Aunque McNaughton (1983) y Belsky (1986) trabajando a nivel de plantas individuales encontraron  
 que el pastoreo puede dar lugar a aumentos compensatorios de la tasa de crecimiento en cortos  
 periodos de tiempo. El pastoreo altera las interacciones competitivas entre las especies removiendo el  
 área foliar y estableciendo diferencias en el crecimiento posterior a la defoliación (Briske, 1991). La  
 composición de una comunidad es alterada cuando determinada frecuencia, intensidad o estación de  
 pastoreo en interacción con el clima cambian las ventajas competitivas hacia otras especies.

En campos de Basalto el incremento de la carga animal provoca la sustitución de gramíneas de porte  
 erecto por gramíneas postradas. Especies cespitosas como *Stipa neesiana*, *Paspalum plicatulum*,  
*Andropogon ternatus*, *Coelorachis selloana* y *Aristida* sp., son reemplazadas por especies de bajo  
 porte como *Paspalum notatum*, *Chevreulia sarmentosa* y *Trifolium polymorphum* (Berretta, 1996).  
 Estos cambios suceden porque las especies cespitosas palatables no pueden mantener las tasas de  
 crecimiento con el aumento de la intensidad de pastoreo y quedan en desventaja frente a las especies  
 postradas (McIntyre y Lavorel, 2001). Otro cambio que provoca el incremento de la intensidad de  
 pastoreo animal es el reemplazo de especies invernales por especies estivales (Berretta, 1996; Altesor  
*et al.*, 2005; Jaurena y Rivas, 2005). Berretta (1996) atribuye dicho comportamiento al incremento de  
 las gramíneas estoloníferas, explicando que la persistencia en las situaciones de alta carga animal  
 depende exclusivamente de la propagación vegetativa. Por otro lado con cargas animales bajas o en  
 exclusiones del pastoreo se da un incremento de gramíneas altas que compiten por luz desplazando a  
 especies de gramíneas postradas y hierbas enanas.

El efecto de la carga animal interacciona con el método de pastoreo y con la composición de la carga.  
 Aumentos de carga por encima de las 0,8 Unidades Ganaderas (UG)/ha promedio anual en pastoreo  
 continuo en praderas naturales de Basalto provocan la sustitución de especies productivas por otras de  
 menor valor pastoral (Berretta, 1996). Dicha sustitución es más intensa en pastoreo continuo y con  
 elevada relación ovino/vacuno, debido a la alta capacidad selectiva y a la mayor capacidad de

consumo de los lanares en los primeros centímetros del tapiz (Berretta, 2005). Este autor estudiando la producción de lana fina con 5, 8 y 11 capones/ha determinó que el incremento de la carga aumenta la superficie con suelo descubierto, y disminuye la densidad de la vegetación y el número de especies censadas. Ayala y Bermúdez (2005), evaluando un sistema mixto ovino/vacuno con una relación 2:1 registraron reducciones en la capacidad de carga de praderas naturales de lomadas del Este de Uruguay con una carga anual de 1.07 UG/ha.

Otros trabajos, además de considerar el ajuste de la carga de animales como principal medida de manejo, también destacan a la realización de períodos de descansos del pastoreo para la recuperación de pasturas degradadas. Rosengurtt (1979) resalta la importancia de los cierres de primavera y otoño para promover el aumento de las especies finas y tiernas de invierno. Boggiano *et al.* (2005) destacan la rápida recuperación de la población de especies de pastos finos alternando pastoreos con descansos, en campos en que éstos presentan una contribución superior al 20 %. Estos alivios o cierres temporales del pastoreo permiten la recuperación de las especies más palatables luego de ser pastoreadas en forma selectiva (Millot *et al.*, 1987; Cingolani *et al.*, 2007). En este sentido, Olmos (1991) destaca que el conocimiento de la fenología de las especies dominantes o de mayor valor forrajero permitirían identificar épocas del año en las que se podría afectar la presencia proporcional de las mismas.

#### Efecto del pastoreo en la diversidad de especies de las praderas naturales

Uruguay forma parte del centro de diversidad primario de forrajeras nativas de la provincia fitogeográfica "Pampeana", y dentro de ésta en el distrito Uruguayense de acuerdo con Cabrera y Willinck (1973). Este Distrito, además de Uruguay, incluye el sur del Estado de Río Grande do Sul en Brasil y la zona este del litoral argentino, ubicándose en una zona de transición entre la Provincia del Espinal y la Paranaense (Cabrera y Willinck, 1973). La vegetación nativa predominante es denominada campo natural o pradera natural, en la cual especies de gramíneas y leguminosas forrajeras de clima templado y subtropical han coevolucionado junto con herbívoros nativos y domésticos. Las particulares características climáticas de la región facilitan la inusual coexistencia de gramíneas con metabolismo C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, con más de 550 especies de diversos géneros (Bilenca y Miñarro, 2004). La diversidad de las praderas naturales está disminuyendo por la transformación de hábitat reportada por Díaz *et al.* (2006) en Uruguay, Díaz *et al.* (2001) en Argentina y Overbeck *et al.* (2007) en Brasil, y por sub o sobrepastoreo (Olmos *et al.*, 2005).

La diversidad biológica es la variedad y variabilidad entre organismos vivos y sus complejos ecológicos relacionados, los cuales pueden ser agrupados en diferentes niveles de organización: ecosistémica, específica y genética (Noss, 1990). A su vez, cada una de estas categorías presenta tres atributos: composición, estructura y función, los que pueden ser monitoreados por medio de indicadores en cada nivel de organización (Noss, 1990). La diversidad de especies tiene consecuencias funcionales, debido a que el número y el tipo de especies presentes influyen en los procesos del ecosistema (Chapin *et al.*, 2000). Estos últimos autores reportaron que los componentes de la diversidad de especies que determinan la expresión de sus atributos son: la riqueza de especies, la abundancia relativa de las mismas, la composición particular de especies, sus interacciones y la variabilidad espacial y temporal de las mismas. En el mismo sentido, López y Valentine (2003) afirman que la variabilidad dentro y entre especies, la diversidad de ecotipos y la plasticidad fenotípica son factores relevantes en el mantenimiento de la diversidad espacial y temporal de ecosistemas pastoriles expuestos a ambientes heterogéneos y cambiantes. De este modo, la diversidad existente representa un seguro con diferentes combinaciones adaptativas, especialmente en ambientes cambiantes, que influyen en la resistencia y la resiliencia de los ecosistemas al cambio climático (Chapin *et al.*, 2000; Rajora y Mosseler, 2001).

Existen evidencias de que la biodiversidad mantiene estables a los ecosistemas, un ejemplo de ello es que el descenso en la diversidad de especies en praderas se asocia a una caída de su productividad (Tilman, 1996). Las especies subordinadas son similares a las dominantes en términos de la función que cumplen en el ecosistema, pero difieren en su capacidad de respuesta frente a disturbios o estreses ambientales (Walker *et al.*, 1999). Esto le confiere resiliencia a las comunidades, ya que si cambian las condiciones y disminuyen las especies dominantes, éstas son sustituidas por las subordinadas, manteniéndose la función que cumplen en el ecosistema. Chapin *et al.*, (2000) y Cingolani *et al.* (2005b) establecen que se debería prestar más atención a la composición de especies y a su equitatividad, porque dichas características generalmente responden más rápido a los disturbios que la riqueza de especies.

Las praderas naturales son comunidades vegetales multiespecíficas, complejas y dinámicas, que interactúan con el ambiente y los animales en pastoreo (Milot *et al.*, 1987). Según este autor, existe una alta diversidad de ciclos de producción, hábitos de crecimiento y valor nutritivo, que hacen un uso complementario de los recursos y generan una estructura heterogénea en el tiempo y espacio. Dicha estructura se visualiza como manchas que representan a un mosaico de especies, la cual

aumenta aún más su heterogeneidad al ser pastoreadas en forma selectiva y por diferentes tipos de animales. Dentro de este arreglo espacial, los herbívoros controlan la diversidad de plantas afectando las dinámicas locales de colonización y extinción, las que están relacionadas con el número de especies disponibles a escalas mayores (Olf y Ritchie, 1998).

Milchunas *et al.* (1988) formularon un modelo sobre el efecto del pastoreo a nivel de comunidad, planteando que la magnitud del efecto depende de de la productividad del sitio y de la historia evolutiva del pastoreo. En este modelo, los gradientes ambientales de lluvias y fertilidad de suelos, y la historia evolutiva de pastoreo explican los patrones de efectos del pastoreo en la diversidad. La historia evolutiva de pastoreo es el resultado de la coevolución de herbívoros y praderas, en la cual por selección natural se han filtrado las especies más adaptadas al ambiente y a las condiciones de pastoreo. El manejo histórico de un potrero en las décadas o siglos pasados pudo haber eliminado a ciertos grupos de especies (McIntyre *et al.*, 2003), afectando así la respuesta actual al pastoreo. Cingolani *et al.* (2008) señalan que pueden coexistir dos conjuntos de especies: uno más adaptado a resistir la herbivoría y otro más adaptado a competir por los recursos. Estos autores consideran que en sistemas que evolucionaron con alta presión de herbivoría los mecanismos de resiliencia de las plantas permiten que estos dos conjuntos se reemplacen en forma reversible ante cambios en la intensidad de pastoreo. En cambio, en los sistemas que evolucionaron con baja presión de herbívoros, el reemplazo es irreversible o muy lento ya que las especies susceptibles no tienen mecanismos que les permitan recuperarse luego de un período de sobrepastoreo (Cingolani *et al.*, 2005b).

Ejemplos de praderas con corta historia de pastoreo son la estepa patagónica (Borrelli y Oliva, 2001) y praderas templadas de Australia (McIntyre y Lavorel, 1994). En estos últimos casos los niveles comerciales de intensidad del pastoreo disminuyen la diversidad de especies y pueden causar extinciones locales de especies nativas sensibles y favorecer la invasión de especies exóticas (McIntyre *et al.*, 2003). En praderas con larga historia de pastoreo como las de África oriental (Milchunas *et al.*, 1988) o las praderas mediterráneas de Israel (Noy-Meir *et al.*, 1989), la diversidad es máxima en presencia de los herbívoros y en general no se observa la invasión de especies exóticas. En cambio, a nivel de praderas naturales templadas y subtropicales de América del sur el modelo propuesto por Milchunas *et al.* (1988) subestima el efecto de los herbívoros nativos. En este sentido Behling y Pillar (2007) y Behling *et al.* (2009) señalan que los grandes mamíferos herbívoros ya extintos, con hábitos de pastoreo similares al de los bovinos, habrían sido los responsables del

mantenimiento de una alta diversidad de especies y de la alta resiliencia al pastoreo de las praderas naturales de la región.

Diferentes trabajos Uruguay (*Altesor et al.*, 1998; *Rodríguez et al.*, 2003; *Jaurena y Rivas*, 2005; *Altesor et al.*, 2006) y en el resto de la región (*Sala et al.*, 1986) demostraron que la exclusión del pastoreo promueve una disminución de la riqueza y diversidad de especies de plantas. En todos los casos dicha caída se explica por una fuerte disminución de las gramíneas con crecimiento postrado y en menor medida por el descenso de hierbas enanas. El reemplazo de especies al excluir el pastoreo ocurre principalmente en los 2 o 3 primeros años de iniciada la sucesión (*Rodríguez et al.*, 2003). Según estos resultados el comportamiento de las praderas de Uruguay es más parecido al de sitios con larga historia de pastoreo, lo que sugiere que evolucionaron con una importante presión de pastoreo de herbívoros nativos previo a la introducción de la ganadería.

Los efectos del pastoreo en la diversidad están influenciados por el tipo de herbívoro, la intensidad de defoliación y el ambiente (*Olf y Ritchie*, 1998), la selectividad (*Noy-Meir et al.* 1989), el manejo del pastoreo (*Bullock et al.*, 2001) y la historia evolutiva de pastoreo (*Milchunas et al.*, 1988). La magnitud del efecto del pastoreo en la diversidad de especies depende principalmente del impacto en la biomasa y en la reproducción de las especies dominantes (*Noy-Meir et al.*, 1989; *Briske* 1991; *Olf y Ritchie*, 1998; *Stenberg et al.*, 2003). Existen diferentes teorías del impacto del pastoreo en la diversidad, una de las hipótesis más aceptadas, propuesta por *McNaughton* (1983) sugiere que la respuesta a la herbivoría puede ser positiva o negativa dependiendo de la intensidad del pastoreo. A presiones de pastoreo moderadas se genera un mosaico de micro hábitats y formas de vida que facilita una mayor riqueza de especies (*McNaughton*, 1983; *Milchunas et al.*, 1988). La menor diversidad con baja o nula intensidad de pastoreo, como se explicó anteriormente, se relaciona con la competencia de pocas especies dominantes que excluyen a las menos competitivas (*Milchunas et al.*, 1988). En cambio en el otro extremo, con altas intensidades de pastoreo se excluye a las especies cespitosas que no toleran el sobrepastoreo. En la medida en que la intensidad de pastoreo es fluctuante según las condiciones de crecimiento de la pradera determinadas por el clima, también lo son los efectos en la riqueza de especies, los que varían entre años (*Oba et al.*, 2001).

El sobrepastoreo favorece por un lado a gramíneas postradas como es el caso de *Paspalum notatum* y *Axonopus affinis* con estructuras especializadas de propagación vegetativa, y a hierbas enanas que acumulan una parte importante de la biomasa debajo del horizonte de pastoreo (Olmos *et al.*, 2005). Por otro lado, el sobrepastoreo también favorece a especies poco palatables que presentan hojas muy duras como es el caso de *Stipa charruana* y a malezas de alto y mediano porte que no son consumidas por su toxicidad como *Baccharis coridifolia* o por la presencia de espinas como *Eryngium horridum*. En cuanto a las especies sensibles al sobrepastoreo, las gramíneas perennes invernales de alta calidad forrajera como *Bromus auleticus*, *Stipa neesiana* y *Poa Lanigera* son las que más disminuyen su frecuencia (Millot *et al.*, 1987; Saldanha, 2005).

Trabajos de Altesor *et al.* (1998) han evaluado los cambios ocurridos en el período 1935-1990 en campos de la zona de Palleros en Uruguay, los cuales evidencian la degradación del valor pastoral de dichas praderas. Estos autores destacan una disminución de la frecuencia de gramíneas perennes invernales finas y tiernas, y un aumento de las hierbas enanas adaptadas al sobrepastoreo. Además de la degradación por excesos de carga animal que llevan al sobrepastoreo, el pastoreo selectivo también contribuye a la reducción de las especies y ecotipos más productivos y palatables de las praderas naturales (Millot *et al.*, 1987).

### Grupos funcionales de respuesta al pastoreo

Para evaluar el efecto de las perturbaciones a nivel de comunidades de praderas naturales Díaz y Cabido (1997) destacan que es necesario sintetizar la información que surge de las respuestas individuales de las especies. Del mismo modo, Lavorel *et al.* (1997) proponen que las especies pueden ser agrupadas según su respuesta frente a cambios en el ambiente o por sus efectos en el ecosistema, basadas en un grupo de atributos biológicos comunes. Estos agrupamientos, denominados grupos o tipos funcionales, son grupos de especies que presentan características biológicas similares y presentan una respuesta semejante ante cambios en el ambiente (Kleyer, 1999). Aunque el efecto del pastoreo en la composición y diversidad de praderas naturales aún continúa siendo controvertido, existe un creciente consenso de que la diversidad funcional explica el funcionamiento de estos ecosistemas (Díaz *et al.*, 2001; McIntyre y Lavorel, 2001). Específicamente, la evaluación de grupos funcionales de respuesta al pastoreo busca identificar combinaciones de atributos de las especies que le permitan persistir en determinadas presiones de herbivoría (Sosinski y Pillar, 2004).

El desafío de la predicción del efecto del pastoreo a nivel de ecosistemas ha promovido la búsqueda de parámetros indicadores de dicha respuesta, que han sido denominados atributos funcionales (Gitay y Noble, 1997; Díaz y Cabido, 1997; Westoby, 1998). Es ampliamente reconocido que las predicciones de las respuestas de las comunidades requieren una clasificación funcional de las especies (Lavorel *et al.*, 1997), para lo cual se han desarrollado diferentes modelos basados en atributos funcionales (Westoby y Wright, 2006). Los atributos funcionales son características morfo-fisiológicas relacionadas con la adaptación de las especies, las cuales indirectamente afectan el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia de las plantas (Violle *et al.*, 2007), influyendo en la estructura y función de las comunidades y determinando interacciones competitivas entre las especies (Briske, 1991).

El mecanismo por el cual un grupo de especies se vuelve dominante responde a factores ambientales y puede ser visto como un proceso de remoción selectiva o filtrado de especies (Keddy, 1992). El ambiente biótico y abiótico actúa removiendo a especies que no tienen la combinación adecuada de atributos para adaptarse a esas condiciones (Keddy, 1992; Díaz *et al.*, 1998). Los valores de las características (atributos) de una determinada especie y su combinación definen la probabilidad de presencia de la misma, pero no necesariamente se relacionan con la posibilidad de que ésta se vuelva abundante (Cingolani *et al.*, 2007).

La constitución de especies de una comunidad es el resultado de dos procesos de filtrado. El primero determina la probabilidad de presencia de una especie según su combinación particular de caracteres, mientras que el segundo filtro determina cuáles de éstas tienen mayor probabilidad de volverse dominantes (Keddy, 1992). El segundo filtro es más fuerte que el primero, confirmando que la combinación de características que una especie necesita para ser dominante es mucho más restricta que para estar presente en una comunidad (Cingolani *et al.*, 2007). Dichos autores encontraron que las características de las especies que son favorecidas en el segundo filtro son más variables y dependientes del ambiente. El pastoreo es un filtro inconsistente debido a que las diferentes especies pueden presentar la misma respuesta al pastoreo con estrategias adquisitivas opuestas de frente a este disturbio: tolerancia o resistencia. Las especies tolerantes necesitan tejidos adquisitivos para sostener el rebrote, mientras que las resistentes necesitan tejidos conservadores para prevenir su consumo (Cingolani *et al.*, 2007).

La respuesta funcional de las plantas frente al pastoreo puede ser dividida en grupos de especies con estrategias de resistencia y tolerancia. En la primera estrategia la respuesta al pastoreo es un incremento de las especies poco o no palatables, de crecimiento lento, con bajos nutrientes y alto contenido de defensas (Mac Gillivray, 1995), rasgos que minimizan la probabilidad de que una planta sea pastoreada (Briske, 1991). En cambio en la estrategia de tolerancia las especies presentan altos contenidos de nutrientes y bajos niveles de defensas promoviendo un rápido rebrote y/o propagación vegetativa (Briske, 1991). La predominancia de una u otra estrategia ha sido relacionada por Cingolani *et al.* (2007) con la productividad del sitio. Dichos autores señalan que en sitios poco productivos, el pastoreo promueve el reemplazo de especies palatables por especies menos palatables con estrategias de resistencia o evasión que les permiten subsistir en la comunidad sin ser consumidas. Por otro lado, en sitios productivos, las especies con estrategias tolerantes al pastoreo reemplazan a las especies sensibles.

Se han desarrollado esquemas de agrupamiento funcional con énfasis en tipos vegetativos basados en atributos morfológicos. En este sentido, Rosengurt (1979) y Lavorel *et al.* (1997) destacan la necesidad de un enfoque jerárquico para la clasificación funcional, realizando un primer ordenamiento en función de los tipos vegetativos y luego dentro de éste en función del ciclo de vida de las especies. Es así que, McIntire y Lavorel (2001) recomiendan el estudio de atributos estructurales y funcionales, los cuales son comparativamente más fáciles de medir que los caracteres fisiológicos. Estos autores demostraron que bajas cargas animales se relacionan con los siguientes atributos: plantas altas, hemicriptófitas, perennes, semillas de mediano tamaño y/o de baja fecundidad. Mientras que los atributos relacionados con altas cargas animales fueron: baja altura, dispersión lateral, ciclo de vida anual, semillas pequeñas y de alta fecundidad.

Resultados similares encontraron Rodríguez *et al.* (2003) en Uruguay demostrando que la exclusión del pastoreo promueve un incremento en la frecuencia de gramíneas cespitosas, con hojas finas y semillas largas (> 0,3 cm). Estudios realizados en Brasil destacan a la altura de planta (Quadros y Pillar, 2001) y a la resistencia de la lámina a la tensión (Boggiano, 1995) como los atributos de las plantas que maximizaron la congruencia entre vegetación y pastoreo. Esta última característica se asocia con la resistencia al pastoreo y se relaciona en forma positiva con el contenido de fibra detergente ácida y neutra (Gregorini *et al.*, 2009).

Junto con el desarrollo de los grupos funcionales se han generado modelos que intentan explicar las diferentes estrategias funcionales de las especies, basados principalmente en la combinación de atributos morfológicos y funcionales. Uno de los primeros esquemas desarrollado por Grime (1979) es la clasificación C-S-R en función de la competitividad, tolerancia a estreses y adaptación a ambientes modificados, midiendo tamaño de planta, su longevidad y período de floración. Esta clasificación establece que las especies poseen atributos relacionadas con su comportamiento ecológico: competitividad en ausencia de stress y de disturbios, tolerancia a stress en casos de alto stress y bajo disturbio, y ruderalidad en casos de alto disturbio y bajo stress (Grime *et al.*, 1997). Westoby (1998) propone el esquema “hoja-altura-semilla” que clasifica a las especies según su comportamiento ecológico integrando características funcionales de fácil cuantificación, dentro de las cuales destaca al área foliar específica (AFE) como indicador de dichas estrategias.

El AFE y el porcentaje de materia seca de las hojas (PMSH) son atributos que han sido reconocidos como indicadores funcionales de las estrategias de uso de los recursos que presentan las especies (Ryser and Urbas, 2000; Garnier *et al.*, 2004; Al Haj Khaled *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2005). Altos valores de AFE se correlacionan con incrementos de la capacidad fotosintética (Reich *et al.*, 1999) y con altas tasas de crecimiento (Garnier, 1992). Mientras tanto, el PMSH se correlaciona en forma negativa con la tasa de crecimiento y con el AFE (Gross *et al.*, 2007). El PMSH es más fácil de medir, tiene menor variabilidad entre muestras y no depende del espesor de la hoja (Wilson *et al.*, 1999). Las clasificaciones de especies basadas en PMSH son generalmente más repetibles entre años y sitios, mientras que aquellas elaboradas según el AFE son más estables entre estaciones del año (Garnier *et al.*, 2001).

En algunos ecosistemas existe una relación de la calidad del forraje con el ambiente y la intensidad del pastoreo. En este sentido Al Haj Kalhed *et al.* (2006) demuestran dicha relación en especies que crecen en ambientes pobres, las cuales presentan bajos valores de AFE y alta proporción de pared celular. Características asociadas al tamaño y altura de planta, el área foliar y el espesor de hoja se han relacionado consistentemente con el pastoreo. Por otro lado, características más asociadas a la estrategia de adquirir recursos de la planta como AFE y RLT (Resistencia de la lámina a la tensión), se relacionan más con el nivel de humedad del suelo (Cingolani *et al.*, 2007). El PMSH ha sido identificado por Al Haj Kalhed *et al.* (2006) como la característica funcional más adecuada para clasificar a las especies de praderas naturales de acuerdo a su calidad forrajera. Duru *et al.* (2009)

demonstraron que el PMSH es el parámetro funcional que mejor se relacionó con características de valor agronómico utilizadas en modelos de crecimientos de las pasturas.

## **Modelos de evolución de pasturas naturales**

La ausencia de un modelo que explique los efectos del pastoreo en la evolución de praderas naturales condiciona el desarrollo de planes de manejo y monitoreo que hagan compatibles a los objetivos de producción y conservación. La sucesión vegetal es el resultado de la interacción de una multiplicidad de factores que actúan e interactúan en escalas espaciales y temporales en forma jerárquica afectando unidireccionalmente la dinámica de las plantas constituyentes de una comunidad (Delcourt *et al.*, 1983). Los cambios en la vegetación se relacionan con la composición inicial de la vegetación, la competencia entre especies, diferentes habilidades de colonización, la resistencia a la invasión de malezas y cambios en el ambiente (Pickett *et al.* 1987). Estos autores destacan que dichos factores actúan en diferentes escalas espacio-temporales y se relacionan con las tres causas de la sucesión: disponibilidad de sitios para la regeneración, diferente frecuencia de especies y rendimiento diferencial de las mismas.

Existen diferentes teorías y modelos de evolución de la vegetación desarrollados para analizar y predecir el funcionamiento de los ecosistemas pastoriles. El modelo pionero de dinámica de la vegetación fue definido en la Teoría Sucesional (Clements, 1936) que propuso que las diferentes comunidades en ausencia de pastoreo convergen hacia un único estado persistente denominado "clímax". En este marco, la intensidad de pastoreo produce cambios progresivos opuestos a la tendencia sucesional alterando la composición de especies de la comunidad, aunque dichos cambios son reversibles en la medida en que disminuye la presión del disturbio. Este modelo ha sido criticado por su incapacidad para describir diferentes estados de la vegetación que pueden ocurrir en un mismo sitio ecológico y en que la presumida vegetación "clímax" no necesariamente es lo mejor desde el punto de vista del manejo (Briske *et al.*, 2005).

Sucesiones ecológicas secundarias han sido estudiadas relacionadas con la intensidad del pastoreo y la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Tilman y Wedin (1991) encontraron que las plantas que

dominaron en el mediano y largo plazo fueron las que acumularon mayor cantidad de biomasa de raíces, explicando la razón de los cambios sucesionales en la habilidad de colonización, en la competencia por nutrientes y/o luz o en la interacción entre ellos. En los casos en que la defoliación representa un factor determinante, existiría un compromiso entre la susceptibilidad a la defoliación y la habilidad para competir por los recursos disponibles.

Westoby *et al.* (1989) identifican procesos ecológicos: períodos de sequía o abundancia de lluvias, cambios en la frecuencia del fuego y erosión severa de suelos que producen cambios discontinuos e irreversibles en la vegetación, explicados en el modelo de estados y transiciones. Este modelo se ha desarrollado para ecosistemas semiáridos, aunque Laterra (1994) lo plantea para interpretar los cambios en pajonales de *Paspalum quadrifarium*, y León y Burkart (1998) lo proponen para explicar la dinámica de praderas de la Pampa Deprimida. Según Briske *et al.* (2005) este modelo es un nuevo marco en el que encaja un amplio espectro de la dinámica de las comunidades, en el cual los cambios pueden ser reversibles o no en función de la intensidad y la duración de los disturbios.

La aplicación más efectiva del modelo de estados y transiciones ha sido en la evaluación de beneficios y riesgos de alternativas de manejo frente a diferentes condiciones climáticas (Briske *et al.*, 2005). Este autor señala que un manejo eficiente de la vegetación es aquel que retrasa o evita un umbral inminente hacia otro estado indeseado y facilita el pasaje hacia uno más favorable. La interpretación de este modelo sugiere la existencia de niveles de impactos que las comunidades no pueden absorber y pasan a otro estado de mayor degradación, menos productivo y más inestable. En este nuevo estado hay niveles de degradación-recuperación, pero no se vuelve a alcanzar el potencial anterior.

## **El problema a resolver**

La diversidad de especies de las praderas naturales, la heterogeneidad de suelos, la variabilidad climática dentro y entre años y sus interacciones determinan que sea muy complejo detectar cambios en respuesta a diferentes tipos de intervenciones (Smith y James, 2004). Esta situación dificulta la posibilidad de realizar predicciones sobre la dinámica de praderas naturales. En este contexto, el problema tecnológico a resolver es ¿cómo determinar y ajustar la capacidad de carga de praderas en un escenario de alta variabilidad? Para ello, Milchunas *et al.* (1988) plantean que la pregunta puede ser contestada desde un enfoque que considere la variabilidad espacial y temporal de las praderas. Desde una perspectiva espacial, identificando la respuesta al pastoreo de una mezcla de comunidades en un mismo potrero y desde un punto de vista temporal explicando los cambios en la composición y producción asociados a características del clima. En este contexto, se origina el objetivo del presente trabajo: identificar la respuesta al incremento de la carga animal en dos comunidades sobre suelos superficiales de Basalto.

Se presentan dos artículos de investigación, en los cuales específicamente se plantean las siguientes preguntas:

- 1) ¿Qué cambios provoca el incremento de la carga animal en la estructura de praderas naturales en dos tipos de suelos superficiales de Basalto?
- 2) ¿Cuáles son las especies indicadoras de niveles contrastantes de carga animal en ambos tipos de suelos?
- 3) ¿Existen características de las especies indicadores de su respuesta al pastoreo?
- 4) ¿Cuáles son los tipos funcionales de respuesta al incremento de la carga animal?

### III- ARTÍCULO 1

## **Efecto de la carga de capones en la estructura de praderas naturales sobre suelos superficiales de Basalto**

Jaurena Martín<sup>1</sup>; Bentancur Oscar<sup>2</sup>; Ayala Walter<sup>3</sup>; Rivas Mercedes<sup>4</sup>

<sup>1</sup> *Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, INIA Tacuarembó. Ruta 5 Km. 386, Tacuarembó, Uruguay*

<sup>2</sup> *Departamento de Biometría, Estadística y Computación. EEMAC, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Ruta 3 Km. 36, Paysandú, Uruguay.*

<sup>3</sup> *Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, INIA Treinta y Tres. Ruta 8 km. 282, Treinta y Tres, Uruguay.*

<sup>4</sup> *Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Avenida Gral. Garzón 780. CP 12900. Montevideo, Uruguay.*

Correo electrónico: [mjaurena@tb.inia.org.uy](mailto:mjaurena@tb.inia.org.uy)

**Palabras claves:** campos, pastoreo, lanares, dotación, flora

## Resumen

Establecer la carga animal es la medida de manejo más importante en sistemas pastoriles, debido a que determina la relación de la oferta de forraje con la demanda animal, y con ello se define la productividad animal. Se presentan resultados de un experimento que evaluó el efecto de 5,4 y 10,8 capones/ha en la estructura de praderas naturales sobre litosoles negros y rojos de Basalto. A partir de relevamientos florísticos se identificaron especies indicadoras de las cargas de animales y se realizaron análisis multivariados para establecer las relaciones de la composición botánica con los suelos y cargas de animales. El aumento de la carga animal disminuyó la oferta de forraje, pero no se detectaron cambios en la riqueza y diversidad de especies. La composición botánica varió más entre los tipos de suelos que entre las cargas de capones. Las gramíneas perennes de hábito cespitoso fueron el grupo más sensible al aumento de la carga de capones. En litosoles negros el incremento de la carga provocó la sustitución de gramíneas cespitosas por especies postradas, mientras que en litosoles rojos este cambio fue menor. En los litosoles negros, existirían estados alternativos de la vegetación reversibles, caracterizados por la dominancia de gramíneas cespitosas y postradas. En cambio, en los litosoles rojos la carga 5,4 capones/ha no fue suficiente para llegar al estado caracterizado por gramíneas cespitosas. Se identificaron 12 especies indicadoras de la historia reciente de pastoreo, cuya evaluación facilitará el desarrollo de planes de manejo y monitoreo de praderas naturales de Basalto.

## **Effect of ovines stocking rates in the structure of Basaltic shallow soils grasslands**

**Key words: prairies, grazing, wether, flora, vegetation**

### **Summary**

Deciding the stocking rate is the most important management tool in grasslands ecosystems, since it determines the relationship of forage offer with animal demand and thereby affects animal production. A field experiment assessed the effect of 5.4 vs 10.8 wether by hectare on the structure of grasslands of red and black basaltic shallow soils. Stocking rates indicator species were identified from floristic surveys and multivariate analysis were conducted to establish relations of botanical composition with the stocking rates and soils types. The increase of the stocking rate decrease the forage biomass, but species richness and diversity were not affected. In addition, the botanical composition was more different between soils types than stocking rates. The tall perennial grasses were the most sensitive group to the stocking rate increase. In black shallow soils there are alternative reversible vegetation states characterized by the dominance of tall grasses and prostrate species, whereas in red soils this change was of a smaller magnitude. In red shallow soils 5.4 wether by hectare was not enough to reach the state characterized by tall grasses. There were identified 12 species with increaser or decreaser grazing response that can be used as indicators of the state of grassland conservation and its evaluation will facilitate the development of management and monitoring plans of Basaltic grasslands.

## Introducción

Los campos o praderas naturales de Uruguay forman parte de los pastizales del Río de la Plata, una de las regiones de praderas templadas más extensa del mundo con un área de 760.000 Km<sup>2</sup> (Soriano, 1991). Estos pastizales incluyen dos grandes ecorregiones: 1) el Bioma Pampas en Argentina y 2) el Bioma Campos que comprende a Uruguay, el sur de Brasil y el centro este de Argentina. El Bioma Campos presenta praderas naturales con valores únicos de biodiversidad con más de tres mil especies de plantas vasculares de clima templado y subtropical (Bilenca y Miñarro, 2004). Estos autores destacan que las características climáticas de la región facilitan la coexistencia de una alta diversidad de especies y géneros de gramíneas herbáceas con metabolismo C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, que han coevolucionado junto con herbívoros nativos y domésticos. Si bien la pradera natural es la base nutricional de la ganadería de Uruguay, están ocurriendo cambios en el uso de la tierra que amenazan su conservación (Laterra y Rivas, 2005; Díaz *et al.*, 2006), por lo cual es necesario desarrollar estrategias destinadas a conservar sus características de biodiversidad.

El principal factor determinante del tipo de vegetación de pradera en Uruguay es el tipo de suelo (Millot *et al.*, 1987; Berretta, 1998; Olmos y Godron, 1990). La región de Basalto se caracteriza por suelos originados por una sucesión de derrames basálticos (Bossi y Navarro, 1988) y ocupa 4.1 millones de hectáreas, casi una cuarta parte de la superficie agropecuaria de Uruguay (DSA-MGAP, 1979). Los suelos superficiales comprenden dos tercios de la extensión total de Basalto (DSA-MGAP, 1979) y tienen aptitud de uso exclusivamente pastoril para la cría de vacunos y lanares. Los diferentes tipos de praderas naturales de Basalto se caracterizan por la dominancia de gramíneas perennes estivales y han sido clasificadas según los tipos de suelos en: litosoles rojos y negros, medios y profundos (Castro, 1980; Berretta y Bemhaja, 1998). La heterogeneidad de estas praderas fue clasificada por Lezama (2005) en tres unidades de vegetación y seis comunidades, destacando a la disponibilidad de agua como el principal factor de control ambiental que explica los gradientes florísticos y funcionales.

El ajuste de la dotación de ganado que pastorea en un potrero es la herramienta más importante en el manejo de praderas naturales (Manley *et al.*, 1997; Holechek *et al.*, 1999; Berretta *et al.*, 2001), debido a que la carga animal modifica la producción individual y por hectárea. Además, al fijar la carga animal se establece la demanda animal sobre la pastura y también se afecta la oferta de forraje. Las respuestas estructurales y funcionales de las praderas naturales frente a la herbivoría pueden ser

muy disímiles y a veces opuestas, debido a diferencias en: la historia evolutiva del pastoreo, el tipo de herbívoro que pastorea, el tipo de suelo y su productividad (Milchunas *et al.*, 1988), las condiciones del clima (Fynn y O'Connor, 2000) y el punto de partida de la vegetación (Pickett *et al.*, 1987). La magnitud y sentido de los cambios que provoca el pastoreo en la vegetación han generado numerosas controversias, muchas de las cuales se atribuyen a la falta de definición del nivel y escala de análisis (Paruelo *et al.*, 2004).

La estructura de las praderas naturales se refiere a la configuración espacial y a la composición de especies de una comunidad (Sala *et al.*, 1986). El pastoreo es un disturbio clave que modifica la estructura y la función de las praderas naturales (Milchunas y Lauenroth, 1993; Rodríguez *et al.*, 2003; Cingolani *et al.*, 2005; Altesor *et al.*, 2006). Los principales componentes de la estructura de las praderas que son afectados por el pastoreo son la composición y diversidad de especies (Noy-Meir *et al.*, 1989; McIntyre y Lavorel 2001; Rodríguez *et al.*, 2003) así como la oferta de forraje y su distribución vertical. Milchunas *et al.* (1988) propuso un modelo que establece que en sitios con corta historia evolutiva de pastoreo de herbívoros domésticos y alta productividad primaria las praderas son poco resilientes y disminuyen rápidamente su diversidad con la intensificación del pastoreo. Aunque existen divergencias acerca del efecto del pastoreo, existe acuerdo en que incrementos en la intensidad de pastoreo aumentan la tasa de utilización de la pastura y el pisoteo (Borrelli, 2001). Además, se acelera la erosión de suelos y disminuye la frecuencia de las especies y ecotipos más valiosos de la pastura (Milot *et al.*, 1987).

En Uruguay se está promoviendo el desarrollo de sistemas de producción de lanas finas en sistemas pastoriles sobre suelos superficiales de Basalto (Montossi *et al.*, 2005). Existen propuestas tecnológicas para incrementar la producción de lana fina basadas en el aumento de la carga de ovinos, ante lo cual surge la necesidad de investigar los impactos de dicha medida en el ecosistema. Esta situación se da en un contexto de creciente preocupación por conocer los efectos de la intensificación productiva en la sostenibilidad de las praderas naturales de Uruguay (Díaz *et al.*, 2006). El conocimiento del impacto del incremento de la carga animal permitirá generar información predictiva que facilitará el desarrollo de planes de manejo y monitoreo que hagan compatibles a los objetivos de producción con la conservación de las praderas naturales.

La hipótesis del presente trabajo establece que el incremento de la carga animal modifica la estructura de praderas naturales. Para lo cual, se plantean dos objetivos: 1) evaluar el efecto del incremento de la carga de capones en la estructura de comunidades vegetales en dos tipos de suelos superficiales de Basalto y 2) detectar especies indicadoras de dos niveles contrastantes de carga animal.

### **Materiales y Métodos**

En la Unidad Experimental Glencoe, Paysandú-Uruguay (lat. 32°01'57"S, long. 57°13'52"W), en el período setiembre 2006 a noviembre 2007 se estudió el efecto de 2 cargas de capones en la estructura de praderas naturales sobre suelos superficiales de Basalto. Los suelos predominantes fueron litosoles subéutricos melánicos (litosoles rojos) y litosoles éutricos melánicos (litosoles negros) correspondientes a la unidad Queguay Chico de la carta de reconocimiento de suelos (DSA-MGAP, 1979). Durante todo el año 2006 las precipitaciones se ubicaron debajo de los promedios históricos, mientras que en verano y otoño del 2007 los valores estuvieron por encima de los promedios históricos (Anexo 1). La sequía provocó una baja disponibilidad de forraje en el invierno y la primavera del año 2006, lo que llevó a la suplementación con fardos en el tratamiento de alta carga a fines de invierno 2006 para evitar la muerte de animales.

El diseño experimental fue de parcelas divididas; las parcelas principales se establecieron según el tipo de suelos: 2,2 ha. sobre litosoles rojos y 2,2 ha. sobre litosoles negros. Los litosoles negros presentan mayores valores de fósforo, carbono orgánico y profundidad que los rojos (Anexo 2), de acuerdo con reportes previos de Durán (1985). Cada parcela principal se dividió en 2 parcelas menores de 1.1 ha. donde se ubicaron los tratamientos de carga con 6 capones (5,4 capones/ha, una carga promedio de predios con alta proporción de suelos superficiales) y 12 capones (10,8 capones/ha, el doble de la carga promedio) de la raza Merino Australiano de 50 a 60 kg de peso vivo. Las parcelas menores se subdividieron en 2 subparcelas de 0,55 ha., en las que se realizó pastoreo alterno cada 21 días. En cada subparcela se establecieron 4 transectas de 25 metros de longitud sobre suelos superficiales de 10 a 20 centímetros de profundidad. En total se ubicaron 32 transectas en las 8 subparcelas, que fueron las unidades básicas para el seguimiento de la estructura de la vegetación.

Los componentes de la estructura de las praderas que se evaluaron fueron: disponibilidad y altura del forraje, composición y diversidad de especies. Se estimó el forraje disponible cada 42 días mediante

cortes al ras del suelo con tijera de aro en 2 rectángulos de 0,2 x 0,5 metro por transecta y se determinó la altura promedio del tapiz tomando 8 datos por transecta. Se registró el peso verde de cada corte y se tomaron muestras para la determinación del porcentaje de materia seca en estufa a 70°C durante 72 horas. En noviembre 2007 se evaluó la composición botánica en todas las transectas utilizando los métodos Point quadrat (Daget y Poissonet, 1971) y Botanal modificado (Millot y Saldanha, 1998). El método Point quadrat se utilizó en cada transecta relevando todas las especies presentes en puntos de contacto cada 50 centímetros. El método Botanal se utilizó para registrar la contribución específica (biomasa de una especie/biomasa del total de especies) por apreciación visual con un mínimo de 5 %, en 10 cuadros fijos de 0,25 m<sup>2</sup> ubicados equidistantemente en cada transecta.

Para la disponibilidad y altura de forraje, se ajustaron modelos lineales generales, considerando el tipo de suelo y la carga animal como efectos fijos, y las subparcelas de pastoreo alterno (combinación tipo de suelo-carga animal) como efecto aleatorio. Las medias de los efectos significativos fueron comparadas usando el test de Tukey al 5%. Se usó el procedimiento MIXED del paquete estadístico SAS versión 9.1.3 (SAS Institute, 2005). Los registros de los censos de composición botánica con el método Point quadrat se agruparon en una base de datos de 102 especies y 32 transectas. En dichos registros se incluyó al porcentaje de suelo desnudo como una especie más, debido a que la falta de especies es un dato de importancia ecológica (Cadenazzi, com. pers.). Se eliminaron 16 especies de la referida base de datos porque estuvieron presentes en una sola transecta y a 4 transectas "outliers" o fuera de tipo. Estas transectas se eliminaron por presentar más de dos desvíos estándar de la media de las distancias de Sorensen de las transectas según lo propuesto por Mc Cune y Grace (2002), quedando finalmente 86 especies (columnas) y 28 transectas (filas). Con esta base de datos se construyeron dos matrices: i) Presencias y ausencias de especies y ii) Frecuencias específicas. Los datos de presencias y ausencias se agruparon por subparcelas y se realizó un análisis multivariado de aglomeración utilizando el método de Ward y la distancia de Jaccard. Con la matriz de frecuencias específicas se analizaron los efectos de la carga animal y el tipo de suelo en el número total de especies (riqueza de especies) y el índice de diversidad de especies Shannon-Wiever (Braun Blanquet, 1979). Para estas variables se ajustó un modelo lineal general igual que para disponibilidad y altura de forraje, previa transformación raíz cuadrada de las mismas con el objetivo de normalizarlas.

La base de datos de contribución específica obtenida por el método Botanal modificado consistió en 97 especies considerando al porcentaje de suelo desnudo (columnas) y 32 transectas (filas). Posteriormente, se eliminaron a 17 especies presentes en una sola transecta y 4 transectas "outliers", quedando una matriz de 80 columnas y 28 filas. Con esta matriz se realizaron análisis de varianza de la contribución porcentual de las principales familias botánicas, ciclos de vida y hábitos de crecimiento con los efectos arriba mencionados. También se realizó un análisis de Componentes Principales para obtener los coeficientes de regresión de las variables suelo y carga animal con los 2 primeros componentes. A partir de estas regresiones se determinó el porcentaje de variación que explicó cada una de las variables.

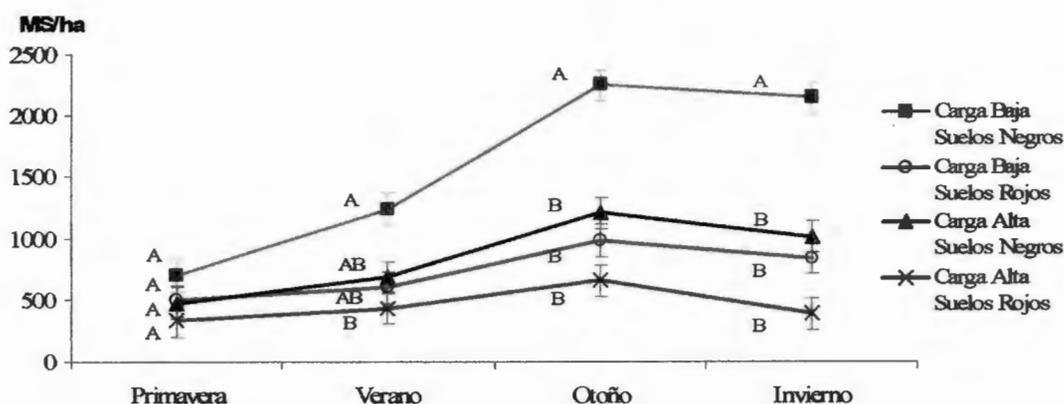
En cada tipo de suelo se realizó una evaluación de las especies indicadoras crecientes y decrecientes frente al incremento de la carga de capones, utilizando el método INDVAL propuesto por Dufrene y Legendre (1997). Dicho método determina un valor indicador para cada especie y su probabilidad, basado en la especificidad (exclusividad en un hábitat) y en la fidelidad (frecuencia de ocurrencia en el hábitat). Se consideraron como especies indicadoras a aquellas que presentaron un valor indicador mayor de 70 y significativo ( $p < 0.05$ ). En las 24 especies más abundantes (contribución específica promedio mayor a 0,8 %) que acumularon el 75 % de la contribución específica, se realizaron análisis multivariados de Coordenadas Principales por escalamiento no métrico y de Correspondencia Canónica utilizando la medida de distancia de Sorensen. Dicha distancia es una medida del porcentaje de disimilaridad utilizada en ecología de comunidades (McCune y Grace, 2002). Estos análisis se realizaron con el propósito de ordenar los censos y visualizar en un biplot las relaciones de las especies con las cargas de capones y los tipos de suelos. Todos los análisis multivariados se realizaron con el programa PC-ORD 5.0 (McCune y Mefford, 2006).

## **Resultados y discusión**

Durante todo el año 2006 las precipitaciones se ubicaron debajo de los promedios históricos (Anexo 2). En el verano y otoño del año 2006 ocurrió un período de sequía severo, mientras que en verano y otoño del 2007 los valores de lluvias estuvieron por encima de los promedios históricos. Esta situación provocó una baja disponibilidad de forraje en la primavera del año 2006, la cual fue revertida a partir de las mejores condiciones para el crecimiento del forraje que se dieron desde el verano del 2007. La variabilidad climática junto a las diferencias entre los litosoles provocó una

interacción triple ( $p < 0,01$ ) de la carga animal con el tipo de suelo y la estación de crecimiento. En la primavera 2006 y verano 2007 no ocurrieron diferencias en la disponibilidad de forraje entre los tipos de suelos, ni entre los niveles de carga animal. En cambio, en otoño e invierno 2007 los litosoles negros presentaron mayor disponibilidad de forraje que los rojos, y el incremento de la carga animal disminuyó la oferta de forraje sólo en litosoles negros (Figura 1). La altura del forraje presentó una asociación lineal con la disponibilidad de forraje, ajustando el modelo de relación funcional: Oferta de forraje = 229 kg/ha + 304 kg/ha por centímetro de forraje ( $R^2 = 0,76$ ,  $p < 0,0001$ ).

La interacción de la carga con el tipo de suelo en la estructura del forraje es explicada por las diferencias en la composición de especies de las comunidades y por las respuestas heterogéneas que éstas presentan frente a cambios en el clima. La disminución de la biomasa y altura del forraje al incrementar la carga de capones en litosoles negros se relaciona con una mayor demanda animal que reduce la oferta de forraje de acuerdo a lo propuesto por Borrelli (2001). En los litosoles rojos, la menor profundidad del suelo y los niveles más bajos de diversidad de especies determinan un mayor impacto negativo de las sequías y consecuentemente un aumento del período de recuperación post-sequía. En este sentido Berretta *et al.* (2001) reportó un promedio de producción anual de forraje en el período 1980-1994 un 30 % mayor en litosoles negros que en los rojos, aunque dicha diferencia llegó a un 70 % en el año 1989 caracterizado por una sequía extrema.



**Figura 1.** Evolución estacional de la biomasa del forraje (kg MS/ha) según carga de capones y tipos de suelos. Letras distintas en cada estación indican diferencias significativas según prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Las variables riqueza y diversidad de especies no presentaron diferencias significativas con la carga de capones, pero sí con el tipo de suelo. En los litosoles negros se detectó un mayor número de especies y un mayor índice de diversidad que en los rojos (Cuadro 1), indicando una relación positiva de la riqueza con la productividad de las comunidades evaluadas. Estos resultados están de acuerdo con Stohlgren *et al.* (1999) que reportaron un mayor efecto del tipo de suelos y del clima en la diversidad de especies comparado con el pastoreo. La falta de respuesta de la riqueza y diversidad de especies frente al incremento de la carga animal no concuerda con la clasificación de corta historia evolutiva de pastoreo propuesta para estas praderas en el modelo de efectos del pastoreo de Milchunas *et al.* (1988). Dicho modelo establece a estas que en sistemas con corta historia evolutiva de pastoreo de herbívoros domésticos y alta productividad primaria las praderas son poco resilientes y disminuyen rápidamente su diversidad con la intensificación del pastoreo.

**Cuadro 1.** Número total de especies (Riqueza) y diversidad de especies (Índice Shanon-Weaver) según tipos de suelos.

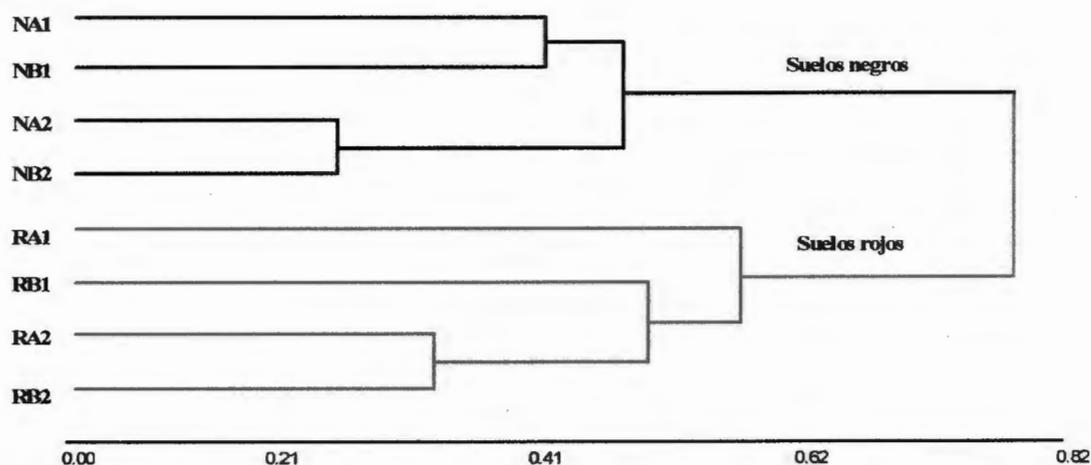
|                  | Riqueza de especies | Diversidad SW |
|------------------|---------------------|---------------|
| Litosoles Negros | 35,8 a              | 3,2 a         |
| Litosoles Rojos  | 27,6 b              | 3,0 b         |

Letras diferentes presentan diferencias significativas según prueba de Tuckey ( $p < 0,05$ ).

Si bien las praderas de Uruguay presentan una corta historia de pastoreo por herbívoros domésticos, en los suelos superficiales de Basalto previamente habrían existido niveles importantes de presión de pastoreo de herbívoros nativos que explicarían la alta resiliencia de las comunidades. En este sentido Behling *et al.* (2009) señalan que los grandes herbívoros extintos, con hábitos de pastoreo similares al de los bovinos, habrían sido responsables del mantenimiento de la alta diversidad de especies en praderas de Río Grande do Sul similares a las de Uruguay. La ocurrencia de selección natural convergente por adaptación a la sequía y a altas intensidades de pastoreo planteada por Milchunas *et al.* (1988) y Cingolani *et al.* (2005) también explicaría la alta resiliencia a cambios en el pastoreo de estas comunidades sobre suelos superficiales.

El análisis multivariado de aglomeración de la matriz de presencias y ausencias de especies clasificó a las subparcelas según tipo de suelo, pero no se constató relación con la carga de capones (Figura 2). El tipo de suelo explicó una mayor proporción de la variación en la contribución específica (11,2 %)

que la carga de capones (2,1 %). Este mayor efecto del tipo de suelo en la variación florística, se explica por las diferencias en la composición de las comunidades y confirma su resiliencia al incremento de la intensidad del pastoreo.



**Figura 2.** Dendrograma de clasificación multivariada de presencias y ausencias de especies en las subparcelas. Cada línea se corresponde con una subparcela del experimento: la primera letra indica el tipo de Litosol: R= rojos y N= negros; la segunda letra indica la carga: B=5,4 capones/ha, A=10,8 capones/ha; y el número indica la repetición.

El incremento de la carga de capones disminuyó la contribución específica de la familia Poaceae (Gramíneas) y de especies perennes en general, mientras que no se detectaron diferencias significativas en otras familias, ni de especies anuales. La disminución de las gramíneas ha sido reportada como uno de los efectos principales del incremento de la intensidad de pastoreo (Lavorel *et al.*, 1997; McIntyre y Lavorel, 2001). Dentro de las gramíneas, el aumento de la intensidad de pastoreo disminuyó la contribución de las especies cespitosas (Cuadro 2). El hábito de crecimiento erecto de algunas especies de gramíneas es destacado por Milchunas *et al.* (1988) como una adaptación que les permite tener alta capacidad de competencia por luz, pero hace que sean muy vulnerables al pastoreo. En este sentido McIntyre y Lavorel (2001) señalan a las gramíneas cespitosas palatables como el grupo más sensible al aumento de la carga animal. Estas especies no pueden mantener la tasa de crecimiento con el aumento de la intensidad de pastoreo y quedan en desventaja frente a las especies postradas. En este contexto, Millot *et al.* (1987) y Formoso (1995) señalan que el incremento de la dotación de animales por encima de la capacidad de carga de las praderas produce un cambio en la vegetación hacia comunidades dominadas por especies menos productivas.

**Cuadro 2.** Contribución específica porcentual de especies perennes, gramíneas y gramíneas cespitosas según la carga de capones.

|                       | Especies perennes | Gramíneas | Gramíneas cespitosas altas |
|-----------------------|-------------------|-----------|----------------------------|
| Carga 5,4 Capones/ha  | 86,7 a            | 61,9 a    | 17,7 a                     |
| Carga 10,8 Capones/ha | 81,7 b            | 53,4 b    | 9,5 b                      |

Letras diferentes presentan diferencias significativas según prueba de Tuckey ( $p < 0,05$ ).

Se encontraron nueve especies indicadoras en litosoles negros y cuatro especies en los rojos, de las cuales una es de ciclo de vida anual (*Plantago myosurus*) y el resto son perennes (Cuadro 3). Estos resultados están de acuerdo con Milchunas y Lauenroth (1993) que reportaron un mayor cambio en la composición de especies como respuesta al aumento de la intensidad de pastoreo en sitios más productivos. Los litosoles rojos, de menor productividad que los negros (Berretta *et al.*, 2001) han sobrellevado históricamente mayores presiones de pastoreo, debido a su menor oferta de forraje y a que se maneja la misma carga animal en potreros compuestos por mezclas de suelos. En los litosoles rojos, la adaptación evolutiva a mayores presiones de herbivoría explicaría la menor respuesta de las comunidades a cambios en la intensidad de pastoreo.

**Cuadro 3.** Lista de especies indicadoras de los niveles de carga animal para cada tipo de suelos. El valor indicador de cada especie y su nivel de probabilidad se basan en la especificidad (exclusividad en un hábitat) y en la fidelidad (frecuencia de ocurrencia en el hábitat) según Dufrene y Legendre (1997).

| Litosoles Negros              |       |                 | Litosoles Rojos               |       |                 |
|-------------------------------|-------|-----------------|-------------------------------|-------|-----------------|
| Especie                       | Carga | Valor indicador | Especie                       | Carga | Valor indicador |
| <i>Aristida echimulata</i>    | 5,4   | 89,7            | <i>Schizachyrium spicatum</i> | 5,4   | 74,2            |
| <i>Schizachyrium spicatum</i> | 5,4   | 81,5            | <i>Paspalum plicatulum</i>    | 5,4   | 73,4            |
| <i>Aristida uruguayensis</i>  | 5,4   | 79,1            | <i>Aristida venustula</i>     | 5,4   | 72,2            |
| <i>Stipa nessiana</i>         | 5,4   | 76,4            |                               |       |                 |
| <i>Evolvulus sericeus</i>     | 5,4   | 72,7            |                               |       |                 |
| <i>Richardia stellaris</i>    | 10,8  | 85,7            | <i>Eragrostis neesii</i>      | 10,8  | 72,7            |
| <i>Plantago myosurus</i>      | 10,8  | 84,6            |                               |       |                 |
| <i>Panicum milioides</i>      | 10,8  | 81,7            |                               |       |                 |
| <i>Axonopus affinis</i>       | 10,8  | 71,4            |                               |       |                 |

En litosoles negros, las especies decrecientes (indicadoras de la carga 5,4 capones/ha) fueron cuatro gramíneas de hábito cespitoso (*Aristida echinulata*, *Schizachyrium spicatum*, *Aristida uruguayensis* y *Stipa nessiana*) y una hierba enana palatable (*Evolvulus sericeus*), mientras que las especies crecientes (indicadoras de la carga 10,8 capones/ha) fueron dos gramíneas estivales, una de hábito postrado y una cespitosa baja (*Axonopus affinis* y *Panicum milioides*) y dos hierbas enanas de hábito muy postrado (*Plantago myosurus* y *Richardia stellaris*), esta última de muy baja palatabilidad. En litosoles rojos: - las especies decrecientes fueron tres gramíneas de hábito cespitoso (*Aristida venustula*, *Schizachyrium spicatum* y *Paspalum plicatulum*),- y como creciente se detectó sólo a una gramínea postrada (*Eragrostis neesii*).

Todas las especies de gramíneas perennes identificadas como decrecientes poseen hábito de crecimiento cespitoso, en cambio las crecientes tienen hábito de crecimiento más postrado, aunque éstas últimas presentarían diferentes mecanismos de respuesta al pastoreo. Cingolani *et al.* (2008) señalan que pueden coexistir dos conjuntos de especies crecientes frente a aumentos en la intensidad de pastoreo: uno con especies palatables de crecimiento rápido adaptadas a competir por los recursos (Tolerantes) y otro más adaptado a evitar la herbivoría (Resistentes). Un ejemplo de ello es el comportamiento de *Axonopus affinis* y *Panicum milioides*, especies que tolerarían el incremento de la intensidad de pastoreo manteniendo altas tasas de crecimiento en los litosoles negros. La respuesta creciente de *Axonopus affinis* estaría explicada, además de su hábito de crecimiento postrado, por su capacidad de propagación vegetativa, mientras que en *Panicum milioides* se relacionaría con su alta capacidad de propagación por semillas. En ambas especies la respuesta creciente también estaría explicada en su alta capacidad de crecimiento en condiciones favorables de humedad de suelos.

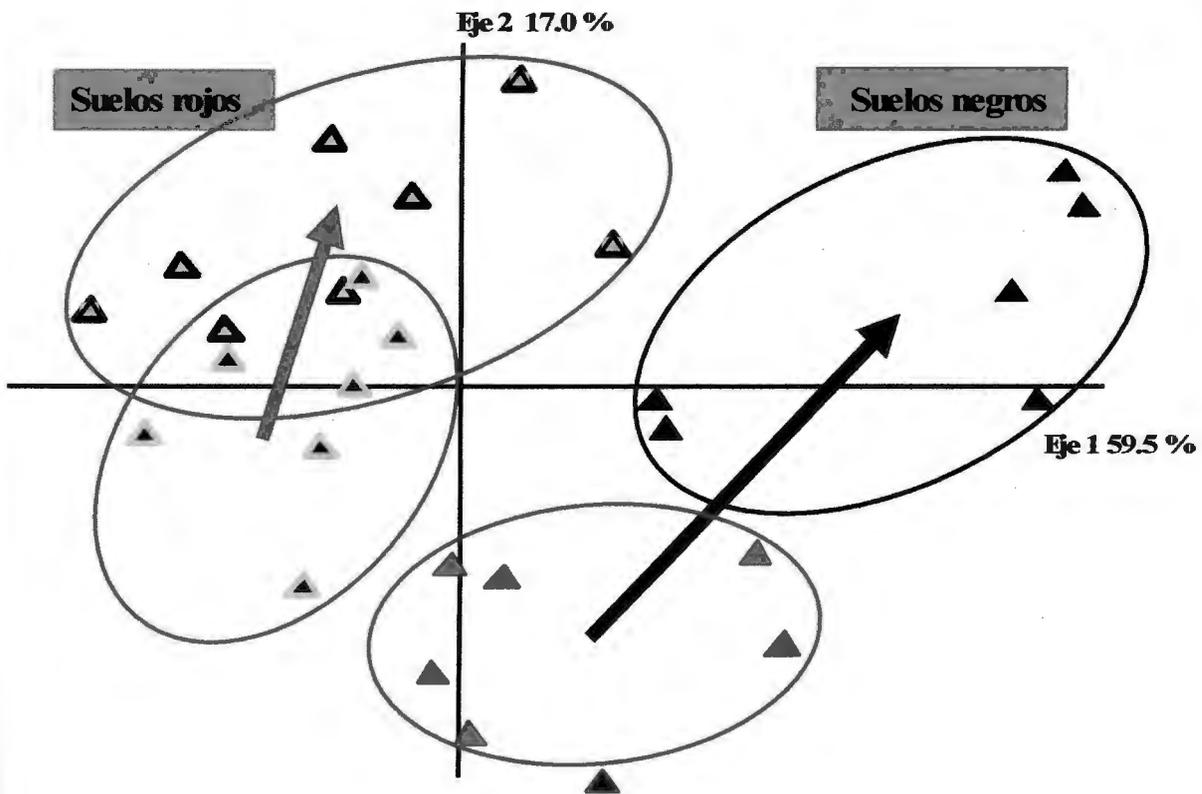
Los antecedentes de respuesta al pastoreo de *Panicum milioides* son contradictorios: por un lado Rosengurtt (1943) la define como una especie que resiste altas cargas de corta duración, mientras que Altesor *et al.* (2005) que define a esta especie como sucesionalmente intermedia que aumenta su frecuencia en los primeros años de exclusión del pastoreo. Este tipo de respuestas contradictorias frente al pastoreo fue reportado por Veski y Westoby (2001) para el 25 % de las especies identificadas como crecientes o decrecientes, lo cual limita la capacidad predictiva de las especies indicadoras. Las respuestas contradictorias estarían relacionadas principalmente con: las interacciones de la intensidad de y método de pastoreo con el clima, diferencias genéticas de las poblaciones y con la plasticidad fenotípica.

En cambio, *Plantago myosurus*, *Richardia stellaris* y *Eragrostis neesii* minimizan la probabilidad de pastoreo con un hábito todavía más postrado y con hojas poco apetecidas. El comportamiento decreciente de la hierba enana palatable *Evolvulus sericeus* se relaciona con su presencia en el estrato pastoreado de la doble estructura de la carga animal más baja en los litosoles negros y con su disminución asociada al incremento de la carga. En este caso, la selectividad de los capones sería el componente del pastoreo más relacionado con los cambios en la dinámica de esta hierba enana.

El análisis multivariado por escalamiento no métrico de las 24 especies más abundantes explicó en los 2 primeros ejes el 76,5 % de la variación total (Figura 3). Este análisis presentó resultados similares al dendograma con agrupamientos relacionados principalmente con los tipos de suelos y se detectó un efecto diferencial del incremento de la carga en los suelos. Dentro de los tipos suelos, en litosoles negros la composición de especies, excepto en una transecta, se agrupó según las cargas de animales, mientras que en los litosoles rojos no se diferenciaron claramente.

La sequía ocurrida al comienzo del período experimental habría frenado los cambios direccionales provocados por el incremento de la intensidad de pastoreo, explicando así las escasas modificaciones en la composición de las praderas asociados a los niveles de carga animal. Si bien, los principales cambios provocados por la exclusión de herbívoros domésticos ocurren en los dos años siguientes a la clausura del pastoreo (Rodríguez *et al.*, 2003), los cambios direccionales provocados por diferentes cargas de animales sucederían en escalas temporales mayores a la considerada en este experimento.

Los litosoles evaluados presentaron diferentes trayectorias de cambio en la composición botánica frente al incremento de la carga de animales. En los litosoles negros, en los niveles de carga animal evaluados existirían estados alternativos de la vegetación caracterizados por la dominancia de gramíneas cespitosas y postradas. Dichos estados de la vegetación podrían ser reversibles o no en función de la intensidad de pastoreo (definida por la carga animal y por las condiciones climáticas que determinan el crecimiento de la pastura). En cambio, en los litosoles rojos prácticamente no ocurren cambios en el estado de la vegetación al pasar de 5,4 capones/ha (carga corrientemente utilizada en predios ovejeros con alta proporción de suelos superficiales) a 10,8 capones/ha. A partir de estos datos, en potreros dominados por litosoles rojos es necesario manejar cargas menores a las utilizadas actualmente o aplicar alivios estratégicos del pastoreo para permitir la recuperación de las gramíneas perennes cespitosas.



**Figura 3.** Ordenamiento multivariado de las transectas por escalamiento no métrico de las 24 especies de mayor contribución. Las flechas indican la trayectoria de cambio en la composición de especies con el aumento de la carga de capones

- ▲ = Transecta en litosoles negros y carga 5,4 cap/ha
- ▲ = Transecta en litosoles rojos y carga 5,4 cap/ha
- ▲ = Transecta en litosoles negros y carga 10,8 cap/ha
- ▲ = Transecta en litosoles rojos y carga 10,8 cap/ha

El ordenamiento multivariado del análisis de correspondencia canónica de las 24 especies más abundantes explicó el 45,7 % de la variación en los 2 primeros ejes. El eje 1 acumuló el 31,3 % de la variación y se relacionó con el tipo de suelo, mientras que el eje 2 explicó el 14,4 % y se asoció con la carga de capones (Figura 4).

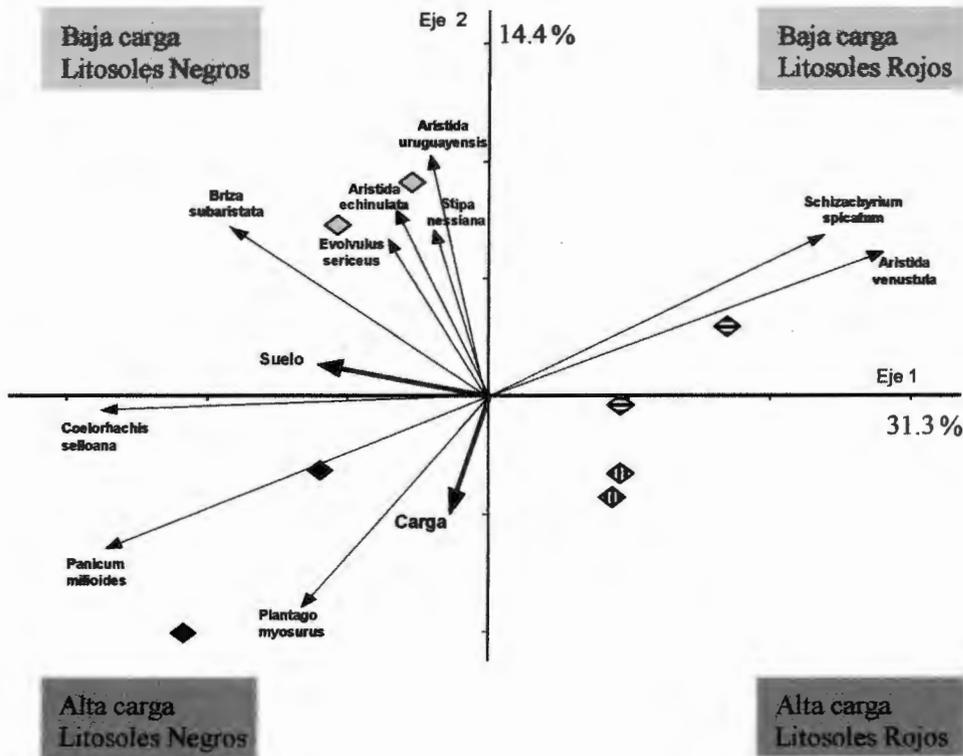


Figura 4. Ordenamiento multivariado de las transectas por correspondencia canónica de las especies con mayor contribución específica. Las flechas señalan a las 10 especies más relacionadas con las cargas animales y los tipos de suelos.

- ◇ = Subparcela en litosoles negros y carga 5,4 cap/ha
- ◼ = Subparcela en litosoles negros y carga 10,8 cap/ha
- ◐ = Subparcela en litosoles rojos y carga 5,4 cap/ha
- ◑ = Subparcela en litosoles rojos y carga 10,8 cap/ha

En este análisis, un mayor número de especies se relaciona con los niveles de carga animal en los litosoles negros que en los rojos, confirmando nuevamente que los cambios florísticos fueron más acentuados que en litosoles rojos. *Stipa nessiana* y dos especies del género *Aristida* en la carga baja, así como *Panicum milioides* y *Plantago myosurus* en la carga alta fueron las más relacionadas con el eje 2 en litosoles negros. *Schizachyrium spicatum* y *Aristida venustula* fueron las especies más relacionadas con el eje 2 en la carga baja y no se detectaron especies asociadas a la carga alta en litosoles rojos. Estas especies que se asociaron con los niveles de carga animal son la mayoría de las que previamente se detectaron como indicadoras, logrando resultados similares a los detectados con el método INDVAL.

## **Conclusiones**

Las praderas naturales evaluadas presentaron estructuras diferentes asociadas principalmente con los tipos de suelos. El aumento de la carga animal disminuyó la oferta y altura del forraje, pero no se detectaron cambios en la riqueza y diversidad de especies.

En las comunidades de Litosoles negros existirían estados alternativos reversibles asociados a intensidades contrastantes de pastoreo, caracterizados por la dominancia de gramíneas cespitosas y postradas. En cambio en Litosoles rojos se tendrían que manejar cargas menores a 5,4 capones/ha para llegar al estado de gramíneas cespitosas.

Se generó una lista de especies indicadoras de niveles contrastantes de carga animal que pueden ser utilizadas para simplificar la evaluación y monitoreo de la historia reciente de pastoreo, aunque previamente se deberá definir claramente el tipo y estado de las comunidades.

## **Bibliografía**

Altesor, A.; Pineiro, G.; Lezama, F.; Rodríguez, C.; Leoni, E.; Baeza, S.; Paruelo, J. 2005. El efecto del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de las praderas naturales uruguayas: ¿Qué sabemos y cómo podemos usar ese conocimiento para manejarlas mejor? En: Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo: INIA. p. 21-32. (Serie Técnica 151)

Altesor, A.; Pineiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R.; Sarasola, M.; Paruelo, J.M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17: 323–332.

Behling, H.; Jeske-Pieruschka, V.; Schüler, L. 2009. Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário tardio, p. 13-25. In Pillar, V., Müller, S.C., Souza Castilhos, de Z.M., Jacques, A.V.Á. (eds). *Campos Sulinos – conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF, 403pp.

- Berretta, E. 1998. Principales características de las vegetaciones de los suelos de Basalto. En: Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 14. Anales. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 11-19. (Serie Técnica 94)
- Berretta, E.; Bemhaja, M. 1998. Producción estacional de comunidades naturales sobre suelos de Basalto de la Unidad Queguay Chico. En: Seminario de actualización en tecnologías para Basalto. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 11-20. (Serie Técnica 102)
- Berretta, E.; Risso, D.; Bemhaja, M. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de Basalto. En: Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. Risso, D.; Berretta, E. (Eds.) Montevideo: INIA. p. 13-17. (Boletín de Divulgación 76)
- Bilenca, D.; Miñarro F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre. 353 p.
- Borrelli, P. 2001. Producción animal sobre pastizales naturales. En: Ganadería sustentable en la Patagonia Austral. Borrelli, P.; Oliva, G. (Eds). INTA Región Patagonia Sur. p. 129-160.
- Bossi, J.; Navarro, R. 1988. Geología del Uruguay. Montevideo: Departamento de Publicaciones. Universidad de la República. 966 p.
- Braun Blanquet, J. 1979. Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales. Madrid: Blume. 820 p.
- Castro, E. 1980. Trabajos en pasturas. En: 1ª Jornada de Basalto. Tacuarembó, Uruguay: CIAAB Estación Experimental del Norte. p. 30-47.
- Cingolani, A.; Noy-Meir, I.; Díaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15 (2): 757-773.

- Cingolani, A.; Noy-Meir, I.; Reninson, D.; Cabido, M. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral*, 18: 253-271.
- Daget, P.; Poissonet, J. 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies, criteres d'application. *Annales Agronomiques*, 22: 5-41.
- Díaz, R.; Jaurena, M.; Ayala, W. 2006. Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. En: Reuniao do Grupo técnico em forrageiras do Cone Sul: Grupo Campos, 21. Palestras e resumos. Pelotas, RS, Brasil: EMBRAPA. v. 1, p. 49-67.
- DSA, MGAP, Uruguay. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay a escala 1:1000000. Montevideo: División Suelos y Aguas, MGAP
- Dufrene, M.; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67 (3): 345-366.
- Durán, A. 1985. Los suelos del Uruguay. Montevideo: Hemisferio Sur. 398 p.
- Formoso, D. 1995. Manejo de campo natural: comentarios y sugerencias. En: Mejoramientos extensivos en el area del Cristalino. *SUL Producción Ovina*, 2-8.
- Fynn, R.; O'Connor, T. 2000. Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 37: 491-507.
- Holecheck, J.L.; Gómez, H.; Galt, D. 1999. Grazing studies: what we've learned. *Rangelands*, 21 (2): 12-16.
- Laterra, P.; Rivas, M. 2005. Bases y herramientas para la conservación in situ y el manejo integrado de los recursos naturales en los campos y pampas del Cono Sur. *Agrociencia*, 9: 169-178.

- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Lansberg, 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. 2005. Las comunidades herbáceas de un área de pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. Tesis de Maestría, Programa PEDECIBA, Uruguay. 62 p.
- Manley, W.; Hart, R.; Samuel, M.; Smith M.; Waggoner, J.; Manley, J. 1997. Vegetation, cattle, and economic responses to grazing strategies and pressures. *Journal of Range Management*, 50: 638-646.
- McCune, B.; Grace, J. 2002. *Analysis of ecological communities*. Gleneden Beach, Oregon, US: MjM Software Design.
- McCune, B.; Mefford, M. 2006. *PC-ORD 5.0. Multivariate analysis of ecological data*. Gleneden Beach, Oregon, US: MjM Software Design.
- 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: (2) 209–226.
- MGAP, Uruguay. 1979. *Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay a escala 1:1000000*. Montevideo: División Suelos y Aguas, MGAP
- Milchunas, D.; Sala, O.; Lauenroth, W. 1988. A generalized model of effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132: 87–106.
- Milchunas, D.; Lauenroth W. 1993. A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327–366.
- Millot, J.; Risso, D.; Methol, R. 1987. *Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay*. Montevideo: FUCREA. 199 p.

Millot, J.; Saldanha, S. 1998. Caracterización de pasturas naturales sobre Basalto medio. En: Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 14. Anales. Berretta, E. (Ed.), Montevideo: INIA. p. 167-170. (Serie Técnica 94)

Montossi, F.; Ganzábal, A.; De Barbieri, I.; Nolla, M.; Luzardo, S. 2005. La mejora de la eficiencia reproductiva de la majada nacional: un desafío posible, necesario e impostergable. En: Seminario de actualización técnica: Reproducción ovina, recientes avances realizados por el INIA. INIA Treinta y Tres; INIA Tacuarembó. p. 1-15. (Serie Actividades de Difusión 401)

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

Olmos, F.; Godron, M. 1990. Relevamiento fitoecológico en el noreste uruguayo. En: Seminario nacional de campo natural, 2., Tacuarembó, Uruguay. Montevideo: Hemisferio Sur. p. 35-48.

Paruelo, J.; Pineyro, G.; Altesor, A.; Rodríguez, C.; Oesterheld, M. Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los Pastizales del Río de la Plata. En: Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 20. Montevideo: Facultad de Agronomía. p. 53-60.

Pickett, S.; Collins, S.; Armesto, J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53: (3) 335-371.

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. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: la estructura y el pastoreo de las praderas de la región de Palleros, flora de Palleros. Montevideo: Barreiro y Ramos. 474 p.

Sala, O.; Oesterheld, M.; León, R.; Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67: 27-32.

SAS Institute. 2005. SAS (Statistical Analysis System): versión 9.1.3. Cary, NC, US: SAS.

Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: Coupland, R.T (Ed.) *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. Amsterdam: Elsevier. p. 367-407.

Stohlgren, T. J.; Schell, L. D.; Vanden Heuve, B. 1999. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in rocky mountain grasslands. *Ecological Applications*, 9 (1): 45-64.

Vesk, P.; Westoby, M. 2001. Predicting plant species responses to grazing. *Journal of Applied Ecology*, 38: 897-909.

## IV- ARTÍCULO 2

### **Functional Type Response of Perennial Grasses to Grazing Intensity in Uruguayan Basaltic Grasslands**

*Martín Jaurena<sup>1</sup>, Felipe Lezama<sup>2</sup> and Pablo Cruz<sup>3</sup>*

Authors are <sup>1</sup>Grasslands Research Assistant INIA Estación Experimental del Norte, Ruta 5 km. 386, Tacuarembó, Uruguay. <sup>2</sup>Grasslands Research Assistant INIA Estación Experimental del Este, Ruta 8 km. 282, Treinta y Tres, Uruguay. <sup>3</sup>Plant Scientist, UMR1428 ARCHE, INRA, BP 27526, 31326 Castanet-Tolosan, France.

Research was funded by INIA (National Agricultural Research Institute)

Correspondence: Martín Jaurena, Programa Nacional Pasturas y Forrajes, INIA Tacuarembó, Ruta 5 Km. 386, Tacuarembó, Uruguay. Email: [mjaurena@tb.inia.org.uy](mailto:mjaurena@tb.inia.org.uy)

## **Abstract**

The relationship of six morphophysiological traits with grazing response was studied in an experiment that evaluate the effect of two stocking rates (5.4 to 10.8 wether per hectare) in 23 species of perennial grasses. The study was carried out in natural grasslands on black shallow Basaltic soils of Uruguay and aims to identify functional groups related to grazing intensity response. It was hypothesized that plant morphological and functional traits can be easy indicators of their grazing response. A method that identified morphological and functional traits related to species grazing response was used to establish grazing intensity functional types. Leaf dry matter content (LDMC) and the specific leaf area (SLA) of water saturated leaves were the traits most related with grazing response explaining a high percentage of variability of botanical changes related to stocking rates rate increases. Low stocking rates were related to tall, cool season, high quality grasses with intermediate levels of LDMC, and with tall, warm season species with low quality and high percentage of LDMC. On the other hand, the increase of stocking rate enhanced prostrate summer, broad leaved species with average to low levels of quality and low percentages of dry matter. Three functional types were identified formed by species with common attributes associated with its grazing response. The increase in stocking rate change the relative proportions of functional types implying an increase of forage growing rates in climatically favorable periods, but at the same time raising their vulnerability in winters and under severe water deficits events.

## **Resumen**

Se estudio la relación de seis características morfológicas y funcionales con la respuesta al incremento de la carga de capones (5.4 a 10.8 capones por hectárea) en 23 especies de gramíneas perennes. El estudio se realizó en praderas naturales sobre litosoles negros de Basalto en Uruguay con el objetivo identificar grupos funcionales de repuesta al incremento de la carga animal. Se estableció como hipótesis que existen características morfológicas y funcionales de las especies que permiten predecir su respuesta a la intensidad de pastoreo. Se identificaron tipos funcionales de respuesta al incremento de la carga animal utilizando un método que agrupa a las especies según su composición de atributos morfo-funcionales. El contenido de materia seca (CMS) de hojas rehidratadas fue el atributo que más se relacionó con la intensidad del pastoreo explicando el 40 % de la variación provocada por el incremento de la carga animal a nivel de especies. El incremento de la carga animal se relacionó con la disminución de la contribución de especies invernales cespitosas de buena calidad con niveles medios de CMS y con la reducción de especies estivales altas de baja calidad con alto CMS. Por otro lado, el aumento de la carga animal incrementó la contribución de especies estivales postradas y de tamaño intermedio, con niveles medios de calidad y bajo CMS. Se identificaron 3 tipos funcionales formados por especies con atributos comunes relacionados con su respuesta al pastoreo. El incremento de la carga animal provocó cambios en las proporciones relativas de los grupos funcionales que aumentarían la producción de forraje en veranos climáticamente favorables, pero al mismo tiempo elevaría su vulnerabilidad en inviernos y períodos de déficit hídrico.

**Key words:** attributes, morphologic, functional, stocking, rates

## **Introduction**

There is a growing interest to know the impact of different management practices in the sustainability of grasslands ecosystems in Uruguay. Natural grasslands represent the most important biome of the country (70% of the total area) and provides economic and ecosystem services that have great relevance but are critically endangered by habitat modification and overgrazing (Díaz et al. 2006). Grasslands management of pastures with high floristic diversity and a wide range of productive systems should assemble environmental conservation and productive concerns (Bullock et al. 2001). In this context, increasing the abundance of perennial grasses (Dorrough et al. 2004) and particularly high palatable cool season grasses threatened by overgrazing (Millot et al. 1987; Berretta 1996; McIntyre y Lavorel 2001) are important strategies for ensuring sustainability.

Effect of grazing on species composition and diversity of grasslands remains controversial as a result of a variety of factors that interacts, including site productivity, evolutionary grazing history (Milchunas et al. 1988), herbivore type (Olf and Ritchie 1998), grazing management (Bullock et al. 2001) and climatic conditions (Olf and Ritchie, 1998; Vesk and Westoby 2001). However, there is a growing agreement that functional diversity can predict functioning of grassland ecosystems (Díaz et al. 2001; McIntyre and Lavorel 2001). In this approach, functional classification of grasslands try to find groups of species with combinations of attributes that show common response to grazing intensity (Sosinski and Pillar 2004; McIntyre and Lavorel 2001; Evju et al. 2009) that could be used to predict effects of different management practices.

The challenge of predicting community responses to grazing management has promoted a search for key community parameters with emphasis in morphological traits (Gitay and Noble 1997; Lavorel 1997; McIntyre and Lavorel 2001; Rodriguez et al. 2003) and functional traits (Díaz and Cabido 1997; Westoby 1998). The functional classification of species (Grime et al. 1988; Lavorel et al. 1997) is based on functional traits directly linked to functions (hard traits) or others strongly correlated to these functions (soft traits) (Weiher et al. 1999). Different models have been developed for functional classification based on morphological and functional attributes that represent architectures and tissue traits of plant species (Westoby and Wright 2006). Lavorel et al. (1997) conducted a first ordering classification according to vegetative types and then within the life cycle of the species. Morphologic traits such as plant height, leaf area and thickness (Quadros and Pillar 2001; McIntyre and Lavorel 2001) and leaf form (Altesor et al. 1999) have been linked consistently with grazing.

Specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) are functional markers of species strategies for resource use (Ryser and Urbas 2000; Garnier et al. 2004; Al Haj Khaled et al. 2005; Li et al. 2005). SLA is closely correlated with the photosynthetic capacity (Reich et al. 1999), growing rate (Garnier 1992) and regrowth capacity (Weiher et al. 1999). The use of LDMC has been promoted as an indicator of resource use (Wilson et al. 1999; Li et al. 2005) because it is also related with growing rate (Gross et al. 2007) and negatively correlated with SLA (Garnier et al. 2001). It shows less variability between samples, is easy to measure and does not depend on leaf thickness (Wilson et al. 1999). Data from pure stands of grasses reported by Duru et al. (2009) show that LDMC is correlated with plant features of agronomic value for modeling herbage growth pattern. However, other study (Boggiano 1995) highlights the leaf tensile strength (LTS) as the plant trait most correlated with grazing response.

The Basaltic region of Uruguay is dominated by natural grassland extensively grazed by sheep and cattle. The carrying capacity of this area is the lowest in Uruguay (5 – 6 sheep or wether/ha) and there are proposals to increase wool production using higher stocking rates. However, the effects of grazing intensification have not yet been evaluated. Understanding the effects of grazing intensity on the dynamics of native grasslands communities is important for assemble animal production with the conservation of the ecosystem services and values.

In this article, functional types were identified based on species morphological and functional traits that characterize native perennial grasses responses to grazing intensity. The question addressed in this paper is which are the traits and functional types that describe the community response associated with the stocking rate increase?

## **Materials and methods**

### **Site Description and Experimental Design**

Research was conducted at Glencoe Experimental Unit, (lat 32°01'57"S, long 57°13'52"W) located in the Basaltic region of Uruguay. This region is part of the Rio de la Plata grasslands, the most extensive biogeographic unit of the prairie biome in South America that includes the center East of Argentina, the South of Brazil and Uruguay (Soriano 1991). Grasslands, have a history of 400 years of grazing by domestic herbivores and are dominated by warm and cool season perennial grasses and forbs in a lesser extent. The annual mean rainfall is 1300 mm, evenly distributed throughout the year with mean temperatures of 25°C in summer and 12°C in winter. The basaltic soils, originated from lava leakages are characterized by a soil depth gradient that explains the vegetation composition (Lezama et al. 2006). Our study was focused on shallow basaltic black soils which averaged a dry matter production about 3800 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> over fourteen years period (Berretta et al. 2001). A field grazing experiment assessed the effect of two stocking rates: 5.4 and 10.8 wether/ha (Australian Merino) from September 2006 to November 2007, with an annual average of standing biomass of 1150 and 650 kg/ha for low and high stocking rate. The stocking rates normally encountered in Basaltic shallow soils are 5-6 wether/ha. Each treatment has two paddock replications of 0.55 ha alternatively grazed and the stocking rates were adjusted with 6 and 12 wether of 50-60 kg. The paddocks were divided into four sampling areas in zones of homogeneous soil depth in which transects of 25 m long were established.

### **Vegetation Surveys**

Species composition was sampled in spring 2007 using the Botanal method adapted by Millot and Saldanha (1998) recording cover percentage of green biomass of all plant species by visual appreciation with a minimum of 5 %. The species cover percentage was the average of 10 squares of 0.25 m<sup>2</sup> by transect. Of 83 taxa recorded, 23 more abundant perennial grasses (17 warm season and 6 cool season) found in at least 4 of 16 transects with a minimum average cover of 0.4 % were selected to asses its traits. Only perennial grasses were considered in this study since are the dominant group that explains 50 to 90 % of forage biomass at Rio de la Plata grasslands (Berretta 2001; Quadros et al. 2006; Jaurena et al. 2009).

### Species Trait Measurements

In spring of 2008, in an adjacent field area, six traits were measured in the 23 species after a period of 60-70 days of growing. Three functional traits were measured: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) and leaf tensile strength (LTS), and three morphological traits: plant height (PH), leaf width (LW) and leaf form (L/W) following the protocol of Cornelissen et al. (2003). To calculate SLA (leaf area divided by dry weight, expressed  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ) 20 newly expanded leaves from four different tillers of five individuals were scanned using a Logitech area meter CI-202 and then dried at 60 °C for at least 72 h. The same 20 leaves were used to calculate LDMC (dry mass of leaves divided by its water saturated fresh mass expressed in  $\text{g kg}^{-1}$ ) and LTS (Newton by mm of width of the leaf) measured in the central section of the leaf using a portable “tearing apparatus” described in Hendry and Grime (1993). Vegetative plant height (PH) was measured from the base to the tip of the highest green leaf on 10 individuals without considering flag leaf and reproductive parts of the plants following protocols of Cornelissen et al. (2003). Leaf width (LW) was measured as maximum leaf width in the same 20 leaves used in the former traits and then leaf form (L/W) was calculated as the relation of leaf length/width.

### Data Analysis

The floristic data were used to elaborate a matrix of the specific cover of the 23 species by the stocking rate treatments. The stocking rates effects on plant cover of whole perennial grasses, warm season grasses and cool season grasses were evaluated in an analysis of variance. In this analysis the general linear model were adjusted considering the effect of stocking rates, paddocks and transects using a mixed model with SAS version 9.1.3 (SAS Institute 2005). Means scores of the significant effects were compared using the Tukey test ( $p < 0.05$ ). For each species a grazing response index (GRI) proposed by Noy Meir and Oron (2001) was calculated in the following way:  $GRI = (HSR - LSR)/(HSR + LSR)$ . HSR is the mean specific cover of a species at high stocking rate paddocks and LSR is the mean specific cover of a species at low stocking rate paddocks. The GRI express the relative change in abundance of each species associated with the stocking rate increase (Table 1). Plant traits were determined for each individual and averaged per species. Pearson correlations and regressions coefficients of GRI with traits were calculated from all the species and warm-season grasses using the software InfoStat/P (InfoStat 2008) but in cool season grasses was not made by its low number of species. This data matrix was reanalyzed excluding *Schizachyrium spicatum* for the

reason that its decrease response to grazing intensity was mainly related to its weak anchorage that leads to booted tillers by animals and was not with its traits values.

**Table 1.** List of the 23 studied species, their tribes, growing cycle, grazing response index (GRI) and species abbreviation. The GRI index varies between -1 (species present only on low stocking rate paddocks) and +1 (species present only on the high stocking rate paddocks). *LSR* is the mean cover of species at the low stocking rate and *HSR* is the mean cover of species at the high stocking rate.

| Species                           | Tribe         | Growing cycle | GRI   | LSR  | HSR  | Species abbreviation |
|-----------------------------------|---------------|---------------|-------|------|------|----------------------|
| <i>Aristida echinulata</i>        | Aristideae    | Warm season   | -0.71 | 2.3  | 0.4  | Ar ec                |
| <i>Aristida murina</i>            | Aristideae    | Warm season   | -0.40 | 1.3  | 0.6  | Ar mu                |
| <i>Aristida uruguayensis</i>      | Aristideae    | Warm season   | -0.60 | 1.5  | 0.4  | Ar ur                |
| <i>Aristida venustula</i>         | Aristideae    | Warm season   | -0.56 | 4.4  | 1.3  | Ar ve                |
| <i>Axonopus affinis</i>           | Paniceae      | Warm season   | 0.96  | 0.0  | 0.8  | Ax af                |
| <i>Bothriochloa imperatoides</i>  | Andropogoneae | Warm season   | -0.20 | 0.9  | 0.6  | Bo im                |
| <i>Bothriochloa laguroides</i>    | Andropogoneae | Warm season   | 0.01  | 4.8  | 4.9  | Bo la                |
| <i>Bouteloa megapotamica</i>      | Cynodonteae   | Warm season   | -0.18 | 2.6  | 1.8  | Bo me                |
| <i>Briza subaristata</i>          | Melicaceae    | Cool season   | -0.38 | 1.8  | 0.8  | Br su                |
| <i>Chloris grandiflora</i>        | Cynodonteae   | Warm season   | -0.24 | 1.4  | 0.9  | Ch gr                |
| <i>Coelorachis selloana</i>       | Andropogoneae | Warm season   | 0.35  | 3.5  | 7.2  | Co se                |
| <i>Eragrostis lugens</i>          | Eragrostideae | Warm season   | 0.08  | 1.7  | 2.0  | Er lu                |
| <i>Eustachis bahiensis</i>        | Cynodonteae   | Warm season   | -0.10 | 2.4  | 2.0  | Eu ba                |
| <i>Melica rigida</i>              | Meliceae      | Cool season   | -0.89 | 3.2  | 0.2  | Me ri                |
| <i>Panicum milioides</i>          | Paniceae      | Warm season   | 0.71  | 1.5  | 8.8  | Pa mi                |
| <i>Paspalum notatum</i>           | Paniceae      | Warm season   | 0.16  | 8.9  | 12.3 | Pa no                |
| <i>Paspalum plicatulum</i>        | Paniceae      | Warm season   | -0.33 | 1.4  | 0.7  | Pa pl                |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> | Stipeae       | Cool season   | -0.14 | 2.8  | 2.1  | Pi mo                |
| <i>Piptochaetium stipoides</i>    | Stipeae       | Cool season   | -0.01 | 2.6  | 2.6  | Pi st                |
| <i>Schizachyrium spicatum</i>     | Andropogoneae | Warm season   | -0.74 | 2.5  | 0.4  | Sc sp                |
| <i>Sporobolus indicus</i>         | Eragrostideae | Warm season   | 0.33  | 0.3  | 0.6  | Sp in                |
| <i>Stipa sp.</i>                  | Stipeae       | Cool season   | 0.12  | 0.7  | 0.9  | St sp                |
| <i>Stipa neesiana</i>             | Stipeae       | Cool season   | -0.53 | 21.6 | 6.6  | St ne                |

An analysis of traits responses to grazing intensity was made and then a functional group classification was done adapting the five steps method proposed by McIntyre and Lavorel (2001):

1) Species responses to the stocking rates were examined with INDVAL method proposed by Dufrene and Legendre (1997) using the software PC-ORD 5.0 (McCune and Mefford 2006). Species with INDVAL values more than 50 and GRI values more than 0.15 were classified as increasers (high stocking rates) or GRI less than -0.15 were categorized as decreaseers (low stocking rates), and neutral (low INDVAL or no significant).

2) Species trait groups were identified using Principal Component Analysis. The data were standardized and group memberships were identified graphically in biplot ordinations assisted by a minimum expansion tree using the software InfoStat (InfoStat/P 2008).

3) Attributes responses to the stocking rates were identified fitting a general linear model weighing trait values with species abundance. Traits were divided into three attributes classes (Table 2). Homogeneity of proportions of low, medium and high attributes categories between stocking rates was tested with the  $\chi^2$  statistic using the software InfoStat (InfoStat/P 2008).

**Table 2.** Low medium and high attributes values. Specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf tensile strength (LTS), plant height (PH), leaf width (LW) and leaf form (L/W).

|  | Low   | Medium    | High  |
|--|-------|-----------|-------|
| SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> ) | < 15  | 15 - 20   | > 20  |
| LDMC (mg g <sup>-1</sup> )             | < 350 | 350 - 400 | > 400 |
| LTS (N mm <sup>-1</sup> )              | < 2   | 2 - 3.5   | > 3.5 |
| PH (cm)                                | < 4   | 4 - 7     | > 7   |
| LW (mm)                                | < 2   | 2 - 3.5   | > 3.5 |
| L/W (cm mm <sup>-1</sup> )             | < 20  | 20 - 40   | > 40  |

4) The congruence of functional and morphological traits with stocking rate response was evaluated by the number of species classified by its attributes as low, high stocking rate or not consistent compared with the INDVAL-GRI response.

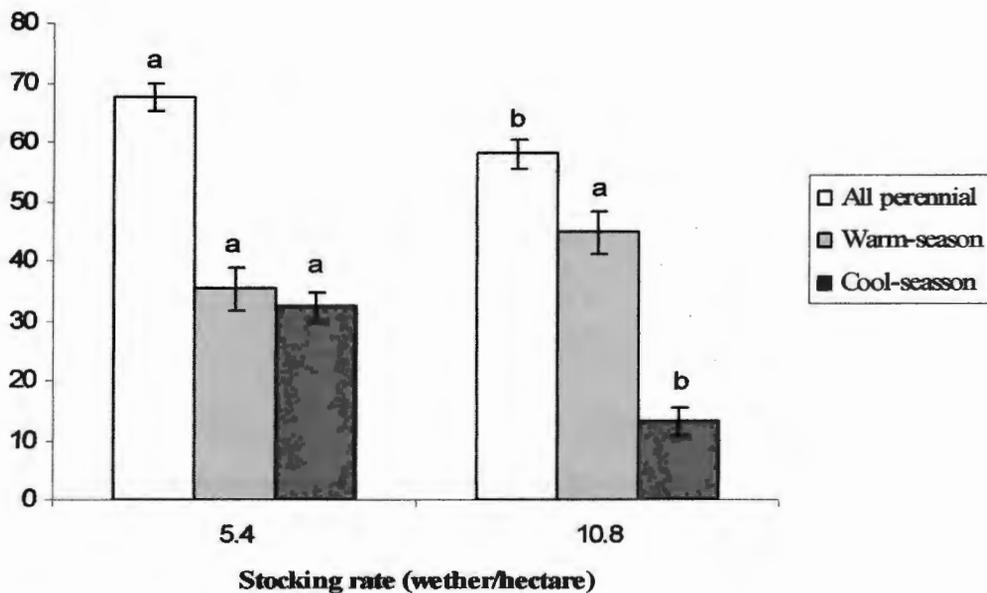
5) Functional types were conformed by species that had all or a subset (grazing congruence in five of the six traits evaluated and the other neutral) of significant attributes related to each stocking rate level.

## Results

### Species traits and Grazing Relationships

Perennial grasses contribute 68 and 58 % of the biomass cover in low and high stocking rate respectively. The whole set of species and cool season grasses decreased as stocking rate increased ( $p < 0.05$ ) (Fig. 1). Warm season grasses tended to rise ( $p=0.078$ ) with the stocking rate increase that partially compensated the cool season grasses decrease.

### Biomass cover %



**Figure 1.** Results of the stocking rate effects on the all perennial grasses and split by their growing cycle. Different letters between species groups correspond to significant differences  $p < 0.05$  and error bars represent standard errors.

There were significant correlations among functional traits in the whole set of species highlighting the negative relation of SLA with LDMC (Fig. 2a). LTS was also related with SLA and LDMC, species with high LDMC and low SLA values had tougher leaves. LW was the morphological trait most related with the functional ones and L/W was also associated but with smaller correlation values. The increase of the leaf width was linked to high levels of SLA and low values of LDMC. Within warm-season grasses these correlations were maintained or strengthened and the main difference comparing with the whole set of species was an increase in the L/W correlation with functional traits (Table 3).

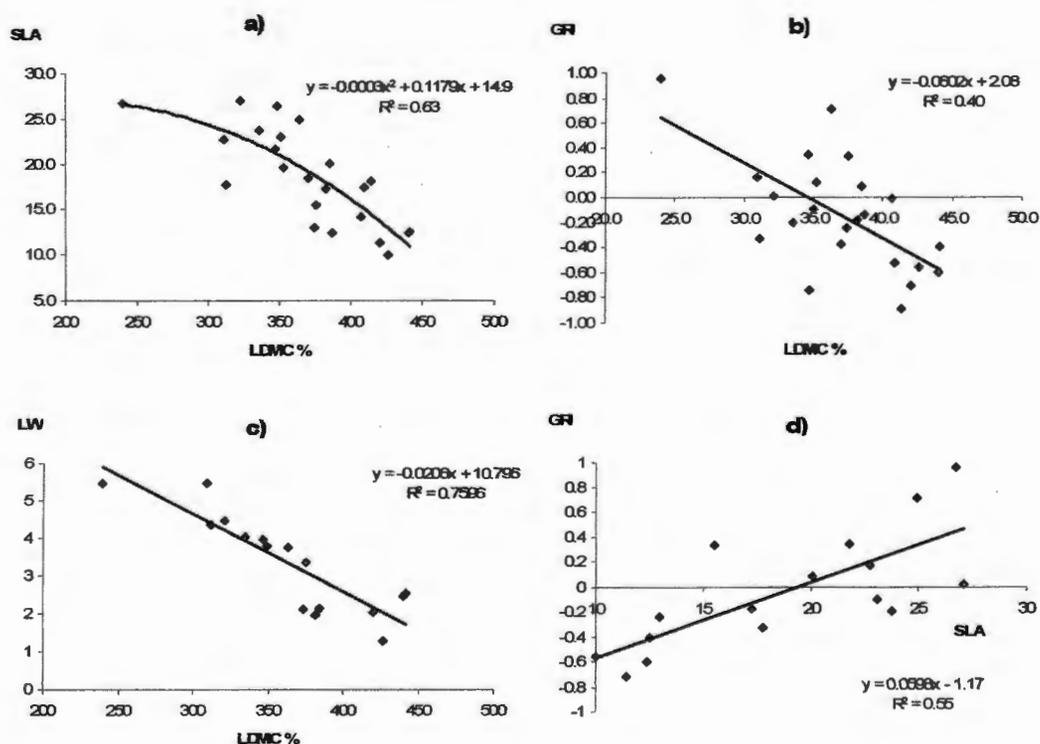
In the whole set of species the GRI showed the highest significant correlations with LDMC and LW. Low LDMC and high LW species were related with an increase of grazing response. In warm season grasses the relations with functional traits were similar to the whole set of species and the correlations with morphologic traits were stronger. The LDMC was the single trait most associated with the GRI at the species level explaining 40 % of its variation (Fig. 2b).

**Table 3.** Pearson correlations of morphological and functional traits for the 23 species (left) and for 17 warm season species (right). NS  $P > 0.05$ , \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.001$

Pearson Correlations: All the species/Warm season species

|      | SLA      | LDMC     | LTS      | PH      | LW       | L/W      | GRI     |
|------|----------|----------|----------|---------|----------|----------|---------|
| SLA  | 1        | -0.79 ** | -0.83 ** | -0.53 * | 0.74 **  | -0.77 ** | 0.55 *  |
| LDMC | -0.77 ** | 1        | 0.70 **  | 0.62 *  | -0.86 ** | 0.76 **  | -0.62 * |
| LTS  | -0.76 ** | 0.68 **  | 1        | 0.60 *  | -0.65 ** | 0.70 **  | -0.45 * |
| PH   | -0.47 *  | 0.59 **  | 0.57 **  | 1       | NS       | 0.83 **  | -0.52 * |
| LW   | 0.76 **  | -0.82 ** | -0.58 ** | NS      | 1        | -0.61 *  | -0.61 * |
| L/W  | -0.7 **  | 0.62 **  | 0.46 *   | 0.57 ** | -0.73 ** | 1        | -0.56 * |
| GRI  | 0.48 *   | -0.63 ** | -0.49 *  | -0.48 * | 0.54 *   | NS       | 1       |

The exclusion of *Schizachyrium spicatum* of the warm season grasses analysis improved the relationship between morphological and functional and functional traits, underlining the strong negative relationship between LDMC and LW (Fig. 2c). In this reanalysis SLA becomes the attribute more related with the GRI explaining 55 % of the variance of grazing response (Fig. 2d).



**Figure 2.** Relationships in the 23 species of leaf dry matter content (LDMC) with specific leaf area (SLA) a) and LDMC with grazing response index (GRI) b). Relations in 16 warm season grasses excluding *Schizachyrium spicatum* of LDMC with leaf width (LW) (c) and SLA with GRI d). The lines represent the best-fit functions of the data set for each variable.

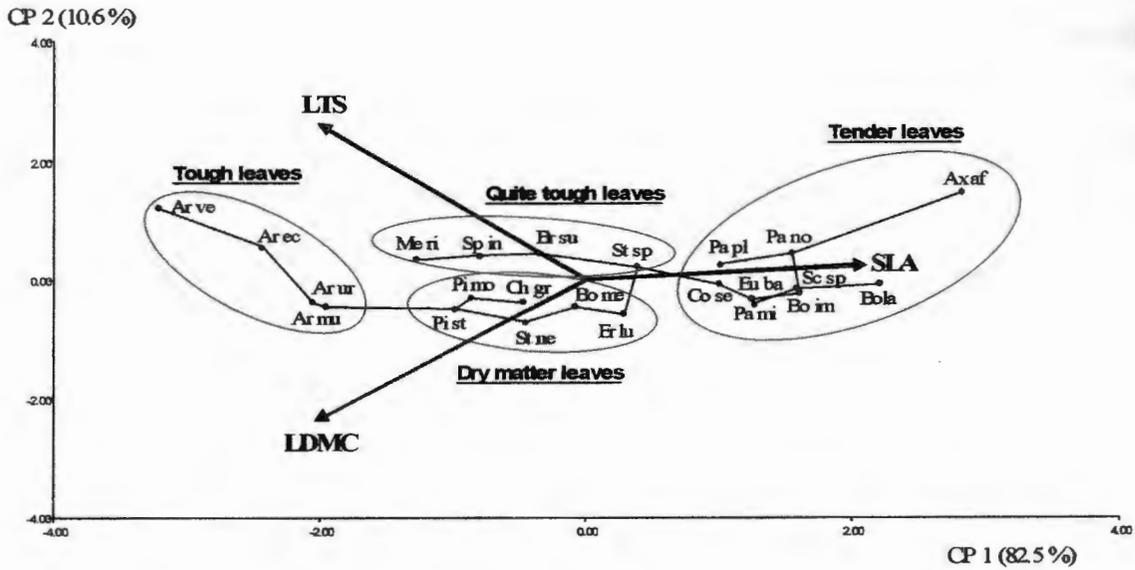
## Functional Types

The analysis of grazing response classified twelve species as low stocking rate (decreasers), five were categorized as high stocking rates (increasers) and six were grouped as neutral. Nine decreasers species were warm season and three (25 %) were cool season while the five increasers were exclusive warm season grasses (Table 4). The finding of more decreaser than increaser species match with the simple explanation given for Vesk et al. (2004) that there are many combination of traits to be a decreaser but a strictly combination of them is necessary to be an increaser.

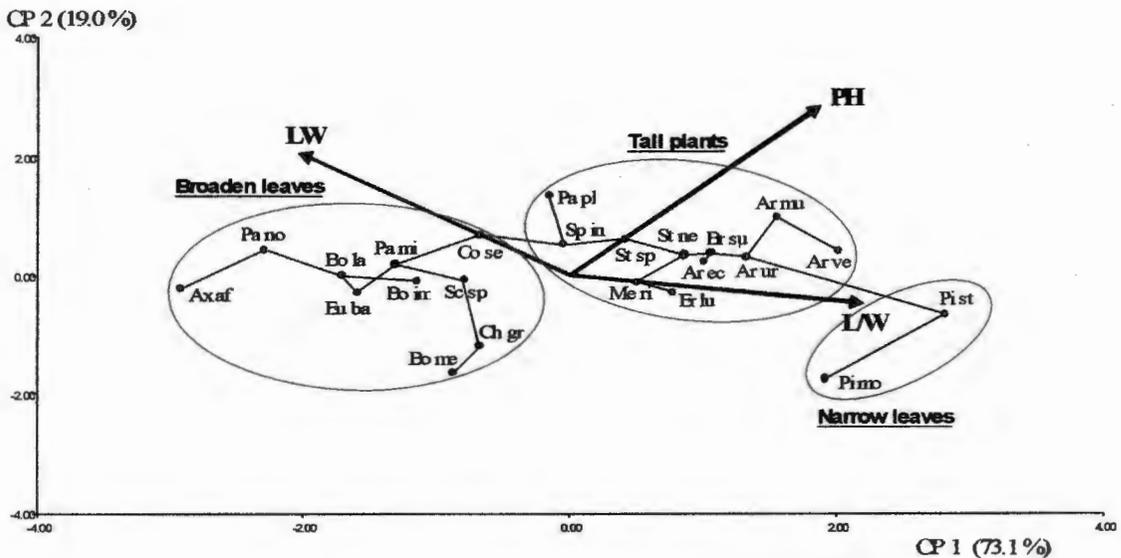
**Table 4.** Summary of results of principal component analysis (PCA) of traits variation and species grazing response (INDVAL-GRI) to examine congruency in the 23 species.

| Species                           | Morphological traits |                    | Functional traits  |                    | Attribute Summary  | Stocking rate response |
|-----------------------------------|----------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|------------------------|
|                                   | PCA                  | Attribute response | PCA                | Attribute response |                    |                        |
| <i>Aristida echimulata</i>        | Tall plants          | Low stocking rate  | Tough leaves       | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Decreaser              |
| <i>Aristida murina</i>            | Tall plants          | Low stocking rate  | Tough leaves       | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Decreaser              |
| <i>Aristida uruguayensis</i>      | Tall plants          | Low stocking rate  | Tough leaves       | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Decreaser              |
| <i>Aristida venustula</i>         | Tall plants          | Low stocking rate  | Tough leaves       | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Decreaser              |
| <i>Briza subaristata</i>          | Tall plants          | Low stocking rate  | Quite tough leaves | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Decreaser              |
| <i>Stipa neesiana</i>             | Tall plants          | Low stocking rate  | Dry matter leaves  | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Decreaser              |
| <i>Bouteloa megapotamica</i>      | Broaden leaves       | Inconsistent       | Dry matter leaves  | Low stocking rate  | Inconsistent       | Decreaser              |
| <i>Chloris grandiflora</i>        | Broaden leaves       | Inconsistent       | Dry matter leaves  | Low stocking rate  | Inconsistent       | Decreaser              |
| <i>Melica rigida</i>              | Tall plants          | Inconsistent       | Quite tough leaves | Low stocking rate  | Inconsistent       | Decreaser              |
| <i>Schizachyrium spicatum</i>     | Broaden leaves       | Inconsistent       | Tender leaves      | High stocking rate | Inconsistent       | Decreaser              |
| <i>Axonopus affinis</i>           | Broaden leaves       | High stocking rate | Tender leaves      | High stocking rate | High stocking rate | Increaser              |
| <i>Coelorachis selleana</i>       | Broaden leaves       | High stocking rate | Tender leaves      | High stocking rate | High stocking rate | Increaser              |
| <i>Panicum milioides</i>          | Broaden leaves       | High stocking rate | Tender leaves      | High stocking rate | High stocking rate | Increaser              |
| <i>Paspalum notatum</i>           | Broaden leaves       | High stocking rate | Tender leaves      | High stocking rate | High stocking rate | Increaser              |
| <i>Bothriochloa laguroides</i>    | Broaden leaves       | High stocking rate | Tender leaves      | High stocking rate | High stocking rate | Neutral                |
| <i>Eustachis bahiensis</i>        | Broaden leaves       | High stocking rate | Tender leaves      | High stocking rate | High stocking rate | Neutral                |
| <i>Piptochaetium stipoides</i>    | Narrow leaves        | Low stocking rate  | Dry matter leaves  | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Neutral                |
| <i>Stipa sp.</i>                  | Tall plants          | Low stocking rate  | Quite tough leaves | Low stocking rate  | Low stocking rate  | Neutral                |
| <i>Bothriochloa imperatoides</i>  | Broaden leaves       | Inconsistent       | Tender leaves      | High stocking rate | Inconsistent       | Neutral                |
| <i>Eragrostis lugens</i>          | Tall plants          | Inconsistent       | Dry matter leaves  | Inconsistent       | Inconsistent       | Neutral                |
| <i>Paspalum plicatulum</i>        | Tall plants          | Inconsistent       | Tender leaves      | Inconsistent       | Inconsistent       | Neutral                |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> | Narrow leaves        | Inconsistent       | Dry matter leaves  | Low stocking rate  | Inconsistent       | Neutral                |
| <i>Sporobolus indicus</i>         | Tall plants          | Inconsistent       | Quite tough leaves | Low stocking rate  | Inconsistent       | Neutral                |

Four groups of species defined by correlated functional traits were identified (Fig. 3). High levels of LDMC and LTS and low levels of SLA characterized one group (tough leaves). High levels of LDMC and intermediate levels of LTS and SLA described other group (high dry matter leaves). Quite hard leaves and intermediate levels of LDMC and SLA integrated a third species group (quite tough leaves). High levels of SLA and low levels of LDMC and LTS categorized the last group (tender leaves). Morphologically, species were categorized in three groups (Fig. 4). One group was integrated by short warm season species with small and wide leaves (broad leaved), other was formed by large plants (tall plants) and a third group was integrated by species with high values of L/W (narrow leaves).



**Figure 3.** Biplot of Principal Components Analysis of species functional traits: SLA, LDMC and LTS. Groups are defined by functional correlated traits helped by a minimum expansion tree. Arrows represents the direction of the trait main effect and each point resumes each species (denoted by the two first genus and species letters) position in the multivariate space.



**Figure 4.** Biplot of Principal Components Analysis of species morphological traits: LW, PH and L/W. Groups are defined by morphological correlated traits helped by a minimum expansion tree. Arrows represents the direction of the trait main effect and each point resumes each species (denoted by the two first genus and species letters) position in the multivariate space.

All traits and most attributes classes (with the exceptions of medium levels of LDMC and higher L/W leaves) varied significantly with the stocking rate. High stocking rate was related with elevated proportions of short to medium height plants, with high SLA, low LDMC, tender and wide leaves. Low stocking rates were associated with higher proportion of tall plants, low to medium SLA, high LDMC, tough, thin, narrowed leaves (Table 5). The groups of dry matter, tough and quite tough leaves were categorized mostly as low stocking rate, while the tender leaves group was mainly classified as high stocking rate. The tall plants group presented eight species with low stocking rate attributes and the three remaining species had an inconsistent response with low and high attributes. The broaden leaves group had six species with high stocking rate traits and four with inconsistent responses.

**Table 5.** Result of analysis of variance of the stocking rates effects on trait variation (weighing species trait values with its relative abundance) and test of homogeneity of proportions of traits categories (low, medium and high attributes) using the  $\chi^2$  Pearson statistic.

| Trait                                  | Low stocking rate | High stocking rate | p      | $\chi^2$ |
|--|-------------------|--------------------|--------|----------|
| SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> ) | 18.9              | 21.2               | 0.0002 | 17.4 **  |
| LDMC (mg g <sup>-1</sup> )             | 3777              | 351                | 0.0003 | 12.8 **  |
| LTS (N mm <sup>-1</sup> )              | 2.4               | 1.9                | 0.0002 | 19.3 **  |
| PH (cm)                                | 5.9               | 5                  | 0.0002 | 9.4 **   |
| LW (mm)                                | 3                 | 3.7                | 0.0017 | 22.7 **  |
| L/W (cm mm <sup>-1</sup> )             | 33.2              | 24                 | 0.0011 | 17.9 **  |

Functional traits classified 13 of the 23 species (57 %) congruently with the grazing response and one taxa (*Schizachyrium spicatum*) was catalogued in a conflicting way probably related to its weak tiller anchorage. Morphological traits categorize only ten species (43%) congruently with this grazing response (Table 4). Most of species showed consistent grazing responses with previous reports (Berretta 1996; Rodriguez et al. 2003; Leoni et al. 2009), except *Coelorachis selloana* and *Panicum milioides* that were categorized in a conflicting way. Vesk and Westoby (2001) identified opposing grazing behavior in one-quarters of the species, explaining the contrary response in the different environmental context rather than from species traits. Other possible reasons for this conflicting response are the ecotypes variability, phenotypic plasticity, and the interaction of the leaf appearance rate with grazing system and climatic conditions.

All attributes that describe both stocking rates were used to describe “ideal” functional types. Three species: *Axonopus affinis*, *Coelorachis selloana* and *Paspalum notatum*, matched all the attributes for high stocking rate “ideal” functional type, meanwhile *Aristida echinulata* was the specie that had all the attributes for low stocking rate “ideal” functional type. Other species were identified in functional types (Table 6). Two functional types were associated with low stocking rate, one group (A) consisted of four warm season species of *Aristida* genus and the other (B) was formed by two cool season species: *Stipa setigera* and *Briza subaristata*. A third functional type (C) was formed by warm season species: the three species that matched all the attributes for high stocking rate and *Panicum milioides* (Table 6).

**Table 6.** Grass functional types: attributes associated to each stocking rate and species groups agree with the grazing response criterion.

| Low Stocking rate |  |   | High Stocking rate |   |  |
|-------------------|--|---|--------------------|---|--|
| Functional type   | Attributes   | Species matching criteria   | Functional type    | Attributes  | Species matching criteria  |
| A                 | Tall plants, with thin to intermediate width, and narrowed leaves. Low SLA, high LDMC and tough leaves.            | <i>Aristida echinulata</i><br><i>Aristida murina</i><br><i>Aristida uruguayensis</i><br><i>Aristida venustula</i> | C                  | Short to medium tall plants, with wide and broadens leaves. High SLA and low LDMC and tender leaves | <i>Axonopus affinis</i><br><i>Coelorhachis selloana</i><br><i>Paspalum notatum</i><br><i>Panicum milioides</i> |
| B                 | Tall plants, with intermediate width and intermediate narrowed leaves. Medium SLA and LDMC and quite tough leaves. | <i>Briza subaristata</i><br><i>Stipa neesiana</i>   |                    |   |  |

## Discussion

### Species traits and Grazing Relationships

Grazing intensity induced modifications in the proportion of perennial grasses and change the relations of warm/cool season grasses. The main grazing related changes were consistent with previous studies that reported the decrease of cool season grasses with the increase in grazing intensity in North American mixed-grass prairies (Manley et al. 1997; Derner and Hart 2007), in Uruguayan grasslands (Millot et al. 1987; Rodriguez et al. 2003; Altesor et al. 2005) and a decrease in whole perennial grasses in Australia (Lavorel et al. 1997; McIntyre and Lavorel 2001). The competitive ability for light use of the erect growing grasses is reduced as the grazing intensity increases (Bakker et al. 2006) and growing points are more exposed to the damage than prostrate

grasses. Decreaser species have different strategies of response to grazing. Tall warm season low quality species increase at low stocking was explained by their low palatability, while tall cool season high quality had higher regrowth capacity at low or moderate stocking rates.

The increase of the stocking rate made an adjustment of the community physiology and architecture related to augments in the dominance of warm season broad leaved species with low LDMC and high SLA, indicative of a pattern of grazing specialization. These patterns represent functional and morphological trade off linked with the species strategies of resource-use and plant growth in different environments (Díaz and Cabido 1997; Weiher et al. 1999). Avoidance through low palatability of the tough leaves group was the response strategy associated with the increase of tall and tough leaves group, and tolerance by enhanced regrowth capacity was related of the tender and broaden leaves groups (Figure 3 and 4). High correlations between traits revealed this pattern of specialization that made possible the reduction of the enormous diversity of the grasslands into a smaller number of functional categories as was proposed by Grime et al. (1997) and Westoby (1998).

A conservative strategy was associated with low stocking rate, characterized by the increase of species of low SLA species was in agreement with reports of Cingolani et al. (2005) and Leoni et al. (2009) and high LDMC, contrasting with an acquisitive strategy of high SLA and low LDMC species that explains the grazing tolerance at high stocking rate. According to Cruz et al. (2010) our results showed that LDMC and SLA were the traits that better describe the response associated with the increase stocking rate and could be used to predict the grazing intensity response at species and community level. These findings are in agreement with the scarce background of functional studies of grazing intensity response in grassland communities dominated by C<sub>4</sub> warm season (Quadros et al. 2006, Leoni et al. 2009). In a context of grasslands dominated by C<sub>3</sub> cool season grasses Garnier et al. (2004) defined this traits as functional markers, Duru et al. (2009) show the LDMC as the plant functional trait best correlated with the features of agronomic value for modeling herbage growth pattern and Al Haj Khaled et al. (2006) report LDMC as the most suitable trait to rank grassland communities according to their nutritive value. LDMC emerges as an easy trait that could explain the grazing impact at the agro ecosystem level but it should be validated in other spatio-temporal scales.

## Functional Types

The detected functional types are the basis to develop a typology of Basaltic grasslands as a way to simplify the management and monitoring of these highly diverse communities. The functional evaluation of grazing response allowed the reduction the community complexity of high diversity from 83 species to only the 23 dominant perennial grasses and then to only three functional types. The combination of all the attributes that showed stocking rate response enabled the functional classification into three functional types related with the species forage quality and growing cycle. The new classification based in quantitative traits is the first approach to a morphofunctional classification of the dominant perennial grasses of grasslands of Uruguay. It's a new tool to classify species and communities that complement the vegetative types proposed by Rosengurt (1979) which is the most widely accepted guide in the management of natural grasslands in Uruguay.

The observed pattern of changes in the relative abundance of functional types with stocking rates can be explained as an adaptation to the grazing environment. The pattern of grazing intensity specialization combines strategies of avoidance through short stature and low palatability as was described by Coughenour (1985) and tolerance by enhanced regrowth capacity (Briske, 1991) for intensively grazed areas. The functional types related with low stocking rate differ in the strategy of response, the tall warm season species increase was explained by their low palatability while the tall cool season species increase, with higher SLA values, was more related with higher regrowth capacity. The functional type associated to high stocking rate response combines prostrate growth habit with vegetative reproduction and high SLA and low LDMC acquisitive tissues.

The increase of the stocking rate at the community level implies a modification from stress tolerant species dominance to a more grazing tolerant and rapid biomass production plants. However, increasing stocking rates have other effects such as a reduction of winter growing and decline the forage feeding value by the decrease of high quality cool season grasses. This changes leads to improve the forage potential production in spring and summer when climatic conditions are favorable but augment the vulnerability in winter and drought periods. In this context, the evaluation of the detected functional types could be used as a practical tool to evaluate the state of Basaltic grasslands of Uruguay facilitating the development of monitoring and management plans.

## Literature Cited

- Al Haj Khaled, R.; Duru, M.; Theau, J. P.; Plantureux, S.; Cruz, P. 2005. Variation of leaf traits through seasons and nitrogen availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16: 391–398.
- Al Haj Khaled, R.; Duru, M.; Decruyenaere, V.; Jouany, C.; Cruz, P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecology and Management*, 59: 648–654.
- Altesor, A.; Pezzani, F.; Grun, S.; Rodríguez, C. 1999. Relationship between spatial strategies and morphological traits in a Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 457–462.
- Altesor, A.; Oesterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F.; Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing enclosure on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- Bakker, E.S., Ritchie, M.E.; Olf, H.; Milchunas, D.G.; Johannes, M.H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9: 780–788.
- Berretta, E. 1996. Campo natural: valor nutritivo y manejo. En: *Producción y manejo de pasturas*. Risso, D.; Berretta, E.; Morón, A. (Eds.) Montevideo: INIA. p. 113-127. (Serie Técnica 80)
- Berretta, E.; Bemhaja, M. 1998. Producción estacional de comunidades naturales sobre suelos de Basalto de la Unidad Queguay Chico. En: *Seminario de actualización en tecnologías para Basalto*. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 11-20. (Serie Técnica 102)
- Berretta, E. 2001. Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of Southern South America. In: *International Grassland Congress, 19th, 11- 21 February 2001, Sao Pedro, Sao Paulo, Brasil*. Proceedings, P. 939-946.

- Berretta, E.; Risso, D.; Bemhaja, M. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de basalto. En: Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. Risso, D.; Berretta, E. (Eds.) Montevideo: INIA. p. 1-37. (Boletín de Divulgación 76)
- Boggiano, P.R. 1995. Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 159 p.
- Briske, D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. En: Grazing management: an ecological perspective. Heitschmidt, R.; Stuth, J. (Eds.) Oregon: Timber. p. 85-108.
- Bullock, J.M.; Franklin, J.; Stevenson, M.J.; Coulson, S.J.; Gregory, S.J.; Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, 38: 253–267.
- Cingolani, A.M. ; Posse G. ; Collantes, M. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Tierra del Fuego steppes, Argentina. *Journal of Applied Ecology*, 42: 50–59.
- Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; Ter Steege, H.; Morgan, H.D.; van der Heijden, M.G.A.; Pausas, J.G.; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.
- Coughenour, M.B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72, 852–853. Cunningham,
- Cruz, P. ; Quadros F.L.F. ; Theau J.P. ; Frizzo A. ; Jouany C. ; Duru M. ; Carvalho P.C.F. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology and Management*, in press.

- Derner, J.D.; Hart, R.H. 2007. Grazing-induced modifications to Peak standing crop in northern mixed-grass prairie. *Rangeland Ecology and Management*, 60: 20–276.
- Díaz, S.; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463–474.
- Díaz, S.; Noy-Meir, I.; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 38: 497–508.
- Díaz, R.; Jaurena, M.; Ayala, W. 2006. Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. En: Reuniao do Grupo técnico em forrageiras do Cone Sul: Grupo Campos, 21. Palestras e resumos. Pelotas, RS, Brasil: EMBRAPA. v. 1, p. 49–67.
- Dorrough, J.; Yen, A.; Turner, V.; Clark, S. G.; Crosthwaite, J.; Hirth, J.R. 2004. Livestock grazing management and biodiversity conservation in Australian temperate grassy landscapes. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55: 279–295.
- Dufrene, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345–366.
- Duru, M.; Al Haj Khaled, R.; Ducourtieux, C.; Theau, J. P.; Quadros, F. L. F.; Cruz, P. 2009. Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grasslands for herbage growth pattern? *Plant Ecology*, 201: 421–433.
- Evju, M.; Austrheim, G.; Halvorsen, R.; Mysterud, A. 2009. Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and plant traits in an alpine ecosystem. *Oecologia*, 161: 77–85.
- Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80: 665–675.

- Garnier, E.; Laurent, G.; Bellmann, A.; Debain, S.; Berthelie, P.; Ducout, B.; Roumet, C.; Navas, M. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152: 69–83.
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billés, G.; Navas, M. L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C.; Toussaint, J. P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630–2637.
- Gitay, H.; Noble, I. R. 1997. What are plant functional types and how should we seek them? In: *Plant functional types*. Smith, T.M.; Shugart, H.H.; Woodward, F.I. (Eds.) Cambridge, UK: Cambridge University Press. p. 3–19.
- Grime, J. P.; Hodgson, J.G.; Hunt, R. 1988. Comparative plant ecology. In: *Functional approach to common British species*. London: Unwin Hyman.
- Grime J.P.; Thompson, K.; Hunt, R.; Hodgson, J.G.; Cornelissen, J.H.C.; Rorison, I.H.; Hendry, G.A.F.; Ashenden, T.W.; Askew, A.P.; Band, S.R.; Booth, R.E.; Bossard, C.C.; Campbell, B.D.; Cooper, J.E.L.; Davison, A.W.; Gupta, P.L.; Hall, W.; Hand, D.W.; Hannah, M.A.; Hillier, S.H.; Hodgkinson, D.J.; Jalili, A.; Liu, Z.; Mackey, J.M.L.; Matthews, N.; Mowforth, M.A.; Neal, R.J.; Reader, R.J.; Reiling, K.; Ross-Fraser, W.; Spencer, R.E.; Sutton, F.; Tasker, D.E.; Thorpe, P.C.; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 79: 259–281.
- Gross, N.; Suding, K.; Lavorel, S. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land-use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 18: 289–300.
- Hendry, G.A.F.; Grime, J.P. 1993. *Methods in comparative plant ecology*. London: Chapman and Hall, 252p..
- InfoStat. 2008. *Manual del usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 334 p.

- Jaurena M.; Bentauncur, O.; Ayala, W.; Rivas, M. 2009. Efecto de la carga de capones en la estructura y composición florística de praderas naturales sobre suelos superficiales de Basalto. *Agrociencia* (en preparación).
- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Lansberg, 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.
- Leoni, E.; Altesor, A.; Paruelo, J.M. 2009. Explaining patterns of primary production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science*, 20: 612–619.
- Lezama, F.; Altesor, A.; León, R. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, 16: 167–182.
- Li, Y.; Johnson, D.A.; Su, Y.; Cui, J.; Zhang, T. 2005. Specific leaf area and leaf dry matter contents of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 46: 127-134.
- Manley, W.A.; Hart, R.H.; Samuel, M.J.; Smith, M.A.; Waggoner, J.W.; Manley, J.T. 1997. Vegetation, cattle, and economic responses to grazing strategies and pressures. *Journal of Range Management*, 50: 638–646.
- McCune, B.; Mefford, M. 2006. PC-ORD 5.0. Multivariate analysis of ecological data. Glenden Beach, Oregon, US: MJM Software Design.
- 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.
- Milchunas, D.G.; Sala, O.E.; Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132: 87–106.

- Millot, J.; Risso, D.; Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo: FUCREA. 199 p.
- Millot, J.C.; Saldaña, S. 1998. Caracterización de pasturas naturales sobre basalto medio. In: Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 14. Anales. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 167-170. (Serie Técnica 94)
- Noy-Meir, I.; Oron, T. 2001. Effects of grazing on geophytes in mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 12: 749–760.
- Olf, H.; Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 261–265.
- Quadros F.L.F.; Pillar, V. 2001. Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo. *Ciência Rural*, 31: 863–868.
- Quadros, F.L.F.; Cruz, P.; Theu, J.P.; Duru M.; Frizzo A.; Carvalho P.C.F.; Trindade. J.P.P. 2006. Uso de tipos funcionais de gramíneas como alternativa de diagnóstico da dinâmica e do manejo de campos naturais. In: Reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, João Pessoa. Anais Sociedade Brasileira de Zootecnia, S.B.Z; 2006. 1 CD-Rom.
- Reich P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C.; Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955–1969.
- 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. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo: Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 85 p.

- Ryser P.; Urbas, P. 2000. Ecological significance of leaf lifespan among Central European grass species. *Oikos*, 91: 41–50.
- SAS Institute. 2005. SAS (Statistical Analysis System): versión 9.1.3. Cary, NC. US: SAS.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. Coupland, R.T (Ed.) Amsterdam: Elsevier. p. 367–407.
- Sosinski, E.; Pillar, V. 2004. Response of plant functional types to grazing intensity in grasslands. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 39: 1–9.
- Vesk, P.; Westoby, M. 2001. Predicting plant species responses to grazing. *Journal of Applied Ecology*, 38: 897–909.
- Vesk P.; Leishman, M.; Westoby, M. 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *Journal of Applied Ecology*, 41: 22–31.
- Weihner, E.; Van der Werf, A.; Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E.; Eriksson, O. 1999. Challenging theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10: 609–620.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199: 213–227.
- Westoby, M.; Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 261–268.
- Wilson, P.J.; Thompson, K.; Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155–62.

## V- DISCUSIÓN GENERAL

En el contexto del problema a resolver, en los artículos de investigación se contestaron las preguntas planteadas de los efectos que provoca el incremento de la carga de capones en praderas naturales sobre suelos superficiales de Basalto. En este sentido, se comprobó que el efecto del tipo de suelos en la composición de especies fue más de cinco veces mayor al de la carga de capones, demostrando así divergencias en la constitución de las comunidades sobre suelos superficiales de Basalto y altos niveles de resistencia al pastoreo. En los suelos superficiales negros, la respuesta de la vegetación al incremento de la carga animal estaría relacionada con la mayor diversidad de especies y con las mejores condiciones de fertilidad edáfica. En los suelos superficiales rojos, el menor número de especies condicionaría dicha repuesta. Este comportamiento sería el resultado de una menor productividad del sitio y de una mayor adaptación evolutiva conjunta por tolerancia a las sequías y por resistencia al pastoreo.

En los niveles de carga animal evaluados existirían estados alternativos de la vegetación caracterizados por la dominancia de gramíneas postradas y cespitosas. Dichos estados de la vegetación podrían ser reversibles o no en función de la intensidad de pastoreo (definida por la carga animal y por las condiciones climáticas que determinan el crecimiento de la pastura) y de la duración de los períodos de sobrepastoreo. Las diferencias detectadas entre los tipos de suelos superficiales enfatizan la necesidad de definir claramente el tipo de comunidad y su estado, para luego establecer áreas fijas para monitorear el estado de conservación de las praderas naturales.

En suelos rojos las modificaciones provocadas por el sobrepastoreo no son reversibles al pasar al nivel más bajo de carga animal (carga normalmente utilizada predios ovejeros con alta proporción de suelos superficiales). En estos suelos de menor potencial productivo, 5,4 capones/hectárea representó una alta presión de pastoreo y no sería posible un cambio de estado hacia un estado alternativo caracterizado por especies cespitosas si se mantiene dicha carga. En potreros de Basalto con alto porcentaje de suelos superficiales rojos un manejo sustentable de la vegetación debería utilizar cargas menores o alternar períodos de pastoreo con períodos de descansos que permitan la recuperación de las gramíneas cespitosas.

El nivel más alto de carga animal evaluado es un extremo difícil de sostener en condiciones productivas comerciales sobre suelos superficiales, debido a la caída de la condición corporal de los animales en los momentos de menor crecimiento de la pastura. Si bien, el nivel más alto de carga animal siempre presentó una mayor presión de pastoreo que la dotación más baja, la magnitud de dicho efecto varió en el tiempo asociado a las condiciones climáticas. Durante el período experimental existió un período de extremo sobrepastoreo (invierno y primavera 2006), seguido de otro de recuperación de la oferta de forraje (verano y otoño 2007). Esta situación confirma que es necesario realizar ajustes dinámicos de las cargas de animales asociados a las condiciones de crecimiento de las praderas.

En el período experimental, la composición de especies fue la característica de la vegetación más sensible a los cambios en la carga animal. La estabilidad de la riqueza y diversidad de especies frente a los incrementos de carga animal indicaría una respuesta al pastoreo contrario a lo propuesto en el modelo de Milchunas et al. (1988) para estas praderas con corta historia evolutiva de herbivoría. Aunque, dicho comportamiento no debería ser extrapolado más allá del período de evaluación del experimento y de la escala del experimento (micro escala espacial y temporal).

En los suelos superficiales negros las gramíneas cespitosas son reemplazadas principalmente por gramíneas perennes postradas y hierbas enanas que presentan estrategias de tolerancia y resistencia al pastoreo respectivamente. Se detectaron dos grupos funcionales de gramíneas perennes cespitosas, decrecientes con el aumento de la intensidad de pastoreo, uno compuesto por especies invernales de alta palatabilidad y el otro integrado por especies estivales de baja palatabilidad. Estos grupos presentan diferencias en el potencial de crecimiento y valor nutritivo, así como efectos disímiles en la cantidad y calidad de restos orgánicos que se reincorporan al suelo. En este sentido, el manejo para recuperar el potencial productivo de áreas sobrepastoreadas deberá ser orientado no sólo a incrementar las gramíneas cespitosas, sino a recuperar preferentemente las poblaciones de *Stipa neesiana* y *Briza subaristata* frente a las especies del género *Aristida*.

Los cambios en la composición de especies provocados por el incremento de la carga animal implican una disminución de la estabilidad productiva de las pasturas naturales, bajando su producción invernal y su tolerancia a estreses. Estos cambios de especies conllevan oportunidades de

mayor producción en momentos climáticamente favorables para el crecimiento de la pastura, pero también significan mayores riesgos en períodos climáticamente desfavorables.

La respuesta de las gramíneas perennes al incremento de la carga animal está relacionada con cambios en su arquitectura y fisiología, que se expresan en patrones de especialización de sus atributos morfológicos y funcionales. Existieron pocas especies crecientes con el incremento de la intensidad de pastoreo, las cuales presentaron una combinación restringida de atributos; en cambio se hallaron diferentes combinaciones de atributos en un número mayor de especies decrecientes. El porcentaje de materia seca de las hojas, el área foliar específica y el ancho de hoja fueron las características de las especies que mejor explicaron su respuesta frente a las cargas animales. Se trata variables fáciles de medir, que también han sido reportadas por su relación con los niveles de calidad de las especies forrajeras. A partir de la información generada, surge la necesidad de investigar si el porcentaje de materia seca de las hojas también explica la respuesta a las cargas animales a escalas mayores en comunidades o potreros.

El análisis funcional de respuesta al incremento de la carga animal permitió una simplificación en el análisis de praderas muy diversas pasando de aproximadamente 100 especies a 3 tipos funcionales. Los tipos funcionales propuestos son herramientas que podrán ser utilizadas en el diagnóstico del estado de conservación de potreros y comunidades. La evaluación de estos tipos funcionales, así como el estudio de las especies indicadoras facilitará la implementación de planes de manejo y monitoreo de praderas naturales que compatibilicen sistemas eficientes de producción con la conservación responsable de los recursos.

## VI- BIBLIOGRAFÍA

- Allen, R.B.; Wilson, J.B.; Mason, C.R. 1995. Vegetation change following exclusion of grazing animals in depleted grassland, Central Otago, New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, 6: 615-626.
- Al Haj Khaled, R.; Duru, M.; Decruyenaere, V.; Jouany, C.; Cruz, P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecology and Management*, 59: 648-654.
- Altesor, A.; Di Landro, E.; May, H.; Excurra, E. 1998. Long term species change in Uruguayan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 9: 173-180.
- Altesor, A.; Oesterheld, M.; Leoni, E.; Lezama, F.; Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing enclosure on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- Altesor, A.; Pineiro, G.; Lezama, F.; Jackson, R.; Sarasola, M.; Paruelo, J.M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17: 323-332.
- Ayala, W.; Carriquiry, E.; Carámbula, M. 1993. Caracterización y estrategias de utilización de pasturas naturales en la región Este. En: *Campo natural: estrategia invernal: manejo y suplementación*. INIA Treinta y Tres. p. 1-28. (Serie Actividades de Difusión 49)
- Ayala, W.; Bermúdez, R. 2005. Estrategias de manejo en campos naturales sobre suelos de lomadas en la región Este. En: *Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural*. Montevideo: INIA. p. 41-50. (Serie Técnica 151)
- Bardgett, R.D.; Wardle, D.A. 2003. Herbivore mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84: 258-2268.

Behling, H.; Pillar, V. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362: 243-251.

Behling, H.; Jeske-Pieruschka, V.; Schüler, L. 2009. Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário tardio, p. 13-25. In Pillar, V., Müller, S.C., Souza Castilhos, de Z.M., Jacques, A.V.Á. (eds). *Campos Sulinos – conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF, 403pp.

Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? : a review of the evidence. *American Naturalist*, 127: 870-892.

Berretta, E. 1991. Producción de pasturas naturales en el Basalto: producción mensual y estacional de forraje de cuatro comunidades nativas sobre suelos de basalto. En: *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva*. Montevideo: INIA. p. 12-18. (Serie Técnica 13)

Berretta, E. 1996. Campo natural: valor nutritivo y manejo. En: *Producción y manejo de pasturas*. Risso, D.; Berretta, E.; Morón, A. (Eds.) Montevideo: INIA. p. 113-127. (Serie Técnica 80)

Berretta, E.; Bemhaja, M. 1998. Producción estacional de comunidades naturales sobre suelos de Basalto de la Unidad Queguay Chico. En: *Seminario de actualización en tecnologías para Basalto*. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 11-20. (Serie Técnica 102)

Berretta, E. 1998a. Principales características de las vegetaciones de los suelos de Basalto. En: *Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 14*. Anales. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 11-19. (Serie Técnica 94)

Berretta, E. 1998b. Producción de comunidades nativas sobre suelos de Basalto de la unidad

Itapebí-Tres árboles con diferentes frecuencias de corte. En: Seminario de actualización en tecnologías para basalto. Berretta, E. (Ed.) Montevideo: INIA. p. 21-31. (Serie Técnica 102)

Berretta, E. 2001. Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of Southern South America. In: International Grassland Congress, 19th, 11- 21 February 2001, Sao Pedro, Sao Paulo, Brasil. Proceedings, P. 939-946.

Berretta, E.; Risso, D.; Bemhaja, M. 2001. Tecnologías para la mejora de la producción de forraje en suelos de basalto. En: Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. Risso, D.; Berretta, E. (Eds.) Montevideo: INIA. p. 1-37. (Boletín de Divulgación 76)

Berretta, E. 2005. Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de Basalto. En Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo: INIA. p. 61-73. (Serie Técnica 151)

Bilenca, D.; Miñarro F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre. 353 p.

Boggiano, P.R. 1995. Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 159 p.

Boggiano P.; Zanoniani, R.; Millot, J.C. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. En: Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo: INIA. p. 105-113. (Serie Técnica 151)

Borrelli, P. 2001. Producción animal sobre pastizales naturales. En: Ganadería sustentable en la Patagonia Austral. Borrelli, P.; Oliva, G. (Eds). INTA Región Patagonia Sur. p. 129-160.

Borrelli, P.; Oliva G. 2001. Efecto de los animales sobre los pastizales. En: Ganadería sustentable en la Patagonia Austral. Borrelli, P.; Oliva, G. (Eds). INTA Regional Patagonia Sur. p. 99-128.

- Bransby, D. 1988. Justification for grazing intensity experiments: analysing and interpreting grazing data. *Journal of Range Management*, 41 (4): 274-279.
- Briske, D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. En: *Grazing management: an ecological perspective*. Heitschmidt, R.; Stuth, J. (Eds.) Oregon: Timber. p. 85-108.
- Briske, D.; Fuhlendorf, S.; Smeins, F. 2005. State and transition models, thresholds and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management*, 58 (1): 1-10.
- Bullock, J.M.; Franklin, J.; Stevenson, M.J.; Coulson, S.J.; Gregory, S.J.; Tofts, R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, 38: 253-267.
- Cabrera A.; Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Washington: OEA. 120 p. (Serie Biología. Monografía 13)
- Carámbula M. 1988. Las pasturas en la zona Norte de Uruguay. En: Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical, 9., Tacuarembó, Uruguay. Memoria. Silva, J. (Ed.) p. 5-14.
- Castro, E. 1980. Trabajos en pasturas. En: *Jornada de Basalto, 1*. Tacuarembó, Uruguay: CIAAB Estación Experimental del Norte. p. 30-47.
- Chapin F.; Zavaleta, E.; Eviner, V.; Naylor, R.; Vitousek, P.; Reynolds, H.; Hooper, D.; Lavorel, S.; Sala, O.; Hobbie, S.; Mack, M.; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Cingolani, A.; Noy-Meir, I.; Díaz, S. 2005a. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15 (2): 757-773.

Cingolani, A.; Posse, G.; Collantes, M. 2005b. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42:50-59.

Cingolani, A.; Cabido, M.; Gurvich, D.; Renison, D.; Díaz, S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18 (6): 911-920.

Cingolani, A.; Noy-Meir, I.; Reninson, D.; Cabido, M. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral*, 18: 253-271.

Clements, F. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.

Delcourt, H.R.; Delcourt, P.A. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quaternary Science Reviews*, 1: 153-175.

Del Puerto, O. 1985. Vegetación del Uruguay. Montevideo: AEA, Facultad de Agronomía.

Díaz, S.; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463-474.

Díaz, S.; Cabido, M.; Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463-474.

Díaz, S.; Noy-Meir, I.; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 38: 497-508.

Díaz, S.; Lavorel, S.; McIntyre, S.; Falczuk, V.; Casanoves, F. 2007. Plant traits responses to grazing: a global synthesis. *Global Change Biology*, 13: 313-341.

- Díaz, R.; Jaurena, M.; Ayala, W. 2006. Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. En: Reuniao do Grupo técnico em forrageiras do Cone Sul: Grupo Campos, 21. Palestras e resumos. Pelotas, RS, Brasil: EMBRAPA. v. 1, p. 49-67.
- DIEA, MGAP, Uruguay. 2002. Censo general agropecuario 2000: resultados definitivos. En volumen I: [www.mgap.gub.uy](http://www.mgap.gub.uy)
- Durán, A. 1985. Los suelos del Uruguay. Montevideo: Hemisferio Sur. 398 p.
- Duru, M.; Al Haj Khaled, R.; Ducourtieux, C.; Theau, J. P.; Quadros, F. L. F.; Cruz, P. 2009. Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grasslands for herbage growth pattern? *Plant Ecology*, 201: 421–433.
- DSA, MGAP, Uruguay. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay a escala 1:1000000. Montevideo: División Suelos y Aguas, MGAP
- Dyksterhuis, E.J. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *Journal of Range Management*, 2: 104–115.
- Ellis, J.; Swift, D. 1988. Stability of African pastoral ecosystem: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management*, 41: 450–459.
- Formoso, D. 1995. Manejo de campo natural: comentarios y sugerencias. En: Mejoramientos extensivos en el area del Cristalino. SUL Producción Ovina, 2-8.
- Fuhlendorf, S.; Briske, D.; Smeins, F. 2001. Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: the relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science*, 4: 177–188.
- Fynn, R.; O'Connor, T. 2000. Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 37: 491–507.

Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80: 665–675.

Garnier, E.; Laurent, G.; Bellmann, A.; Debain, S.; Berthelie, P.; Ducout, B.; Roumet, C.; Navas, M. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152: 69–83.

Garnier, E.; Cortez, J.; Billés, G.; Navas, M. L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C.; Toussaint, J. P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630–2637.

Gregorini, P.; Soder, K.J.; Sanderson, M.A.; Ziegler, G.R. 2009. Toughness, particle size and chemical composition of meadow fescue (*Festuca pratensis* Hud.) herbage as affected by time of day. *Animal Feed Science and Technology*, 151: 330–336

Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. New York: Wiley. 222 p.

Grime J.P.; Thompson, K.; Hunt, R.; Hodgson, J.G.; Cornelissen, J.H.C.; Rorison, I.H.; Hendry, G.A.F.; Ashenden, T.W.; Askew, A.P.; Band, S.R.; Booth, R.E.; Bossard, C.C.; Campbell, B.D.; Cooper, J.E.L.; Davison, A.W.; Gupta, P.L.; Hall, W.; Hand, D.W.; Hannah, M.A.; Hillier, S.H.; Hodgkinson, D.J.; Jalili, A.; Liu, Z.; Mackey, J.M.L.; Matthews, N.; Mowforth, M.A.; Neal, R.J.; Reader, R.J.; Reiling, K.; Ross-Fraser, W.; Spencer, R.E.; Sutton, F.; Tasker, D.E.; Thorpe, P.C.; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 79: 259–281.

Gross, N.; Suding, K.; Lavorel, S. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land-use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 18: 289–300.

Holecheck, J.L.; Gómez, H.; Galt, D. 1999. Grazing studies: what we've learned. *Rangelands*, 21 (2): 12–16.

- Illius, A.; O'Connor, T. 1999. On the relevance of nonequilibrium concepts to arid and semi-arid grazing systems. *Ecological Applications*, 9: 798-813.
- Jaurena, M.; Rivas, M. 2005. La pradera natural del palmar de *Butia capitata* (Arecaceae) de Castillos (Rocha): evolución con distintas alternativas de pastoreo. En: Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo: INIA. p. 15-20. (Serie Técnica 151)
- Kauffman, J.B.; Thorpe, A.S.; Brookshire, E.N.J. 2004. Livestock exclusion and belowground ecosystem responses in riparian meadows of eastern Oregon. *Ecol. Appl.*, 14: 1671- 1679.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164.
- Kleyer, M. 1999. Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 10: 697-708.
- Laterra, P.; Rivas, M. 2005. Bases y herramientas para la conservación in situ y el manejo integrado de los recursos naturales en los campos y pampas del Cono Sur. *Agrociencia*, 9: 169-178.
- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Lansberg, 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.
- León, R.; Burkart, S. 1998. El pastizal de la pampa deprimida: estados alternativos. *Ecotrópicos*, 11: 121-130.
- Lezama, F. 2005. Las comunidades herbáceas de un área de pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. Tesis de Maestría, Programa PEDECIBA, Uruguay. 62 p.
- Lezama, F.; Altesor, A.; León, R. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, 16: 167-182.

- Li, Y.; Johnson, D.A.; Su, Y.; Cui, J.; Zhang, T. 2005. Specific leaf area and leaf dry matter contents of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 46: 127-134.
- López, I.; Valentine, I. 2003. Rol de la diversidad praterense y de los grupos funcionales de especies sobre la condición de la pradera y su estabilidad. *Agro Sur*, 31: 60 – 76.
- MacGillivray C.W.; J.P. Grime; S.R. Band; R.E. Booth; B. Campbell; G.A.F. Hendry; S.H. Hillier; J.G. Hodgson; R. Hunt; A.; Jalili; J.M.L. Mackey; M.A. Mowforth; A.M. Neal; R. Reader; I.H. Rorison; R.E. Spencer; K. Thompson and P.C. Thorpe. (1995) Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology* 9: 640-649.
- McIntyre, S.; Lavorel, S. 1994. How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 5: 373-384.
- 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.
- McIntyre, S.; Heard, K.; Martin, T. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40: 445-457.
- McNaughton, S. 1983. Compensatory plant growth as response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- Milchunas, D.G.; Sala, O.E.; Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132: 87–106.
- Milchunas, D.; Lauenroth W. 1993. A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327–366.
- Millot, J.; Risso, D.; Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo: FUCREA. 199 p.

- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355–364.
- Noy-Meir, I.; Gutman, M.; Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77: 290-310.
- Oba, G.; Vetaas, O.; Stenseth, N. 2001. Relationships between biomass and plant species richness in arid-zone grazing lands. *Journal of Applied Ecology*, 38, 836–846.
- Olf, H.; Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 261–265.
- Olmos, F.; Godron, M. 1990. Relevamiento fitoecológico en el noreste uruguayo. En: *Seminario nacional de campo natural, 2., Tacuarembó, Uruguay*. Montevideo: Hemisferio Sur. p. 35-48.
- Olmos, F. 1991. Pasturas naturales en la región noreste. En: *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva*. Montevideo: INIA p. 27-50. (Serie Técnica 13)
- Olmos, F.; Sosa, M.; Franco, J. 2005. Impacto de las prácticas de manejo en la productividad y diversidad de pasturas naturales. En: *Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural*. Montevideo: INIA. p. 93-103. (Serie Técnica 151)
- Overbeck, G., Muller, S., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V., Blanco, C., Boldrini, I., Both, R. and Frneck, E. 2007. Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9:101-116.
- Parson, A.; Penning, D. 1988. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf area and average rate of regrowth in a rotationally grazed sward. *Grass and Forage Science*, 43: 15-27.
- Paruelo, J.; Pineyro, G.; Altesor, A.; Rodríguez, C.; Oesterheld, M. Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los Pastizales del Río de la Plata. En: *Reunión del Grupo técnico regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área tropical y subtropical: Grupo Campos, 20*. Montevideo: Facultad de Agronomía. p. 53-60.

- Pickett, S.; Collins, S.; Armesto, J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53: (3) 335-371.
- Quadros, F.L.F.; Cruz, P.; Theu, J.P.; Duru M.; Frizzo A.; Carvalho P.C.F.; Trindade. J.P.P. 2006. Uso de tipos funcionais de gramíneas como alternativa de diagnóstico da dinâmica e do manejo de campos naturais. In: Reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, João Pessoa. Anais Sociedade Brasileira de Zootecnia, S.B.Z; 2006. 1 CD-Rom.
- Reich P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C.; Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955–1969.
- Rajora, O.; Mosseler, A. 2001. Challenges and opportunities for conservation of forest genetic resources. *Euphytica*, 118: 197-212.
- 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. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: la estructura y el pastoreo de las praderas de la región de Palleros, flora de Palleros. Montevideo: Barreiro y Ramos. 474 p.
- Rosengurtt, B. 1979. Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo: Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 85 p.
- Ryser P.; Urtas, P. 2000. Ecological significance of leaf lifespan among Central European grass species. *Oikos*, 91: 41–50.
- Saldanha, S. 2005. Manejo del pastoreo en campos naturales sobre suelos medios de Basalto y suelos arenosos de Cretácico. En: Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Montevideo: INIA. p. 75-84. (Serie Técnica 151)

- Sala, O.; Oesterheld, M.; León, R.; Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67: 27-32.
- Sganga, J.C. 1994. Caracterización de la vegetación de la República Oriental del Uruguay. En: *Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay*. Montevideo: MGAP. p. 5-14. (Boletín Técnico 13)
- Smith, A.; James, C. 2004. Characteristics of Australia's rangelands and key design issues for monitoring diversity. *Austral Ecology*, 29: 3-19.
- Sosinski, E.; Pillar, V. 2004. Response of plant functional types to grazing intensity in grassland. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 39: 1-9.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: Coupland, R.T (Ed.) *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. Amsterdam: Elsevier. p. 367-407.
- Sternberg, M.; Gutman, M.; Perevolotsky, A.; Kigel, J. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: An approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science*, 14: 375-386.
- Termezana, A. 1978. Región basáltica. En: *Pasturas 4*. 2.ed. Montevideo: CIAAB. p. 9-24.
- Thompson, K.; Thorpe, P. 1995. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology*, 9: 640-649.
- Tilman, D.; Wedin D. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology*, 72: 1038-1049.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: populations versus ecosystem stability. *Ecology*, 77 (2): 350-363.
- Violle, C.; Navas, M.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.

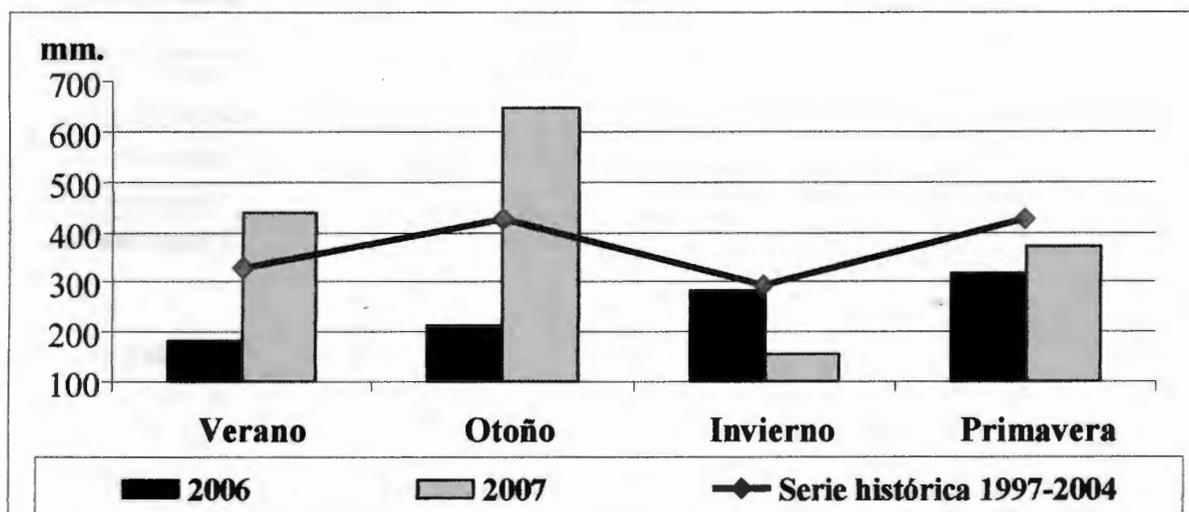
- Walker, B.; Kinzig, A.; Langridge J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2: 95-113.
- Westoby, M.; Walker, B.; Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42: 266-274.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199: 213–227.
- Westoby, M.; Falster, D.; Moles, A.; Vesk, P.; Wright, I. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 33: 125-159.
- Westoby, M.; Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 261–268.
- Wilson, P.J.; Thompson, K.; Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155–62.

## VII- ANEXOS

### Anexo 1: Análisis de suelos del sitio experimental

|                   | pH (H <sub>2</sub> O) | Carbono Orgánico (%) | Fósforo Ac. Cítrico (ppm.) | Conductividad eléctrica (mmhos/cm) | Arena (%) | Limo (%) | Arcilla (%) |
|-------------------|-----------------------|----------------------|----------------------------|------------------------------------|-----------|----------|-------------|
| Superficial Rojo  | 6.3                   | 3.4                  | 2.9                        | 0.15                               | 26        | 39       | 35          |
| Superficial Negro | 6.1                   | 5.2                  | 4.3                        | 0.29                               | 28        | 36       | 35          |

### Anexo 2: Precipitaciones estacionales de los años 2006-2007 en la Unidad Experimental Glencoe comparadas con la serie histórica 1997-2004.



Anexo 3: Análisis de valor nutricional de las especies evaluadas y promedios de los tipos funcionales identificados

| <b>Especies</b>                   | <b>PC</b>   | <b>FDA</b>  | <b>FDN</b>  |
|-----------------------------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Aristida echinulata</i>        | 8.2         | 48.2        | 76.2        |
| <i>Aristida murina</i>            | 6.4         | 41.9        | 76.7        |
| <i>Aristida uruguayensis</i>      | 7.3         | 40.3        | 76.1        |
| <i>Aristida venustula</i>         | 8.9         | 41.9        | 76.5        |
| <b>Tipo Funcional A</b>           | <b>7.7</b>  | <b>43.1</b> | <b>76.4</b> |
| <i>Stipa neesiana</i>             | 13.0        | 39.8        | 66.8        |
| <i>Briza subaristata</i>          | 12.9        | 42.2        | 61.3        |
| <b>Tipo Funcional B</b>           | <b>13.0</b> | <b>41.0</b> | <b>64.1</b> |
| <i>Axonopus affinis</i>           | 8.7         | 32.9        | 64.5        |
| <i>Coelorachis selloana</i>       | 9.2         | 40.4        | 68.1        |
| <i>Paspalum notatum</i>           | 10.5        | 33.9        | 62.9        |
| <i>Panicum milioides</i>          | 9.6         | 41.1        | 69.9        |
| <b>Tipo Funcional C</b>           | <b>9.5</b>  | <b>37.1</b> | <b>66.4</b> |
| <i>Melica rigida</i>              | 12.8        | 40.0        | 65.1        |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> | 13.2        | 43.6        | 71.6        |
| <i>Piptochaetium stipoides</i>    | 10.7        | 47.7        | 70.6        |
| <i>Stipa sp.</i>                  | 13.0        | 39.0        | 68.0        |
| <b>Invernales indeterminadas</b>  | <b>12.4</b> | <b>42.6</b> | <b>68.8</b> |
| <i>Bothriochloa imperatoides</i>  | 8.2         | 36.5        | 62.0        |
| <i>Bothriochloa laguroides</i>    | 8.2         | 36.4        | 61.6        |
| <i>Bouteloa megapotamica</i>      | 8.4         | 42.9        | 72.5        |
| <i>Chloris grandiflora</i>        | 9.5         | 37.2        | 75.2        |
| <i>Eragrostis lugens</i>          | 7.9         | 38.1        | 71.8        |
| <i>Eustachis bahiensis</i>        | 9.6         | 37.0        | 76.2        |
| <i>Paspalum plicatulum</i>        | 10.6        | 41.7        | 68.6        |
| <i>Schizachyrium spicatum</i>     | 9.7         | 39.5        | 66.7        |
| <i>Sporobolus indicus</i>         | 7.8         | 37.6        | 77.9        |
| <b>Estivales indeterminadas</b>   | <b>8.9</b>  | <b>38.5</b> | <b>70.3</b> |