

## MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES PARA LOS PASTIZALES DE ALTURA DE LAS SIERRAS DE CÓRDOBA, ARGENTINA.

### A MODEL OF STATES AND TRANSITIONS FOR THE HIGH ALTITUDE GRASSLANDS OF THE SIERRAS DE CÓRDOBA, ARGENTINA.

*Eduardo Pucheta, Marcelo Cabido y Sandra Díaz*

*IMBIV-CONICET y Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, 5000 Córdoba, Argentina.*

#### RESUMEN

Se presenta un esquema de estados y transiciones para pastizales de montaña del centro de Argentina. Estos pastizales han sido sometidos a cargas moderadas a altas de ganado introducido desde la época de la conquista española, y existen evidencias que la presencia de grandes herbívoros nativos es aún más antigua. Actualmente el fuego se utiliza para estimular el rebrote después de la estación desfavorable. El esquema ha sido elaborado a partir de la información disponible proveniente de áreas excluidas al pastoreo, áreas pastoreadas y áreas roturadas, teniendo en cuenta atributos estructurales y funcionales. Se describen 6 estados y 9 transiciones entre estados que estarían controlados por la herbivoría, el efecto de su exclusión, el fuego y la roturación sobre la composición florística, diversidad, biomasa y productividad del pastizal.

**Palabras clave:** pastizales, pastoreo, perturbación, estados y transiciones.

#### ABSTRACT

A model of states and transitions is presented for montane grasslands from central Argentina. These grasslands are moderate to heavily grazed since at least 300 years ago when the spaniel settlers introduced large domestic ungulates. There are also evidences of the presence of large native herbivores previous to domestic european cattle. Fire is used at present to stimulate resprouting after the dry-cold season. The state-and-transitions model is built on the basis of field data obtained from exclusions to large domestic ungulates, grazed, and ploughed areas. Taking into account structural and functional attributes of those different situations we obtained a model with 6 states and 9 transitions. Transitions between states would be controled by the interactions between plants and herbivores, and the effect of exclusion, grazing and ploughing on floristic composition, diversity, biomass and productivity of these grasslands.

**Key words:** grassland, grazing, disturbances, states and transitions.

#### INTRODUCCIÓN

Los pastizales naturales representan la vegetación potencial del 25% de la superficie de la tierra, y se considera que el clima es el principal determinante de su ocurrencia. Estos

sistemas se encuentran en áreas donde existe un período del año donde la disponibilidad de agua en el suelo está por debajo de los requerimientos para el desarrollo de árboles. Los pastizales ocupan territorios donde el rango de precipitaciones medias oscila entre 250 y 1000 mm, y las temperaturas medias mínimas y máximas, entre 0° y 26°C

respectivamente. Sin embargo, la presencia de pastizales naturales en rangos de precipitación y temperatura más amplios se debe explicar, además, debido a la interacción del clima con factores como el fuego, la herbivoría, la roturación u otros factores que originan una perturbación en el sistema (Lauenroth 1979).

Esos factores, actuando aisladamente o en conjunto, pueden producir diferentes efectos directos sobre plantas individuales, como cambios en sus tasas fotosintéticas (Detling *et al.* 1979; Painter y Detling 1981, Detling y Painter 1983), en las tasas de crecimiento (Detling *et al.* 1979, 1980; Hilbert *et al.* 1981, Bertiller y Defossé 1990; Oosterheld y McNaughton 1991, Oosterheld 1992), en la forma de crecimiento y en su morfología (McNaughton 1979, 1984, Detling y Painter 1983, Gómez Sal *et al.* 1986, Díaz *et al.* 1992, Pucheta *et al.* 1992, Fernández Alés *et al.* 1993), en la concentración de nutrientes (Jaramillo y Detling 1988, Coughenour 1991), y en la mortalidad y establecimiento de plántulas (Oosterheld y Sala 1990, Bullock *et al.* 1994). También ejercen efectos indirectos, mediados principalmente por cambios en la calidad de la luz interceptada por las plantas (Deregibus *et al.* 1985, Schmitt y Wulff 1993), y modificaciones de las interacciones competitivas entre los individuos (Harper 1969, Grime 1979, Keddy y Shipley 1989). Estos efectos se manifiestan a nivel de la comunidad vegetal como cambios en su estructura (McNaughton 1984, Sala *et al.* 1986, McNaughton y Sabuni 1988, Sala 1988; Whicker y Detling 1988, Díaz *et al.* 1992), su composición florística (León *et al.* 1984, León y Aguiar 1985, Facelli y León 1986, Milchunas *et al.* 1988, 1989, Noy-Meir *et al.* 1989, Belsky 1992, Pettit *et al.* 1995), en su diversidad (Collins 1987, Chaneton y Facelli 1991, Belsky 1992, Montalvo *et al.* 1993, Leps *et al.* 1995, Pucheta *et al.* 1988), y en su biomasa (Milchunas y Lauenroth 1989; Milchunas *et al.* 1989, Coughenour 1991, Pucheta *et al.* 1988) y productividad primaria neta

(McNaughton 1979, Sala *et al.* 1981, Pandey y Singh 1992, Sundriyal 1992, Pucheta *et al.* 1988).

Toda esta variedad de respuestas de la vegetación frente a perturbaciones está limitada por factores que operan a una escala espacio-temporal más amplia, como condiciones climáticas del sitio y su historia evolutiva (Milchunas *et al.* 1988, Milchunas y Lauenroth 1993), y ha tratado de ser simplificada a través de diferentes modelos que explican el funcionamiento de los ecosistemas frente a esos factores. El modelo más utilizado en el manejo de pastizales naturales o semi-naturales derivó de las ideas vertidas por Clements (1916) y Weaver y Clements (1938), las que a partir de la década del 40 influyeron fuertemente las políticas de manejo de pastizales en Norte América y en el resto del mundo. Este modelo sucesional supone que un sistema dado posee un *estado estable* en ausencia de perturbaciones (el climax), y que la sucesión hacia ese estado luego de una perturbación es un proceso lineal. La presión de pastoreo, por ejemplo, produce cambios progresivos en la vegetación en la dirección opuesta a las tendencias sucesionales por lo que una presión opuesta e igual a la de la sucesión mantendría la vegetación en un *estado de equilibrio*. Todos los estados posibles pueden ser ordenados en un *continuum* desde un estado sucesional temprano, con una condición pobre frente a una alta presión de pastoreo, hasta un estado sucesional tardío, con una excelente condición frente a presiones de pastoreo muy bajas (Humphrey 1962, Dyksterhuis 1949).

Westoby *et al.* (1989), por otro lado, propusieron un modelo alternativo que tiene en cuenta diferentes estados estables del sistema y transiciones entre ellos, luego de llegar a la conclusión que el modelo sucesional clásico no se cumple en numerosos casos, como en sistemas donde el agua es un factor limitante, al menos durante un período del año. La inercia demográfica de muchas poblaciones, las diferencias en las jerarquías competitivas de las plantas, las respuestas

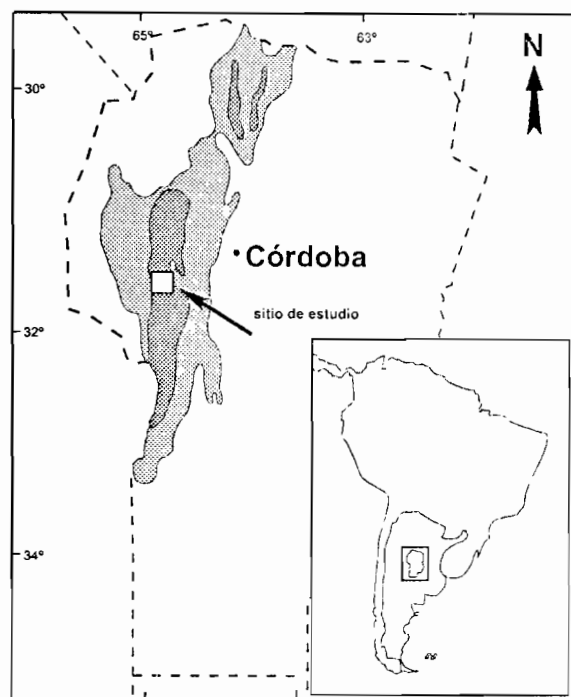
no lineales al pastoreo, las retroalimentaciones positivas por fuego y los cambios edáficos inducidos por la vegetación, serían algunos de los factores que, según estos autores, explicarían la escasa generalidad del modelo sucesional (Westoby *et al.* 1989).

La información disponible sobre la respuesta de los pastizales naturales de las Sierras de Córdoba frente a perturbaciones como el pastoreo (Díaz 1989, Díaz *et al.* 1992, 1994), el fuego (Menghi *et al.* 1993) y la roturación (Díaz *et al.* 1990) nos permite, a través de un modelo de estados y transiciones similar al propuesto por Westoby *et al.* (1989), conocer el estado actual del sistema natural y sus respuestas frente a distintos tipos e intensidades de disturbio. La construcción del modelo permitirá predecir cambios de estado y evaluar los factores asociados a las transiciones entre diferentes estados.

## CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA

Está ubicada en las altiplanicies graníticas de Pampa de Achala y Pampa de San Luis, Sierras de Córdoba, Argentina, a 2200 msnm. Abarca una faja orientada en sentido N-S, de unos 100 km de longitud ( $31^{\circ} 24' - 31^{\circ} 50' S$ ) y 8 km en su parte más ancha ( $64^{\circ} 45' - 64^{\circ} 52' W$ ) (Figura 1).

El clima es típicamente de montaña, con temperaturas bajas en invierno, grandes variaciones térmicas, fuertes vientos, lluvias concentradas en una sola estación, heladas frecuentes durante gran parte del año y algunas nevadas (Cabido 1985). La temperatura presenta un ritmo anual bien definido, con un invierno térmico y un verano corto y fresco. Las temperaturas medias de invierno y verano son de  $5^{\circ}$  y  $11,4^{\circ} C$  respectivamente. Las precipitaciones, concentradas principalmente entre noviembre y marzo, alcanzan un valor promedio de 850 mm para 12 años de registros (Cabido, 1985). El patrón de distribución de las lluvias pone en evidencia dos estaciones bien marcadas, una lluviosa, desde octubre a abril, con medias mensuales superiores

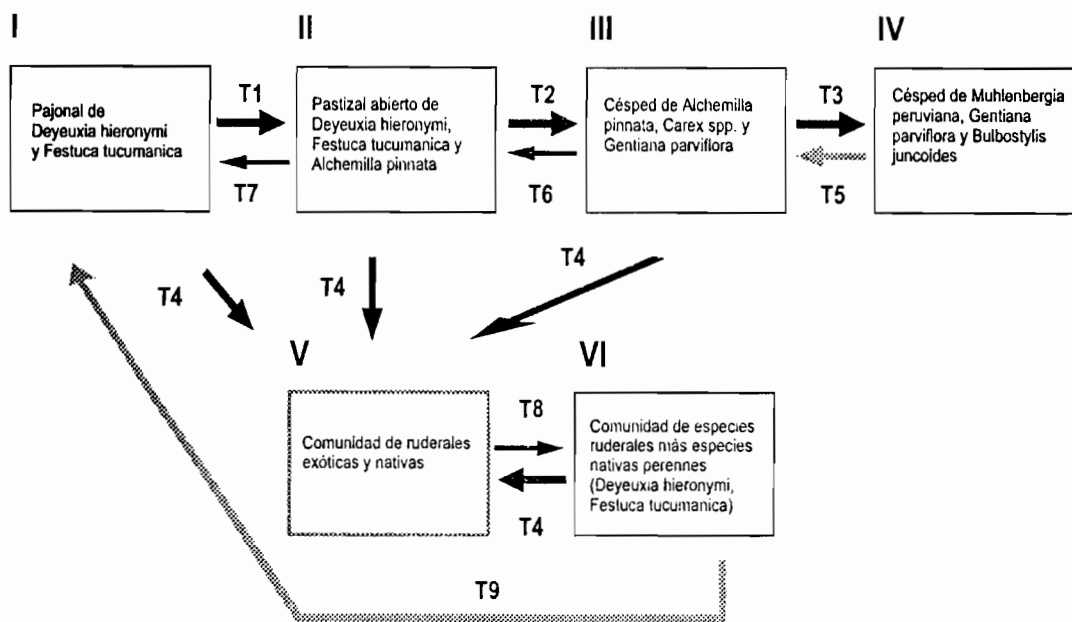


**Figura 1.** Ubicación de los pastizales de altura de las Sierras de Córdoba, Argentina.

a 40 mm, y una relativamente seca, desde mayo hasta setiembre, en la cual el mes más lluvioso presenta una media de 26 mm (Cabido *et al.* 1987).

La Pampa de Achala se encuentra ubicada fitogeográficamente en el subpiso superior de pastizales de altura de las Sierras de Córdoba (Luti *et al.* 1979), dentro del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976), aunque la pertenencia de estos pastizales a la Región Chaqueña ha sido discutida por Funes y Cabido (1995).

La vegetación es un pastizal determinado climáticamente. A escala local, la distribución espacial de las comunidades vegetales se relaciona principalmente con la textura del suelo y el régimen hídrico (Cabido *et al.* 1987).



**Figura 2,** Esquema del modelo de estados y transiciones para los pastizales de altura de las Sierras de Córdoba, Argentina. Los números romanos indican diferentes estados; la caja gris del estado V indica inestabilidad; las flechas grises indican baja probabilidad de ocurrencia de la transición.

## EL USO EN LOS PASTIZALES DE LAS SIERRAS DE CÓRDOBA

Los pastizales de altura de las Sierras de Córdoba han estado sujetos al pastoreo por animales domésticos desde la ocupación española hace más de 300 años, aun que es probable que la presencia de grandes herbívoros nativos sea más antigua aún (Díaz 1989, Díaz *et al.* 1994). Estos pastizales soportan actualmente un régimen de ganadería extensiva, con cargas moderadas o altas de ganado vacuno, equino y ovino. Las prácticas tradicionales incluyen el uso periódico del fuego para reducir la cobertura de las grandes gramíneas en penacho y estimular el rebrote. Sin embargo, el pastoreo continuo mantiene una estructura de la vegetación donde el uso del fuego se hace muy poco frecuente. En el área de estudio, el fuego no ha sido utilizado durante los últimos 20 años, por lo que se puede evaluar independientemente el efecto del pastoreo.

En sitios similares al de este estudio, Díaz *et al.* (1992, 1994) observaron que el pastoreo moderado no produce cambios importantes en la composición florística del pastizal, ni la invasión de especies exóticas. En cambio, si ocurren cambios importantes en la composición florística y la presencia de especies exóticas luego de perturbaciones mucho más severas, como el arado (Díaz *et al.* 1990). Estos autores sugieren que los escasos cambios observados en la composición florística frente al pastoreo estarían evidenciando la acumulación de un cierto número de características en las poblaciones que conforman el pastizal, las que les confieren cierto grado de *adaptación* al pastoreo. Sin embargo, el término *adaptación* hace referencia a que los mismos factores que operan en el presente (herbivoría por ungulados) también habrían operado en el pasado (Coughenour 1985).

Los diferentes estados detectados no implican que sean los únicos que puedan presentarse en los

pastizales de altura de las sierras de Córdoba, más bien, intentan reflejar los estados más extendidos espacialmente. Las transiciones propuestas en el modelo se asumen como los procesos más importantes que actúan para que un determinado estado evolucione hacia otro (Figura 2).

### **Estado I: Pajonal de *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica***

Es la comunidad vegetal típica cuando el sistema ha sido liberado de perturbaciones por un tiempo prolongado (más de 15 años) (Pucheta y Cabido 1992, Cabido *et al.* 1996). Se caracteriza por poseer una cobertura del 100% y estar dominada casi exclusivamente por pastos perennes de gran porte como *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*. En suelos más húmedos, el pajonal puede estar compuesto, además, por la gramínea de gran porte *Poa stuckertii*. Entre las matas de estas gramíneas pueden encontrarse individuos aislados de pastos de pequeño tamaño como *Agrostis montevidensis*, *Eragrostis lugens*, algunas ciperáceas como *Carex fuscula* y *C. boliviensis*, y especies de latifoliadas herbáceas, como *Alchemilla pinnata*, *Plantago myosuroides*, *Vicia graminea*, *Noticastrum marginatum* y *Rumex acetosella*. Esta gran dominancia mostrada por unas pocas especies hace que esta situación posea valores más bajos de diversidad que otros estados ( $H' = 3,26$ ) (Pucheta *et al.* 1988).

En esta comunidad existe una gran acumulación de biomasa aérea ( $1462 \text{ g m}^{-2}$ ), principalmente como materia muerta en pie ( $1123 \text{ g m}^{-2}$ ), y la broza depositada sobre el suelo alcanza valores de  $882 \text{ g m}^{-2}$ . El 96% de esta biomasa es acumulada por las gramíneas de gran porte (Pucheta 1996, Pucheta *et al.* 1988).

La productividad primaria neta aérea de esta comunidad es de  $8300 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Pucheta 1996, Pucheta *et al.* 1988) (Tabla 1).

### **Estado II: Pastizal abierto de *Deyeuxia hieronymi*, *Festuca tucumanica* y *Alchemilla pinnata***

Esta comunidad presenta una cobertura herbácea del 100%, aunque la distribución entre grandes gramíneas perennes (50-60%) y hierbas latifoliadas (40-50%) es diferente que en el Estado I. La disminución de la dominancia de las gramíneas de gran tamaño permite el desarrollo de una estructura en mosaico donde alternan parches de pastos altos (*Deyeuxia hieronymi*, *Festuca tucumanica*) con parches de céspedes mixtos formados por especies de latifoliadas rastreras (*Alchemilla pinnata*, *Relbunium richardianum*, *Trifolium sp.*, *Gentiana parviflora*), gramíneas de pequeño porte (*Agrostis pyrogea*, *Agrostis montevidensis*, *Eragrostis lugens*) y ciperáceas (*Carex fuscula*, *C. boliviensis*, *Cyperus reflexus*) (Pucheta y Cabido 1992), donde los herbívoros concentran sus actividades alimentarias (V. Falczuk *com. pers.*). Esta estructura mantenida por cargas moderadas de herbivoría (3-5 ha/animal) hace que la diversidad sea más alta que la del Estado I ( $H' = 4,39$ ). No se observa suelo desnudo ni signos visibles de erosión.

La biomasa aérea en esta situación alcanza los  $443 \text{ g m}^{-2}$ , siendo el 60% de ese valor biomasa muerta en pie. La broza acumulada sobre el suelo no supera los  $140 \text{ g m}^{-2}$ . Las especies de pastos altos representan el 50% de la biomasa total, y le siguen en importancia las gramíneas (pequeñas gramíneas y ciperáceas) con un 37%, las especies latifoliadas (11%) y por último las especies anuales (2%), las que incluyen sólo una gramínea (*Muhlenbergia peruviana*) y una latifoliada rastrera (*Gentiana parviflora*). Todas las demás especies son perennifolias. Cabe agregar que no se observan especies exóticas en esta situación (Pucheta *et al.* 1988). La productividad primaria neta aérea de esta comunidad es de  $7570 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Pucheta 1996, Pucheta *et al.* 1988) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Estados posibles en los pastizales de altura de las Sierras de Córdoba, Argentina, y algunas características de su estructura y funcionamiento. El signo ? indica dato no disponible. I, pajonal de *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*; II, pastizal abierto de *Deyeuxia hieronymi*, *Festuca tucumanica* y *Alchemilla pinnata*; III, césped de *Alchemilla pinnata*, *Cárex spp* y *Gentiana parviflora*; IV, césped de *Muhlenbergia peruviana*, *Gentiana parviflora* y *Bulbostylis juncooides*; V, comunidades de ruderales exóticas y nativas; VI, comunidades de especies ruderales y nativas perennes.

Estados	I	II	III	IV	V	VI
Diversidad	3,26	4,39	4,56	3,73	3,13	4,00
Número de especies por Muestra (0,25m <sup>2</sup> )	23	35	41	27	?	?
Biomasa viva (g m <sup>-2</sup> )	339±26	179,3±9,2	162,8±8,3	?	?	?
Necromasa (g m <sup>-2</sup> )	1123±72	263,9±19,8	106,9±5,0	?	?	?
Broza (g m <sup>-2</sup> )	882±85	137,3±8,7	15,5±2,0	?	?	?
Biomasa total (g m <sup>-2</sup> )	1462±83	443,2±24,0	269,7±8,4	< 50 ?	?	?
Productividad primaria neta aérea (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	830±201	757±53	522±45	< 150 ?	?	?
Proporción de grupos funcionales						
Rastreras	0,2	4,8	32	?	?	?
Rosetas	2	5,9	10	?	?	?
Anuales	0,02	1,1	10	?	?	?
Graminoides	1,2	37	48	?	?	?
Grandes gramíneas.	96	50	0	?	?	?

**Estado III: Césped de *Alchemilla pinnata*, *Carex fuscula* y *Gentiana parviflora***

Comunidad de especies nativas que se caracteriza por la simplificación de la estructura vertical y horizontal debido a la disminución de la dominancia de las especies de pastos altos característicos de los Estados I y II. No presenta suelo desnudo y la cobertura de graminoideas y latifoliadas rastreras y arrosietadas alcanza el 100%. En esta situación existe básicamente la misma composición florística que en el Estado II, aunque cambia sustancialmente la frecuencia relativa de

las especies. Las gramíneas de gran porte son “atomizadas” por efecto del pastoreo, por lo que se presentan como pequeños módulos contiguos, los que contribuyen a formar un césped de pastoreo muy homogéneo en su estructura. La diversidad en este Estado es más alta que en los anteriores ( $H' = 4,56$ ) y no se presentan especies exóticas ni malezas nativas (Pucheta *et al.* 1998).

La biomasa aérea total es más baja que en los Estados anteriores (270 g m<sup>-2</sup>) pero existe una mayor proporción de material verde (60%). La broza acumulada sobre el suelo es muy escasa (15 g m<sup>-2</sup>), por lo que la biomasa principalmente sigue el ciclo de la herbivoría. Graminoideas y latifoliadas

rastreras representan el 48 y 32%, respectivamente, y en conjunto anuales y latifoliadas arrosadas constituyen un 20% de la biomasa aérea total. La productividad primaria neta aérea de esta comunidad es de 5220 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (Pucheta 1996, Pucheta *et al.* 1988) (Tabla 1).

**Estado IV: Césped de *Muhlenbergia peruviana*, *Gentiana parviflora* y *Bulbostylis juncooides***

Situación crítica para el sistema de pastoreo. Comunidad de especies anuales de pequeño tamaño que no alcanzan a cubrir el 60% de la superficie del suelo. La presencia de suelo desnudo favorece los procesos ligados a la erosión. La degradación de este Estado (no se muestra dicha transición en el modelo) termina con la pérdida total del suelo y la aparición de la roca madre. Esta situación se ve incrementada debido a falta de descanso del pastizal o a una excesiva carga ganadera. No hay datos disponibles sobre la biomasa y productividad de estas comunidades (Tabla 1).

**Estado V: Comunidad de especies ruderales**

Estas comunidades son típicas de áreas donde la profundidad del suelo (>50 cm) permite el uso agrícola. Luego de la roturación y el cultivo, por lo general de papa (*Solanum tuberosum*), estos campos son abandonados y colonizados por numerosas especies de malezas como *Medicago lupulina*, *Chenopodium chilense*, *Carduus nutans*, *Brassica rapa* subsp. *sylvestris*, *Glandularia dissecta*, *Nierenbergia hippomanica*, *Poligonum aviculare*, *Lepidium bonariense*, y especies de los géneros *Solanum* y *Euphorbia*. En este estado la vegetación presenta una baja diversidad de especies y un alto porcentaje de ellas son exóticas (22%) (Díaz *et al.* 1990, 1994). No se dispone de datos sobre la biomasa y la productividad de esta situación (Tabla 1).

**Estado VI: Comunidad de especies ruderales y nativas perennes**

Esta comunidad se aproxima más a las comunidades naturales de los pastizales de altura, salvo por la baja representatividad de los pastos perennes (*Deyeuxia hieronymi*, *Festuca tucumanica*) y por la presencia de algunas especies de malezas exóticas y nativas, las que representan el 13% del total. Otras especies típicas de los pastizales, como *Carex fuscula*, *Carex macrorrhiza*, *Cyperus reflexus*, *Eleocharis dombeyana*, *Eryngium agavifolium* y *Geranium patagonicum* se hacen presentes en esta comunidad (Díaz *et al.* 1990, 1994) (Tabla 1).

**Transición 1.** Para que el Estado I se convierta en un pastizal abierto con una menor dominancia de los pastos perennes en penacho es necesario provocar un incendio. Luego del incendio, la estructura de la vegetación cambia drásticamente, no por un recambio importante en la composición florística, sino más bien por una reducción de la biomasa y la necromasa. Estas condiciones permiten que en los espacios existentes entre los individuos de grandes gramíneas se instalen individuos de especies gramínoideas y latifoliadas perennes. La nueva estructura generada es mantenida con cargas ganaderas moderadas (3-4 ha/animal).

**Transición 2.** El pastizal abierto característico del Estado II puede ser convertido en un césped de pastoreo con cargas de hasta 1 o 2 animales/ha. Esta estructura puede ser mantenida por tiempos muy prolongados teniendo en cuenta la carga ganadera y el régimen de lluvias. En años secos, si la carga ganadera no es disminuida, puede operar la Transición 3.

**Transición 3.** Esta comunidad no sólo se encuentra presente donde el césped de pastoreo ha sido sobrepastoreado o donde se ha mantenido una carga ganadera constante independientemente del

régimen de lluvias, sino también donde el perfil de suelo es muy poco profundo, por lo que la capacidad de retención de agua del mismo es muy escasa. En estas condiciones, es muy poco probable que el pastizal retorne a Estados anteriores debido principalmente a la pérdida de suelo (Transición 5).

**Transición 4.** Cualquiera de los Estados I, II o III son susceptibles de ser roturados para uso agrícola. Esta actividad, luego de cesar por el período de 1 año, permite alcanzar el Estado V, el que no representa un estado estable, más bien es una etapa sucesional característica que luego de unos 10 a 12 años de descanso (Transición 8) alcanza el Estado VI. Este último Estado puede retroceder hasta el anterior por una nueva roturación y posterior abandono de 1 año (Transición 4) (Díaz *et al.* 1990, 1994).

**Transición 6.** La exclusión de pastoreo por 4-5 años permite volver al Estado II (Pucheta *et al.* 1992, 1988, Pucheta y Cabido 1992).

**Transición 7.** La exclusión del pastizal por unos 15 años permite volver al Estado I (Pucheta *et al.* 1992, 1998, Pucheta y Cabido 1992).

**Transición 9.** Esta transición es sumamente improbable al menos a la escala temporal que el modelo maneja. Se conocen situaciones de descanso de más de 30 años donde el pastizal del Estado VI pasa al Estado I (Díaz *et al.* 1990, 1994), aún cuando las diferencias en el microrrelieve producidos por la roturación son evidentes.

## LITERATURA CITADA

- BELSKY, A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3:187-200.
- BERTILLER, M.B. y G. E. DEFOSSÉ, 1990. Clipping effects upon primary productivity and senescence: study case on *Festuca palleascens* (St. Yves) Parodi in a Patagonian semiarid grassland, Argentina. *Acta Oecologica* 11:79-92.
- BULLOCK, J.M., B. CLEAR HILL, M.P. DALE, y J. SILVERTOWN . 1994. An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *Journal of Applied Ecology* 31:493-507.
- CABIDO, M., A. ACOSTA, S. DÍAZ, E. PUCHETA y C. GONZÁLEZ ALBARRACÍN. 1996. Factores estructuradores en pastizales serranos del centro de Argentina. Pp. 101-131, in G. Sarmiento y M. Cabido (eds): *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina*. Ediciones CYTED y CIELAT, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- CABIDO, M., R. BREIMER, y G. VEGA. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development* 7:25-42.
- CABIDO, M. 1985. Las comunidades vegetales de la pampa de Achala. Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9:431-443.
- CABRERA, A. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Buenos Aires.
- CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute, Washington Pub. 242:1-512.
- COLLINS, S.L. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68:1243-1250.
- COUGHENOUR, M.B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals Missouri Botanical Garden* 72:852-863.
- COUGHENOUR, M.B. 1991. Biomass and nitrogen responses to grazing of upland steppe on Yellowstone's Northern winter range. *Journal of Applied Ecology* 28:71-82.
- CHANETON, E.J. y J.M. FACELLI. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- DEREGIBUS, V.A., R. A. SANCHEZ, J. J. CASAL y M. J. TRILICA, 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22:199-206.
- DETLING, J.K. y E. L. PAINTER. 1983. Defoliation responses of Western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57:65-71.
- DETLING, J. K., M. I. DYER y D. T. WINN. 1979 . Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41:127-134.
- DETLING, J.K., M. I. DYER, C. PROCTER-GREGG y D. T. WINN. 1980. Plant-herbivore interactions: Examination of potential effects of Bison saliva on regrowth of *Bouteloua gracilis* (HBK) Lag. *Oecologia* 45:26-31.



- DÍAZ, S. 1989. Recuperación Post-Disturbio en Pastizales de Altura. Laboreo de la Tierra y Uso Pastoral. Ph D thesis, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.
- DÍAZ, S., A. ACOSTA y M. CABIDO. 1990. Spatial patterns and diversity in a post-ploughing succession in high plateau grassland (Pampa de San Luis, Córdoba, Argentina). *Studia Geobotanica* 10:3-13.
- DÍAZ, S., A. ACOSTA, y M. CABIDO. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- DÍAZ, S., A. ACOSTA y M. CABIDO. 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science* 5:483-488.
- DYKSTERHUIS, E. J. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *J. Range Manage* 2:104-115.
- FACELLI, J.M. y R.J.C.LEÓN. 1986. La diversidad específica de pastizales patagónicos subandinos sometidos al pastoreo. *Turrialba* 36:461-468.
- FERNÁNDEZ ALÉS, R., J. M. LAFFARGA y F. ORTEGA. 1993. Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 4:313-322.
- FUNES, G. y M. CABIDO. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24:173-188.
- GÓMEZ SAL, A., J. M. DE MIGUEL, M. A. CASADO, y F. D. PINEDA. 1986. Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. *Vegetatio* 67:33-44.
- GRIME, J.P. 1979 *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York.
- HARPER, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Diversity and Stability*. Pp. 48-62, in G.M. Woodwell (eds): *Ecological Systems Brookhaven Symp. Biol.*, Brookhaven.
- HILBERT, D.W., D. M. SWIFT, J. K. DETLING y M. I. DYER. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51:14-18.
- HUMPHREY, R.R. 1962. *Range Ecology. Range Condition*. The Ronald Press Company, New York.
- JARAMILLO, V.J. y J.K.DETLING. 1988. Grazing history, defoliation, and competition: Effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69:1599-1608.
- KEDDY, P.A. y BSHIPLEY. 1989. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos* 54:234-241.
- LAUENROTH, W.K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. (eds): N.R. French, *Perspectives in Grassland Ecology*. Ecological Studies Springer-Verlag, New York.
- LEÓN, R.J.C. y M. R. AGUIAR. 1985. El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenologia* 13:181-196.
- LEÓN, R.J.C., G. M. RUSCH y M. OESTERHELD. 1984. Pastizales pampeanos - impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12:201-218.
- LEPS, J., J. MICHÁLEK, P. KULISEK y P. UHLÍK. 1995. Use of paired plots and multivariate analysis for the determination of goat grazing preference. *Journal of Vegetation Science* 6:37-42.
- LUTI, R., M. SOLÍS, F. M. GALERA, N.MÜLLER, M. BERZAL, M. NORES, M. HERRERA y J. C. BARRERA. 1979. *Vegetación*. Pp. 297-368, in J. Vázquez, R. Miatello y M. Roque (eds): *Geografía Física de la Provincia de Córdoba* Ed. Boldt., Buenos Aires.
- MCNAUGHTON, S. J. y G. A. SABUNI. 1988. Large African mammals as regulators of vegetation structure. Pp. 339-354, in M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, H. J. Doring y J. T. A. Verhoeven (eds): *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, plasticity, and relation to herbivory* SPB Academic Publishing, The Hague.
- MCNAUGHTON, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113:691-703.
- MCNAUGHTON, S.J. 1984. Grazing lawns: Animal in herds, plant form, and coevolution. *The American Naturalist* 124:863-886.
- MENGLI, M., M. CABIDO, A. ACOSTA, B. PECO y F. D. PINEDA. 1993. Changes in pasture communities subject to burning in the Córdoba Mountains, Argentina. *Coenoses* 8:1-10.
- MILCHUNAS, D.G. y W. K. LAUENROTH, 1989. Three-dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass steppe. *Oikos* 55:82-86.
- MILCHUNAS, D.G. y W. K. LAUENROTH. 1993. A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- MILCHUNAS, D. G., O. E. SALA y W. K. LAUENROTH. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132:87-106.
- MONTALVO, J., M. A. CASADO, C. LEVASSOR y F. D. PINEDA. 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4:213-222.
- NOY-MEIR, I., M. GUTMAN y Y. KAPLAN. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77:290-310.
- OESTERHELD, M. y S. J. MCNAUGHTON. 1991. Effects of stress and time for recovery on the amount of

- compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305-313.
- OESTERHELD, M. y O. E. SALA. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* 1:353-358.
- OESTERHELD, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia* 92:313-316.
- PAINTER, E.L. y J. K. DETLING. 1981. Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. *Journal of Range Management* 34:68-71.
- PANDEY, C.B. y J. S. SINGH. 1992. Influence of rainfall and grazing on herbage dynamics in a seasonally dry tropical savanna. *Vegetatio* 102:107-124.
- PETTIT, N.E., R. H. FROEND y P. G. LADD. 1995. Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life form groups. *Journal of Vegetation Science* 6:121-130.
- PUCHETA E., S. DÍAZ y M. CABIDO. 1992. The effect of grazing on the structure of a high plateau grassland in Central Argentina. *Coenoses* 7: 145-152.
- PUCHETA, E. 1996. Efectos del pastoreo sobre la estructura y el funcionamiento de un pastizal de montaña del centro de Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
- PUCHETA, E. y M. CABIDO. 1992. Comunidades de pastizales serranos del centro de Argentina y su relación con el uso pasturil. *Phytocoenologia* 21(3):333-346.
- PUCHETA, E., M. CABIDO, S. DÍAZ y G. FUNES. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19(2):97-105.
- SALA, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. Pp. 317-330, in M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During y J.T.A. Verhoeven (eds): *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, plasticity, and relation to herbivory* SPB Academic Publishing, The Hague.
- SALA, O.E., V. A. DEREGIBUS, T. M. SCHLICHTER y H. A. ALIPPE. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management* 34:48-51.
- SALA, O.E., M. OESTERHELD, R. J. C. LEÓN y A. SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67:27-32.
- SCHMITT, J. y R. D. WULFF. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology and Evolution* 8:47-51.
- SUNDRIYAL, R.C. 1992. Structure, productivity and energy flow in an alpine grassland in the Garhwal Himalaya. *Journal of Vegetation Science* 3:15-20.
- WEAVER, J.E. y F.E. CLEMENTS. 1938. *Plant Ecology*. McGraw-Hill, New York.
- WESTOBY, M. B. WALKER y I. NOY-MEYR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42(4):266-274.
- WHICKER, A.D. y J. K. DETLING. 1988. Modification of vegetation structure and ecosystem processes by North American grassland mammals. Pp. 301-316, M. J. A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During y J.T.A. Verhoeven (eds): *Plant form and Vegetation Structure: Adaptation, Plasticity, and Relation to Herbivory* SPB Academic Publishing, The Hague.

---

Recibido mayo 1998; revisado mayo 1998 ; aceptado junio 1998.