

Modelos de regresión para la estimación de la biomasa aérea en un pastizal de montaña de Pampa de Achala (Córdoba, Argentina)

Pucheta, E.; E. Ferrero; L. Heil y C. Schneider

RESUMEN

Se registró la riqueza de especies, la altura media, la cobertura de monocotiledóneas y dicotiledóneas y se cosechó la biomasa vegetal dentro de 17 parcelas de 40 cm de lado. Las variables medidas en el campo se utilizaron para predecir la biomasa de diferentes componentes a través de modelos de regresión, dentro de un gradiente de biomasa aérea entre 196 y 5000 g/m². La biomasa total y la biomasa de monocotiledóneas fue explicada significativamente por la altura media de la vegetación a través de modelos lineales de regresión, con coeficientes de determinación superiores al 90%. La biomasa de dicotiledóneas pudo ser predicha significativamente por su cobertura a través de un modelo de regresión cuadrático, aunque con un ajuste menor al encontrado para la biomasa de monocotiledóneas. La riqueza de especies del micrositio disminuyó exponencial y significativamente con incrementos de la biomasa total y de monocotiledóneas, lo contrario a lo observado en relación a la biomasa de dicotiledóneas. El método de doble muestreo propuesto para estimar la biomasa del pastizal permite obtener un gran número de muestras en corto tiempo, lo que influye positivamente sobre la toma de decisiones con respecto al manejo del recurso.

Palabras clave: biomasa aérea, métodos de doble muestreo, pastizales de montaña, riqueza local de especies.

Pucheta, E.; E. Ferrero; L. Heil and C. Schneider, 2004. Regression models for the estimation of aboveground biomass in a mountain grassland at Pampa de Achala (Córdoba, Argentina). *Agriscientia* XXI (1): 23-30

SUMMARY

We recorded species richness, monocot and dicot mean height and cover, and harvested plant biomass in 17 plots 40 cm on each side. Variables measured in

Fecha de recepción: 06/11/03; fecha de aceptación: 04/08/04

the field were utilized to predict the biomass of different plant components by means of regression models, within a gradient in aboveground biomass ranging from 196 to 5000 g/m². Total and monocots biomass were significantly explained by mean vegetation height throughout lineal regression models, with determination coefficients above 90%. Dicot biomass could be significantly predicted on the basis of their cover by means of a quadratic regression model, although at a lower fit than the one found for monocot biomass. Microsite species richness decreased significantly and exponentially as total biomass and monocot biomass increased, contrary to what was found in relation to dicot biomass. The double-sampling method proposed to estimate grassland biomass makes it possible to take a great number of samples in short time intervals, positively influencing resource management.

Key words: aboveground biomass, double sampling methods, mountain grasslands, local species richness.

E. Pucheta, E. Ferrero, L. Heil y C. Schneider. Cátedra de Biogeografía, IMBIV-CONICET, CC 495, 5000 Córdoba. (epucheta@com.uncor.edu)

INTRODUCCIÓN

La biomasa aérea o la productividad primaria neta anual de un pastizal natural representa toda la energía disponible para otros niveles tróficos, como los consumidores y los detritívoros (Cyr & Pace, 1993). Esto influye sobre otros importantes procesos ecosistémicos como la productividad secundaria neta (productividad de herbívoros), las tasas de descomposición y el ciclado del agua y nutrientes (McNaughton *et al.*, 1989; Cyr & Pace, 1993). Entre otras aplicaciones asociadas a la estimación de la biomasa aérea en pastizales se incluye la evaluación del riesgo de incendio (Russell & McBride, 2003) y de las respuestas del sistema frente a perturbaciones en términos de resiliencia y resistencia (MacGuillivray & Grime, 1995).

Durante los últimos 50 años se han hecho grandes esfuerzos por evaluar la biomasa y la productividad de pastizales naturales (Brown, 1954; Singh *et al.*, 1975; Redmann, 1992), inclusive en el área de estudio de Pampa de Achala (Pucheta *et al.*, 1998a, b). Los métodos tradicionales de estimación de la biomasa a través del corte, secado y pesado de material vegetal son muy precisos, a pesar de que pueden acumular ciertos errores (Sala *et al.*, 1988; Sala & Austin, 2000), pero representan un gran costo en términos de tiempo y recursos. Paralelamente, diversos autores han puesto énfasis en la importancia de encontrar buenos estimadores de la biomasa aérea a través de métodos indirectos o de doble muestreo (t'Mannetje, 1978, 2000; Sala & Austin, 2000). Éstos permiten estimar la biomasa mediante

el uso de regresiones a partir de variables cuantitativas. Existe una diversidad de trabajos donde se ha estimado la biomasa aérea a través de estos métodos, especialmente para especies de plantas leñosas de interés forestal, como en bosques tropicales (Fuwape *et al.*, 2001; Keller *et al.*, 2001), bosques templados sudamericanos (Vann *et al.*, 1998) y europeos (Santa Regina, 2000; Hoffmann & Usoltsev, 2002), en bosques implantados (Verwijst & Telenius, 1999) y en arbustales semiáridos de la India (Singh *et al.*, 1990), de México (Návar *et al.*, 2002) y de la Argentina (Martínez Carretero y Dalmasso, 2002). En ecosistemas de pastizales naturales se han utilizado métodos similares para predecir la biomasa de especies de plantas individuales (Reese *et al.*, 1980; Andariese & Covington, 1986; Johnson *et al.*, 1988; Guevara *et al.*, 2002) y de comunidades de pastizales, teniendo en cuenta variables de medida como la altura de las plantas, su forma y el espacio ocupado por la biomasa (t'Mannetje, 1978, 2000).

La existencia de heterogeneidad en la estructura de pastizales de altura de Pampa de Achala ha sido reconocida a diferentes escalas. A escala regional, la altitud (Acosta *et al.*, 1989) y el tipo de sustrato (Menghi *et al.*, 1989) son importantes factores modelando la fisonomía y la composición de especies del pastizal. A escala local la estructura del pastizal es controlada por la intensidad de uso ganadero (Nai-Bregaglio *et al.*, 2002; Cingolani *et al.*, 2003) y por características edáficas y topográficas (Cabido *et al.*, 1987; Cingolani *et al.*, 2003). Los parches sujetos a una moderada o alta intensidad de pastoreo poseen baja biomasa y máxima diversidad de

especies, principalmente dicotiledóneas, mientras que parches sujetos a baja o nula intensidad de pastoreo muestran una mayor acumulación de biomasa y una mínima diversidad de especies, principalmente de pastos (Pucheta *et al.*, 1998a, b). En gradientes topográfico-edáficos se observa una disminución de la diversidad de especies en posiciones topográficas más bajas, donde la disponibilidad de humedad en el suelo es mayor (Cingolani *et al.*, 2003). Dado que la variabilidad espacial en la disposición de la biomasa regula directa o indirectamente la riqueza local de especies, las acciones tendientes a incrementar la biomasa en pie (v.g., exclusión prolongada del pastoreo) pueden producir un efecto negativo sobre la riqueza de especies a escala de micrositio.

En el presente trabajo se propone la construcción de modelos de regresión para estimar 1) la biomasa aérea total del pastizal y 2) la biomasa de los componentes mono y dicotiledóneas. Además se evaluó la influencia de la biomasa total y de cada componente de la biomasa sobre la riqueza local de especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

El sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en pastizales naturales próximos a la localidad de El Cóndor, sobre la altiplanicie granítica de Pampa de Achala, Sierras Grandes de Córdoba, Argentina, a 2100 m snm (64° 45' 28" W, 31° 36' 36" S). El clima del área es típicamente de montaña, con temperaturas muy bajas en invierno, grandes variaciones térmicas, fuertes vientos, lluvias concentradas en la estación más cálida, heladas frecuentes durante gran parte del año y nevadas (Cabido, 1985). La temperatura presenta un ritmo anual bien definido, lo que determina un invierno térmico y un verano corto y fresco. Las temperaturas medias de invierno y de verano son de 5 y 11,4 °C respectivamente. Las precipitaciones alcanzan un valor promedio de 840 mm para 12 años de registros (Cabido, 1985).

Los pastizales naturales de Pampa de Achala han sido ubicados fitogeográficamente dentro del subpiso superior de pastizales de las Sierras de Córdoba, dentro del Distrito Chaqueño Serrano (Luti *et al.*, 1979); sin embargo, Funes y Cabido (1995) y Cabido *et al.* (1998) han sugerido su reubicación debido a la gran proporción de especies de linaje andino-patagónico presentes en el área. El estudio se realizó en parches con diferente fisonomía sobre las comunidades de pastizales y céspedes de *Festuca*

tucumanica E.B. Alexeev, *Deyeuxia hieronymi* (Hack.), *Poa stuckertii* (Hack.) Parodi Türpe, *Alchemilla pinnata* R.P. y *Carex fuscula* d' Urv., entre otras. Estas comunidades son las más importantes de la región en términos de superficie ocupada (Cingolani *et al.*, 2003). Para la nomenclatura de las especies se siguió a Zuloaga & Morrone (1996, 1999).

Diseño del muestreo

El área de estudio comprendió pastizales y céspedes naturales dentro de un potrero de 10 ha sujeto a pastoreo moderado los últimos 10 años (menos de 0,5 vacas/ha). Al momento de realizarse el estudio, el pastizal se encontraba recientemente excluido del pastoreo. La baja carga ganadera y las características del paisaje han promovido la existencia de parches con diferente fisonomía y riqueza de especies. En el área se seleccionaron 17 parches, de manera de contar con un gradiente creciente de altura de la vegetación. En cada uno de los parches se instaló una unidad de muestreo de 40 x 40 cm. En su interior se midió la altura de monocotiledóneas y dicotiledóneas de forma separada, a través de 6 mediciones sistemáticas dentro de una grilla, para estimar un valor medio por cuadrado y por componente de vegetación. Se excluyó la porción reproductiva, si la hubiera, debido a su baja representatividad en términos de biomasa. En cada unidad de muestreo se estimó, además, la cobertura de cada componente de la biomasa teniendo en cuenta intervalos de 10 %. Para conocer la influencia de la biomasa en pie sobre la riqueza local de especies, en cada muestra se registró el número de especies presentes.

Luego de registrar todas las variables mencionadas, se procedió a cortar la biomasa aérea a ras del suelo en cada una de las muestras, la que se guardó herméticamente. En laboratorio la biomasa aérea se separó en los componentes monocotiledóneas y dicotiledóneas, se lavó y se secó en estufa a 70 °C hasta peso constante. Se registró el peso seco de la biomasa de cada componente con una precisión de centésima de gramo. Los datos se tomaron al final de la estación de crecimiento, en abril de 2002.

Análisis de datos

Se estimó el volumen de un prisma ocupado por los componentes monocotiledóneas, dicotiledóneas y por la biomasa total, en base a su altura media y a su cobertura en cada una de las 17 unidades de

muestreo. Las variables altura media, cobertura y volumen ocupado por la biomasa se utilizaron como variables independientes, mientras que la biomasa seca total y por componente (monocotiledóneas, dicotiledóneas) se consideraron variables dependientes para estimar diferentes modelos de regresión, según el que mejor ajustara a los datos (Vann *et al.*, 1998; t Mannetje, 2000). Para conocer el efecto de la biomasa sobre la riqueza local de especies, se construyeron modelos de regresión de la riqueza en función de la biomasa total y de la biomasa de los diferentes componentes. Para todos los casos analizados se probaron tanto modelos de regresión simple cuanto múltiple, con la finalidad de encontrar modelos predictivos de diferente complejidad y precisión. Se verificaron los supuestos de normalidad de las variables dependientes a través de la prueba de Shapiro-Wilks y del análisis de residuos. Se realizaron transformaciones logarítmicas decimales de los datos toda vez que éstas mejoraran el ajuste de los modelos de regresión (Sokal & Rohlf, 1981).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estimación de la biomasa aérea total

La biomasa aérea total del pastizal estudiado se encontró comprendida en un intervalo entre 196,19 y 5044,94 g/m² (n = 17; media = 1379,30 ± 382,74; CV = 114,41). Las muestras seleccionadas corresponden a los céspedes de *Alchemilla pinnata* y *Carex fuscata* en el extremo de mínima biomasa, mientras que *Poa stueckertii* y *Deyeuxia hieronymi* son las especies más comunes en el extremo de máxima

biomasa de este gradiente. Valores de biomasa aérea dentro de ese rango han sido registrados en pastizales pastoreados con cargas ganaderas moderadas a intensas (269,7 ± 8,4 g/m²) y en pastizales excluidos del ganado por más de 15 años (1461,9 ± 83,3 g/m²), en sitios más xéricos dominados por la especie *Festuca tucumanica* (Pucheta *et al.*, 1998a, b). La aparición de parches en el espacio con diferente biomasa y composición de especies es una característica común en pastizales subhúmedos cuando son sometidos a cargas ganaderas moderadas o altas (Milchunas *et al.*, 1988; Pucheta *et al.*, 1992; Pucheta & Cabido, 1992; Cingolani *et al.*, 2003).

La biomasa aérea total del pastizal pudo ser predicha a través de modelos simples de regresión lineal, tanto en función de la altura media de la vegetación (R² ajustado = 0,92; p < 0,0001), como a partir de su volumen (R² ajustado = 0,92; p < 0,0001). Se considera que el primero de dichos modelos es suficiente para predecir la biomasa, ya que la estimación del volumen involucra dos variables (Figura 1, Tabla 1). La validez de los modelos de regresión propuestos para predecir la biomasa total del pastizal son confiables dentro de un rango de biomasa entre 193 y 5000 g/m², valores que comprenden un amplio espectro de pastizales en el área de estudio.

La componente monocotiledóneas de la biomasa aérea presentó valores en un intervalo entre 57,19 y 5044,94 g/m² (n = 17; media = 1282,39 ± 396,64 g/m²; CV = 127,53), representando el 74% de la biomasa total del pastizal. Debido a la importante contribución de este componente a la biomasa total, el modelo de regresión simple que predice la biomasa de las monocotiledóneas en función de la altura es muy similar al encontrado para la biomasa

Tabla 1: Cuadro de análisis de la varianza del modelo de regresión lineal de la biomasa total (g/m²) en función de la altura media de la vegetación (cm), en un pastizal de montaña de Pampa de Achala, Sierras de Córdoba.

Biomasa	SC	gl	CM	F	p
Modelo	36782279,98	1	36782279,98	180,13	<0,0001
altura media	36782279,98	1	36782279,98	180,13	<0,0001
Error	3063022,62	15	204201,51		
Total	39845302,60	16			

Tabla 2: Cuadro de análisis de la varianza del modelo de regresión lineal de la biomasa de monocotiledóneas (g/m²) en función de la altura media de ese componente (cm), en un pastizal de montaña de Pampa de Achala, Sierras de Córdoba.

Biomasa	SC	gl	CM	F	p
Modelo	40021975,93	1	40021975,93	216,72	<0,0001
altura media	40021975,93	1	40021975,93	216,72	<0,0001
Error	2770095,44	15	184673,03		
Total	42792071,37	16			

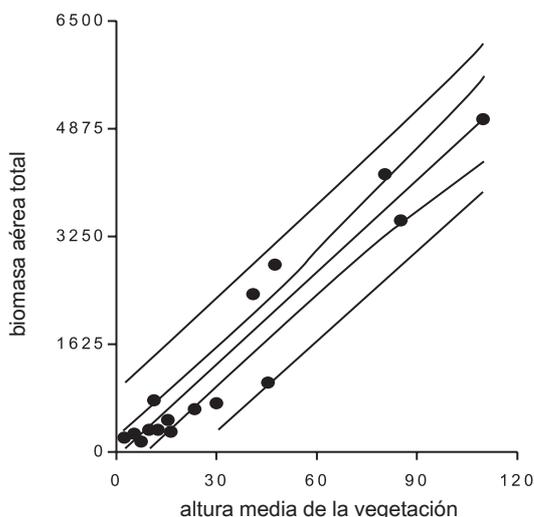


Figura 1. Modelo de regresión lineal simple de la biomasa total en función de la altura media de la vegetación (biomasa total (g/m^2) = $-135,3 + 47,09 \cdot \text{altura media vegetación (cm)}$), para pastizales méxicos de montaña, Pampa de Achala, Sierras de Córdoba. Líneas externas e internas, bandas de predicción y de confianza, respectivamente ($p = 0,05$).

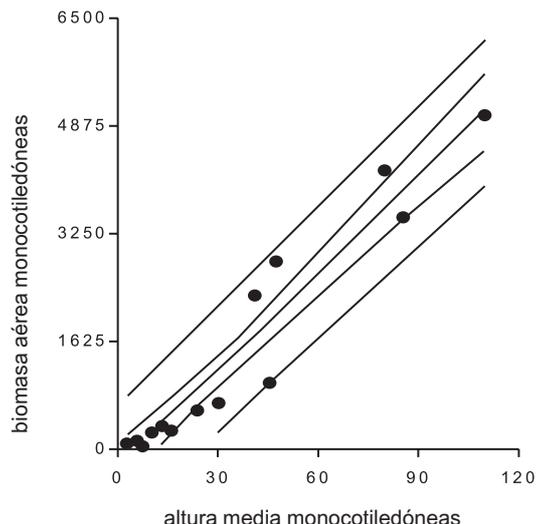


Figura 2. Modelo de regresión lineal simple de la biomasa total en función de la altura media de la vegetación (biomasa de monocotiledóneas (g/m^2) = $-297,51 + 49,12 \cdot \text{altura media monocotiledóneas (cm)}$), para pastizales méxicos de montaña, Pampa de Achala, Sierras de Córdoba. Líneas externas e internas, bandas de predicción y de confianza, respectivamente ($p = 0,05$).

sa total (R^2 ajustado = 0,93; $p < 0,0001$; Figura 2, Tabla 2). Ningún modelo de regresión múltiple mejoró la precisión de las regresiones simples para la predicción de la biomasa total y de la biomasa de monocotiledóneas (datos disponibles).

La biomasa de dicotiledóneas no pudo ser predicha en función de la altura media de este componente (R^2 ajustado = 0; $p = 0,15$), aunque pudo ser predicha con un ajuste regular a partir de su volumen (R^2 ajustado = 0,37; $p = 0,0118$). El uso de un modelo de regresión múltiple cuadrático permitió predecir el logaritmo de la biomasa de dicotiledóneas en función de su cobertura mejorando sustancialmente su ajuste (R^2 ajustado = 0,75; $p = 0,0002$; Tabla 3).

Actualmente se conocen estimaciones de la biomasa y la productividad primaria neta en pastizales de montaña de Pampa de Achala para la porción aérea (Pucheta *et al.*, 1998a, b), pero estas estimaciones, aunque son muy exactas, son costosas y de difícil implementación. Las ecuaciones obtenidas para estimar la biomasa en pie en el presente trabajo permiten predecir en forma expeditiva y con precisión, tanto la biomasa de pastos como la biomasa total del pastizal natural. La estimación de la biomasa aérea a través de métodos de doble muestreo es una buena alternativa al corte de biomasa de un gran número de muestras (t'Mannetje, 2000), por lo que es un tema de gran interés en bosques (Vann

et al., 1998; Verwijst & Telenius, 1999; Santa Regina, 2000; Fuwape *et al.*, 2001; Keller *et al.*, 2001; Hoffmann & Usoltsev, 2002) y en arbustales (Singh *et al.*, 1990; Martínez Carretero & Dalmasso, 2002; Nívar *et al.*, 2002). En pastizales naturales también se han hecho algunos esfuerzos por evaluar la biomasa de especies individuales (Reese *et al.*, 1980; Andariese & Covington, 1986; Johnson *et al.*, 1988; Guevara *et al.*, 2002) y de comunidades de herbáceas (t'Mannetje, 2000), y no se han encontrado otros antecedentes para pastizales del centro de Argentina.

Efecto de la biomasa sobre la riqueza local de especies

En el pastizal estudiado se encontraron entre 1 y 15 especies por muestra. La riqueza local de especies disminuyó exponencialmente al incrementarse la biomasa total del pastizal (alfa, $T = 10,16$, $p < 0,0001$; beta, $T = -3,38$, $p = 0,0042$). Si bien el análisis de regresión es muy significativo, cuando los valores de biomasa son inferiores a 200 g por muestra (o 1250 g/m^2), la riqueza de especies es muy variable (Figura 3a). Algo similar se encontró para la biomasa de monocotiledóneas (alfa, $T = 14,53$, $p < 0,0001$; beta, $T = -0,004$, $p = 0,0009$; Figura 3b). La disminución de la riqueza de especies en función de la biomasa total ha sido observada a una escala más gruesa (parches) en el área (Pucheta & Cabi-

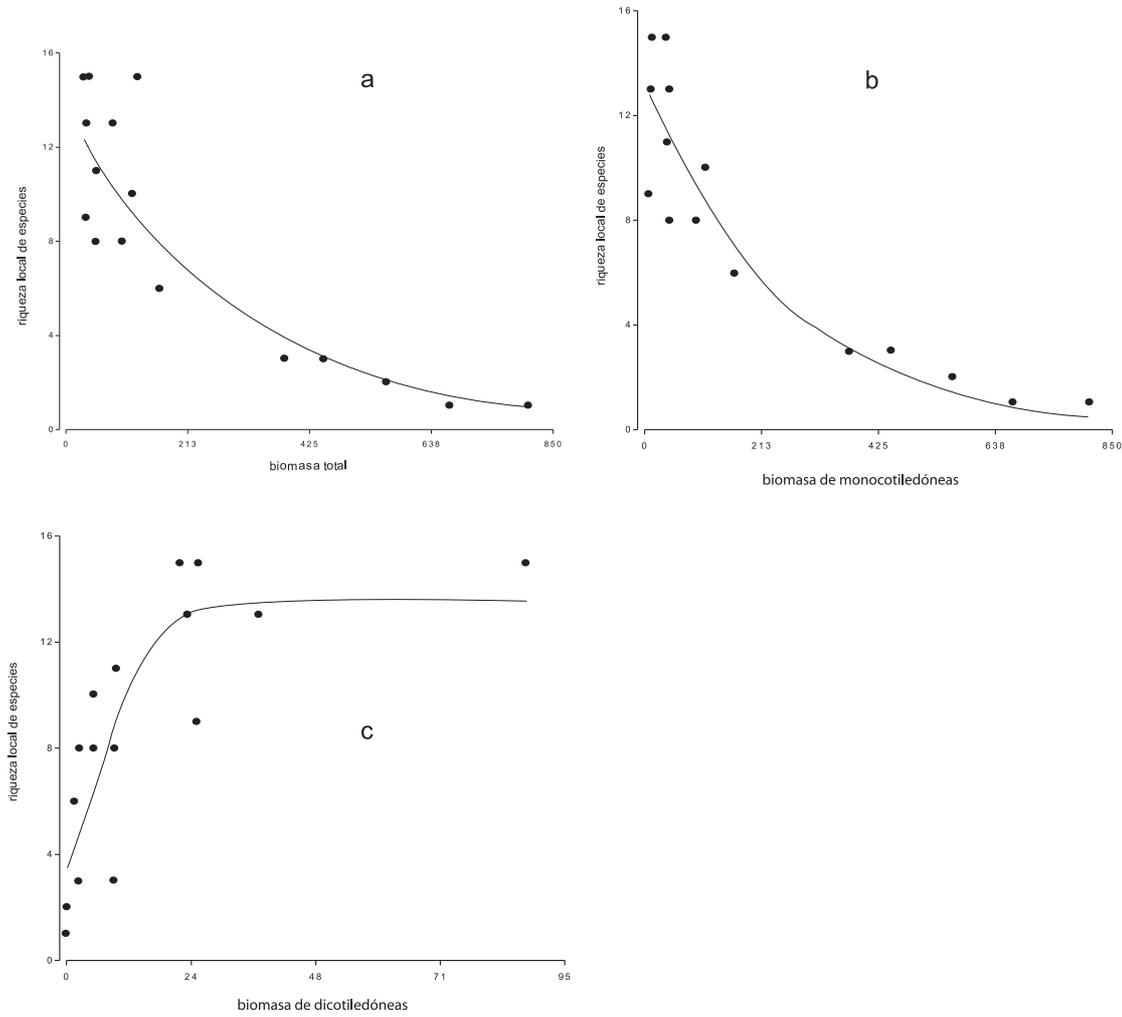


Figura 3. Modelos de regresión no lineal de la riqueza local de especies en las muestras en función de a) la biomasa total [riqueza local de especies = $13,68 \exp.(-0,33 * \text{biomasa total (g/1600 cm}^2))$]; b) la biomasa de monocotiledóneas [riqueza local de especies = $13,31 \exp.(-0,004 * \text{biomasa de monocotiledóneas (g/1600 cm}^2))$]; y c) la biomasa de dicotiledóneas [riqueza local de especies = $13,54 / 1 + 3,03 \exp.(-0,19 * \text{biomasa de dicotiledóneas (g/1600 cm}^2))$], en pastizales méxicos de montaña, Pampa de Achala, Sierras de Córdoba.

Tabla 3: Cuadro de análisis de la varianza del modelo de regresión múltiple del logaritmo de la biomasa de dicotiledóneas (g/m^2) en función de su cobertura (cm^2): $\text{Log}_{10} \text{biomasa de dicotiledóneas} = 0,94 + 4,17 (\text{cobertura dicotiledóneas}) - 3,16 (\text{cobertura dicotiledóneas})^2$, en un pastizal de montaña de Pampa de Achala, Sierras de Córdoba.

Log10 biomasa	SC	gl	CM	F	p
Modelo	2,64	2	1,32	20,53	0,0002
cobertura	2,17	1	2,17	33,77	0,0001
cobertura2	0,47	1	0,47	7,29	0,0206
Error	0,71	11	0,06		
Total	3,34	13			

do, 1992; Pucheta *et al.*, 1998a, b). En pastizales méxicos como el estudiado, se han descrito distintas relaciones entre la biomasa y la riqueza de especies dependiendo de la escala considerada (Milchunas *et al.*, 1988; Ricklefs & Schluter, 1993; Guo & Berry, 1998; Waide *et al.*, 1999), pero en términos generales, en pastizales húmedos la acumulación de biomasa en pie produce un efecto negativo sobre la riqueza local de especies (Waide *et al.*, 1999).

La riqueza local de especies, por el contrario, incrementó junto a la biomasa de las dicotiledóneas hasta alcanzar valores próximos a los 30 g/1600 cm² (187,5 g/m²), ajustando a un modelo logístico (alfa, T = 9,54, p < 0,0001; beta, T = 2,26, p = 0,0402; gamma, T = 2,20, p = 0,0451; Fig. 3c). Estos resultados sugieren la existencia de diferentes mecanismos reguladores de la riqueza de especies a escala de micrositio, dependiendo de la dominancia de pastos o de dicotiledóneas herbáceas. Cuando algunas especies de pastos son muy abundantes (*F. tucumanica*, *P. stueckertii*), las interacciones entre las especies parecen ser fundamentalmente de tipo competencia-interferencia, influyendo negativamente sobre el crecimiento de otras especies del pastizal (Callaway & Walker, 1997) y sobre los procesos de colonización de micrositios por nuevos propágulos (Sala *et al.*, 1986; Tilman, 1987; Gibson & Brown, 1991; Guo & Berry, 1998). En cambio, en micrositios con una menor biomasa de pastos, la riqueza de especies podría incrementar debido a una disminución de la competencia y a un mayor reclutamiento de propágulos desde áreas vecinas, al aumentar la disponibilidad de sitios seguros o recursos (Oesterheld & Sala, 1990).

Los modelos de regresión propuestos para predecir en forma expeditiva la biomasa aérea son bastante precisos y confiables dentro del universo de datos considerado, los pastizales méxicos de *Deeyuxia hyeronimi* y *Poa stueckertii* y los céspedes de *Alchemilla pinnata* y *Carex* spp. presentes en el subpiso superior de pastizales de altura. Cualquier extrapolación de dichos modelos a otras comunidades de pastizal del área puede arrojar estimaciones incorrectas. El presente estudio propone una herramienta de fácil utilización que puede ser implementada con fines productivos o desde el punto de vista de la conservación de los recursos.

AGRADECIMIENTOS

La Universidad Nacional de Córdoba y el IMBIV-CONICET proporcionaron los medios necesarios para el desarrollo del presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, A.; M. Cabido; S. Díaz and M. Menghi. 1989. Local and regional variability in granitic grasslands in the mountains of central Argentina. *Berichte Geobotanica* 55: 39-50.
- Andariese, S.W. and W.W. Covington. 1986. Biomass estimation for four common grass species in Northern Arizona Ponderosa pine. *J. Range Manage.* 39: 472-473.
- Brown, D. 1954. Methods of surveying and measuring vegetation. Commonwealth Bur. Pastures and Field Crops Bull. 42, Bradley & Sons Ltd., Reading, England.
- Cabido, M. 1985. Las comunidades vegetales de la pampa de Achala. Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9: 431-443.
- Cabido, M.; R. Breimer and G. Vega. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development* 7: 25-42.
- Cabido, M.; G. Funes; E. Pucheta; F. Vendramini and S. Díaz. 1998. A chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. XII. *Candollea* 53: 321-331.
- Callaway, R.M. and L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Cingolani, A.M.; M. Cabido; D. Renison and V. Solís-Neffa. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Vegetation Sci.* 14: 223-232.
- Cyr, H. and M.L. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150.
- 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.
- Fuwape, J.A.; J.C. Onyekwelu and V.A.J. Adekunle. 2001. Biomass equations and estimation for *Gmelina arborea* and *Nauclea diderrichii* stands in Akure forest reserve. *Biomass and Bioenergy* 21: 401-405.
- Gibson, C.W.D. and V.K. Brown. 1991. The effects of grazing on local colonization and extinction during early succession. *J. Vegetation Sci.* 2: 291-300.
- Guevara, J.C.; J.M. Gonnet and O.R. Estévez. 2002. Biomass estimation for native perennial grasses in the plain of Mendoza, Argentina. *J. Arid Envir.* 50: 613-619.
- Guo, Q. and W.L. Berry. 1998. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology* 79: 2555-2559.
- Hoffmann, C.W. and V.A. Usoltsev. 2002. Tree-crown biomass estimation in forest species of the Ural and of Kazakhstan. *For. Ecol. Manage.* 158: 59-69.
- Johnson, P.S.; C.L. Johnson and N.E. West. 1988. Estimation of phytomass for ungrazed crested wheatgrass plants using allometric equations. *J. Range Manage.* 41: 421-425.
- Keller, M.; M. Palace and G. Hurtt. 2001. Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil: examination of sampling and allometric uncertainties. *For. Ecol. Manage.* 154: 371-382.
- Luti, R.; M. Solís; F.M. Galera; N. Müller; M. Berzal; M. Nore; M. Herrera y J.C. Barrera. 1979. Vegetación. Pp. 297-368 en: Vázquez, J (eds). *Geografía Física de la*

- Provincia de Córdoba. Ed. Boldt. Buenos Aires.
- MacGuillivray, C.W. and J.P. Grime. 1995. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology* 9: 640-649.
- Martínez Carretero, E. and A. Dalmaso. 2002. Response to cutting of *Larrea divaricata* and *L. cuneifolia* in Argentina. *Applied Vegetation Science* 5: 127-133.
- McNaughton, S.J.; M. Oesterheld; D.A. Frank and K.J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341: 142-144.
- Menghi, M.; M. Cabido; B. Peco and F.D. Pineda. 1989. Grassland heterogeneity in relation to lithology and geomorphology in the Córdoba Mountains, Argentina. *Vegetatio* 84: 133-142.
- Milchunas, D.G.; O.E. Sala and W.K. Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am.Nat.* 132: 87-106.
- Nai-Bregaglio, M.; E. Pucheta y M. Cabido. 2002. El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Rev.Chil.Hist.Nat.* 75: 613-623.
- Návar, J.; J. Nájera and E. Jurado. 2002. Biomass estimation equations in the Tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *J.Arid Envir.* 52: 167-179.
- Oesterheld, M. and 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.
- Pucheta, E. y M. Cabido. 1992. Comunidades de pastizales serranos del centro de Argentina y su relación con el uso pastoril. *Phytocoenologia* 21: 333-346.
- Pucheta, E.; M. Cabido; S. Díaz and G. Funes. 1998a. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19: 97-105.
- Pucheta, E.; S. Díaz and M. Cabido. 1992. The effect of grazing on the structure of a high plateau grassland in central Argentina. *Coenoses* 7: 145-152.
- Pucheta, E.; F. Vendramini; M. Cabido y S. Díaz. 1998b. Estructura y funcionamiento de un pastizal de montaña bajo pastoreo y su respuesta luego de su exclusión. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 103: 77-92.
- Redmann, R.E. 1992. Primary Productivity. Pp. 75-93 en: Coupland, RT (eds). *Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier. New York.
- Reese, G.A.; R.L. Bayn and N.E. West. 1980. Evaluation of double-sampling estimators of subalpine herbage production. *J.Range Manage.* 33: 300-306.
- Ricklefs, R.E. and D. Schluter. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Russell, W.H. and J.R. McBride. 2003. Landscape scale vegetation-type conversion and fire hazard in the San Francisco bay area open spaces. *Landsc.Urban Plan.* 994: 1-8.
- Sala, O.E. and A.T. Austin. 2000. Methods of estimating aboveground net primary productivity. Pp. 31-43 en: Sala, OE; Jackson, RB; Mooney, HA & Howarth, RH (eds). *Methods in Ecosystem Science*. Springer. New York.
- Sala, O.E.; M.E. Biondini and W.K. Lauenroth. 1988. Bias in estimates of primary production: An analytical solution. *Ecological Modelling* 44: 43-55.
- Sala, O.E.; M. Oesterheld; R.J.C. León and A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.
- Santa Regina, I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in four *Quercus pyrenaica* in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *For.Ecol.Manage.* 132: 127-141.
- Singh, A.; M. Madan and P. Vasudevan. 1990. Estimation of the aerial biomass of weedy shrubs by regression methods: studies on *Adhatoda vasica*. *For.Ecol.Manage.* 32: 167-172.
- Singh, J.S.; W.K. Lauenroth and R.K. Steinhorst. 1975. Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grassland from harvest data. *Botanical Review* 41: 181-232.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- t'Mannetje, L. 1978. Measuring of vegetation and Animal Production of Grasslands Bull. 52 Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops, England.
- t'Mannetje, L. 2000. Measuring biomass of grassland vegetation. Pp. 151-177 en: t'Mannetje, L and Jones, RM (eds). *Field and Laboratory Methods for Grassland and Animal Production Research*. CABI Publishing, CAB International. Oxon, UK.
- Tilman, D. 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* 129: 769-774.
- Vann, D.R.; P.A. Palmiotto and G.R. Strimbeck. 1998. Allometric equations for two South American conifers: test of a non-destructive method. *For.Ecol.Manage.* 106: 55-71.
- Verwijst, T. and B. Telenius. 1999. Biomass estimation procedures in short rotation forestry. *For.Ecol.Manage.* 121: 137-146.
- Waide, R.B.; M.R. Willig; C.F. Steiner; G. Mittelbach; L. Gough; S.I. Dodson; G.P. Juday & R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30:257-300.
- Zuloaga FO y O. Morrone, 1996. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. I. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 60: 1-323.
- Zuloaga FO y O. Morrone, 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. II. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 74: 1-1269.