

Anuario de la Naturaleza de Cantabria



- **Locustella**
Anuario de la Naturaleza de Cantabria
 - Número 6
 - Año 2009
 - Artículo: ¿Por qué están ahí? Estrategias de las plantas frente al pastoreo y su relación con las funciones del ecosistema: el caso de los Puertos de Áliva
 - Autores: Joaquín Bedia, Sergio Cabañas, Manuel Mora y Juan Busqué
 - Páginas: 38-57



¿POR QUÉ ESTÁN AHÍ?

Estrategias de las plantas frente al pastoreo y su relación con las funciones del ecosistema: el caso de los Puertos de Áliva

JOAQUÍN BEDIA, SERGIO CABAÑAS, MANUEL MORA y JUAN BUSQUÉ

joaquinbedia@cifacantabria.org

El pastoreo en áreas de montaña determina en gran medida las características del ecosistema a múltiples escalas y presenta importantes implicaciones económicas, sociales y ecológicas. Éstas cobran especial relevancia en un territorio como la cordillera Cantábrica, definido por una orografía montañosa, un área importante de espacios naturales protegidos y un sustrato cultural que arranca en el Neolítico vinculado a la explotación de los recursos forrajeros en el marco de un régimen comunal finamente regulado.

© Fotografías: Joaquín Bedia

YEGUAS EN EL COLLADO DE LA JUNCIANA. AL FONDO, LOS PUERTOS DE SALVORÓN.





Pastoreo y conservación

A la derecha observamos un ejemplar de *Pulsatilla rubra*, un taxón amenazado en el Parque Nacional (Mora 2006), en los cervunales del Collado de la Junciana.

Arriba, Rebecos pastando cerca de la Horcadina de Covarrobres.



INTRODUCCIÓN

El pastoreo desde una perspectiva ecológica

El pastoreo, tal como hemos comentado ya en números anteriores de *Locustella* (Busqué *et al.* 2005, Mora *et al.* 2007), influye en los ecosistemas mediante múltiples procesos no siempre aparentes de forma inmediata, y que operan a diversas escalas espaciales y temporales, controlando la estructura y composición de las comunidades vegetales así como su potencial productivo. Algunos de los mecanismos mejor comprendidos son los relacionados con la perturbación del ecosistema (Hobbs 2006) a través de la defoliación, que implica la retirada de una fracción de la biomasa aérea de las plantas (Kohler *et al.* 2004); el “pisoteo”, que contribuye a la compactación de la capa superficial (Golodets y Boeken 2006); y la creación de huecos en el entramado estructural

de la comunidad vegetal (Kohler 2006), facilitando el establecimiento o expansión vegetativa de determinadas especies. También es bien conocida la alteración de los ciclos biogeoquímicos a través de la defecación y el orinado (Cruz y Boval 2000). Además, el ganado funciona como agente activo en la dispersión de propágulos, tanto adheridos a su piel (exozoocoria) (Manzano y Malo 2006), como transportados en su sistema digestivo (endozoocoria) (Cosyns *et al.* 2005). Estos procesos inducidos por los animales en pastoreo se producen de manera estructurada en el



PASTOREO DE OVINO EN LLOROZA.

espacio, es decir, que su frecuencia e intensidad viene determinada por la utilización diferenciada que los animales hacen de un territorio espacialmente heterogéneo (Laca 2008). Por lo tanto, las pautas de manejo ganadero y la gestión de los territorios de pastoreo revisten un papel clave en las funciones de los ecosistemas implicados. En este sentido, la ganadería de montaña constituye una eficaz herramienta de gestión del territorio tal y como hoy concebimos este concepto, siendo capaz de aunar de forma eficiente los fines productivos y de conservación bajo pautas de manejo adecuadas. Esto no es difícil de comprender si llegamos a apreciar que los paisajes de montaña más valiosos, más diversos e incluso, si se quiere, visualmente más atractivos, son en su inmensa mayoría el resultado de una larga coevolución entre las plantas y las manadas de herbívoros (Milchunas *et al.* 1988).

Ecología funcional.

Conceptos y aplicaciones

La clasificación taxonómica de las comunidades vegetales es una de las aproximaciones conceptuales clásicas en ecología (Braun-Blanquet 1979). La definición de unidades ecológicas basada en clasificaciones taxonómicas está inspirada en criterios de afiliación evolutiva, no funcional. Ello proporciona una adecuada herramienta descriptiva, dado que los taxones vegetales son unidades discretas cuantificables, pero no permite explicar la naturaleza de los procesos que gobiernan la dinámica de la vegetación.

De forma complementaria, se pueden establecer otros niveles de agregación de los taxones basados en la función que estos realizan dentro del ecosistema (p.ej. plantas capaces de captar nitrógeno de la atmósfera y cederlo al suelo) o en su respuesta a las

perturbaciones (p.ej. plantas adaptadas a la defoliación). Estos grupos de especies presentan respuestas similares a los factores ambientales que operan en los ecosistemas, y están definidos por características comunes de tipo morfológico (p.ej. yemas de renuevo a ras del suelo en las plantas adaptadas al pastoreo) y ecofisiológico (p.ej. simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico, como las bacterias del género *Rhizobium* que viven en las raíces de las leguminosas).

Denominamos a estos grupos *tipos funcionales*, y a sus características definitorias *atributos funcionales* (Tabla I). La agrupación de las especies de una comunidad en tipos funcionales permite analizar bajo una perspectiva funcional los factores modeladores de su estructura y composición botánica, presentando además un gran potencial predictivo (Lavorel y Garnier 2002), ya que en función de estos atributos las especies son más o menos sensibles a los cambios en los usos y manejo del territorio (Hodgson 1991).

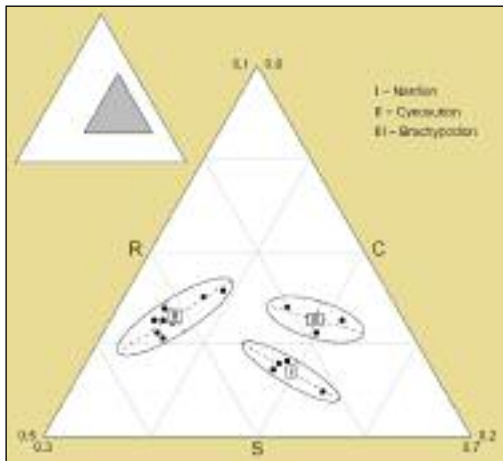


Figura I

Localización de las comunidades vegetales muestreadas en el triángulo CSR. Los tipos de comunidades se han representado mediante símbolos: (\triangle) *Cynosurion*; (\square) *Nardion*; (\circ) *Potentillo-Brachypodion*.

Una de estas clasificaciones, que goza de amplia aplicación en la actualidad, recibe el nombre de C-S-R, y está basada en la teoría de las estrategias de las plantas (Grime 2001).

Estrategias de las plantas y clasificación CSR

La teoría CSR se basa en el principio de que el establecimiento de una planta determinada en un hábitat cualquiera está controlada por su adaptación genética a dos factores primordiales: el nivel de recursos disponibles y el nivel de perturbación existente. El nivel de recursos (temperatura, luz, agua, nutrientes), condiciona la producción fotosintética de las plantas. Cuanto más bajo es éste, mayor es el *estrés* experimentado por la planta, limitando su actividad fotosintética. Por su parte, la perturbación consiste en la destrucción directa de la biomasa vegetal presente, bien sea total o parcial. La adaptación genética a estos factores va siempre ligada a un balance compensatorio o “dilema evolutivo”, por el cual la adquisición de una ventaja en un aspecto funcional va ineludiblemente asociada a una desventaja en otro aspecto (p.ej. las plantas adaptadas a crecer en suelos muy pobres, son incapaces de alcanzar producciones vegetales elevadas cuando son transplantadas a suelos fértiles).

CSR es el acrónimo empleado para designar las tres estrategias fundamentales de las plantas descritas por esta teoría: C, competidoras; S, tolerantes al estrés; y R, ruderales. Presentamos un resumen de sus principales atributos funcionales en la Tabla 1, y ejemplos específicos de nuestras zonas de montaña en las fotos 1, 2 y 3. En la práctica, pocas plantas ocupan los extremos de dichas estrategias, y sí numerosas posiciones intermedias, por lo que tras calcularse cada una de las coordenadas C, S y R, éstas se representan en un diagrama de ordenación triangular llamado el triángulo CSR. La

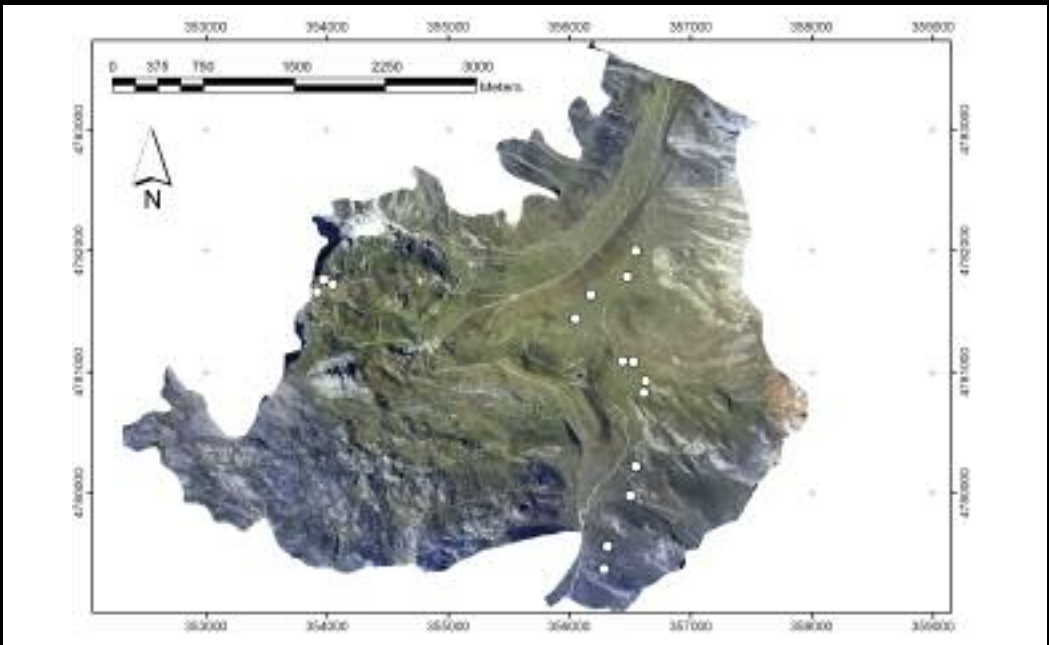


Figura II

Ortofotografía del área pastoral del Puerto de Áliva, sobre el marco de coordenadas UTM (ED 1950). Los puntos blancos representan las áreas donde se emplazaron cada una de las 16 jaulas de exclusión.

clasificación funcional basada en este esquema puede realizarse tanto a nivel de especies como a nivel de comunidades. Conocidas las coordenadas CSR de cada una de las especies y sus respectivas abundancias, podemos calcular un valor global ponderado de la posición de la comunidad en el triángulo. Ilustramos este sistema de clasificación en la Figura I.

Nuestra experiencia trabajando en pastos de puerto nos indica la preponderancia a la escala del paisaje de las comunidades con mayor o menor grado de tolerancia al estrés, que ocupan la mayor parte de los territorios de montaña cantábricos, estando los principales factores limitantes vinculados a las propiedades físico-químicas de los suelos y los rigores climáticos. Así, cervunales, turberas y brezales se caracterizan por suelos con bajo pH y limitado desarrollo de sus

comunidades microbianas, y por tanto con bajas tasas de mineralización, mientras que pastizales calcícolas y aulagares se asientan sobre suelos sueltos y permeables susceptibles de sufrir estrés hídrico estacional. Las comunidades más ruderales aparecen espacialmente vinculadas a puntos de reunión del ganado, donde tanto la perturbación como el grado de eutrofia son más intensos por alguna causa: existencia de puntos de agua, puntos de sesteo en las horas centrales del día (*midiajos* o *sestiles*) o proximidad a tenadas o zonas de refugio frente a inclemencias meteorológicas. En este sentido, las pautas de manejo y gestión silvopastoral tienen una influencia decisiva en la aparición y extensión de este tipo de comunidades. Las comunidades más competitivas no son características de los ambientes pastorales de montaña, aunque

ESPECIE		C	S	R
1. MORFOLOGÍA	Formas biológicas	Hierbas, arbustos y árboles	Líquenes, hierbas, arbustos y árboles	Hierbas
	Morfología del pie de planta	Dosel denso y elevado. Gran capacidad de crecimiento lateral, en superficie y bajo tierra	Formas de crecimiento extraordinariamente variables	Pequeña estatura, crecimiento lateral limitado
	Forma de la hoja	Robusta, a menudo mesomórfica	A menudo pequeña o coriácea, o con forma de aguja o acícula	Variada, a menudo mesomórfica
2. CICLO VITAL	Longevidad de la planta establecida	O larga o relativamente corta	De larga a muy larga	Muy corta
	Longevidad de hojas y raíces	Relativamente corta	Larga	Corta
	Fenología de la hoja	Picos de producción de hoja bien definidos, coincidentes con periodos de alta productividad potencial	Plantas perennes, con diversos patrones de producción de hoja	Fase de producción de hoja breve, coincidente con periodos de alta productividad potencial
	Fenología de la floración	Flores producidas después (rara vez antes) de los periodos de alta productividad potencial	No existe una relación general entre el momento de la floración y la estación	Flores prematuras
	Proporción de la producción anual dedicada a semillas	Pequeña	Pequeña	Elevada
	Forma en que pasan la estación desfavorable	Semillas y brotes latentes	Hojas y raíces capaces de soportar el estrés	Semillas
	Estrategias regenerativas*	V, S, W, B	V, B _{sd} , W	S, W, B _s
3. FISIOLÓGÍA	Velocidad máxima de crecimiento	Rápida	Lenta	Rápida
	Respuesta al estrés	Respuesta morfogenética rápida, maximizando el crecimiento vegetativo	Respuesta morfogenética lenta y de escasa magnitud	Rápida restricción del crecimiento, desviación de los recursos hacia la floración
	Fotosíntesis y captura de nutrientes	Fuertemente estacional, coincidente con periodos largos de crecimiento vegetativo continuado	Oportunista, a menudo desacoplada del crecimiento vegetativo	Oportunista, coincidente con el crecimiento vegetativo
4. OTRAS	Materia en descomposición	Copiosa, por lo general poco persistente	Escasa, por lo general persistente	Escasa, normalmente poco persistente
	Palatabilidad por herbívoros no especializados	A menudo alta	Baja	A menudo alta

TABLA I

Algunos atributos funcionales de las plantas competitivas (C), tolerantes al estrés (S) y ruderales (R) (Adaptado de Grime 2001, pp. 89-90).

* Clave de estrategias regenerativas: V: expansión vegetativa; S: Regeneración estacional en los huecos de la vegetación; W: semillas o esporas anemófilas muy numerosas; B_s: banco de semillas persistente; B_{sd}: banco de plántulas persistente.



Comunidad perturbada

Una comunidad fuertemente perturbada, en los alrededores de una tenada utilizada como refugio por el ganado. La elevada frecuencia e intensidad del pisoteo favorece a las plantas ruderales (estrategia R), las cuales pueden desarrollar su ciclo vital rápidamente gracias a la elevada fertilidad del medio, asegurando su supervivencia en forma de semilla. La comunidad se encuentra dominada por *Poa annua* y *Rumex crispus*, con participación de otras ruderales como *Capsella bursa-pastoris* y *Geranium pyrenaicum*. El nivel de perturbación es apreciable a simple vista por la cantidad de huecos existente.

pueden aparecer puntualmente, ya que sus requerimientos ecológicos (elevada disponibilidad de recursos unida a un limitado régimen de perturbación) no son habituales, y son más propias de algunos prados más productivos de los fondos de valle, que presentan un grado de eutrofia elevado y frecuencias de siega y defoliación moderadas. Encontramos que las especies que componen las comunidades de puerto más productivas, asentadas sobre los mejores suelos, suelen presentar características funcionales intermedias entre los tres extremos del triángulo, como es el caso de Campomayor y Campomenor en Áliva (Figura 1, Cuadro 1).

Objetivos

El objetivo del trabajo que presentamos fue evaluar el interés del análisis funcional de la vegetación en la gestión de los pastos de puerto

más representativos de Áliva (Parque Nacional de los Picos de Europa), tanto desde el punto de vista de la ganadería, como del de la conservación de estos valiosos recursos naturales. En concreto, nuestros resultados aportan información acerca de los siguientes aspectos ecológicos, clave en el funcionamiento del pastoreo estival en Áliva:

- 1- Capacidad productiva de las principales comunidades pascícolas del puerto, así como del nivel de utilización que el ganado hace de las mismas.
- 2- Composición botánica y estructura de dichas comunidades.
- 3- Estrategias funcionales de cada una de las comunidades conforme al esquema CSR.
- 4- Relaciones existentes entre las estrategias funcionales de cada una de las comunidades y las funciones que estas realizan desde la

Nardus stricta

Ejemplar de planta de Cervuno (*Nardus stricta*). Se trata de una gramínea tolerante al estrés (estrategia S), por lo que es muy frecuente en los pastos montanos asentados sobre suelos pobres en nutrientes, independientemente de su grado de humedad u origen litológico. Algunas características morfológicas de la planta son buenas indicadoras de su estrategia funcional: las hojas son finas y aciculares, y están ribeteadas por unas finas espinas silíceas, que disminuyen en gran medida su palatabilidad. De hecho es rechazada por el ovino, aunque es consumida tanto por bovino como equino (Busqué *et al*, 2005, Tabla I). Es una planta perenne y relativamente longeva a juzgar por la estructura subterránea de sus vainas.



perspectiva productiva (producción y utilización forrajera) y de conservación (diversidad).

METODOLOGÍA BÁSICA

Área de estudio

El puerto de Áliva (Figura II) es históricamente utilizado por los rebaños de los pueblos del valle lebaniego de Camaleño, en el marco de un sistema comunal de aprovechamiento muy antiguo (Azcúenaga 1978). Se trata de una finca de notable extensión (unas 1500 ha) con una altitud media de 1600 m. En la actualidad, la carga ganadera se estima en torno a 1-1,5 UGMs/ha (UGM = unidades de ganado mayor), máxima al principio de la temporada, cuando se abre el puerto al ganado el día 1 de junio, para ir decreciendo paulatinamente a medida que numerosos rebaños lo abandonan durante el verano para utilizar otros terrenos comunales

propios de cada pueblo (Salvorón, Remoña, Peña Oviedo...). El aprovechamiento se realiza mayoritariamente por ganado vacuno de diversas razas, además de ovino, un número creciente de cabezas de caballar y, en menor medida, caprino. Los pastos de Áliva son también utilizados por rebaños de rebecos (*Rupicapra pyrenaica* subsp. *parva*) en algunas zonas.

Siendo la capacidad productiva de Áliva un elemento esencial en el sostenimiento de la economía local durante siglos, hoy en día no es menos relevante el interés de conservación que ostenta para el conjunto de la sociedad. Así, toda la extensión de la finca quedó incluida dentro del Parque Nacional Picos de Europa en el año 1995, la máxima categoría de protección en España. Además, se integra en la Red Natura 2000 como Zona Especial de Protección para las Aves, en virtud de la Directiva Aves (79/49/CEE). Gran



Plantas competidoras

Comunidad megafóbica dominada por *Adenostyles alliariae*, un endemismo pirenaico-cantábrico frecuente en los Picos de Europa. Esta planta se asienta en ambientes donde la perturbación es mínima, sobre suelos frescos, con humedad continua y ricos en nutrientes. Su estrategia es competitiva (C). La acumulación de biomasa aérea es muy rápida a partir del comienzo de la estación de crecimiento, gracias a una serie de atributos funcionales que le permiten monopolizar los recursos, en especial la luz, frente a otras especies cercanas. Se trata de comunidades pobres en especies, ya que dominan unas pocas competidoras, pero altamente productivas.

parte de su extensión alberga hábitats de interés comunitario incluidos en el Anexo I de la Directiva 92/43/CEE, entre los que podemos destacar, por su vocación eminentemente pastoral, los prados subalpinos calcáreos, los prados secos seminaturales y facies de matorral sobre sustratos calcáreos (*Festuco-Brometalia*) y las formaciones herbosas con *Nardus* ricas en especies, asociadas en su mayoría a los afloramientos de pizarras de la denominada Formación Lebeña.

Nuestros trabajos se llevaron a cabo en 2007 en 16 áreas de muestreo (Figura II) seleccionadas sobre tres tipos de comunidades herbáceas en base a su importancia como recurso pastoral y extensión relativa dentro del conjunto del puerto (Bedia *et al.* 2007), cuyas características detallamos en el Cuadro 1. Para ello, se emplazaron cuatro exclusiones al azar en cada una de las cuatro unidades pastorales

(4 exclusiones en Campomayor y 4 en Campomenor, pastos del *Cynosurion*, 4 exclusiones en Cuesta Avenas, pastos del *Brachypodion*, y 4 exclusiones en la zona limítrofe con el Chalet Real, pastos del *Nardion*).

Productividad y aprovechamiento

La productividad primaria representa el mayor flujo de entrada de carbono en los ecosistemas, por lo que su estimación es importante para comprender aspectos clave de su funcionamiento, como la captura de CO₂ por parte de los organismos vegetales y su fijación en forma de materia orgánica vegetal y edáfica (Sala y Austin 2000). Además, desde el punto de vista agronómico, la producción primaria de los ecosistemas pastorales determina la disponibilidad forrajera y condiciona la capacidad de carga, siendo una variable

Cuadro I

Las principales comunidades herbáceas del puerto de Áliva estudiadas. (Designación fitosociológica tomada de Rivas-Martínez *et al.* 2001).

- Pastos de *Festuca-Agrostis* (Alianza *Cynosurion cristati*, Asoc. *Merendero pyrenaicae-Cynosuretum cristati*).

Se encuentran representados en las zonas más llanas y fértiles del puerto (Campojito, Campomenor, Campomayor...). Se trata de suelos con un grado notable de eutrofia como consecuencia de la fertilización por parte del ganado. Su diversidad en especies es relativamente baja, y se encuentran dominados por *Festuca nigrescens* y *Agrostis capillaris*. Su productividad forrajera es elevada, y constituyen puntos clave de utilización ganadera por su fácil acceso y la buena palatabilidad general de las especies que los componen.

- Lastonares con *Carex brevicollis* (Alianza *Potentillo montanae-Brachypodium rupestris*, Asoc. *Bromo erecti-Caricetum brevicollis*).

Mayoritarios en cuanto a su extensión en el entorno de Áliva, se trata de pastizales desarrollados sobre suelos profundos y ricos en bases, con presencia de especies características tales como el Lastón (*Brachypodium pinnatum*), *Carex brevicollis* y *Bromus erectus*.

- Cervunales calcícolas orocantábricos (Alianza *Nardion strictae*, Asoc. *Polygalo edmundii-Nardetum*).

Se caracterizan por la presencia del Cervuno (*Nardus stricta*), y ocupan una extensión importante dentro del Puerto de Áliva, siendo muy representativos de las zonas de pastoreo denominadas El Chupín, Collado de la Junciana, Juan Toribio, Saldelpozo... Se asientan sobre suelos calcáreos aunque descarbonatados, característicos de los fondos de dolinas y depresiones donde se producen grandes acumulaciones de nieve, y especialmente en los afloramientos pizarrosos que jalonan el puerto. Se trata de un tipo de pasto herbáceo rico en especies.

diagnóstica de gran importancia en la valoración del estado de conservación y la potencialidad productiva de una comunidad. La productividad es un flujo de materia y energía circulando entre los diferentes compartimentos del ecosistema, y tiene unidades de masa o energía por unidad de área y por unidad de tiempo (p.ej.: $g\ m^{-2}\ año^{-1}$). En investigación de pastos, utilizamos la *biomasa aérea* para calcular la *productividad* de un determinado tipo de pasto. Es importante no confundir ambos conceptos. La biomasa no es un flujo y se expresa en unidades de masa por unidad de superficie (p.ej.: $g\ m^{-2}$), y en todos los casos nos referiremos siempre a la biomasa seca.

El método que hemos aplicado para estimar la productividad de cada una de las comunidades está basado en la realización de cortes sucesivos a lo largo de todo el ciclo de

producción de estos pastos (Sala *et al.* 1981) mediante la utilización de recintos excluidos al ganado, cuya función es impedir la utilización por parte de éste del pasto protegido (foto 4). Las exclusiones utilizadas no son permanentes, sino que son recolocadas tras cada corte en una zona próxima a su anterior posición. Esta metodología permite medir los incrementos de biomasa en cada intervalo de muestreo, comparando el valor de la biomasa aérea fuera de la exclusión en el corte anterior, con la biomasa dentro de la exclusión del corte actual. Por ello, es importante realizar al menos un primer muestreo antes de la llegada del ganado, en el que se asume despreciable el efecto del posible pastoreo por parte de ungulados silvestres frente al realizado por el ganado doméstico. Posteriormente, cada 2-3 semanas, realizamos nuevos cortes tanto dentro como



fuera de cada jaula de exclusión. Los muestreos terminan a finales de octubre, cuando los pastos de montaña detienen su crecimiento completamente hasta la próxima primavera y la mayor parte del ganado ya ha abandonado el puerto. El aprovechamiento por parte del ganado se estima a partir de las diferencias halladas en cada muestreo entre las biomásas en pie dentro y fuera de cada exclusión, permitiendo así calcular la tasa de utilización forrajera: proporción de la producción neta que es consumida por el ganado durante toda la temporada (McKeon y Rickert 1984). Todos estos cálculos se realizan teniendo en cuenta las fracciones de materia viva y muerta que componen la muestra total, ajustando así las tasas de crecimiento y muerte de las hojas. Las fracciones viva y muerta deben ser manualmente separadas, una tarea costosa en tiempo y esfuerzo que

UNA DE NUESTRAS EXCLUSIONES (100 × 100 × 80 CM), EMPLAZADA EN EL *CYNOSURION* DE CAMPOMAYOR. EL EFECTO DE LA EXCLUSIÓN, APENAS TRANSCURRIDOS 10 DÍAS DESDE SU COLOCACIÓN ES EVIDENTE.

intentamos minimizar en lo posible mediante métodos indirectos adaptados a nuestras condiciones particulares (Bedia *et al.* 2008).

Análisis de la composición botánica, estructura de las comunidades y clasificación funcional

Antes de cada corte, colocamos una rejilla sobre un marco como el que se muestra en la foto 5 y registramos, en cada celdilla y con la ayuda de una fina varilla calibrada, la especie en hacer contacto, su estado fenológico y su altura. Esto nos permite, además de realizar otros tipos de análisis en los que no detendremos aquí, determinar la composición



REJILLA DE MUESTREO SOBRE UN PASTIZAL DEL *BROMO ERECTI-CARICETUM BREVICOLLIS*, MUY RICO EN ESPECIES. DESTACA LA FLORACIÓN DEL ENDESMISMO PICOEUROPEANO *HELIANTHEMUM URRIELENSE*.

en especies de cada una de las muestras y estimar sus abundancias, expresadas como porcentaje de recubrimiento total, así como el cálculo de numerosos parámetros relacionados con la diversidad (p.ej. riqueza de especies, índice de Simpson e índice de Shannon utilizados en este trabajo).

La clasificación de las comunidades puede realizarse en función de numerosos tipos de análisis, generalmente de carácter multivariante (trabajan con matrices de especies y variables), que producen una *ordenación* de las muestras en un espacio multidimensional, lo que permite agruparlas en virtud de su afinidad ecológica

(Jongman *et al.* 1995). En nuestras muestras de Áliva, hemos utilizado dos análisis complementarios de clasificación y ordenación: por un lado hemos clasificado tanto las muestras como las especies utilizando una técnica que las divide de forma jerárquica, denominada TWINSpan (Hill y Šmilauer 2005) y luego las hemos *ordenado* en un gráfico de dos dimensiones mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA). En ambos casos, hemos omitido en los análisis las especies con baja ocurrencia (<1 % promedio de cobertura).

Para la determinación de las coordenadas CSR de cada comunidad hemos seguido el método propuesto por Hunt *et al.* (2004).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mostramos los resultados de los análisis TWINSpan en el Cuadro II y PCA en la Figura V.

Cuadro II

Tabla de abundancias (% cobertura indicado en escala de grises) y clasificación de especies y comunidades mediante análisis TWINSpan. La clasificación de cada una de las áreas de muestreo coincidió con su asignación fitosociológica, por lo que hemos mantenido los nombre en latín de las comunidades a nivel de alianza. El diagrama de la parte superior derecha representa las divisiones realizadas por el algoritmo al introducir dos niveles de corte. Se indican las especies indicadoras y los valores propios de cada una de las divisiones.



Grupo de especies			Nardion	Cynosurion	Brachypodion
I	<i>Agrostis capillaris</i>	a	CSR		
I	<i>Anthriscanthum odoratum</i>	anod	SR/CSR		
I	<i>Beils perennis</i>	bepe	R/CSR		
I	<i>Cirsium enophorum</i>	cier	R/CSR		
I	<i>Dactylis glomerata</i>	dagl	C/CSR		
I	<i>Deschampsia cespitosa</i>	dehi	SC/CSR		
I	<i>Dianthus hyssopifolius</i>	dihy	S/CSR		
I	<i>Erygeron alpinus</i>	eral	-		
I	<i>Jasione laevis</i>	jala	SR/CSR		
I	<i>Juncus effusus</i>	juel	C/SC		
I	<i>Leontodon pyrenaicus</i>	leca	R/CSR		
I	<i>Leontodon hispidus</i>	lehi	CSR		
I	<i>Lotus corniculatus</i>	laco	S/CSR		
I	<i>Luzula campestris</i>	luca	S/CSR		
I	<i>Luzula nutans</i>	lunu	-		
I	<i>Merendera pyrenaica</i>	m	SR		
I	<i>Nardus stricta</i>	n	S/SC		
I	<i>Phleum alpinum</i>	phal	SR/CSR		
I	<i>Phleum bertolonii</i>	phbe	SR/CSR		
I	<i>Plantago alpina</i>	plal	-		
I	<i>Plantago lanceolata</i>	plla	CSR		
I	<i>Plantago media</i>	plme	S/CSR		
I	<i>Potentilla erecta</i>	poer	S/CSR		
I	<i>Poa pratensis</i>	popr	CSR		
I	<i>Poa supina</i>	posu	R		
I	<i>Poa trivialis</i>	potr	R/CSR		
I	<i>Ranunculus bulbosus</i>	rabu	SR		
I	<i>Ranunculus ganoni</i>	rago	SR		
I	<i>Sanguisorba minor</i>	sami	S/CSR		
I	<i>Silene nutans</i>	sinu	S/CSR		
I	<i>Trifolium pratense</i>	tpir	CSR		
I	<i>Trifolium repens</i>	tire	CR/CSR		
II	<i>Achillea millefolium</i>	acmi	CSR		
II	<i>Carex caryophylla</i>	c	S/CSR		
II	<i>Eriophila verna</i>	erve	SR		
II	<i>Festuca nigrescens</i>	f	CSR		
II	<i>Galium verum</i>	gave	SC/CSR		
II	<i>Heracleum pilosella</i>	hipl	S/CSR		
II	<i>Poa alpina</i>	poal	CSR		
II	<i>Thymus praecox</i>	thpr	S		
III	<i>Avenula sulcata</i>	as	S/CSR		
III	<i>Avenula pratensis</i>	avpr	SC/CSR		
III	<i>Biza media</i>	brme	S/CSR		
III	<i>Brachypodium pinnatum</i>	brpu	SC		
III	<i>Carex brevicollis</i>	cabr	S		
III	<i>Carex humilis</i>	cahu	S/CSR		
III	<i>Carduncellus mississimus</i>	caml	-		
III	<i>Carex sempervirens</i>	case	S		
III	<i>Crocus nudiflorus</i>	crnu	SR		
III	<i>Danthonia decumbens</i>	dade	S/CSR		
III	<i>Eryngium bourgati</i>	erbo	-		
III	<i>Erica vagans</i>	erva	SC		
III	<i>Euphorbia flavicoma</i>	euff	-		
III	<i>Festuca rectifolia</i>	ferf	S		
III	<i>Helianthemum umielense</i>	heur	S		
III	<i>Koeleria valesiana</i>	kova	S		
III	<i>Minuartia verna</i>	mi ve	S		
III	<i>Narcissus sp.</i>	nar	SR		
III	<i>Potentilla neumanniana</i>	pone	S		
III	<i>Sedum album</i>	seal	S		
III	<i>Seseli cantabricum</i>	seca	-		
III	<i>Sesleria coerules</i>	seco	-		
III	<i>Thymelea ruzi</i>	thru	S		
IV	<i>Bromus erectus</i>	b	SC/CSR		
IV	<i>Carex flacca</i>	caff	S/SC		

Figura III

Evolución a lo largo de la temporada de pastoreo de 2007 de la productividad (verde) y el aprovechamiento por parte del ganado (rojo) en los pastos de tipo a) *Nardion*, b) *Cynosurion* y c) *Brachypodion*. Las barras verticales a la derecha de los gráficos indican el intervalo de confianza (95 %) centrado en el valor promedio.



Encontramos que la agrupación multivariante de las muestras es similar a la clasificación previa que habíamos realizado en base a las categorías de filiación sintaxonómica que presentamos en el Cuadro I, y por ello nos referiremos a los tres tipos de comunidades estudiadas siguiendo esta nomenclatura de aquí en adelante.

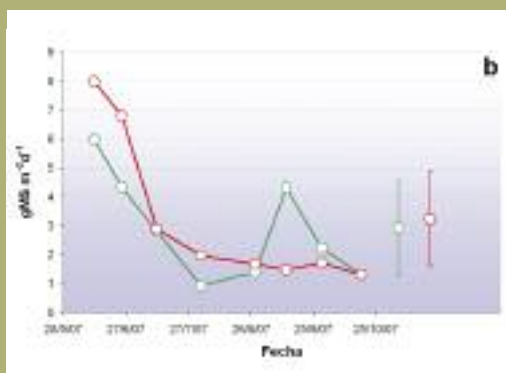
La evolución del crecimiento de la biomasa forrajera del pasto y de su aprovechamiento por el ganado, indican un patrón diferenciado entre tipos de pasto (Figura V). Los cervunales del

Nardion presentaron el menor crecimiento medio, mayor al comienzo de la temporada, y mantenido en niveles bajos a lo largo del resto de la estación de crecimiento. Tanto *Cynosurion* como *Brachypodion* experimentaron fuertes crecimientos al comienzo de la temporada (junio), acusando el período seco en la parte central del verano y experimentando un rebrote importante en septiembre, que no fue perceptible en el *Nardion*. El aprovechamiento por parte del ganado y el crecimiento del pasto evolucionaron de forma notablemente pareja en las tres

	<i>NARDION</i>	<i>CYNOSURION</i>	<i>BRACHYPODION</i>	<i>P</i>
<i>C</i>	0.27a (± 0.008)	0.33b (± 0.006)	0.33b (± 0.008)	<0.001
<i>S</i>	0.50a (± 0.011)	0.36b (± 0.008)	0.49a (± 0.011)	<0.001
<i>R</i>	0.23b (± 0.013)	0.31c (± 0.009)	0.18a (± 0.013)	<0.001
<i>ANPP</i>	261a (± 34.2)	507b (± 24.2)	319a (± 34.2)	<0.001
<i>UF</i>	78a (± 4.1)	78a (± 2.9)	78a (± 4.1)	0.996
<i>H</i>	3.01b (± 0.106)	2.18a (± 0.075)	2.93b (± 0.106)	<0.001
<i>D</i>	0.24a (± 0.034)	0.39b (± 0.024)	0.25a (± 0.034)	0.003
<i>n</i>	27.1b (± 0.66)	19.6a (± 0.47)	28.4b (± 0.66)	<0.001

Tabla II

Valores medios estimados (\pm error típico) de las coordenadas *C*, *S* y *R*, la productividad primaria neta (*ANPP*, en $\text{grMS m}^{-2} \text{año}^{-1}$), la utilización forrajera (*UF* %) y parámetros de diversidad *H* (índice de Shannon), *D* (índice de Simpson) y *n* (riqueza de especies) para los tres tipos de pasto estudiados. Valores de *P* correspondientes a los ANOVAs unifactoriales para cada una de las variables respuesta. Las letras diferentes después de cada valor indican diferencias significativas (Tukey, $P < 0.05$).



comunidades, indicando un consumo elevado del forraje disponible en cada momento, salvo en el rebrote del tardío de *Cynosurion* y *Brachypodium* en el que gran parte de la biomasa producida no fue consumida, lo que apunta a la menor carga ganadera existente en esta época.

Las coordenadas C, S y R fueron significativamente diferentes entre tipos de pasto (Tabla II). Las comunidades del *Cynosurion* mostraron valores de R (ruderalidad) notablemente más elevados que el resto, indicando una respuesta de la vegetación a una perturbación comparativamente más intensa, mientras que sus valores de S (tolerancia al estrés) resultaron mucho más bajos que en los pastos del *Nardion* y *Brachypodium*. Los valores de C (competitividad) resultaron próximos en los tres tipos de comunidad, aunque levemente menores en los cervunales de *Nardion*. Los valores de diversidad estimados (índice de Shannon) fueron significativamente mayores en los pastos de *Nardion* y *Brachypodium* que en los de *Cynosurion*, siguiendo un patrón inverso a los valores de dominancia (índice de Simpson) y parejo a los de riqueza en especies. Nuestros resultados arrojaron valores relativamente altos de diversidad tanto en *Nardion* como en *Brachypodium*, dentro de los

rangos encontrados por otros autores en pastos de puerto similares (Gómez 2008).

Los pastos del *Cynosurion* arrojaron valores de productividad mucho mayores que el resto (Tabla II). La utilización forrajera estimada, sin embargo, resultó igual en todos los casos. La mayor ruderalidad (R) encontrada en los pastos del *Cynosurion* podría ser atribuible a la mayor presencia del ganado en esta zona como factor perturbador de la vegetación, no sólo mediante la acción física de la defoliación, sino también a través del pisoteo continuado al utilizarlo como zona de descanso y refugio, considerando que numerosas tenadas se encuentran en sus inmediaciones, así como puntos de agua como la riega de Vanduje en Campomayor.

Encontramos que el mejor predictor funcional de la productividad y la diversidad resultó ser la relación C:S (Figura IV), mientras que la coordenada R u otras variables relacionadas (p.ej. R:S) no produjeron buenos ajustes. La mayor diversidad de especies resultó positivamente relacionada con la tolerancia al estrés de las comunidades, caso de los pastos del *Brachypodium* y *Nardion*.

Estos resultados sugieren que las comunidades del *Cynosurion* estudiadas podrían presentar una mayor productividad si se tomaran medidas de gestión encaminadas a reducir los actuales

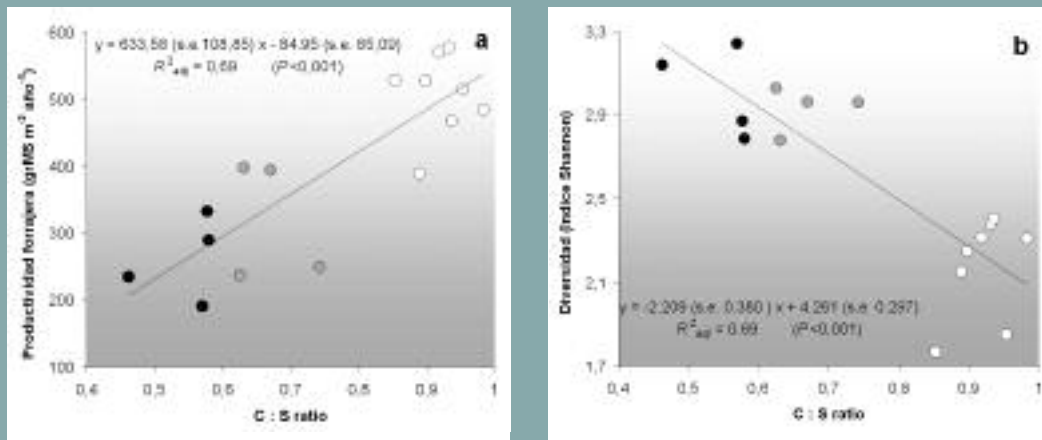


Figura IV

Regresión lineal entre las variables dependientes a) Productividad y b) Diversidad y la variable independiente C:S en cada una de las localidades muestreadas.

Símbología: ● Nardion ○ Cynosurion ● Brachypodion.

niveles de perturbación, de forma que las especies más competitivas medraran a expensas de las más ruderales. Algunas medidas de gestión apropiadas para este fin pasarían por la reubicación de algunos puntos de agua y refugios, y la posible protección perimetral de turberas y comunidades higrófilas con juncos (*Ilamizas y riegas*) a las que el ganado acude a beber, basando su planificación en un estudio más detallado de la utilización espacial del territorio por parte del ganado. Esto redundaría en un aumento de la productividad de los mejores pastizales del puerto y en la recuperación de algunas comunidades sensibles y de interés para la conservación actualmente muy degradadas.

Los resultados expuestos apoyan la idea de que en los sistemas pastorales espacialmente heterogéneos pueden compatibilizarse comunidades de elevada diversidad y alto valor para la conservación con niveles óptimos de

producción ganadera. El ganado, en sus rutas de pastoreo, ejerce de mediador en el flujo espacial de nutrientes existente entre las comunidades más abundantes, tolerantes al estrés y con mayor diversidad florística del *Nardion* y *Brachypodion*, y las más escasas y productivas del *Cynosurion* (Frank 2006; Figura 6). Las primeras actúan principalmente como *fuentes* de nutrientes, que el ganado extrae ingiriendo su biomasa verde. Esto mantiene sus suelos con niveles de nutrientes bajos que fomentan su diversidad florística, impidiendo a la vez su matorralización, como ocurre en áreas menos aprovechadas por el ganado. Por otro lado, los pastos del *Cynosurion* son un elemento fundamental para asegurar la viabilidad productiva de los sistemas ganaderos, dada su alta producción de biomasa forrajera y su mayor calidad nutritiva. Su localización espacial está más restringida

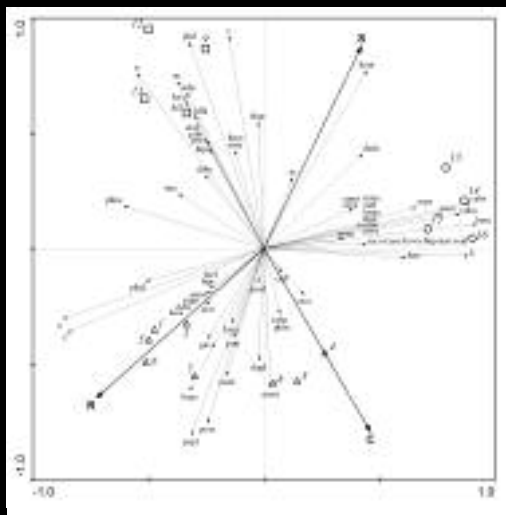


Figura V

Diagrama de ordenación resultante del análisis de componentes principales de la composición botánica de las muestras. Los taxones se indican por sus códigos abreviados (ver Cuadro 2), y además se han superpuesto las tres coordenadas CSR. Los tipos de comunidades se representan mediante símbolos:

△: *Cynosurion*.

□: *Nardion*.

○: *Potentillo-Brachypodion*.

(Bedia *et al.* 2007), constituyendo puntos clave de reunión del ganado que además realiza allí otras actividades cotidianas (descanso, rumia, refugio, abrevada), haciendo de éstas comunidades el más importante *sumidero* de nutrientes, lo que retroalimenta su estatus productivo. Por supuesto, el mantenimiento de este balance sólo es posible en un territorio de pastoreo no fragmentado y con una carga ganadera ajustada, algo que ya entendieron los antiguos dando lugar a nuestros montes comunales, tradicionalmente delimitados por *jitos* y accidentes naturales, no por vallas, y en el que la carga ganadera y el patrón espacial de pastoreo eran atentamente controlados por ordenanzas y pastores. Creemos que proponer medidas tendentes a la fragmentación espacial de los terrenos comunales de montaña, sin considerar explícitamente la heterogeneidad espacio-temporal de los recursos existentes y

el papel del ganado como agente activo en la generación de flujos de materia y energía entre compartimentos del ecosistema, puede tener repercusiones muy negativas tanto desde el punto de vista productivo como de conservación. Por otra parte, opinamos que recuperar y a la vez modernizar la figura de pastor, como profesional especializado en la gestión sostenible del territorio y del ganado en pastoreo, debería ser considerada prioritaria en los programas de gestión de nuestros espacios silvopastorales de montaña, teniendo en cuenta su elevada rentabilidad económica y social.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados confirman la hipótesis de las relaciones significativas entre la estrategia competitiva y la productividad (positiva) y la diversidad vegetal (negativa).



Figura VI

Modelo conceptual de los flujos de nutrientes en el sistema pastoral del puerto de Áliva entre las comunidades más abundantes y menos productivas de *Nardion* y *Brachypodium* y las menos abundantes y más productivas de *Cynosurion*. Las flechas rojas indican salidas de nutrientes y las azules entradas. El tamaño de las flechas señala su importancia cuantitativa.

Hemos comprobado que la clasificación funcional arroja unos resultados prometedores para estimar importantes características de los ecosistemas pastorales de montaña, como son la diversidad y la capacidad productiva. Esta aproximación conceptual, utilizada en combinación con técnicas de modelización adaptadas a las múltiples escalas espaciales y temporales de los procesos implicados, tiene aplicaciones directas de gran trascendencia en la gestión integradora y sostenible de nuestros territorios de montaña.

Es necesario proseguir en la línea de la clasificación funcional, con el fin de abarcar un mayor rango de tipos de comunidades características de los puertos cantábricos que nos permitan poner a prueba la robustez y aplicabilidad práctica de esta metodología.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a la dirección del Parque Nacional Picos de Europa por su colaboración durante nuestros trabajos y a los técnicos Gloria González y Luis Agote por su implicación en la preparación de los muestreos de campo. A nuestro amigo Jesús Delgado le agradecemos su tiempo y dedicación durante largas y no siempre gratas horas de trabajo en campo, así como su ayuda en el procesamiento de las muestras en el laboratorio. Agradecemos especialmente a las Juntas Vecinales de los pueblos del Ayuntamiento de Camaleño y a sus ganaderos, propietarios de la finca y gestores históricos del territorio, su buena disposición a colaborar con la investigación científica de sus pastos. Por último agradecemos al INIA (Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias) su apoyo económico, tanto en la beca predoctoral del primer autor como en el proyecto de investigación RTA2005-00160-C02, en el que se enmarcó este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AZCUÉNAGA, J. (1978). LAS ORDENANZAS DEL PUERTO DE ÁLIVA. *ANALES DEL INSTITUTO DE ESTUDIOS AGROPECUARIOS* 3: 159-211.
- BEDIA, J. S. CABAÑAS, E. FRANCÉS Y J. BUSQUÉ (2007). MEMORIAS DE VEGETACIÓN, HOJAS 81-1-1 Y 81-2-1. EN PRIETO, J.A.F. Y BUENO, A. (COORDS.). *ASISTENCIA TÉCNICA Y CONSULTORÍA PARA EL DESARROLLO Y CARTOGRAFÍA DE FLORA AMENAZADA Y FASE I DEL MAPA DE VEGETACIÓN 1:10.000 DEL PARQUE NACIONAL PICOS DE EUROPA*. DOCUMENTO INÉDITO PARA EL ORGANISMO AUTÓNOMO DE PARQUES NACIONALES.
- BEDIA, J., S. CABAÑAS, M.J. MORA Y J. BUSQUÉ (2008). PREDICCIÓN DE LA BIOMASA FORRAJERA EN CERVUNALES A TRAVÉS DE MEDICIONES DE ALTURA Y COBERTURA DE COMPONENTES DEL PASTO. *ACTAS DE LA XLVII REUNIÓN CIENTÍFICA DE LA SEEP*: 309-314.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1979). *FITOSOCIOLOGÍA*. BLUME, BARCELONA.
- BUSQUÉ, J., M.J. MORA, N. FERNÁNDEZ, M. CÁMARA Y B. FERNÁNDEZ (2005). PROBLEMAS Y PAUTAS PARA LA GESTIÓN DEL PASTOREO EN LOS PUERTOS DE SEJOS. *LOCUSTELLA* 3: 41-54.
- COSYNS, E., S. CLAERBOU, I. LAMOOT Y M. HOFFMANN (2005). ENDOZOOCHOROUS SEED DISPERSAL BY CATTLE AND HORSE IN A SPATIALLY HETEROGENEOUS LANDSCAPE. *PLANT ECOLOGY* 178: 149-162.
- CRUZ, P. Y M. BOVAL (2000). EFFECT OF NITROGEN ON SOME MORPHOGENETIC TRAITS OF TEMPERATE AND TROPICAL PERENNIAL FORAGE GRASSES. EN: LEMAIRE, G., HODGSON, J., DE MORAES, A, DE CARVALHO, P.C. Y NABINGER, C. (EDS.). *GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY*, PP. 151-168. UK, CABI PUBLISHING.
- FRANK, D.A. (2006). LARGE HERBIVORES IN HETEROGENEOUS GRASSLAND ECOSYSTEMS. EN: DANELL, K., R. BERGSTRÖM, P. DUNCAN Y J. PASTOR. *LARGE HERBIVORY ECOLOGY, ECOSYSTEM DYNAMICS AND CONSERVATION*. *CONSERVATION BIOLOGY* 11, PP. 326-347. CAMBRIDGE.
- GOLODETS, C. Y B. BOEKEN (2006). MODERATE SHEEP GRAZING IN SEMIARID SHRUBLAND ALTERS SMALL-SCALE SOIL SURFACE STRUCTURE AND PATCH PROPERTIES. *CATENA* 65: 285-291.
- GÓMEZ, D. (2008). MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LOS PASTOS, SU CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA Y VALORACIÓN. EN: FILLAT, F., GARCÍA-GONZÁLEZ, R., GÓMEZ, D. Y REINÉ, R. (EDS.). *PASTOS DEL PIRINEO*, PP. 75-109. CSIC Y DIPUTACIÓN PROVINCIAL DE HUESCA.
- GRIME, J.P. (2001). *PLANT STRATEGIES, VEGETATION PROCESSES AND ECOSYSTEM PROPERTIES*. WILEY, CHICHESTER. 417 PP.
- HOBBS, N.T. (2006). LARGE HERBIVORES AS SOURCES OF DISTURBANCE IN ECOSYSTEMS. EN: K. DANELL, BERGSTRÖM, R., DUNCAN, P. Y PASTOR, J. (EDS.). *LARGE HERBIVORY ECOLOGY, ECOSYSTEM DYNAMICS AND CONSERVATION*. *CONSERVATION BIOLOGY* 11, PP. 261-288. CAMBRIDGE.
- HODGSON, J.G. (1991). THE USE OF ECOLOGICAL THEORY AND AUTOECOLOGICAL DATASETS IN STUDIES OF ENDANGERED PLANT AND ANIMAL SPECIES AND COMMUNITIES. *PIRINEOS* 138: 3-28.
- HUNT, R., J.G. HODGSON, K. THOMPSON, P. BUNGENER, N.P. DUNNETT Y A.P. ASKEW (2004). A NEW PRACTICAL TOOL FOR DERIVING A FUNCTIONAL SIGNATURE FOR HERBACEOUS VEGETATION. *APPLIED VEGETATION SCIENCE* 7: 163-170.
- JONGMAN, R.H.G., C.J.F. TER BRAAK Y O.F.B. VAN TONGEREN (1995). *DATA ANALYSIS IN COMMUNITY AND LANDSCAPE ECOLOGY*. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS.
- KOHLER, F., F. GILLET, J.M. GOBAT Y A. BUTTLER (2004). SEASONAL VEGETATION CHANGES IN MOUNTAIN PASTURES DUE TO SIMULATED EFFECTS OF CATTLE GRAZING. *JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE* 15: 143-150.
- KOHLER, F. (2006). EFFECT OF CATTLE ACTIVITIES ON GAP COLONIZATION IN MOUNTAIN PASTURES. *FOLIA GEOBOTANICA* 41: 289-304.
- LACA (2008). FORAGING IN A HETEROGENEOUS ENVIRONMENT. INTAKE AND DIET CHOICE. EN: H.H.T. PRINS Y F. VAN LANGEVELDE (EDS.). *RESOURCE ECOLOGY: SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF FORAGING*, PP. 81-100. SPRINGER.
- LAVOREL, S. Y E. GARNIER (2002). PREDICTING CHANGES IN COMMUNITY COMPOSITION AND ECOSYSTEM FUNCTIONING FROM PLANT TRAITS: REVISITING THE HOLY GRAIL. *FUNCTIONAL ECOLOGY* 16: 545-556.
- MANZANO, P. Y J.E. MALO (2006). EXTREME LONG-DISTANCE SEED DISPERSAL VIA SHEEP. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND THE ENVIRONMENT* 4: 244-248.
- MCKEON, G.M. Y K.G. RICKERT (1984). A COMPUTER MODEL OF THE INTEGRATION OF FORAGE OPTIONS FOR BEEF PRODUCTION. *PROCEEDINGS AUSTRALIAN SOCIETY ANIMAL PRODUCTION* 15: 15-19.
- 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.
- MORA, A. (2006). *MANUAL DE FLORA VASCULAR AMENAZADA DEL PARQUE NACIONAL PICOS DE EUROPA*. PARQUE NACIONAL PICOS DE EUROPA. 171 PP.
- MORA, M.J., J. BUSQUÉ, E. FERNÁNDEZ, J. BEDIA Y B. FERNÁNDEZ (2007). GANADERÍA Y NATURALEZA: NUEVOS RETOS. *LOCUSTELLA* 2: 86-91.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., G. FERNÁNDEZ, J. LOIDI, M. LOUSA Y A. PENAS (2001). SYNTAXONOMIC CHECKLIST OF VASCULAR PLANT COMMUNITIES OF SPAIN AND PORTUGAL TO ASSOCIATION LEVEL. *REVISTA ITINERA GEOBOTANICA* 14: 5-321.
- SALA, O.E., V. DEREGIBUS, T. SCHLICHTER Y H. ALIPPE (1981). PRODUCTIVITY DYNAMICS OF A NATIVE TEMPERATE GRASSLAND IN ARGENTINA. *JOURNAL OF RANGELAND MANAGEMENT* 34: 48-51.
- SALA, O.E. Y A.T. AUSTIN (2000). METHODS OF ESTIMATING ABOVEGROUND NET PRIMARY PRODUCTIVITY. EN: SALA, O.E., JACKSON, R.B., MOONEY, H.A. Y HOWARTH R.H. (EDS.). *METHODS IN ECOSYSTEM SCIENCE*. PP. 31-43. SPRINGER, NY.