

# Procesos ecológicos asociados con el pastoreo y su aplicación en sistemas silvopastoriles

Graciela Rusch<sup>1</sup>, Christina Skarpe<sup>2</sup>

## RESUMEN

El trabajo es una revisión bibliográfica sobre los factores y procesos ecológicos que intervienen en la interacción entre los herbívoros y la vegetación. Esta interacción está definida por el régimen de pastoreo (el grado de selectividad del forraje, la frecuencia y la intensidad de pastoreo) y el tipo de respuestas de las plantas. Se distinguen dos tipos fundamentales de respuestas. Las primeras se manifiestan en alta disponibilidad de recursos y se caracterizan por una alta capacidad de rebrote y de crecimiento. Las segundas se dan en sitios pobres: donde la capacidad de crecimiento es baja y presentan atributos que les confieren resistencia contra la herbivoría y el desgaste físico. Estas diferencias en respuestas tienen consecuencias sobre la productividad primaria neta y las tasas de mineralización de la materia orgánica. El productor -al manejar la carga, el tiempo de ocupación y de descanso de los potreros - maneja los componentes fundamentales del régimen de pastoreo; es decir, el grado de selectividad que el ganado ejerce al pastorear, la cantidad de material vegetal que permanece luego de un período de pastoreo y el tiempo que las plantas necesitan para recuperarse después del pastoreo.

**Palabras claves:** Sistemas silvopastoriles, pastoreo, factores ecológicos, relaciones planta animal, intensidad de pastoreo, respuesta de la planta.

## Ecological processes associated with grazing and their relation to silvopastoral systems

### ABSTRACT

The study consists of a literature review about the ecological factors and processes involved in plant-herbivore interactions. These interactions are determined by the grazing regime, (i.e., the degree of forage selectivity and the frequency and intensity of grazing) and by the type of plant response to herbivory. Two fundamental types of responses can be distinguished. The first is appears where there is high availability of resources high resource availability and is characterized by high re-sprouting and growth capacity. The second, in resource-poor environments, have low growth rates and present defense attributes against herbivory and physical damage. These differences in responses have consequences on the net primary production and on rates of organic matter decomposition. By managing the grazing pressure and the grazing and resting periods, the farmer manages the fundamental components of the grazing regime, i.e., the degree of forage selectivity, the amount of vegetation remaining after a grazing period and the time plants need to recover from grazing.

**Keywords:** Silvopastoral systems, grazing, ecological factors, plant/animal relationships, grazing pressure, plant response.

## INTRODUCCIÓN

Los sistemas silvopastoriles (SSP) son sistemas agroforestales diseñados y manejados para la producción de árboles y de sus productos, como el forraje para el ganado, mediante el cual los árboles y la pastura se manejan como un sistema integrado (Klopfstein et ál. 2008). Los SSP cumplen funciones múltiples, proveen retornos económicos y, al mismo tiempo, crean un sistema de producción sustentable con muchos beneficios ambientales (González-Hernández y Rozados-Lorenzo 2008, Harvey et ál. 2005). Los SSP en los trópicos subhúmedos pueden mejorar la producción del ganado debido a funciones de los árboles, como la provisión de sombra (Restrepo et ál. 2004, Souza de Abreu et ál. 2000), la

prolongación del período de producción de los pastos y el incremento de la fertilidad del suelo (Belsky 1993). En este sistema, el ganado es un componente fundamental; por ello es necesario comprender los efectos del pastoreo sobre la composición y la función del sistema y los mecanismos por los cuales se producen cambios. La evidencia acumulada por la ecología sobre las relaciones entre los herbívoros y la vegetación constituye un marco de referencia teórico sólido para entender los principios fundamentales de los efectos de los herbívoros sobre los procesos del ecosistema a distintos niveles y, en particular, sobre la vegetación a nivel de la planta individual, de las poblaciones y de las comunidades de especies (Frank 1998).

<sup>1</sup> Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Tungasletta 2, NO-7485 Trondheim, Noruega. Tel: +47 73 80 14 00, Fax: +47 73 80 14 01. Correo electrónico: graciela.rusch@nina.no (autora para correspondencia)

<sup>2</sup> Department for Forestry and Wildlife Management, University College of Hedmark, Evenstad, Norway. Correo electrónico: christina.skarpe@ihm.no

Este trabajo ofrece una síntesis de la literatura disponible respecto a los factores y procesos ecológicos que intervienen en la interacción entre los herbívoros y la vegetación, con énfasis en el componente herbáceo, e ilustra cómo el manejo del pastoreo puede afectar a las plantas, la composición de las pasturas y los procesos fundamentales del ecosistema. Específicamente, este trabajo:

- a) Describe las características del régimen de pastoreo como factor ecológico fundamental en la interacción vegetación-herbívoro.
- b) Presenta los efectos del pastoreo sobre el medio físico, sobre la vegetación a nivel de planta y de la comunidad vegetal, y sobre procesos del ecosistema.
- c) Pone en perspectiva estos conocimientos en el marco del manejo del SSP.

### El régimen de pastoreo

El régimen de pastoreo se caracteriza por: i) el grado *selectividad* del herbívoro (Belovsky 1997), ii) la *frecuencia* con que la vegetación es defoliada<sup>3</sup> (Dorrrough et ál. 2004) y iii) la *intensidad*, entendida como la cantidad de material vegetal consumido (Miller-Goodman et ál. 1999). Estas características constituyen la base de los efectos de los herbívoros sobre la vegetación y sobre el ecosistema. Los impactos de los herbívoros en la vegetación dependen del balance entre el grado de selectividad del animal (es decir, la magnitud relativa en que las distintas especies o ecotipos sufren pérdidas de tejido) y las diferencias entre las especies en cuanto a su capacidad para recuperar los tejidos (Augustine y McNaughton 1998).

### Selectividad

Al pastorear, los herbívoros tienen la capacidad de seleccionar determinadas áreas de vegetación (Wilmshurst et ál. 2000), determinadas especies (Velásquez et ál. 2009, Aastum 2006) y determinadas partes de las plantas (Bergman et ál. 2000) para cubrir sus requerimientos alimentarios (Van der Wal et ál. 2000) y balancear la cantidad y calidad de la biomasa que consumen (Wilmshurst et ál. 2000). La *selectividad* del forraje depende de varios factores, algunos de ellos se asocian con las características del animal y otros con las de la vegetación. Las características del animal tienen que ver, principalmente, con sus requerimientos energéticos y nutricionales en general y varían con la carga animal (Sevi et ál. 1999), el sexo (Main 2008), la edad (Coppedge y Shaw 1998), la especie (Heroldova 1996), el tamaño del cuerpo y de la boca (Belovsky 1997), el tipo de sistema digestivo (D'Mello 1992), el tipo de plantas consumidas (Codron

et ál. 2007) y la capacidad para metabolizar compuestos secundarios (Iason y Palo 1991).

Entre las características principales de las plantas, la abundancia de la especie es determinante (Aastum 2006), así como la apariencia (es decir, cuán vistosas o distinguibles son las plantas), el contenido de nutrientes esenciales (Skarpe et ál. 2000), la presencia de estructuras y compuestos químicos de defensa (Cooper y Owen-Smith 1985, 1986) y las características y distribución de especies acompañantes (Augustine y McNaughton 1998). Además de su abundancia, las especies pueden diferir en el grado de accesibilidad para el ganado, el cual depende de características morfológicas -como la distribución de la biomasa en altura- que determinan la cantidad de forraje que puede ser ingerido por unidad de tiempo (Laca et ál. 1994). En general, los animales al pastorear seleccionan material vegetal con una alta relación hojas/tallo, ya que las hojas poseen un valor nutritivo más alto. Por eso es que el animal generalmente rechaza las pasturas altas y maduras (Davison et ál. 1985). El grado de aceptabilidad varía con la especie animal y con las características del herbívoro antes mencionadas. En general, los rumiantes emplean más tiempo en procesar el alimento pero requieren plantas de alta calidad, ricas en proteína y energía. Los no rumiantes, en cambio, pasan una gran cantidad de alimento por el sistema digestivo y toleran grandes cantidades de forraje de menor calidad (Demment y van Soest 1985).

### Frecuencia

La frecuencia del pastoreo indica la longitud del período entre defoliaciones consecutivas que puede sufrir una planta y establece el período para la recuperación de la biomasa foliar. La capacidad de rebrote es una característica propia de cada especie (Vesk y Westoby 2004a y b). El número, la vitalidad y la longevidad de los meristemas de rebrote y la capacidad de crecimiento determinan la rapidez con que la planta restituye los tejidos foliares. Esta es una característica fundamental que se asocia con la tolerancia a la defoliación (Augustine y McNaughton 1998).

Para el rebrote, la planta utiliza, en parte, recursos almacenados en órganos subterráneos y en la biomasa foliar remanente. La biomasa foliar producida durante el rebrote es la que más contribuye a la fotosíntesis y al crecimiento durante el período de recuperación (Briske 1996). Por lo tanto, este período es determinante para

<sup>3</sup> Término utilizado en forma general para referirse a la pérdida de material vegetal.

el balance energético de la planta. Cuando la frecuencia de defoliación es mayor que el período de recuperación, a largo plazo se afecta la persistencia de la especie en el sistema.

### Intensidad

La intensidad del pastoreo se refiere a la cantidad de material foliar eliminado (Miller-Goodman et ál. 1999). La altura de la vegetación después de la defoliación y el porte de la planta suelen ser buenos indicadores de la intensidad de pastoreo (Díaz et ál. 2006). Cuando la intensidad de pastoreo es alta, la vegetación tiende a tomar un porte rastrero y la biomasa verde se concentra próxima al suelo, de modo que una buena parte resulta poco accesible para el animal. Esta estrategia ha sido considerada como la forma de defensa más efectiva de las especies herbáceas contra los herbívoros (Oosterheld y McNaughton 1991).

### Efectos del pastoreo sobre el ambiente físico

El animal, al pastorear, modifica las condiciones del ambiente y el nivel de recursos disponibles para otros organismos. Uno de los procesos importantes se relaciona con los cambios en la disponibilidad de luz, la cual aumenta a nivel del suelo cuando el animal consume biomasa vegetal (Altesor et ál. 2005). La remoción de biomasa también tiene consecuencias sobre la temperatura de la superficie del suelo (Honda y Katoh 2007). El cambio en la disponibilidad de luz y de la temperatura son dos factores que afectan el proceso de regeneración vegetativa (Quinn y Holt 2008) y la germinación de las semillas (Insausti y Grimoldi 2006). Otros efectos físicos importantes tienen que ver con las propiedades físicas del suelo. Por medio

del pisoteo y la remoción de materia orgánica, el pastoreo puede causar compactación y pérdida de calidad de la estructura del suelo (Drewry et ál. 2008).

### Respuestas de las plantas al pastoreo

Las distintas especies de plantas difieren fundamentalmente en su respuesta a la pérdida de tejidos por la defoliación; algunas tienen capacidad de restituir los tejidos rápidamente, en tanto que otras tienden a reponerlos más lentamente. Estas diferencias se relacionan con el nivel de recursos disponibles para el crecimiento de la planta (agua, nutrientes, luz). Las plantas adaptadas a ambientes con buenos niveles de recursos muestran altas tasas de captura y de uso de recursos, lo que resulta en tasas altas de crecimiento relativo (Grime et ál. 1997) (Cuadro 1). En algunas especies, las plantas defoliadas pueden producir mayor cantidad de biomasa que las no defoliadas ('crecimiento compensatorio', según McNaughton 1983). Este aumento del crecimiento promovido por la defoliación (Agrawal 2000) depende directamente de los atributos de las especies que permiten altas tasas de rebrote y de captación de recursos, y se asocia con el grado de adaptación de la especie a tolerar pérdidas de biomasa.

Por el contrario, las plantas adaptadas a condiciones de disponibilidad de recursos crónicamente bajas se caracterizan por una estrategia conservadora, con tasas bajas de crecimiento y de captación de recursos, y con atributos –p.e., dureza de las hojas - que les ayudan a retener los tejidos ante el daño físico y la defoliación (Grime et ál. 1997, Díaz et ál. 2004, Cuadro 1). Otras características de las plantas que tienden a disminuir el consumo

**Cuadro 1.** Atributos morfológicos y químicos de las plantas asociados con la forma de utilización de recursos según disponibilidad

Atributo	Suelos fértiles	Suelos poco fértiles
Tasas de circulación de nutrientes en la planta	Alta	Baja
Concentración de nutrientes en hojas (N, P, K, Ca y Mg)	Alta	Baja
Capacidad de crecimiento	Alta	Baja
Capacidad de mantener el rendimiento con nutrientes limitados	Baja	Alta
Plasticidad de raíces y tallos	Alta	Baja
Longevidad	Baja	Alta
Resistencia de las hojas a herbívoros generalistas (invertebrados) y al daño físico	Baja	Alta
Palatabilidad	Alta	Baja

Fuente: Grime et ál. (1997)

del animal es la presencia de ciertas estructuras como espinas en hojas, tallos y frutos, vellosidad y presencia de glándulas urticantes (Cornelissen et ál. 2003). En algunas plantas también existe una variedad de metabolitos secundarios (p.e., compuestos fenólicos – tales como los taninos - y diversos alcaloides) que actúan como defensa contra los herbívoros (Kaplan et ál. 2008).

### ***Efecto del pastoreo sobre la composición florística y funcional de la vegetación***

El régimen de pastoreo puede modificar en forma considerable la composición funcional y florística de la vegetación, por efectos de la defoliación (Rusch y Oesterheld 1997). Los herbívoros interactúan, a su vez, con los procesos naturales que causan cambios en la composición florística. Estos procesos se relacionan con la colonización del espacio y de los recursos por parte del conjunto de especies disponibles en la región (Eriksson y Eriksson 1998). Por ejemplo, después del desmonte o del establecimiento de una pastura, a medida que transcurre el tiempo va aumentando la cantidad de propágulos que acceden al sitio y las probabilidades de establecimiento de la flora autóctona y naturalizada. Así, el cambio hacia el *tacotal*<sup>4</sup>, por ejemplo, es el resultado natural de una sucesión hacia la vegetación de bosque, típica de la región. Asimismo, al crearse espacios abiertos en la cobertura vegetal se facilita el establecimiento de plantas por semillas (Rusch y Fernández-Palacios 1995); lo mismo sucede al modificarse las relaciones de competencia entre las especies por efectos de la defoliación selectiva (Augustine y McNaughton 1998). Si el SSP tiene una historia corta, como es el caso de una pastura reciente, el proceso de colonización junto con el pastoreo producirá cambios en la abundancia relativa de las especies, dependiendo del grado de consumo y de las estrategias de persistencia y regeneración de las especies.

Para poder generalizar acerca de los efectos del pastoreo sobre la composición florística, más allá de las relaciones filogenéticas entre las especies que conforman la flora local, es importante identificar los atributos o rasgos de las especies que persisten en los sistemas bajo pastoreo en distintas regiones (Díaz et ál. 2006). Hasta el momento, se han identificado pocos rasgos comunes generalizables a través de diversas condiciones climáticas, edáficas y de manejo, excepto el porte bajo, la forma de crecimiento rastrera, la concentración de una proporción importante de la masa foliar próxima

al suelo (Díaz et ál. 2006), la presencia de meristemas de crecimiento en una zona protegida del consumo y del pisoteo (Alados et ál. 2004) y la proliferación de especies anuales o de ciclo corto en sistemas muy disturbados (Hunt et ál. 2004).

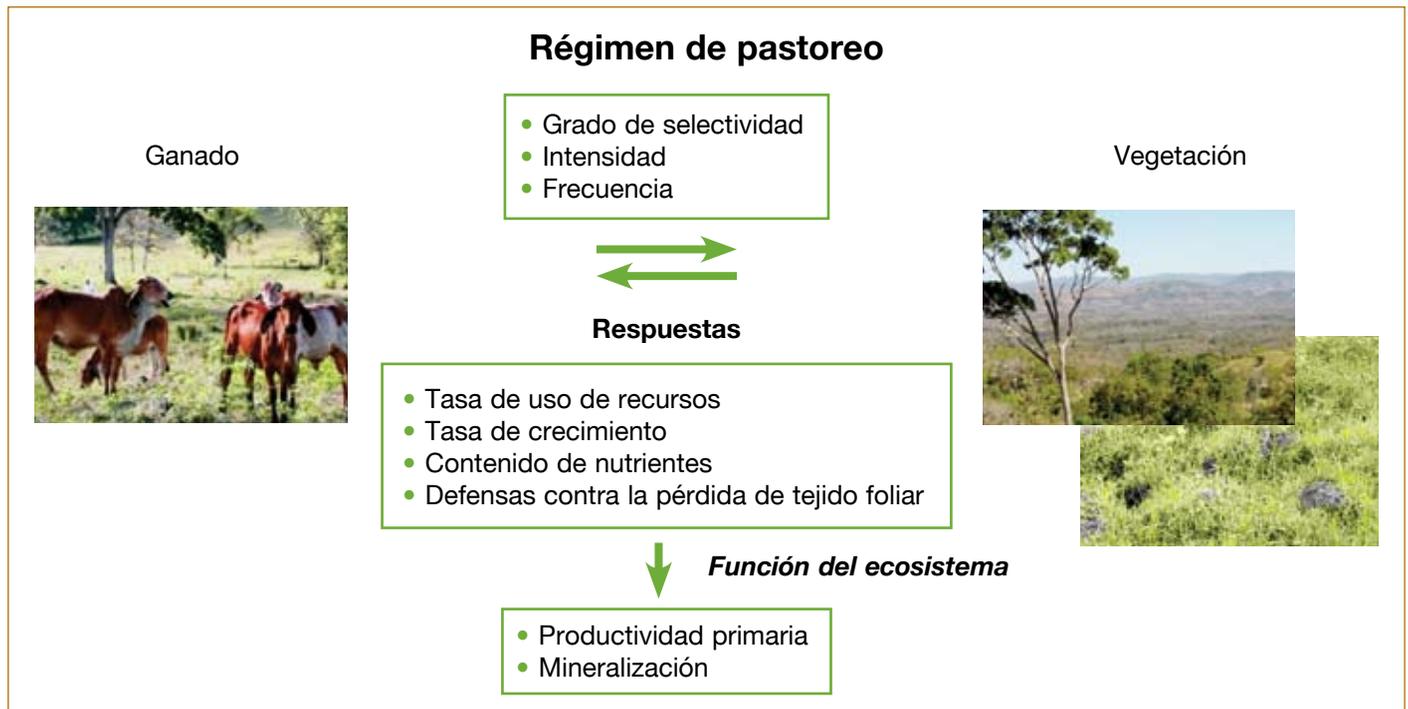
Con el tiempo, los cambios de la composición florística pueden resultar en comunidades de vegetación considerablemente distintas a las originales, en donde pueden prevalecer especies que toleran y/o que se recuperan bien del pastoreo, o bien, que son poco consumidas (Augustine y McNaughton 1998). Con frecuencia, el proceso de degradación de pasturas se asocia a estos cambios, cuando bajo un cierto nivel de recursos disponibles y en competencia con otras especies, las de mayor valor forrajero no logran restituir el material foliar ni las reservas necesarias para el rebrote entre defoliaciones consecutivas. En consecuencia son remplazadas por otras menos consumidas o mejor adaptadas al régimen de manejo imperante (Chase et ál. 2000). Cuando el régimen de defoliación es muy frecuente, el pastoreo tiende a favorecer el establecimiento de especies anuales o de ciclo corto (Cooper y Huffaker 1997, Ospina et ál. 2009).

El pastoreo también puede afectar la composición arbórea del SSP por sus efectos sobre la regeneración de los árboles. El reclutamiento de árboles puede verse seriamente afectado por el ganado que consume sus frutos, ramonea las plántulas y árboles pequeños y daña las plántulas por pisoteo (Esquivel et ál. 2009).

### ***Funciones del ecosistema asociadas al pastoreo***

La relación entre la vegetación, ya sea establecida naturalmente o cultivada, y el ganado no es unidireccional; es decir, no debe entenderse simplemente como el efecto del ganado sobre las plantas, sino que se trata de una interacción en donde las repuestas de la vegetación determinan, a su vez, la conducta de pastoreo del ganado (Figura 1). La forma en que la vegetación responde al pastoreo puede resultar en procesos de retroalimentación en donde la interacción entre la selectividad del ganado y la respuesta de la vegetación se refuerzan (Frank et ál. 2002). En este proceso, el pastoreo induce cambios que resultan en la dominancia de especies que toleran la defoliación, que tienen altas tasas de crecimiento relativo, con capacidad de utilizar rápidamente los recursos que se hacen disponibles con el pastoreo, de alta palatabilidad y valor forrajero (Figura. 1).

<sup>4</sup> Vegetación secundaria en estadios sucesionales tempranos; también conocido en América Central como charral o guamil.



**Figura 1.** Interrelaciones entre la vegetación y el ganado

Estos factores tienen efectos importantes sobre los procesos del ecosistema. Los atributos que le confieren a las plantas la capacidad de hacer un uso rápido de los recursos y de mantener tasas altas de crecimiento determinan, al mismo tiempo, una alta productividad primaria (Frank 2005). Estos atributos de las plantas repercuten también sobre los procesos de mineralización en el suelo ya que las características foliares que confieren altas tasas de crecimiento relativo también resultan en una calidad alta de la broza en el mantillo, lo que acelera la tasa de descomposición del material vegetal (Cornelissen et ál. 2004), y puede, por este mecanismo, aumentar la disponibilidad de nutrientes disponibles para la vegetación. Además de acelerar las tasas de descomposición, el pastoreo puede acortar los ciclos de mineralización a través de la deposición de orina y de heces (Cochran et ál. 2000) y de la incorporación de material vegetal al suelo por el pisoteo (McNaughton et ál. 1997); además, puede aumentar la disponibilidad de nitrógeno para las plantas en forma de aminoácidos (Henry y Jefferies 2002).

Una alternativa a este sistema de retroalimentación positiva entre el pastoreo, la calidad de la biomasa vegetal, la productividad primaria y los procesos de descomposición de la materia orgánica resulta cuando las comunidades vegetales son dominadas por especies con una capacidad limitada de restituir la biomasa

fotosintética y en las que predominan las estrategias de conservación de recursos y de defensa contra la pérdida de biomasa por el consumo (Grime et ál. 1997). Es decir, cuando las plantas poseen características morfológicas o químicas que tienden a reducir el ramoneo, se interrumpe el vínculo positivo y de retroalimentación positiva entre el pastoreo y las respuestas de la vegetación al ramoneo.

También se dan interacciones fuertes entre el ganado, la vegetación herbácea y los árboles, las cuales son importantes para la función del SSP. Estas interacciones son complejas y mediadas por el sombreado de los árboles que disminuye la disponibilidad de luz y el nivel de evapotranspiración de la vegetación herbácea (Fernández et ál. 2007) y por los efectos sobre el contenido de nutrientes en el suelo. Los árboles, por medio de la captura de nutrientes en las capas profundas del suelo y la deposición de hojarasca, pueden redistribuir nutrientes de los horizontes más profundos a la superficie (Belsky 1993, Vetaas 1992). En este caso, también los atributos funcionales de los árboles -como la capacidad de fijar nitrógeno, la profundidad y el volumen de suelo explorado por las raíces y la caducidad de la biomasa foliar (hojas perennes o caducas) - tienen importancia tanto para los procesos asociados a la recirculación de nutrientes como para el sombreado de la vegetación herbácea y de los animales.

El ganado, interactúa con estos factores y puede afectar la vegetación herbácea al seleccionar áreas de pastoreo y de descanso que se relacionan con la presencia de los árboles (Nilsen et ál. 2009). De este modo se dan diferentes grados de consumo, de desgaste por pisoteo y otros daños físicos y de deposición de orina y heces en áreas con y sin árboles.

### Consideraciones para el manejo del SSP

El primer desafío para manejar un sistema de producción ganadera es la identificación del régimen de pastoreo y la composición de la vegetación que permite el mantenimiento a perpetuidad de la producción primaria y del ganado a un determinado nivel de inversión de trabajo y recursos. Para el manejo del SSP se requiere regular el régimen de pastoreo, ya que es el factor ecológico más importante que vincula la vegetación con el ganado. Estas relaciones son válidas tanto para un sistema dominado por vegetación espontánea como para sistemas fuertemente intervenidos, como una pastura sembrada. Lo primero a considerar es el potencial del conjunto de especies disponibles para mantener una productividad alta y, al mismo tiempo, tolerar el pastoreo cuando se tienen en cuenta las propiedades de los suelos y las condiciones de clima. En general las especies de porte rastrero toleran más el pisoteo y la defoliación, por lo cual se establecen bien en los sistemas de pastoreo; sobre todo cuando estos son intensos y relativamente frecuentes. También, debido a la forma de distribución de la biomasa foliar próxima al suelo, estas especies son capaces de aprovechar condiciones de alta disponibilidad de luz, por lo cual es de esperar que proliferen mejor en las zonas abiertas de la pastura y menos en las sombreadas.

El segundo aspecto es el manejo del pastoreo. Mediante la regulación de la carga, de los períodos de descanso y ocupación, así como de la cantidad de biomasa vegetal remanente en el potrero, el productor maneja los componentes esenciales del régimen de pastoreo. La carga instantánea determina el grado de *selectividad* del ganado por el forraje. A cargas altas, la posibilidad de consumir desproporcionadamente las especies más preferidas es menor, y por lo tanto retarda o impide la dominancia en la pastura de las especies menos consumidas.

El período de descanso del potrero determina la *frecuencia* del impacto del pastoreo y el tiempo de recuperación de la vegetación. El período de recuperación necesario depende de las especies, pero también de las condiciones de crecimiento; así, el período deberá ser más largo en suelos pobres y durante la época de seca. Si los tiempos

de descanso son más cortos que el tiempo de recuperación de las especies deseables, estas tienden a ser remplazadas por especies poco preferidas anuales o de ciclo corto, características de sitios muy disturbados. En condiciones de aridez y de suelos pobres es de esperar -en general e independientemente del pastoreo - que se establezcan especies de menor valor forrajero y que tienden a retener los tejidos (p.e., con defensas estructurales) (Milchunas y Lauenroth 1993). Aún cuando la vegetación se reemplace o enriquezca con especies forrajeras mejoradas, los resultados serán pobres si las especies introducidas están poco adaptadas a las condiciones del medio físico y al régimen de pastoreo que maneja el productor.

La cantidad de biomasa verde que permanece en el potrero luego de un período de pastoreo es importante para la recuperación de la vegetación. Las especies de porte erecto tienden a perder una mayor proporción de biomasa que las de crecimiento rastrero y tienen, en general, menor tolerancia al desgaste físico. Las especies rastreras, en cambio, regulan a través de su forma de crecimiento la cantidad de biomasa remanente, pero suelen tener limitaciones de productividad (Altesor et ál. 2005), aunque no necesariamente; McNaughton (1985) encontró altas tasas de productividad de vegetación con forma de crecimiento rastrero en potreros sometidos a pastoreo intenso.

Es importante identificar a nivel de potrero y de finca si existen procesos de retroalimentación positiva entre el régimen de pastoreo y las respuestas de la vegetación para asegurar una vegetación productiva, estimulada por el pastoreo; o si por el contrario, el pastoreo inicia procesos que derivan en cambios en la composición de la vegetación y que resultan en sistemas de baja productividad primaria y/o baja calidad forrajera. Una forma de identificar los procesos negativos es observar si se dan cambios importantes en la composición de las pasturas, si se detecta un aumento en la importancia de herbáceas de hoja ancha y/ o de especies anuales. Debido a su forma de crecimiento, las especies de hoja ancha por lo general son menos tolerantes al pastoreo; la presencia de especies anuales suelen ser indicadoras de sobrepastoreo.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Danilo Pezo, a Diego Tobar y a un revisor anónimo del grupo GAMMA por la lectura y los comentarios que contribuyeron a mejorar considerablemente este manuscrito. Le agradecemos a Sonia Ospina las fotos de la Figura 1.

**BIBLIOGRAFÍA CITADA**

- Aastum, MI. 2006. Forage selection by cattle in heterogeneous pastures in Nicaragua. Thesis M.Sc. Trondheim, NO, Norwegian University of Science and Technology. 43 p.
- Agrawal, AA. 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science* 5: 309-313.
- Alados, CL; El Aich, A; Papanastasis, VP; Ozbek, H; Navarro, T; Freitas, H; Vrahnakis, M; Larrosi, D; Cabezudo, B. 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling* 180: 523-535.
- Altesor, A; Oesterheld, M; Leoni, E; Lezama, F; Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-91.
- Augustine, DJ; McNaughton, SJ. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62: 1165-1183.
- Belovsky, GE. 1997. Optimal foraging and community structure: The allometry of herbivore food selection and competition. *Evolutionary Ecology* 11: 641-672.
- Belsky, AJ. 1993. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Bergman, BA; Cheng, J; Classen, J; Stomp, AM. 2000. In vitro selection of duckweed geographical isolates for potential use in swine lagoon effluent renovation. *Bioresource Technology* 73(1): 13-20.
- Briske, DD. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: A functional interpretation. *In* Hodgson, J; Illius, AW (Eds.). *The ecology and management of grazing systems*. Wallingford, UK, CAB International. p. 37-68.
- Chase, J; Leibold, M; Simms, E. 2000. Plant tolerance and resistance in food webs: community-level predictions and evolutionary implications. *Evolutionary Ecology* 14: 289-314.
- Cochran, VL; Pugin, JA; Sparrow, SD. 2000. Effects of migratory geese on nitrogen availability and primary productivity in subarctic barley fields. *Biology and Fertility of Soils* 32: 340-346.
- Codron, D; Lee-Thorp, JA; Sponheimer, M; Codron, J. 2007. Nutritional content of savanna plant foods: implications for browser/grazer models of ungulate diversification. *European Journal of Wildlife Research* 53: 100-111.
- Cooper, SM; Owen-Smith, N. 1985. Condensed tannins deter foraging by browsing ungulates in a South African savanna. *Oecologia* 67: 142-146.
- \_\_\_\_\_; Owen-Smith, N. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* 68: 446-455.
- Cooper, K; Huffaker, R. 1997. The long-term bioeconomic impacts of grazing on plant succession in a rangeland ecosystem. *Ecological Modelling* 97: 59-73.
- Coppedge, BR; Shaw, JH. 1998. Bison grazing patterns on seasonally burned tallgrass prairie. *Journal of Range Management* 51: 258-264.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; ter Steege, H; Morgan, H; van der Heijden, M; Pausas, J; Poorter, H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornelissen, JHC; Quested, HM; Gwynn-Jones, D; Van Logtestijn, RSP; De Beus, MAH; Kondratchuk, A; Callaghan, TV; Aerts, R. 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology* 18: 779-786.
- Davison, TM; Cowan, RT; Shepherd, RK; Martin, P. 1985. Milk production from cows grazing on tropical grass pastures. 1. Effects of stocking rate and level of nitrogen fertilizer on the pasture and diet. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 25: 505-514
- Demment, M; van Soest, PJ. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *American Naturalist* 125: 641-672.
- Díaz, S; Hodgson, JG; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Marti, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- \_\_\_\_\_; Lavorel, S; McIntyre, S; Falczuk, V; Casanoves, F; Milchunas, DG; Skarpe, C; Rusch, G; Sternberg, M; Noy-Meir, I; Landsberg, J; Wei, Z; Clark, H; Campbell, BD. 2006. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 12: 1-29.
- Dorrrough, J; Ash, J; McIntyre, S. 2004. Plant responses to livestock grazing frequency in an Australian temperate grassland. *Ecography* 27: 798-810.
- Drewry, JJ; Cameron, KC; Buchan, GD. 2008. Pasture yield and soil physical property responses to soil compaction from treading and grazing - a review. *Australian Journal of Soil Research* 46: 237-256.
- D'Mello, JPF. 1992. Chemical constraints to the use of tropical legumes in animal nutrition. *Anim. Feed. Sci. Technol.* 38: 237-261.
- Eriksson, O; Eriksson, Å. 1998. Effects of arrival order and seed size on germination of grassland plants: Are there assembly rules during recruitment? *Ecological Research* 13: 229-239.
- Esquivel, MJ; Harvey, CA; Finegan, B; Casanoves, F; Skarpe, C; Nieuwenhuys, A. 2009. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos de Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* No. 47:76-84.
- Fernández, ME; Gyenge, JE; Schlichter, TK. 2007. Balance of competitive and facilitative effects of exotic trees on a native Patagonian grass. *Plant Ecology* 67-76.
- Frank, DA. 1998. Ungulate regulation of ecosystem processes in Yellowstone National Park: Direct and feedback effects. *Wildlife Society Bulletin* 26: 410-418.
- \_\_\_\_\_; Kuns, MM; Guido, DR. 2002. Consumer control of grassland plant production. *Ecology* 83: 602-606.
- \_\_\_\_\_. 2005. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia* 143: 629-634.
- González-Hernández, MP; Rozados Lorenzo, MJ. 2008. Pasture production and tree growth in agroforestry systems of Northwest Spain. *In* Batish, DR; Kohli, RK; Jose, S; Singh, HP. (Eds.). *Ecological basis of agroforestry*. Boca Raton, Florida, Taylor and Francis Group, LLC. p. 361-376.
- Grime, J; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, J; Cornelissen, J; Rorison, I; Hendry, G; Ashenden, T; Askew, A; Band, S; Booth, R; Bossard, C. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.

- Harvey, CA; Villanueva, C; Villacis, J; Chacón, M; Muñoz, D; López, M; Ibrahim, M; Gómez, R; Taylor, R; Martínez, J; Navas, A; Sáenz, J; Sánchez, D; Medina, A; Vílchez, S; Hernández, B; Pérez, A; Ruiz, E; López, F; Lang, I; Sinclair, FL. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 111: 200-230.
- Henry, HAL; Jefferies, RL. 2002. Free amino-acid, ammonium and nitrate concentrations in soil solutions of a grazed coastal marsh in relation to plant growth. *Plant Cell and Environment* 25: 665-675.
- Heroldova, M. 1996. Dietary overlap of three ungulate species in the Palava Biosphere Reserve. *Forest Ecology and Management* 88: 139-142.
- Honda, Y; Katoh, K. 2007. Strict requirement of fluctuating temperatures as a reliable gap signal in *Picris hieracioides* var. *japonica* seed germination. *Plant Ecology* 193: 147-156.
- Hunt, R; Hodgson, JG; Thompson, K; Bungener, P; Dunnett, NP; Askew, AP. 2004. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Applied Vegetation Science* 7: 163-170.
- Iason, GR; Palo, RT. 1991. Effects of birch phenolics on a grazing and a browsing mammal - a Comparison of hares. *Journal of Chemical Ecology* 17: 1733-1743.
- Insausti, P; Grimoldi, AA. 2006. Gap disturbance triggers the recolonization of the clonal plant *Ambrosia tenuifolia* in a flooding grassland of Argentina. *Austral Ecology* 31: 828-836.
- Kaplan, I; Halitschke, R; Kessler, A; Sardanelli, S; Denno, RF. 2008. Constitutive and induced defenses to herbivory in above- and below-ground plant tissues. *Ecology* 89: 392-406.
- Klopfenstein, NB; Rietveld, WJ; Carman, RC; Clason, TR; Sharrow, S, H; Garrett, G; Anderson, BE. 2008. Silvopasture: An agroforestry system in the overstory. *Agroforestry Journal*. Agroforestry.net.
- Laca, EA; Distel, RA; Griggs, TC; Demment, MW. 1994. Effects of canopy structure on patch depression by grazers. *Ecology* 75: 706-716.
- Main, MB. 2008. Reconciling competing ecological explanations for sexual segregation in ungulates. *Ecology* 89: 693-704.
- McNaughton, SJ. 1983. Compensatory plant-growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336.
- \_\_\_\_\_. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- \_\_\_\_\_; Banyikwa, FF; McNaughton, MM. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278: 1798-1800.
- Milchunas, DG; Lauenroth, WK. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.
- Miller-Goodman, MS; Moser, LE; Waller, SS; Brummer, JE; Reece, PE. 1999. Canopy analysis as a technique to characterize defoliation intensity on Sandhills range. *Journal of Range Management*. 52: 357-362.
- Nilsen, AR; Skarpe, C; Moe, SR. 2009. La conducta del ganado con respecto a la distancia a los árboles en Muy Muy, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* No. 47:61-67.
- Oesterheld, M; McNaughton, SJ. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305-313.
- Ospina, S; Rusch, GM; Ibrahim, M; Finegan, B; Casanoves, F. 2009. Composición de los pastizales seminaturales en el sistema silvopastoril de Muy Muy, Nicaragua. *Revista Agroforestería de las Américas* No. 47:68-75.
- Quinn, LD; Holt, JS. 2008. Ecological correlates of invasion by *Arundo donax* in three southern California riparian habitats. *Biological Invasions* 10: 591-601.
- Restrepo, C; Ibrahim, M; Harvey, CA; Harmand, HM; Morales, M. 2004. Relaciones entre la cobertura arbórea en potreros y la producción bovina en fincas ganaderas en el trópico seco, Cañas, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 41-42: 26-36.
- Rusch, G; Fernández-Palacios, JM. 1995. The influence of spatial heterogeneity on regeneration by seed in a limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 6: 471-426.
- Rusch, GM; Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78: 519-528.
- Sevi, A; Casamassima, D; Muscio, A. 1999. Group size effects on grazing behaviour and efficiency in sheep. *Journal of Range Management*. 52: 327-331.
- Skarpe, C; Bergström, R; Bråten, AL; Danell, K. 2000. Browsing in a heterogeneous savanna. *Ecography* 23: 632-640.
- Souza de Abreu, MH; Ibrahim, M; Harvey, CA; Jiménez, F. 2000. Caracterización del componente arbóreo en los sistemas ganaderos de La Fortuna de San Carlos, Costa Rica. *Revista Agroforestería en las Américas* 7: 23-32.
- Van der Wal, R; Madan, N; van Lieshout, S; Sormann, C; Langvatn, R; Albon, SD. 2000. Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia* 123: 108-115.
- Velásquez-Vélez, R; Pezo, D; Skarpe, C; Ibrahim, M; Mora, J; Benjamín, T. 2009. Selectividad animal de forrajes herbáceos y leñosos en pasturas seminaturales en Muy Muy, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* No. 47:51-60.
- Vesk, PA; Westoby, M. 2004a. Sprouting by plants: the effects of modular organization. *Functional Ecology* 18: 939-945.
- \_\_\_\_\_; Westoby, M. 2004b. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology* 92: 310-320.
- Vetaas, OR. 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- Wilmshurst, JF; Fryxell, JM; Bergman, CM. 2000. The allometry of patch selection in ruminants. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267: 345-349.