

*Modelos explicativos y predictivos de la productividad,  
disponibilidad y calidad de forraje basados en sensores  
remotos*

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área  
Ciencias Agropecuarias*

**Martín Durante**

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2006

Lugar de trabajo: IFEVA-FAUBA/CONICET



**FAUBA**

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis  
**Martín Oesterheld**  
Ingeniero Agrónomo (UBA)  
PHD (Syracuse University)

Consejero de Estudios  
**Gervasio Piñeiro**  
Ingeniero Agrónomo (UdelaR)  
PHD (UBA)

## JURADO DE TESIS

Director de tesis  
**Martín Oesterheld**  
Ingeniero Agrónomo (UBA)  
PHD (Syracuse University)

## JURADO

**Donaldo Eduardo Bran**  
Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de La Plata)  
PHD (Université des Sciences et Techniques, Languedoc,  
Montpellier, Francia)

## JURADO

**Andrés Cibils**  
Ingeniero Zootecnista (Universidad Nacional de Lomas de Zamora)  
PHD (Colorado State University)

## JURADO

**Aníbal Pordomingo**  
Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de La Pampa)  
PHD (New Mexico State University)

## DEDICATORIA

A Luciana, mis viejos, mis hermanos y Ema

## AGRADECIMIENTOS

El trabajo de campo no hubiera sido posible sin Federico del Pino y Fernando Pacín, que me ayudaron a conseguir los sitios de estudio. Agradezco al personal de los campos Tiburcio, Santa Rita y San Juan-Bidarte que colaboraron con el trabajo. Particularmente, agradezco a Sergio Echevere que fue quien tomó los registros diarios de movimientos de hacienda. Mi mayor agradecimiento a las familias del Pino y Pacín que me hospedaron en sus casas y me permitieron disfrutar de las campañas.

Agradezco a todos los que me facilitaron datos y colaboraron con el trabajo técnico: A Gustavo Moscatelli por los datos de suelos, a Lucía Franchino y Gabriela Sepulcri por los datos climáticos, a Laura Ventura, Mirta Tinaro y varios técnicos y becarios del LART por el procesamiento de muestras vegetales, a muchos otros técnicos y becarios del LART por el procesamiento de datos, y a Dolores Arocena por su inestimable ayuda.

Agradezco muy especialmente a Gonzalo Irisarri y Mercedes Vassallo, por compartir trabajo de campo y de laboratorio.

Fue un placer haber trabajado en el IFEVA. De ahí me llevo los mejores momentos de mi doctorado y varios amigos. Agradezco particularmente a todos mis compañeros de oficina y del LART.

*Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*

# ÍNDICE GENERAL

## CAPÍTULO 1

|  |   |
|--|---|
| INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS DE LA TESIS .....   | 1 |
| 1.1 Introducción .....                               | 2 |
| 1.2 La productividad primaria neta aérea (PPNA)..... | 3 |
| 1.3 La biomasa y la calidad de forraje .....         | 4 |
| 1.4 Descripción de la región de estudio .....        | 6 |
| 1.5 Objetivos de la tesis .....                      | 7 |

## CAPÍTULO 2

|   |    |
|---|----|
| CONTROLES DE LA VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA PRODUCTIVIDAD<br>PRIMARIA EN PASTURAS DE LOMA Y PASTIZALES DE BAJO DE LA PAMPA DEPRIMIDA... 9 |    |
| 2.1 Introducción .....  | 10 |
| 2.2 Materiales y métodos .....  | 12 |
| 2.2.1 Desarrollo del sistema de información geográfica.....   | 12 |
| 2.2.2 Análisis de los datos .....   | 15 |
| 2.3 Resultados .....  | 17 |
| 2.4 Discusión.....  | 26 |

## CAPÍTULO 3

|   |    |
|---|----|
| PROSPECCIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PRIMAVERAL EN PASTIZALES Y PASTURAS<br>DE LA PAMPA DEPRIMIDA ..... | 30 |
| 3.1 Introducción .....  | 31 |
| 3.2 Materiales y métodos .....  | 33 |
| 3.2.1 Selección de las áreas de estudio.....  | 33 |
| 3.2.2 Generación de los modelos de prospección .....  | 33 |
| 3.2.3 Productividad y ambiente de las áreas de estudio .....  | 34 |
| 3.3 Resultados .....  | 36 |
| 3.4 Discusión.....  | 38 |

## CAPÍTULO 4

|   |    |
|---|----|
| ESTIMACIONES DE BIOMASA Y CALIDAD DE FORRAJE MEDIANTE SENSORES REMOTOS BAJO<br>CONDICIONES DE ESTRÉS Y PRESENCIA DE MATERIAL SENESCENTE ..... | 41 |
| 4.1 Introducción .....  | 42 |
| 4.2 Materiales y métodos .....  | 44 |
| 4.2.1 Diseño del experimento.....   | 44 |
| 4.2.2 Mediciones de reflectancia espectral.....   | 44 |

|         |  |    |
|---------|--|----|
| 4.2.3   | Mediciones de las propiedades de las plantas ..... | 45 |
| 4.2.4   | Análisis de los datos .....                        | 45 |
| 4.2.4.1 | Selección de bandas .....                          | 46 |
| 4.2.4.2 | Evaluación de la capacidad de predicción .....     | 47 |
| 4.3     | Resultados .....                                   | 48 |
| 4.4     | Discusión.....                                     | 52 |

## CAPÍTULO 5

|  |                            |    |
|--|----------------------------|----|
| ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA DE PASTURAS BAJO PASTOREO BOVINO MEDIANTE SENSORES REMOTOS..... |                            | 56 |
| 5.1  | Introducción .....         | 57 |
| 5.2  | Materiales y métodos ..... | 59 |
| 5.2.1  | Escala de parche .....     | 59 |
| 5.2.2  | Escala de lote.....        | 60 |
| 5.3  | Resultados .....           | 61 |
| 5.4  | Discusión.....             | 67 |

## CAPÍTULO 6

|                         |   |    |
|-------------------------|---|----|
| DISCUSIÓN GENERAL ..... |   | 70 |
| 6.1                     | Resumen de los principales resultados.....  | 71 |
| 6.2                     | Aportes a la descripción de los patrones de variación de la PPNA .....  | 73 |
| 6.3                     | Aportes a la estimación de la biomasa y calidad forrajera mediante sensores remotos.....  | 74 |
| 6.4                     | Aplicaciones de las herramientas de seguimiento de la PPNA y de la biomasa y calidad forrajera .....                                  | 75 |
| 6.4.1                   | Integración de los datos cuantitativos generados con modelos teóricos que estudian procesos de los agro-ecosistemas .....             | 75 |
| 6.4.2                   | Aporte de la información generada para la facilitación de la toma de decisiones de manejo a nivel regional y de establecimiento ..... | 76 |
| BIBLIOGRAFÍA.....       |   | 80 |

## ÍNDICE DE TABLAS

|  |    |
|--|----|
| Tabla 2.1: Parámetros de los modelos temporales para pasturas de loma y pastizales de bajo.....  | 21 |
| Tabla 2.2: PPNA anual y variables analíticas promedio para los grupos de unidades cartográficas de las cartas de suelo (INTA 1995).....  | 23 |
| Tabla 3.1: Modelos seleccionados para las cuatro comunidades de pastizal y para las pasturas de suelos profundos y someros. ....   | 38 |
| Tabla 4.1: Descriptores estadísticos para biomasa, relación C:N y proporción de biomasa fotosintética para el conjunto completo de datos y para cada tratamiento por separado. ....  | 45 |
| Tabla 4.2: Coeficiente de determinación, raíz cuadrada del cuadrado medio del error, error relativo y coeficientes de la desigualdad de Theil para los valores observados vs. los predichos mediante validación cruzada para la biomasa, relación C:N y proporción de biomasa fotosintética para los modelos multibanda y los modelos IN. .... | 49 |
| Tabla 4.3: Comportamiento de los modelos específicos realizados para las combinaciones de tratamientos y propiedades de las plantas para las cuales los modelos generales mostraron un error no aleatorio significativo.....   | 52 |
| Tabla 4.4: Propiedades de absorción conocidas que ocurren en las bandas seleccionadas en este trabajo para estimar la biomasa, la relación C:N, y la proporción de biomasa fotosintética.....  | 89 |
| Tabla 5.1: Detalle de los modelos seleccionados a escala de parche para estimar las tres propiedades de la vegetación. ....  | 64 |
| Tabla 5.2: Coeficiente de determinación y raíz cuadrada del cuadrado medio del error promedio de 1000 validaciones cruzadas (70% calibración, 30% evaluación) para los cuatro modelos compuestos de estimación de la biomasa total a escala de parche. ....  | 65 |
| Tabla 5.3: Detalle de los modelos seleccionados a escala de parche para estimar las tres propiedades de la vegetación a escala de lote. ....   | 66 |

## ÍNDICE DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| Figura 1.1: Ubicación de la región de estudio dentro de un mapa de la provincia de Buenos Aires.....   | 11 |
| Figura 3.1: PPNA promedio y coeficiente de variación interanual para distintas comunidades de pastizal y pastura.....  | 35 |
| Figura 3.2: Promedio y coeficiente de variación interanual de la precipitación mensual para los sitios con pastizales y pasturas. ....   | 36 |
| Figura 3.3: Coeficientes de determinación de la relación entre la PPNA primaveral temprana de las distintas comunidades de pastizal y la precipitación mensual acumulada durante períodos variables de tiempo previos a septiembre.....  | 37 |
| Figura 4.1: Relación entre los valores observados y predichos para la biomasa, la relación C:N y la proporción de biomasa fotosintética para los modelos multibanda y los modelos IN. ....   | 49 |
| Figura 4.2: Bandas seleccionadas para estimar la biomasa, relación C:N y la proporción de biomasa fotosintética mediante los modelos multibanda y los basados en índices normalizados. ....  | 51 |
| Figura 5.1: Diagrama de dispersión de la biomasa fotosintética y no fotosintética para las mediciones a escala de parche y de lote. ....   | 61 |
| Figura 5.2: Bandas usadas en los modelos con mayor nivel de ajuste para biomasa fotosintética, biomasa no fotosintética, y biomasa total. ....   | 63 |
| Figura 5.3: Relación entre la biomasa fotosintética, no fotosintética y total y los índices seleccionados a escala de parche.....  | 64 |
| Figura 5.4: Relación entre la biomasa fotosintética, no fotosintética y total y los índices seleccionados a escala de parche aplicados a los datos a escala de lote. ....  | 66 |
| Figura 5.5: Relación entre la biomasa total observada y predicha a escala de lote a partir del mejor modelo simple y del mejor modelo compuesto aplicados a imágenes HYPERION. ....  | 67 |
| Figura 5.6: Biomasa total estimada para un lote de trigo a lo largo del tiempo mediante los modelos generados a escala de lote. ....   | 69 |
| Figura 6. 1: Mapas de PPNA media para pastizales de bajo y pasturas de loma de la Pampa deprimida estimada a partir de los modelos generados en el Capítulo 2, basados en la precipitación media. ....   | 76 |
| Figura 6.2: PPNA estimada mediante imágenes satelitales HYPERION para 3 fechas (10, 15 y 20) de diciembre de 2009 en parcelas de una pastura sometida a pastoreo rotativo. ....  | 77 |
| Figura 6.3: (A) Mapa de la biomasa forrajera ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) estimada mediante la metodología desarrollada en el Capítulo 5 (imagen satelital HYPERION del 7 de agosto de 2009) en una pastura en su año de implantación. La pastura estaba subdividida en 12 parcelas sometidas a pastoreo rotativo. (B) Gráfico de dispersión entre la biomasa forrajera promedio de cada una de las 12 parcelas y los días de descanso. .... | 78 |
| Figura 6.4: Rango relativo de la PPNA primaveral temprana y del intervalo de confianza de predicción de los modelos de prospección de la PPNA primaveral temprana. ....  | 78 |

## ABREVIATURAS

|                  |   |
|------------------|---|
| BIC:             | Criterio de Información Bayesiana (de su sigla en inglés)   |
| [C]:             | Concentración de Carbono  |
| CIC:             | Capacidad de Intercambio Catiónico  |
| ER:              | Error Relativo  |
| EUR:             | Eficiencia en el Uso de la Radiación  |
| fRFA:            | Fracción de la Radiación Fotosintéticamente Activa Interceptada por la Vegetación Fotosintéticamente Activa |
| IFEVA:           | Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura                          |
| IN:              | Índice Normalizado  |
| INTA:            | Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria   |
| LART:            | Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección  |
| MO:              | Materia Orgánica  |
| [N]:             | Concentración de Nitrógeno  |
| PPNA:            | Productividad Primaria Neta Aérea   |
| R <sup>2</sup> : | Coefficiente de Determinación   |
| RCME:            | Raíz Cuadrada del Cuadrado Medio del Error  |
| relación C:N:    | relación Carbono/Nitrógeno  |
| RFAA:            | Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida   |
| RFAi:            | Radiación Fotosintéticamente Activa Incidente   |

## RESUMEN

La productividad primaria neta aérea (PPNA) y la biomasa y la calidad forrajeras son clave en los sistemas pastoriles. Dada su variación espacial y temporal, contar con descripciones de dicha variación y con herramientas de monitorización facilita y perfecciona su manejo. Los sensores remotos permiten estimar frecuente y detalladamente la PPNA pero no la biomasa y la calidad. El objetivo de esta tesis es mejorar el conocimiento sobre la PPNA y las posibilidades de monitorización de los recursos forrajeros en general y los de la Pampa Deprimida en particular. Primero, se presentan patrones de variación de la PPNA de los principales recursos forrajeros y modelos de prospección de la PPNA primaveral para distintas unidades de vegetación. Segundo, se presentan modelos de estimación de la biomasa y calidad forrajera basados en sensores remotos y generados mediante ensayos en condiciones controladas y a campo. La variación espacial de la PPNA fue explicada por la precipitación a escala regional, los suelos a escala subregional y los suelos y el pastoreo a escala local. Entre recursos, las pasturas de loma tuvieron mayor PPNA que los pastizales de bajo; dicha diferencia aumentó con la precipitación media. Entre escalas, la variación espacial fue mayor a escala regional y la temporal fue mayor a escala local. La PPNA primaveral se relacionó con variables ambientales de meses previos diferentes según los pastizales estuvieran dominados por especies invernales o estivales, y según las pasturas fueran de suelos profundos o someros. Las estimaciones de la biomasa y calidad forrajera fueron satisfactorias en general, aunque imprecisas bajo ciertas condiciones experimentales como sequía, fertilización, y presencia de biomasa senescente, que requirieron modelos específicos. La estimación de la biomasa total a campo mediante un modelo basado en estimaciones independientes de la biomasa fotosintética y la no fotosintética resultó precisa a lo largo de un año. Los resultados aportan información acerca de los controles ambientales de la PPNA en pastizales subhúmedos y representan un avance en la estimación de la biomasa y calidad forrajera mediante sensores remotos.

## ABSTRACT

Annual net primary productivity (ANPP) and forage biomass and quality are key variables of grazing systems. Due to their temporal and spatial variation, it is important to have descriptions of such variation and monitoring tools. Remote sensors allow frequent and detailed estimates of ANPP but not of forage biomass and quality. The objective of this dissertation is to improve the knowledge of the productivity and monitoring of foraging resources in general and the Flooding Pampas' in particular, and to develop monitoring tools of forage biomass and quality. First, I present the variation patterns of ANPP of the main foraging resources, and projections models of early spring ANPP different vegetation units. Second, I present models that estimate forage biomass and quality based on remote sensors and developed under controlled and field conditions. ANPP spatial variation was explained by precipitation at regional scale, by soils at sub-regional scale, and by soils and grazing at local scale. Among foraging resources, upland pastures had higher ANPP than lowland grasslands; such difference increased with mean precipitation. Among scales, spatial variation was higher at regional scale and temporal variation was higher at local scale. Early spring ANPP was related with different environmental variables of previous months depending on whether the grasslands were dominated by winter or summer species, and if pastures were from deep or shallow soils. Forage biomass and quality estimates were satisfactory in general, although inaccurate under some experimental conditions like drought, fertilization, and presence of senescent biomass, where specific models were needed to achieve accurate estimations. Field estimates of total biomass through a model based on independent estimates of photosynthetic and not photosynthetic biomass were accurate along the year. Results contribute on the understanding of ANPP environmental controls in sub-humid grasslands, and represent a progress in our ability to estimate forage biomass and quality through remote sensing.

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS DE LA TESIS

## 1.1 Introducción

Los sistemas de producción ganaderos son manipulados con el fin de alcanzar ciertos objetivos de producción, como maximizar la producción secundaria u obtener una buena rentabilidad a partir de una producción sustentable. No obstante, más allá de las estrategias de manejo utilizadas, la producción ganadera se enfrenta a ciertas restricciones propias de los sistemas ecológicos (Oesterheld et al. 1992; Oesterheld et al. 1998). Desde una visión ecosistémica, la conversión de la radiación solar en productividad primaria neta aérea (PPNA), la limitada proporción de la PPNA que es consumida por el ganado y la conversión de la energía consumida en producción secundaria presentan eficiencias energéticas que determinan la canalización de energía hacia la producción secundaria (Briske y Heitschmidt 1991).

Algunos factores ambientales no manejables regulan la PPNA y, por lo tanto, la cantidad de energía disponible para el ganado (Sölter et al 2007). La precipitación y la temperatura controlan fuertemente la variación temporal (entre estaciones y entre años) y espacial de la PPNA, principalmente a escala regional (Lauenroth y Sala 1992; Paruelo et al. 1999a). A su vez, las respuestas de la PPNA a estas variables pueden ser distintas según los suelos (Sala et al. 1988; Vázquez et al. 2001) y la topografía, que tienen una heterogeneidad de grano menor (Perelman et al. 2001).

El hombre interviene sobre los factores manejables del ambiente de manera de ajustar la demanda con la oferta de forraje y aumentar la producción de los sistemas ganaderos. En general las acciones de manejo tienden a incrementar la PPNA o la eficiencia de utilización y de conversión por parte del ganado. Por ejemplo, la aplicación de fertilizantes en pastizales cambia la magnitud, la estacionalidad, y/o la composición específica de la PPNA (Hooper y Johnson 1999; García et al. 2002; Silvertown et al. 2006; Rodríguez et al. 2007). El remplazo de praderas naturales por pasturas y cultivos también cambia la magnitud y estacionalidad de la PPNA (Guerschman et al. 2003). La regulación de la carga animal modifica la eficiencia de utilización (Díaz-Solís et al. 2006), pero además cambia la estructura y el funcionamiento de los pastizales (Milchunas y Lauenroth 1993; Rusch y Oesterheld 1997; Altesor et al. 2005), lo cual agrega complejidad al manejo. La mejora genética y la sanidad animal y vegetal mejoran la eficiencia de conversión y permiten canalizar más eficientemente la energía consumida hacia la producción secundaria (Walker 1995).

Para lograr que las consecuencias del manejo sean exitosas en términos de producción y de conservación, es necesario contar con una descripción cuantitativa de la PPNA forrajera y de su variación temporal y espacial, conocer el estado actual de los recursos y también tener un panorama sobre su futuro (Heitschmidt y Walker 1996). En los últimos años la teledetección ha permitido avanzar en el seguimiento de la PPNA tanto a escala regional, como a escala de toma de decisiones de manejo en sistemas ganaderos (Hill et al. 2004; Grigera et al. 2007). En particular, el Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección del Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (LART-IFEVA), ha desarrollado un sistema de seguimiento de la PPNA forrajera, a escala de lote y mes, que es utilizado por productores de varias zonas del país.

Esta tesis continúa una línea de investigación desarrollada en el LART desde hace más de 15 años. Por un lado, se usarán los datos generados por esa línea para estudiar los patrones y los controles de la PPNA forrajera y para generar sistemas de prospección de la PPNA. Por otro lado, la PPNA no es la única variable relevante del forraje. Otras dos variables, la cantidad y la calidad del forraje, son también clave para el manejo ganadero. Hasta el momento, no ha sido posible generar herramientas de

seguimiento de estas variables. Es por ello, que esta tesis también propone avanzar en aplicaciones de la teledetección novedosas que permitan estimar la biomasa y la calidad de forraje.

A continuación, se describirá el estado de avance de las áreas temáticas dentro de las cuales se enmarca esta tesis, se describirá la región de estudio y se presentarán los objetivos de la tesis.

## **1.2 La productividad primaria neta aérea (PPNA)**

La PPNA de los sistemas pastoriles constituye la fuente de energía disponible para los herbívoros (Odum 1972). Por eso, conocer la PPNA promedio es fundamental para definir la capacidad de carga animal de un sistema. Pero, además, la PPNA varía ampliamente en el espacio (a nivel regional y de paisaje) y en el tiempo (entre estaciones y entre años), por lo que también es necesario conocer su variabilidad (Díaz-Solís et al. 2003). Ajustar la carga animal en relación con la PPNA es más importante que otras estrategias de manejo, como el sistema de pastoreo (Walker 1995), y permite alcanzar un balance sustentable entre la producción de carne y la salud del ecosistema (Holechek et al. 1999; Díaz-Solís 2006). Por ello, contar con una descripción cuantitativa de la variación espacial y temporal de la PPNA y de su respuesta ante distintos factores del ambiente es clave para el manejo del pastoreo.

Se conoce con bastante claridad el patrón de variación regional de la PPNA, pero se conoce menos su variación a escalas más detalladas, como la de paisaje. A nivel regional, la PPNA media anual aumenta con la precipitación media anual de manera lineal (Walter 1939), aunque a niveles similares de precipitación la respuesta de la PPNA a la precipitación depende de la capacidad de retención hídrica del suelo y la temperatura (Sala et al. 1988; Epstein et al. 1996; Epstein et al. 1997a). También el uso de la tierra tiene un fuerte impacto sobre la PPNA a nivel regional (Paruelo et al. 2001, Guerschman et al. 2003; Bradford et al. 2006). A escala local, las variables que explican la PPNA son específicas y varían aún entre unidades de vegetación similares (Smart et al. 2007). En la Pampa Deprimida se han descrito distintos tipos de comunidades vegetales, que están asociadas con características del ambiente (Batista et al. 1988; Perelman et al. 2001) y presentan diferencias funcionales (Aragón y Oesterheld 2008), que varían según la disponibilidad hídrica y nutricional (Vázquez et al. 2001). El pastoreo también modifica la PPNA (Milchunas y Lauenroth 1993) y su efecto puede variar según el tipo de suelo (Sasaki et al. 2008).

Se conoce menos sobre la variación temporal de la PPNA que sobre su variación espacial, y la mayoría de los estudios se han enfocado en la PPNA anual y no han prestado atención a su variación en períodos más breves de tiempo. Lauenroth y Sala (1992) mostraron, en pastizales de la Región Central de los Estados Unidos, que la PPNA anual responde a las variaciones temporales de la precipitación, pero menos sensiblemente que la variación de la PPNA media anual a lo largo de un gradiente de precipitación media. Esto puede deberse a restricciones biogeoquímicas o de la vegetación, que son menores en sitios con precipitación intermedia (Paruelo et al. 1999a). Sin embargo, para los pastizales de la Región Central de los Estados Unidos (Oesterheld et al. 2001) y para sistemas áridos como la estepa patagónica (Jobbágy y Sala 2000), se encontró que si, además de la precipitación del año, se considera la precipitación, la temperatura o la PPNA de períodos previos, puede obtenerse un modelo más ajustado. Este efecto se conoce como memoria o inercia del sistema y puede estar relacionado con el almacenaje de agua de los suelos, las repuestas plásticas

a nivel de planta individual, los procesos poblacionales (Wiegand et al. 2004), o los procesos biogeoquímicos que influyen sobre la disponibilidad de nutrientes (Schimel y Parton 1986).

La memoria de la PPNA tiene implicaciones prácticas en sistemas ganaderos, ya que el patrón de demora puede ser utilizado para generar modelos de prospección de la PPNA. A pesar de esta importancia, el estado del conocimiento sobre el tema es solo incipiente, y hay evidencias contradictorias. En pastizales, Oesterheld et al. (2001) mostraron que la incorporación de la precipitación del año anterior mejoró significativamente el ajuste entre PPNA anual y la precipitación del mismo año del modelo confeccionado previamente por Lauenroth y Sala (1992). En cambio, Jobbágy y Sala (2000) encontraron que a escala estacional, la PPNA de los pastos se relacionó con la precipitación o la temperatura de la estación anterior, pero a escala anual, no hubo relación. De manera parecida, Fabricante et al. (2009) encontraron que, en sistemas áridos y semiáridos, un estimador de la PPNA, tanto a escala anual como estacional, se relacionó con la precipitación ocurrida durante algunos meses de la estación previa y menos frecuentemente con la precipitación del año en curso o el año anterior. A su vez, Wiegand et al. (2004) encontraron una relación de la PPNA mensual con la precipitación de hasta cuatro años previos en pastizales en buenas condiciones, mientras que en pastizales de pobre condición, la PPNA mensual sólo se relacionó con la precipitación de los últimos 1-3 meses.

Debido a que los patrones de variación espacial y temporal de la PPNA varían según el nivel de resolución espacial (Paruelo et al. 2000), es relevante comparar los patrones entre escalas espaciales. Para ello se requieren datos que abarquen una amplia extensión con un grano fino (Gross et al. 2000). Sin embargo, el compromiso entre la extensión y el grano en la disponibilidad de información (Lefsky y Cohen 2003) limita la posibilidad de realizar dicha comparación, ya que, por un lado, dificulta poner en un contexto general los patrones encontrados a escalas finas y, por otro lado, genera que las unidades espaciales de los trabajos a escalas gruesas abarquen una heterogeneidad de la vegetación considerable. La base de datos de PPNA que se utilizará en esta tesis (mencionada en la sección anterior) combina grano fino con extensión regional, por lo que permite evaluar los controles espaciales de distintos recursos y comparar los patrones de variación espacial y temporal de la PPNA entre escalas.

### **1.3 La biomasa y la calidad de forraje**

Para comprender el flujo de energía hacia los herbívoros es necesario conocer, además de la PPNA, la biomasa forrajera y su calidad nutricional (Beeri et al. 2007; Phillips et al. 2009). A diferencia de la PPNA, que es una variable de flujo, la biomasa forrajera y ciertos parámetros de su calidad, como la relación C:N o la proporción de biomasa fotosintética, son variables del estado de los recursos en un momento dado. Desde el punto de vista del manejo, esta información es útil para tomar decisiones de corto plazo, como determinar el tiempo de ocupación de un potrero (Phillips et al. 2009) y el momento adecuado para hacer reservas (Romera et al. 2005a; Romera et al. 2005b; Romera et al. 2005c).

Debido a la capacidad de los sensores remotos de detectar la cantidad de clorofila y la celulosa, también se ha encontrado a la teledetección como una herramienta útil para estimar la biomasa y la calidad del forraje. Un ejemplo de este tipo de estimaciones son las que realiza el programa Pastures From Space ([www.pasturesfromspace.com](http://www.pasturesfromspace.com)), basado en Hill et al. (2004), aunque su uso en sistemas de producción reales aún no ha sido

publicado (Grigera et al. 2007). Las investigaciones sobre este tema han utilizado sensores multispectrales (pocas bandas anchas, generalmente menos de 20) e hiperespectrales (muchas bandas finas, generalmente cientos o miles; Lefsky y Cohen 2003; Landgrebe 1999). A continuación se mencionarán los trabajos más relevantes que estiman la biomasa y la calidad de forraje a partir de sensores remotos y sus principales limitantes.

Para estimar la biomasa forrajera, los métodos más comunes son: los índices espectrales, la separación espectral y la selección de algunas bandas mediante métodos multivariados (Asner et al. 2003). Se encontró que los índices espectrales calculados con bandas estrechas del espectro electromagnético mantienen una mejor relación con la biomasa de pastos C4 (Mutanga y Skidmore 2004b), lo cual sugiere que no sería adecuado usar imágenes multispectrales. Contrariamente, Kawamura et al. (2005a, 2005b) encontraron que el índice de vegetación mejorado del sensor satelital multispectral MODIS (Huete et al. 2002) permitió estimar la biomasa en una estepa de pastos perennes durante la estación de crecimiento. Una limitación que tiene el uso de índices espectrales relacionados con la cantidad de clorofila, como el índice de vegetación mejorado o el índice de vegetación normalizado (Tucker 1977), es que sólo permiten obtener estimaciones precisas de la biomasa de forraje cuando no hay biomasa senescente acumulada (Todd et al. 1998). Una alternativa interesante pero aún no suficientemente explorada para estimar la biomasa sería combinar índices espectrales relacionados con la cantidad de celulosa (Nagler et al. 2003) con índices relacionados con la cantidad de clorofila. Los componentes de la vegetación estimados mediante métodos de separación espectral a partir del sensor satelital multispectral LANDSAT también se relacionaron con la biomasa de forraje en pasturas tropicales (Numata et al. 2007a), aunque las estimaciones hechas a partir de sensores hiperespectrales resultaron más precisas (Beeri et al. 2007; Numata et al. 2007b) debido a la mejor capacidad de separar componentes de la cobertura, como el suelo y la vegetación seca (Okin et al. 2001).

Para estimar la calidad del forraje, tradicionalmente se usaron variables climáticas, pero actualmente los índices espectrales basados en sensores remotos son los métodos más comunes. En relación con el uso de variables climáticas, Thompson et al. (1989) usaron la temperatura. Sin embargo, los métodos basados en teledetección usados actualmente permiten alcanzar un detalle espacial mayor que los basados en variables climáticas. Se han usado índices calculados con sensores satelitales multispectrales para estimar parámetros relacionados con la calidad del forraje, como el contenido y la concentración de proteína mediante el sensor MODIS (Kawamura et al. 2005a) o la relación C:N mediante los sensores LANDSAT y ASTER (Phillips et al. 2006). Al igual que con la biomasa, los sensores hiperespectrales permiten captar propiedades más sutiles de la cobertura, que se relacionan mejor con parámetros de la calidad como la concentración de N (Mutanga y Skidmore 2004a; Martin et al. 2008), la concentración de N, P, K, Ca y Mg (Mutanga et al. 2004), la relación C:N (Beeri et al. 2007) o el porcentaje de lignina (Wessman et al. 1998).

Aún no están del todo claros el momento y las condiciones en que los métodos espectrales permiten estimar con precisión la biomasa y la calidad de forraje de manera relevante para el manejo (Ollinger 2011). Ciertos factores de estrés (Phillips et al. 2006), diferencias en los suelos (Okin 2007), así como también las variaciones de la vegetación en el tiempo y el espacio (Todd et al. 1998; Schut et al. 2006) afectan la señal espectral de la vegetación y la precisión de los modelos (Jackson y Huete 1991; Kokaly y Clark 1999). Resta avanzar tanto en el desarrollo de modelos en condiciones experimentales, como en su validación a campo, en situaciones reales de manejo. Es

importante evaluar los modelos bajo un rango amplio de condiciones para identificar aquellas situaciones que llevan a error y así conocer su extensión y sus limitaciones. Para ello es necesario trabajar a escalas espaciales y temporales adecuadas, como la de paisaje y la estacional.

## 1.4 Descripción de la región de estudio

La Pampa Deprimida (Soriano 1992; Figura 1.1) está ubicada en el centro-este de la provincia de Buenos Aires e incluye a la Depresión del Salado (Vervoorst 1967) y la Región de Laprida (Etchevere 1961). Ocupa más de 10.000.000 ha. Tiene un clima templado húmedo, con una temperatura media anual entre 13,8 °C en el sur y 15,9 °C en el norte y una precipitación media anual entre 850 mm en el sudoeste y 1000 mm en el noreste. Si bien la precipitación es mayor durante el verano, suele haber déficit hídrico durante esa estación debido a la alta evaporación. El relieve es plano y no existe una red de drenaje, lo cual hace que se generen eventos de inundación, principalmente durante el invierno. Sutiles diferencias topográficas hacen que estos eventos de sequía e inundación se distribuyan de manera heterogénea. Las posiciones más elevadas y mejor drenadas del paisaje pueden ser ocupadas por cultivos o pasturas, pero los suelos hidromórficos ocupados por pastizales naturales abarcan la mayor proporción de la superficie (León et al. 1984). La vegetación natural se presenta como un mosaico de comunidades dominadas por especies herbáceas que responden a variaciones locales de topografía y salinidad (Burkart et al. 1990; Perelman et al. 2001) y presentan diferencias de magnitud, estacionalidad y variación interanual de la PPNA (Aragón y Oesterheld 2008). Además, la presencia de herbívoros domésticos ha modificado la composición de especies nativas y favorecido la introducción de especies exóticas (León et al. 1984; Sala et al. 1986). En términos de riqueza, en cualquier área de 10 km<sup>2</sup> es posible encontrar el 50% de la especies de la región (Perelman et al. 2001). La Pampa Deprimida presenta entonces un gradiente climático regional y un gradiente edáfico local, por lo que es un sistema interesante para el estudio de los controles de la variación de la PPNA a distintas escalas espaciales.

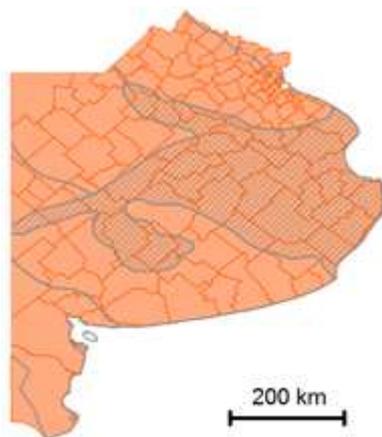


Figura 1.1: Ubicación de la región de estudio dentro de un mapa de la provincia de Buenos Aires. Las líneas grises representan los límites entre las distintas subregiones del pastizal pampeano (Soriano 1992). La Pampa Deprimida está sombreada con líneas grises oblicuas. Las subregiones Pampa Austral, Arenosa, Interior y Ondulada se encuentran al sudoeste, este, noreste y norte de la Pampa Deprimida, respectivamente.

En los últimos años, al igual que el resto del país, la región de estudio ha sufrido un proceso de expansión de la agricultura, fundamentalmente del cultivo de soja, que ha tenido un fuerte impacto sobre los sistemas de producción ganaderos. Por un lado, disminuyó la superficie ganadera y la desplazó hacia zonas marginales sin que disminuyera la carga. Por otro lado, aumentó el valor de la tierra y los costos de producción. Estos cambios llevaron a una necesidad de intensificar la producción ganadera. Los sistemas de cría y engorde, fueron los que más se intensificaron debido a su capacidad de incorporar tecnología de insumos. En cambio, los sistemas de cría, donde las mejoras en la eficiencia dependen más de tecnologías de procesos, se intensificaron menos (Rearte 2011). Como consecuencia de la intensificación, se incrementó el riesgo económico y ecológico.

Aun considerando esta intensificación, la principal fuente de energía del ganado continúa siendo el pastoreo directo. En la Región Pampeana, el 80% de la superficie y de la receptividad corresponden a pastizales naturales, pasturas y verdes (Rearte 2010). La producción de este tipo de sistemas basados en el pastoreo extensivo está fuertemente ligada a las variaciones espaciales y temporales de la disponibilidad de recursos, lo cual genera una alta incertidumbre para tomar decisiones.

Para aumentar la competitividad de los sistemas de producción ganadera sin deteriorar los recursos naturales es necesario aprovechar de una manera racional el forraje producido (Walker 1995). Para ello es necesario caracterizar la variación espacial y temporal de la PPNA mediante trabajos integradores que abarquen los principales recursos y los controles que operan en las distintas escalas. Además, es necesario desarrollar herramientas de monitorización que aporten información objetiva de los recursos que permita hacer diagnósticos y favorezca la toma de decisiones.

## 1.5 Objetivos de la tesis

El objetivo de esta tesis es mejorar el conocimiento la PPNA y las posibilidades de monitorización de los recursos forrajeros en general y los de la Pampa Deprimida en particular

Los objetivos específicos e hipótesis son:

**I- *Describir la variación de la PPNA y comparar sus controles ambientales en pastizales de bajo y pasturas de loma de la Pampa Deprimida a escala regional, subregional y local.***

**Hipótesis.** Dado el gradiente climático regional y el patrón de heterogeneidad edáfica de grano fino, se espera que los rangos de variación de la PPNA a escala regional asociada al clima, subregional asociada a los suelos y local asociada a la profundidad de los suelos sean similares. Asimismo, a escala local se espera encontrar un efecto inmediato del pastoreo sobre la PPNA.

**II- *Generar modelos de prospección de la PPNA en distintas unidades de vegetación natural y en pasturas de suelos con profundidad contrastante.***

**Hipótesis.** La PPNA responde a condiciones ambientales previas, lo cual permite generar modelos de prospección. Sin embargo, las respuestas difieren entre unidades de vegetación debido a que difieren en la disponibilidad de recursos y/o los usan diferencialmente, lo cual determina que los modelos de prospección sean más específicos que generales.

**III- *Generar modelos de estimación de la biomasa y la calidad de forraje y evaluar su capacidad de predicción ante un amplio rango de condiciones ambientales.***

**Hipótesis.** Debido a las propiedades de absorción de la radiación que presentan los distintos componentes estructurales de la vegetación, es posible encontrar regiones estrechas del espectro electromagnético sensibles a la biomasa o a la calidad de forraje e insensibles a otros aspectos estructurales o a factores de estrés, como la inundación, la sequía o la disponibilidad de nutrientes.

**IV- *Generar un modelo de estimación de la biomasa total de pasturas basado en sensores remotos, que capture con precisión las variaciones estacionales de la biomasa en situaciones reales de pastoreo.***

**Hipótesis.** Debido a la fuerte diferencia espectral que tienen la vegetación fotosintética y la no fotosintética, la estimación de la biomasa total basada en índices espectrales independientes relacionados con ambos componentes permite superar las limitaciones para alcanzar estimaciones precisas a lo largo del año que tienen las estimaciones basadas en un sólo índice que estima la biomasa total.

La tesis continúa con cuatro capítulos de resultados (capítulos 2 a 5 correspondientes a los objetivos 1 a 4) y uno de discusión general (capítulo 6).

## **CAPÍTULO 2**

**CONTROLES DE LA VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE  
LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN PASTURAS DE LOMA  
Y PASTIZALES DE BAJO DE LA PAMPA DEPRIMIDA**

## 2.1 Introducción

La productividad primaria neta aérea (PPNA) es una variable integradora del funcionamiento de los sistemas (McNaughton et al. 1989) y determina el nivel de provisión de muchos servicios ecosistémicos (Costanza et al. 1998). En los sistemas pastoriles representa la tasa de creación de forraje por unidad de área y tiempo y, por lo tanto, es una medida directa de la generación de energía disponible para los herbívoros. En los sistemas de la Pampa Deprimida, el 51% y el 33% de la energía requerida por el ganado proviene de pastizales de bajo (generalmente pasturas viejas naturalizadas) y pasturas de loma (Rearte 2010), cifra similar al valor mundial de producción de ganado sobre base pastoril, que es de 80% (Wheeler et al. 1981; Oltjen y Beckett 1996). La fuerte variación a distintas escalas espaciales y temporales que presenta la PPNA de los pastizales altera drásticamente la receptividad de los sistemas (Oesterheld et al. 1992; Oesterheld et al. 1998). Por ello, contar con una descripción cuantitativa de la PPNA y su variación ante distintos factores del ambiente es fundamental para entender el funcionamiento del sistema y establecer adecuadamente la carga animal (Walker 1995; Holecheck et al. 1999; Díaz-Solís et al. 2006).

Para estudiar los controles espaciales y temporales de la PPNA, es importante definir las variables de interés relevantes para la escala de estudio y considerar las relaciones que existen entre las distintas escalas de análisis y entre la dimensión espacial y la temporal. Por un lado, los modelos espaciales se construyen a partir de la relación entre la PPNA media de distintos sitios y la media de una variable ambiental de los mismos sitios (Sala et al. 1988). Las variables ambientales que explican la variación espacial de la PPNA varían con la escala de análisis (Sala et al. 1988), aunque los controles a escalas gruesas restringen los procesos que ocurren a escalas finas. Dicho de otro modo, los procesos a escalas más finas están condicionados por los procesos a escalas más gruesas (Long 1968). Por otro lado, los modelos temporales se construyen a partir de la relación entre la PPNA anual y una variable ambiental para un sitio a lo largo de una serie de años (Lauenroth y Sala 1992). A su vez, los modelos espaciales y temporales están generalmente relacionados ya que la respuesta en el tiempo puede depender de la ubicación del sitio de estudio en el espacio y la respuesta en el espacio integra las respuestas temporales de cada sitio en valores promedio de PPNA y variables ambientales (Paruelo et al. 1999a).

A escala regional, la PPNA media anual de comunidades vegetales dominadas por herbáceas varía fundamentalmente a lo largo de gradientes de precipitación (Lauenroth 1979; Sala et al. 1988). La relación entre la PPNA media anual y la precipitación media anual es marcadamente similar para varias áreas de vegetación natural del mundo que incluyen desde sistemas áridos hasta subhúmedos (McNaughton et al. 1993). Sin embargo, al pasar del nivel de comunidad al nivel de grupo funcional, la temperatura y, en menor medida, la textura de los suelos explican diferencias en la distribución regional y en la PPNA de especies  $C_3$  y  $C_4$  (Paruelo y Lauenroth 1996; Epstein et al. 1997b). Estas diferencias entre grupos funcionales se manifiestan en diferencias en la magnitud y estacionalidad de la PPNA a lo largo de gradientes regionales (Epstein et al. 1997b; Di Bella et al. 2009; Paruelo et al. 1999b). Aún no existen trabajos que evalúen los cambios en la PPNA asociados con las precipitaciones y la temperatura en sitios de vegetación natural (es decir, pastizales) e implantada (es decir, pasturas) a lo largo de gradientes regionales.

La respuesta de los modelos temporales que relacionan la PPNA anual con la precipitación en sitios individuales a lo largo de una serie de años varía según la precipitación media de cada sitio. La pendiente de los modelos temporales es menor que

la de los modelos espaciales para sitios ubicados en los extremos de un gradiente de precipitación media anual típico de pastizales (de 100 a 1000 mm) y similar a niveles intermedios (Lauenroth y Sala 1992; Briggs y Knapp 1995; Paruelo et al. 1999a; Huxman et al. 2004; Hsu et al. 2012). Paruelo et al. (1999a) asociaron dicha respuesta a una disminución de las restricciones en la estructura de la vegetación y a un incremento de las restricciones biogeoquímicas (p.ej. disponibilidad de nutrientes) a lo largo del gradiente de precipitaciones. El menor nivel que presentan ambas restricciones en posiciones intermedias del gradiente confiere a la vegetación una mayor capacidad de responder ante cambios interanuales de precipitación. Más adelante, Verón et al., (2002) también describieron una menor pendiente temporal que espacial para cultivos de trigo de la Región Pampeana. Al tratarse de recursos estructuralmente homogéneos y situados en lugares relativamente húmedos, los autores asociaron esa respuesta al aumento en las restricciones biogeoquímicas que ocurren a lo largo del gradiente, lo cual va en línea con los resultados de Paruelo et al. (1999a). Sería interesante comparar los cambios en la pendiente temporal a lo largo de un mismo gradiente entre pastizales, cuya estructura varía a lo largo del gradiente de precipitación, y pasturas, cuya estructura no varía sensiblemente a lo largo del gradiente.

A escala subregional, por debajo de la variabilidad explicada por las precipitaciones, otras variables como la temperatura y algunas características de los suelos ayudan a explicar los patrones de variación de la PPNA media anual. La temperatura se relaciona negativamente con la PPNA media anual dentro de rangos acotados de precipitación debido al proceso de evaporación que reduce la disponibilidad de agua para las plantas (Epstein et al. 1996). La textura de los suelos presenta una relación más compleja con la PPNA media anual: los suelos arenosos son más productivos que los arcillosos en ambientes secos, mientras que los suelos arcillosos son más productivos que los arenosos en ambientes húmedos. Noy-Meir (1973) explicó dicha relación a partir de la hipótesis del efecto inverso de la textura que se basa en la mayor velocidad de infiltración de los suelos arenosos y en la mayor capacidad de retención hídrica de los suelos arcillosos. A su vez, la importancia relativa de ambos controles depende de la precipitación promedio anual, siendo la temperatura más importante entre los 400 y los 700 mm, mientras que la textura por debajo de los 400 mm y por encima de los 800 mm (Epstein et al. 1997a).

A escala local, las variables que explican la PPNA son específicas y varían aún entre unidades de vegetación similares (Smart et al. 2007). En suelos de la Pampa Deprimida distintos aspectos de los suelos explicaron la PPNA anual según la disponibilidad hídrica y nutricional (Vázquez et al. 2001). La capacidad de retención hídrica fue la variable más importante en condiciones de sequía, mientras que el pH fue la más importante cuando el fósforo del suelo no fue limitante. El pastoreo también modifica la estructura y el funcionamiento de la vegetación (Milchunas y Lauenroth 1993) y su efecto varía según la escala espacial y temporal considerada (Piñeiro et al. 2006b). Un efecto inmediato del pastoreo es la reducción del área foliar y por lo tanto de la capacidad de fijar carbono. Sin embargo, el pastoreo puede promover la PPNA (McNaughton 1979; Oesterheld y McNaughton 1983; Oesterheld 1992), aunque más frecuentemente la disminuye (Oesterheld et al. 1999). Si bien las respuestas a escala de sitio son difícilmente generalizables, el estudio de los controles locales es relevante porque es la escala en la cual se toma la mayoría de las decisiones de manejo a nivel predial.

La región de la Pampa Deprimida tiene varias características que la hacen relevante e interesante para el estudio de los controles espaciales y temporales de la PPNA a distintas escalas. Desde el punto de vista productivo, es la principal zona de

cría bovina del país y se basa en el pastoreo directo sobre pasturas de loma y pastizales de bajo (Rearte 2010). Desde el punto de vista ambiental, se observa un gradiente regional de precipitación creciente en sentido SO-NE y de temperatura creciente en sentido S-N (Damario y Pascale 1988) que se relaciona positivamente con el rendimiento del cultivo de trigo (Verón et al. 2002), con un estimador de la PPNA de la vegetación a escala departamental (Di Bella et al. 2009) y con la proporción de especies  $C_4$  de los pastizales (Epstein et al. 2002). Sin embargo, la estructura de la vegetación varía más fuertemente a escala de paisaje que a escala regional, debido a sutiles gradientes edáficos y topográficos (Burkart et al. 1990; Burkart et al. 1998; Perelman et al. 2001). Desde el punto de vista de la disponibilidad de información de PPNA, los datos existentes son o bien puntuales pero dispersos en el espacio e intermitentes (p.ej. redes de ensayos de la Cámara de Semilleristas de la Bolsa de Cereales o el INTA), o generales pero que no permiten diferenciar entre recursos forrajeros (Di Bella et al. 2009; Paruelo et al. 1999b). Resta describir el patrón de variación de la PPNA y conocer de qué manera las variables ambientales controlan la PPNA de los principales recursos forrajeros a distintas escalas. Actualmente, mediante la combinación de información provista por sensores remotos y datos de verdad terrestre es posible estimar la PPNA a escala de lote de manera continua en el tiempo y en el espacio, por lo cual es posible hacer un seguimiento de los principales recursos forrajeros.

El objetivo general de este capítulo es describir la variación de la PPNA y comparar sus controles ambientales en pastizales de bajo y pasturas de loma de la Pampa Deprimida a escala regional, subregional y local. Los objetivos específicos son: 1) describir los patrones de variación espacial y temporal de la PPNA a escala regional y su relación con variables climáticas, 2) describir los patrones de variación de la PPNA a escalas más finas como la subregional y la local y su relación con variables edáficas y de manejo y 3) comparar la magnitud de la variación espacial y temporal entre escalas para ambos recursos. Dado el gradiente climático regional y el patrón de heterogeneidad edáfico de grano fino, se espera que los rangos de variación de la PPNA a escala regional asociada al clima, subregional asociada a los suelos y local asociada a la profundidad de los suelos sean similares. Asimismo, a escala local se espera encontrar un efecto inmediato del pastoreo sobre la PPNA.

## 2.2 Materiales y métodos

### 2.2.1 Desarrollo del sistema de información geográfica

Se construyó un sistema de información geográfica (SIG) donde se incluyeron capas de datos de PPNA y de variables ambientales (clima, suelos y pastoreo) a una escala temporal mensual para un período de 8 años (entre las estaciones de crecimiento 2000-2001 y 2007-2008), que fueron analizadas como potenciales controles de la PPNA. Según la escala espacial de análisis, las capas de datos ambientales difirieron en las variables y en su extensión y grano. A escala regional se utilizaron datos meteorológicos, a escala subregional se utilizaron datos de suelos a escala 1:50000, y a escala local, datos de profundidad de suelo y de pastoreo a escala intra-lote. A continuación se detallará cómo se obtuvo cada capa.

Los datos de PPNA de pasturas de loma y pastizales de bajo para el análisis regional, subregional y local asociado a los suelos se obtuvieron de un sistema de seguimiento de la PPNA forrajera desarrollado en el Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección (LART; Grigera et al. 2007), mientras que para el análisis a escala local asociado al pastoreo, la PPNA de pasturas de loma se obtuvo a partir del índice verde

derivado de imágenes HYPERION (<http://eo1.usgs.gov/sensors/hyperion>). El sistema de seguimiento de la PPNA forrajera genera estimaciones mensuales de PPNA de pasturas y pastizales a escala de lote desde el año 2000. Para llevar adelante las estimaciones, el LART ha desarrollado un software (Segf; Programador, Víctor Suárez) que maneja y almacena la información en una base de datos que se actualiza mensualmente. Los productores que participan del seguimiento pueden consultar los datos de PPNA de su campo a través de Internet (<http://larfile.agro.uba.ar/lab-sw/sw/gui/Inicial.page>). Dentro de la región de estudio, hay un total de 400.000 ha relevadas (Figura 2.1). Esta base de datos de PPNA combina un grano detallado con una amplia extensión, por lo cual permitió evaluar los controles de la PPNA a distintas escalas.

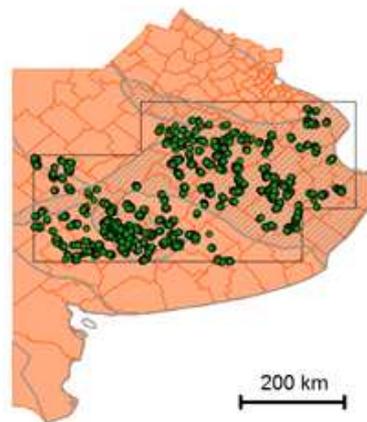


Figura 2.1: Distribución espacial de los datos de PPNA dentro de la región de estudio. Las líneas grises representan los límites entre las distintas subregiones del pastizal Pampeano (Soriano 1992). La Pampa Deprimida está sombreada con líneas grises oblicuas. El polígono de borde negro encierra el área de estudio, que abarca principalmente la Pampa Deprimida e incluye parte de la Pampa Austral, Arenosa, Interior y Ondulada, que se encuentran al sudoeste, este, noreste y norte de la Pampa Deprimida, respectivamente. Los puntos verdes indican la posición de campos para los cuales se obtuvieron datos de PPNA a escala de lote.

Para estimar la PPNA, el sistema combina información satelital con información meteorológica, proveniente de estaciones, e información de ubicación y de uso de cada lote, provista por los productores. Las estimaciones se basan en la lógica de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR; Monteith 1972), que propone que la PPNA está determinada por la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) por las plantas, y la eficiencia con que esa energía es transformada en materia seca aérea (EUR). La RFAA es el producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi), que puede ser medida en una estación meteorológica, y la fracción de ésta que es absorbida por el recurso forrajero (fRFA), que depende de la cantidad y disposición espacial del área foliar y puede ser estimada a partir del índice verde derivado de datos satelitales. En particular, para estimar la fRFA, se utiliza el sensor satelital MODIS, que tiene un tamaño de píxel de 5,3 ha (230x230 m). La EUR puede ser estimada empíricamente a partir de estimaciones independientes de la PPNA forrajera y la radiación absorbida, ser tomada de estimaciones de la literatura o a partir de modelos basados en variables ambientales (Scott Green et al. 2003; Turner et al. 2003; Rosati et al. 2004; Bradford et al. 2006; Piñeiro et al. 2006a; Grigera et al. 2007). La EUR es mucho menos variable que la RFAA para un recurso forrajero determinado (Grigera et al. 2007), y hasta el momento, el sistema de seguimiento la supone constante para cada

recurso.

Para obtener la PPNA de pasturas de loma a escala de parcela de rotación se utilizaron datos del sensor satelital HYPERION para tres fechas: 10, 15 y 20/12/2009. Debido a su resolución espacial de 30 m, el sensor HYPERION es más adecuado que MODIS para pequeñas superficies (más características del sensor HYPERION, que no son relevantes ahora, serán descriptas en la sección 5.2.2). Los datos HYPERION fueron convertidos de valor digital a reflectancia de acuerdo al protocolo propuesto por Beck (2003) mediante el programa GRASS, y posteriormente se calculó el índice verde según:

$$\text{Índice verde} = (\text{ref IR} - \text{ref R}) / (\text{ref IR} + \text{ref R})$$

donde *ref IR* y *ref R* representan la reflectancia en las bandas del espectro electromagnético correspondientes al infrarrojo y al rojo. Las bandas HYPERION fueron degradadas al ancho de banda del sensor MODIS. A partir de una comparación realizada en potreros de superficie acorde a las imágenes MODIS se encontró un ajuste significativo ( $p < 0.05$  y  $R^2=0,50$ ) entre el índice verde estimado mediante ambos sensores, por lo que el índice verde HYPERION puede ser considerado un buen estimador del índice verde MODIS. Finalmente, se calculó la PPNA mediante la lógica de la eficiencia en el uso de la radiación a partir de la fRFA derivada del índice verde HYPERION y de la EUR de pasturas de loma y la RFAi extraídas de la base de datos del sistema de seguimiento de la PPNA forrajera.

Los datos meteorológicos para el análisis a escala regional se obtuvieron de estaciones ubicadas en campos privados y de la base de datos del Ministerio de Agricultura ([www.minagri.gob.ar](http://www.minagri.gob.ar)). En total se utilizaron 42 estaciones meteorológicas distribuidas dentro y fuera de la zona de estudio, a una distancia menor a 100 km. Se compilaron datos de precipitación, temperatura mínima y temperatura máxima mensual. Estos datos fueron interpolados para toda la región de estudio mediante la inversa de la distancia ponderada. Se obtuvieron capas de datos para una grilla de 25 km x 25 km donde el dato de cada celda fue estimado a partir de los datos de las 12 estaciones más cercanas, ponderados por la inversa de su distancia al centroide, elevada al cuadrado. Posteriormente, con los datos de temperatura y latitud, se calculó la evapotranspiración potencial mediante el método de Thornthwaite (1948). Finalmente, el balance hídrico se calculó como la diferencia entre la precipitación y la evapotranspiración potencial.

Los datos de suelos para el análisis a escala subregional se obtuvieron de las cartas de suelos INTA (1995) a escala 1:50000. Como las unidades cartográficas de las cartas de suelos están compuestas por complejos o asociaciones de series de suelos, para cada variable analítica y unidad cartográfica se calculó un promedio de las series ponderado por su abundancia. Se usaron variables cualitativas y cuantitativas. Como variable cualitativa, se usó la textura, que fue convertida a valores numéricos según el criterio que se usa para definir el índice de productividad de los suelos (Nakama y Sobral 1995). Como variables cuantitativas, se usaron la pendiente, la profundidad total, la humedad equivalente (un indicador de la capacidad de retención hídrica), el contenido de materia orgánica, la capacidad de intercambio catiónico y el pH del horizonte superficial. Se consideró sólo el horizonte superficial porque es donde se concentra la mayor proporción de raíces (Sala et al. 1981b). De esta manera, se obtuvo una medida de las características de los suelos para cada unidad cartográfica.

Los datos de suelos para el análisis a escala local se limitaron a valores de profundidad de suelo tomados de un muestreo de profundidad de la capa de tosca, una de las principales limitaciones de la PPNA de las pasturas de loma de la zona de General Lamadrid (Batista 1991; Del Pino, comunicación personal), facilitados por un productor. Los datos fueron tomados con un barreno cada 50 m. Para que coincidan con

los datos de PPNA, se promediaron todos los datos de profundidad que se encontraban dentro de un mismo píxel de 5,3 ha. Sólo se usaron los datos de potreros que coincidían con las unidades cartográficas Tres Arroyos 1 y Tres Arroyos 3 de las cartas de suelos INTA (1995), dominadas por la serie Tres Arroyos. Así, se trabajó sobre 29 potreros que ocupaban un total de 800 ha. De esta manera se evaluó la variación espacial dentro de unidades consideradas homogéneas a escalas de menor detalle.

Los datos de pastoreo para el análisis a escala local se obtuvieron de registros de las fechas de movimientos de hacienda entre parcelas de un campo. Se calculó el descanso que tenía cada parcela para las tres fechas con información de PPNA derivada de HYPERION (10, 15 y 20/12/2009). Si bien se contaba con datos satelitales de más fechas, se seleccionaron estas tres porque estaban próximas en el tiempo, ocurrían en un momento donde la tasa de producción de forraje era alta (fin de primavera) y sólo había un grupo de animales dentro de cada lote. El registro de los movimientos de hacienda se hizo en dos lotes contiguos con pasturas de loma de uno y dos años. La primera estaba compuesta por festuca, avena, cebadilla, alfalfa y trébol blanco, mientras que la segunda estaba compuesta por festuca y alfalfa, aunque también fue implantada con trigo, que fue utilizado durante el primer año. Los lotes estaban subdivididos en 11 y 12 parcelas de aproximadamente 10 ha cada una, sometidas a pastoreo rotativo con dos días de permanencia en cada parcela. Durante el período de análisis (10 al 20/12/2009), ambos lotes estaban siendo pastoreados por novillos de aproximadamente 300 kg, pero el número de animales en cada lote era diferente (40 y 185 en las pasturas de uno y dos años respectivamente), por lo que la carga animal instantánea de ambos lotes era marcadamente contrastante. Es necesario aclarar que si tenemos en cuenta la historia de ocupación de ambos lotes, la carga animal fue menos contrastante. La pastura de un año comenzó a ser pastoreada el 1 de octubre con una carga de 280 novillos que fue variando hasta estabilizarse en 40 el 27 de noviembre. En cambio, la pastura de dos años comenzó a ser pastoreada por 185 novillos el 21 de octubre y siempre mantuvo la misma cantidad de animales. Consecuentemente, el número promedio de animales desde el 1 de octubre fue de 142 y 169 para las pasturas de uno y dos años respectivamente.

### **2.2.2 Análisis de los datos**

A escala regional, se analizó la relación entre la PPNA y las variables meteorológicas. Para ello se trazó una grilla con celdas de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  sobre la región de estudio, de manera que quedaron 15 celdas de aproximadamente 100 km x 100 km (Figura 2.2). Cada celda tuvo entre 20 y 300 lotes para cada recurso durante los 8 años analizados. Para cada celda se calculó la precipitación, las temperaturas máxima media mensual y mínima media mensual, y la PPNA media mensual de los lotes con pastura de loma y con pastizal de bajo. Luego se hicieron modelos de regresión lineal entre la PPNA y las variables meteorológicas como se detalla a continuación.

Primero, se generaron modelos espaciales que usaron la PPNA media anual y algunas variables que definen la estacionalidad de la PPNA como variables dependientes y la precipitación media anual de cada celda de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  como variable independiente. Como variables que definen la estacionalidad de la PPNA se usaron la PPNA máxima media mensual, la PPNA mínima media mensual, el desvío estándar intra-anual de la PPNA y el inicio, el fin y la duración de la estación de crecimiento. Para el cálculo de la últimas tres variables se consideró que durante la estación de crecimiento se produce el 70% de la PPNA anual. Entonces, para los doce meses que comprende una estación de crecimiento ordenados por PPNA mensual decreciente, se fue acumulando la PPNA hasta alcanzar el 70% de la PPNA anual. Así se obtuvieron los

meses que forman parte de la estación de crecimiento, que en promedio acumularon el 73% (desvío estándar = 2%) de la PPNA anual y como máximo llegaron a acumular 80%. Entre estos meses, el más temprano (comenzando en julio) fue definido como el de inicio, el más tardío como el de fin y la cantidad de meses incluidos como la duración de la estación de crecimiento.

Segundo, se evaluó si alguna otra variable meteorológica a nivel anual o a nivel trimestral permitía explicar la variación espacial de la PPNA media anual no explicada por la precipitación media anual. Se evaluaron exhaustivamente todas las combinaciones entre variables meteorológicas como posibles predictoras (precipitación, temperatura mínima, temperatura máxima, evapotranspiración potencial y balance hídrico). Se consideró como el mejor modelo al de menor valor de criterio de información bayesiana (BIC; Schwarz 1978), siempre y cuando todos los parámetros fueran significativos. El BIC es un criterio de selección de modelos que penaliza por la cantidad de parámetros, de manera de reducir el sobreajuste. La penalización del criterio BIC es superior a la del criterio de Akaike.

Tercero, se calculó el modelo temporal para cada celda de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  a partir de la correlación entre la PPNA anual y la precipitación anual para los 8 años de datos.

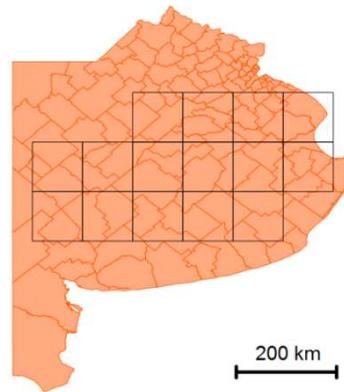


Figura 2.2: División de la región de estudio en áreas de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  para los análisis a escala regional y a escala subregional.

A escala subregional, se analizó la relación entre la PPNA y variables edáficas obtenidas de las cartas de suelos INTA (1995). Se trabajó dentro de cada celda de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  utilizada en el análisis regional (Figura 2.2) para lograr homogeneidad climática intracelda. Dentro de cada celda, se seleccionaron sólo las unidades cartográficas para las cuales se contaba con datos de PPNA. La selección se hizo por separado para pasturas de loma y pastizales de bajo ya que ambos recursos no se encontraban sobre las mismas unidades cartográficas. Luego, de manera de tener suficientes lotes con datos de PPNA para cada unidad de clasificación, se agruparon las unidades cartográficas a partir de similitudes en sus variables analíticas (cualitativas y cuantitativas) mediante una agrupación jerárquica. Como criterio de agrupación se usó el método del vecino más lejano, para evitar el problema de agrupamiento en cadena que tienen otros métodos (Crawley, 2007). Se seleccionaron entre 2 y 7 grupos de unidades cartográficas para cada celda y recurso. Para evaluar la proporción de la variación de la PPNA asociada a los suelos, se llevó a cabo un remuestreo. En cada muestreo se seleccionaron de manera aleatoria dos lotes de cada grupo de unidades cartográficas y luego se comparó la varianza promedio de la PPNA anual entre pares de lotes pertenecientes a un mismo grupo, con la varianza promedio de la PPNA anual entre pares de lotes pertenecientes a grupos de unidades cartográficas distintas. De esta manera, una variación promedio de,

por ejemplo,  $100 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  entre grupos y de  $80 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  dentro de grupos indicaría que el 20% de la variación espacial es explicada por los grupos de unidades cartográficas. El proceso de selección aleatoria de lotes se repitió 1000 veces y, finalmente, se calculó el promedio de la comparación de la variación entre y dentro de grupos de unidades cartográficas.

A escala local se analizó la relación entre la PPNA y los datos de profundidad de suelos tomados con barreno y de tiempo posterior al pastoreo (Figura 2.3). Para los datos de profundidad de suelos se hicieron modelos de regresión lineal entre la PPNA anual y la profundidad de suelos para las campañas 2000-2001 a 2005-2006, cuando las pasturas fueron reemplazadas. La relación entre la PPNA y el tiempo posterior al pastoreo también se analizó mediante modelos de regresión lineal. Se evaluó la relación entre la PPNA derivada de HYPERION y el tiempo posterior al pastoreo en los dos lotes sometidos a pastoreo rotativo con distinta carga animal instantánea.

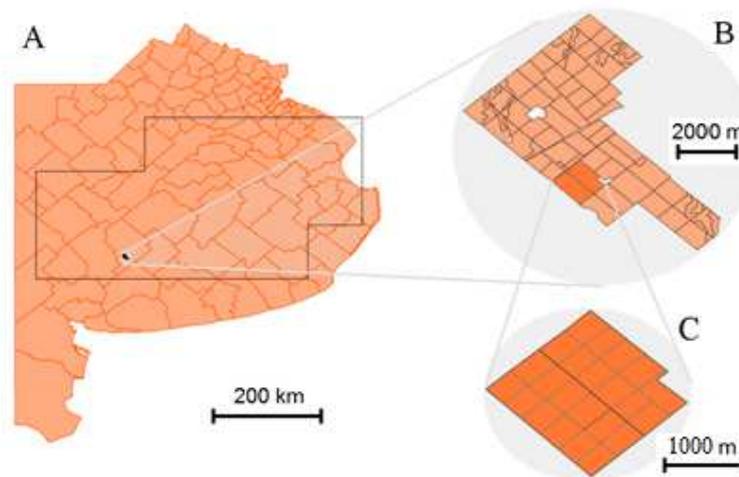


Figura 2.3: Ubicación del área de estudio a escala local dentro de la región de estudio (A). Ampliación del área de estudio a escala local donde se analizó la relación entre la PPNA y los datos de profundidad de suelos tomados con barreno (B). Ampliación del área de estudio a escala local donde se analizó la relación entre la PPNA y el tiempo posterior al pastoreo (C).

## 2.3 Resultados

A escala regional, la PPNA media anual de ambos recursos mostró una relación lineal positiva con la precipitación media anual, pero la pendiente fue menor en pastizales que en pasturas (Figura 2.4). Si bien el rango de variación de la precipitación media anual de la región de estudio es de sólo 150 mm, la relación fue significativa para ambos recursos y se encontraron altos niveles de ajuste. La eficiencia en el uso de la precipitación (el cociente entre la PPNA y la precipitación) fue mayor en las pasturas y esa diferencia se incrementó a lo largo del gradiente (Figura 2.4 A). Sin embargo, la diferencia entre recursos no se debió a una diferente capacidad de interceptar y absorber la radiación incidente, sino a una mayor eficiencia en el uso de la radiación de las pasturas en comparación con los pastizales (Figura 2.4 B). En comparación con el modelo desarrollado para pastizales de la Región Central de Estados Unidos (Sala et al. 1988), la pendiente del modelo para pastizales de bajo no difirió significativamente, aunque la ordenada al origen fue significativamente menor ( $p < 0,05$ ), por lo que la eficiencia en el uso de la precipitación también fue menor a lo largo de todo el

gradiente. En cambio, el modelo para pasturas de loma difirió significativamente del modelo de Sala et al. (1988) en ambos parámetros, mostrando una pendiente mayor y una ordenada al origen menor. En este caso, la eficiencia en el uso de la precipitación fue igual a la descrita para los pastizales de la Región Central de Estados Unidos (Sala et al. 1988) en el extremo más seco del gradiente y mayor en el extremo más húmedo.

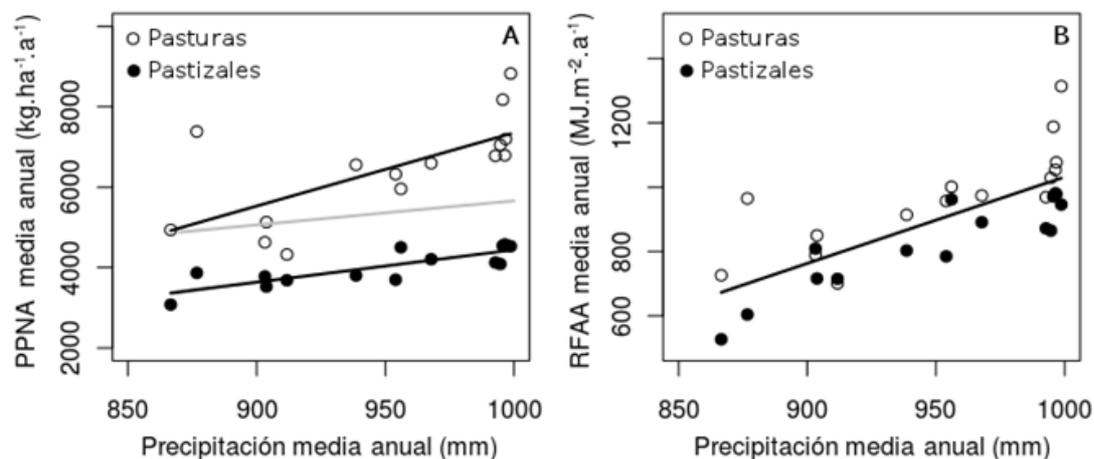


Figura 2.4: Relación entre la PPNA media anual (A) y la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) media anual (B) con la precipitación media anual (campañas '00'01-'07'08) para pastizales de bajo y pasturas de loma. Las líneas negras representan el modelo de mejor ajuste:  $PPNA = -3612 + 8,0 * \text{precipitación media anual}$  ( $R^2 = 0,70$ ) y  $PPNA = -10883 + 18,2 * \text{precipitación media anual}$  ( $R^2 = 0,46$ ) para pastizales de bajo y pasturas de loma, respectivamente. Para la RFAA los parámetros de ambos modelos no presentaron diferencias significativas, por lo que se hizo un modelo único:  $RFAA = -1591 + 2,69 * \text{precipitación media anual}$  ( $R^2=0,58$ ). Todos los modelos fueron significativos ( $p < 0,05$ ). La línea gris del gráfico A representa el modelo de Sala et al. (1988;  $PPNA = -340 + 6,0 * \text{precipitación media anual}$ ).

La distribución de la PPNA a lo largo del año fue marcadamente estacional tanto para pasturas como para pastizales (Figura 2.5) y la relación de las variables que definen esa estacionalidad con la precipitación fue diferente entre ambos recursos (Figura 2.6). La PPNA máxima media mensual (Figura 2.6 A) aumentó con la precipitación media anual en pastizales, y no cambió significativamente en pasturas. En cambio, la PPNA mínima media mensual (Figura 2.6 B) aumentó con la precipitación media anual en pasturas y disminuyó en pastizales. El desvío estándar intra-anual de la PPNA no se relacionó con la precipitación media anual en pasturas, mientras que en pastizales tuvo una relación positiva (Figura 2.6 C). Esta mayor estacionalidad hacia sitios de mayor precipitación de los pastizales se manifiesta mediante un retraso en el inicio y un adelanto en el fin de la estación de crecimiento. Como resultado, la estación de crecimiento de los pastizales se acortó en más de un mes de un extremo a otro del gradiente. En cambio, en pasturas, la fecha de inicio se adelantó, la de fin no varió y la duración de la estación de crecimiento aumentó con la precipitación media anual (Figura 2.6 D-F).

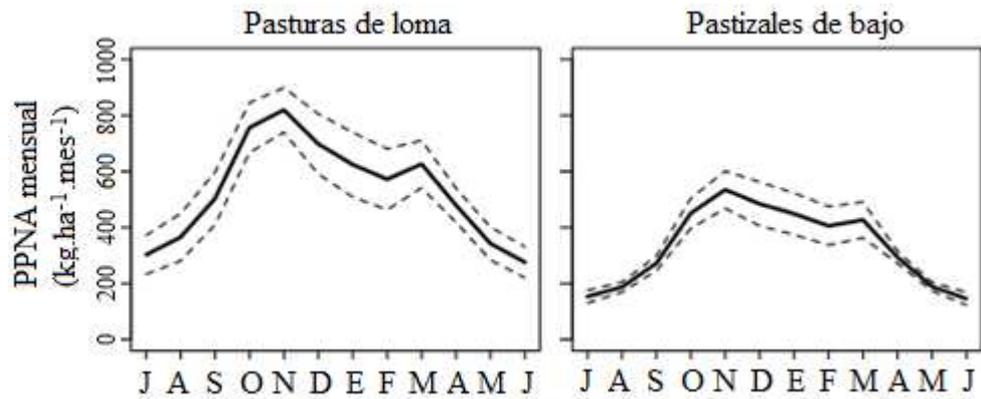


Figura 2.5: PPNA media mensual ( $\pm 1$  desvío estándar espacial) para pasturas de loma y pastizales de bajo. El promedio y el desvío estándar de la PPNA para cada mes y recurso se calcularon a partir de los 15 datos que surgen del promedio de todos los lotes de cada recurso y celda de  $1^\circ \times 1^\circ$  entre las campañas '00'01-'07'08.

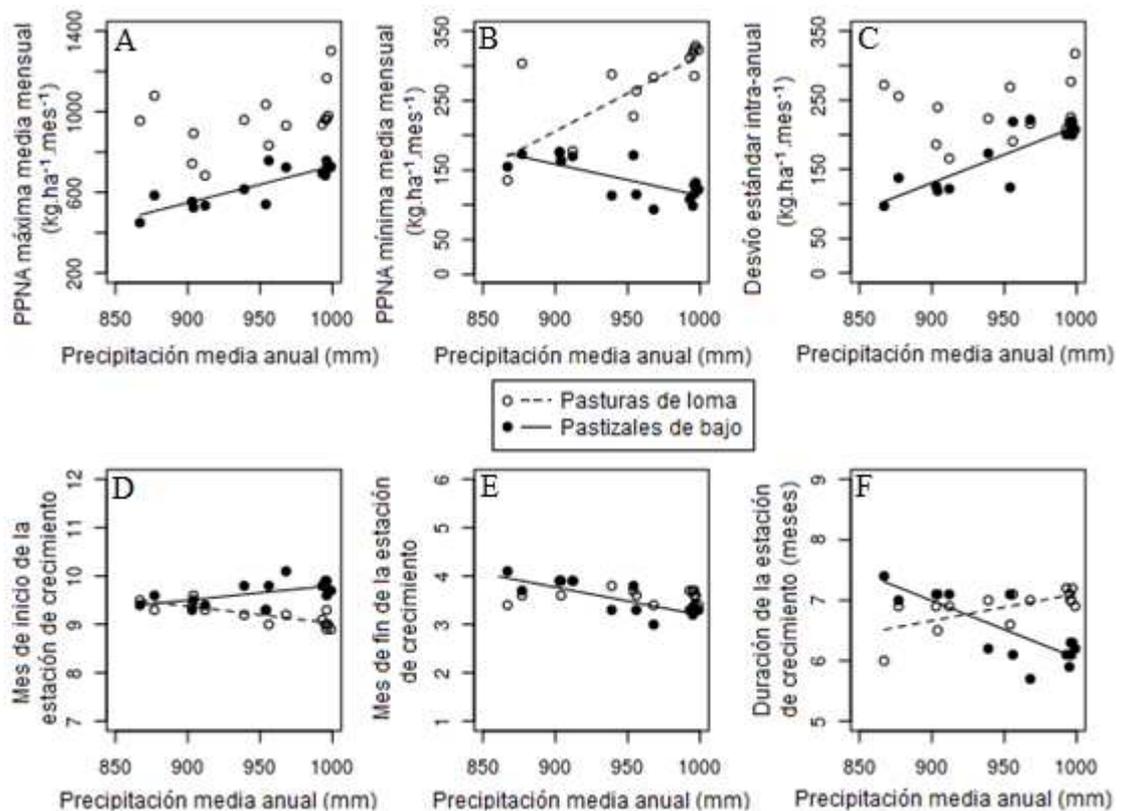


Figura 2.6: Relación entre el valor promedio (campañas '00'01-'07'08) de 6 variables funcionales de la vegetación y la precipitación media anual para pastizales de bajo y pasturas de loma. Las variables funcionales son: PPNA máxima media mensual (A), PPNA mínima media mensual (B), desvío estándar intra-anual (estacionalidad) de la PPNA (C), mes de inicio de la estación de crecimiento (D), mes de fin de la estación de crecimiento (E) y duración de la estación de crecimiento (F). Sólo figuran las líneas de mejor ajuste para los modelos significativos ( $p < 0,05$ ).

Incluir la temperatura y partir las variables climáticas por trimestre explicó mejor la variación espacial de la PPNA media anual de pasturas que la precipitación media anual. Entre todas las variables evaluadas, el balance hídrico fue la que más se relacionó

con la PPNA media anual (Figura 2.7). El resto de las variables evaluadas (precipitación, temperatura mínima, temperatura máxima, evapotranspiración potencial), que representan entradas o salidas de agua al sistema tuvieron una menor relación con la PPNA media anual. Para las pasturas de loma, la variación espacial de la PPNA media anual fue más explicada por el balance hídrico de verano que por la precipitación media anual. En cambio, para los pastizales de bajo el período más importante para explicar la variación espacial de la PPNA fue el anual, aunque no hubo diferencias significativas entre la capacidad explicativa del balance hídrico y la precipitación media anual.

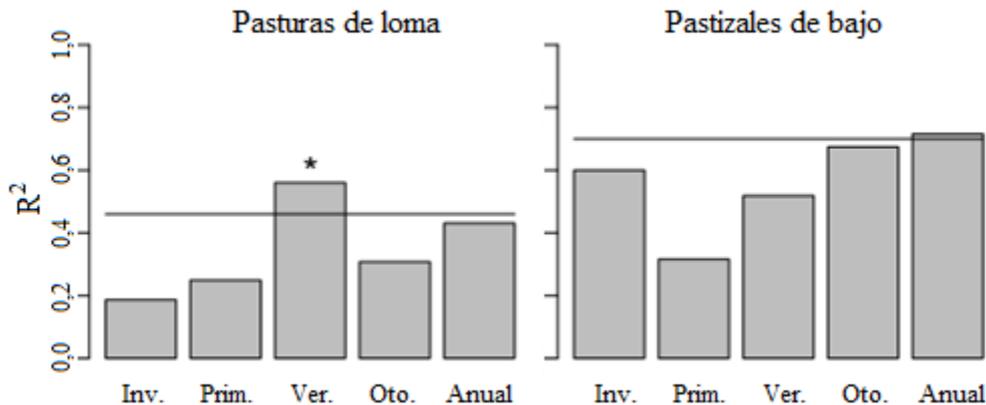


Figura 2.7: Coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de la relación entre la PPNA media anual y el balance hídrico trimestral o anual de pasturas de loma y pastizales de bajo. La línea negra muestra el  $R^2$  del modelo basado en la precipitación media anual (Fig. 2.4). El asterisco indica una diferencia positiva significativa entre el modelo basado en el balance hídrico medio estival ( $R^2=0,58$ ) y el modelo basado en la precipitación media anual ( $p < 0,05$ ).

Los modelos temporales (variación de la PPNA de cada celda de  $1^\circ \times 1^\circ$  entre años) de ambos recursos mostraron una disminución de la respuesta de la PPNA anual a la precipitación anual a medida que la precipitación media anual aumentaba (Tabla 1, Figura 2.8). La relación entre la PPNA anual y la precipitación anual fue significativa en 6 de las 15 celdas de  $1^\circ \times 1^\circ$  analizadas, la mayoría de ellas ubicadas en sitios de menor precipitación media anual (Tabla 1). En todos los casos, las pendientes de los modelos fueron positivas. La disminución de la pendiente con la precipitación media anual fue significativamente mayor en pasturas de loma que en pastizales de bajo (Figura 2.8 A), aunque al expresar la pendiente temporal relativa a la espacial, no hubo diferencias entre recursos (Figura 2.8 B). La pendiente temporal fue inferior a la espacial en todos los casos (valores por debajo de uno del cociente entre pendiente temporal y espacial) y dicha diferencia se fue incrementando a lo largo del gradiente.

| Precipitación media anual (mm) | Pasturas de loma |                    |                | Pastizales de bajo |                    |                |
|--------------------------------|------------------|--------------------|----------------|--------------------|--------------------|----------------|
|                                | Pendiente        | Ordenada al origen | R <sup>2</sup> | Pendiente          | Ordenada al origen | R <sup>2</sup> |
| 867                            | 7,33             | -1436              | <b>0,74</b>    | 1,75               | 1560               | <b>0,78</b>    |
| 877                            | 3,50             | 4282               | 0,26           | 2,00               | 2093               | <b>0,53</b>    |
| 903                            | 3,17             | 1755               | <b>0,73</b>    | 1,83               | 2154               | <b>0,70</b>    |
| 904                            | 3,50             | 1992               | <b>0,69</b>    | 1,17               | 2452               | <b>0,54</b>    |
| 912                            | 2,33             | 2235               | <b>0,65</b>    | 1,58               | 2216               | <b>0,61</b>    |
| 939                            | 2,58             | 4162               | <b>0,53</b>    | 0,75               | 3087               | 0,19           |
| 954                            | 1,92             | 4495               | 0,38           | 1,33               | 2391               | <b>0,59</b>    |
| 956                            | 0,25             | 5753               | 0,02           | 1,08               | 3460               | 0,27           |
| 968                            | 1,92             | 4476               | 0,35           | 0,67               | 3593               | 0,19           |
| 993                            | 2,00             | 4767               | 0,44           | 1,00               | 3171               | 0,30           |
| 995                            | 1,75             | 5297               | 0,31           | 0,83               | 3284               | 0,25           |
| 996                            | 3,83             | 4389               | <b>0,57</b>    | 1,00               | 3526               | 0,23           |
| 996                            | 1,33             | 5475               | 0,38           | 0,92               | 3669               | 0,29           |
| 997                            | 2,50             | 4726               | 0,48           | 0,83               | 3702               | 0,42           |
| 999                            | 2,33             | 6460               | 0,35           | 0,08               | 4410               | 0,01           |

Tabla 2.1: Parámetros de los modelos temporales, que relacionan la PPNA anual con la precipitación anual de cada celda de 1°x1° entre los años '00'01-'07'08, para pasturas de loma y pastizales de bajo, ordenados de menor a mayor precipitación media anual. Los valores de R<sup>2</sup> en negrita indican modelos significativos p < 0,05.

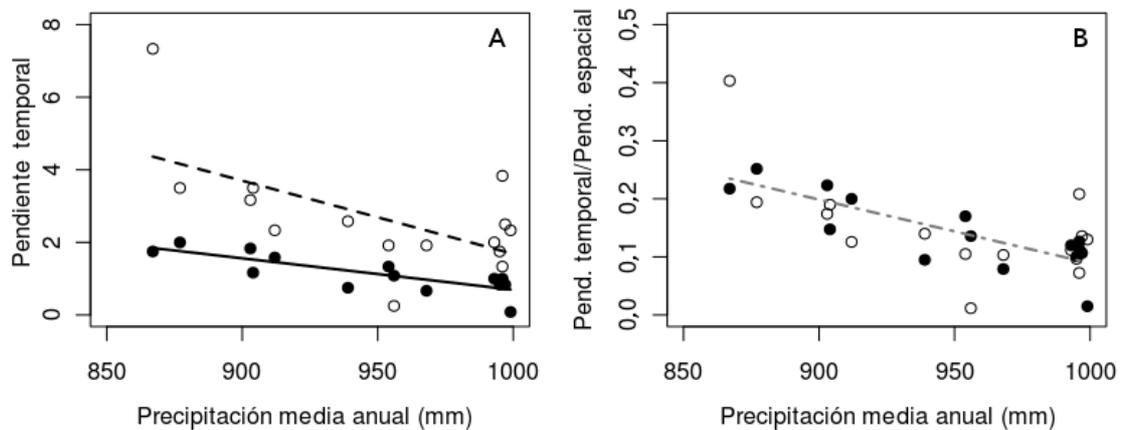


Figura 2.8: Relación entre la pendiente de los modelos temporales (A) y el cociente entre las pendientes de los modelos temporal y espacial (B) y la precipitación media anual, para pasturas de loma (línea punteada y puntos vacíos) y pastizales de bajo (línea y puntos llenos). Para el cociente entre las pendientes de los modelos temporal y espacial no se observaron diferencias entre ambos recursos por lo que se calculó una única línea de mejor ajuste.

A escala subregional, variables edáficas explicaron parte de la variación de la PPNA anual (Figura 2.9, Tabla 2). Los grupos de unidades cartográficas dentro de una celda presentaron diferencias en la PPNA media anual de hasta 1000 kg.ha<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup> (Figura 2.9, Tabla 2.2) y explicaron el 38% y el 32% de la variación espacial para pastizales de bajo y pasturas de loma, respectivamente. Las variables edáficas que más

peso tuvieron en la separación de los grupos de unidades cartográficas fueron diferentes entre celdas por lo cual no fue posible asociar las diferencias de PPNA con variables de suelo puntuales. En un ejemplo para 3 celdas de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  ubicadas en el sudoeste, centro y noreste del gradiente analizado pueden observarse la PPNA media anual y los valores promedio de las variables edáficas de los distintos grupos de unidades cartográficas (Tabla 2). Para las pasturas de loma de la celda del sudoeste, el grupo con menor PPNA media anual tuvo una menor pendiente, fue 10 cm más superficial, tuvo 2 % más de materia orgánica (MO), y tuvo una mayor humedad equivalente y capacidad de intercambio catiónico (CIC) que el grupo de mayor PPNA media anual. Para la celda del centro, el grupo con menor PPNA media anual tuvo una menor pendiente, fue 21 cm más superficial y tuvo un 2% menos de MO que el grupo de mayor PPNA media anual. Para la celda del noreste, el grupo de menor PPNA media anual tuvo más del doble de profundidad que el grupo de mayor PPNA media anual. Para los pastizales de bajo de la celda del sudoeste, el grupo con menor PPNA media anual fue 14 cm más profundo, tuvo un 3% menos de MO y una humedad equivalente 8% mayor que el suelo de mayor PPNA media anual. Para la celda del centro, el grupo con menor PPNA tuvo una pendiente mayor, fue 34 cm más profundo y tuvo una humedad equivalente 9% menor que el grupo de mayor PPNA media anual. Para la celda del noreste, el grupo de menor PPNA fue 29 cm más superficial, tuvo un 2% más de MO y una mayor CIC que el grupo de mayor PPNA media anual. Este ejemplo ilustra que las diferencias de PPNA entre unidades cartográficas no estuvieron asociadas al comportamiento consistente de las variables a lo largo de toda la región. Las diferencias entre unidades cartográficas parecen estar evidenciando síndromes de respuesta de características edáficas cuya identidad y relaciones no parecen claras con la información disponible.

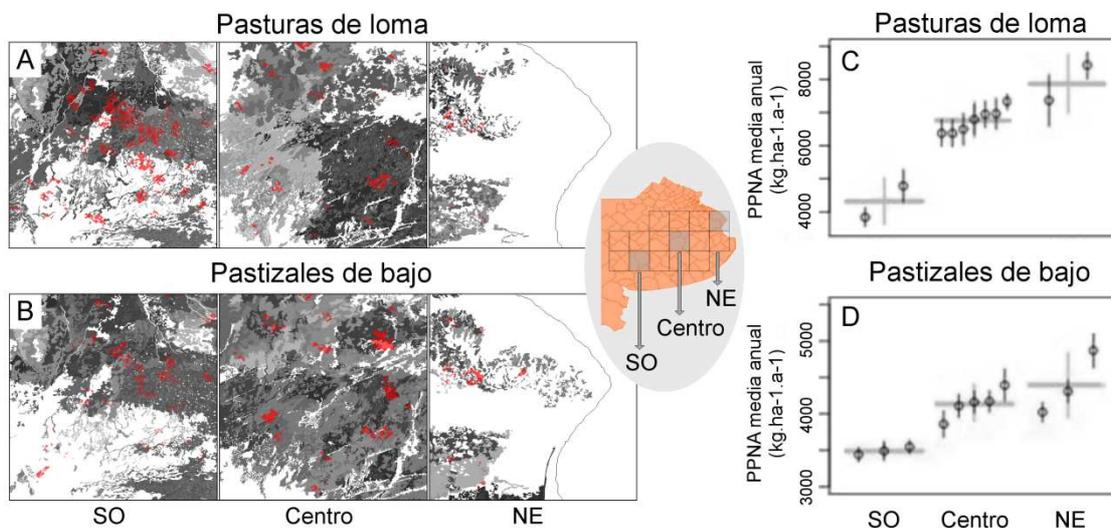


Figura 2.9: Mapas de los grupos de unidades cartográficas obtenidos a partir de las cartas de suelo 1:50000 (INTA 1995). Ejemplo para 3 celdas de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  ubicadas en el sudoeste (SO), centro y noreste (NE) del gradiente analizado, para pasturas de loma (A) y pastizales de bajo (B). Los distintos grupos de suelos están en escala de grises. Los lotes con datos de PPNA son las áreas rojas. PPNA media anual de las mismas celdas para pasturas de loma (C) y pastizales de bajo (D). Las líneas grises representan la PPNA media anual de cada celda y los puntos representan la PPNA media anual de cada grupo de unidades cartográficas dentro de cada celda. Las líneas verticales representan el desvío estándar espacial (entre lotes).

| Recurso  | Ubicación de la celda | Grupo de unidades cartográficas | PPNA media anual (kg.ha <sup>-1</sup> .a <sup>-1</sup> ) | Textura | Pendiente (%) | Profundidad (cm) | Materia Orgánica (%) | Humedad Equivalente (%) | pH  | CIC (Meq) |    |
|----------|-----------------------|---------------------------------|--|---------|---------------|------------------|----------------------|-------------------------|-----|-----------|----|
| Pastura  | SO                    | 1                               | 3839   | 90      | 0.75          | 51               | 6                    | 14                      | 7   | 24        |    |
|          |                       | 2                               | 4785   | 90      | 0.85          | 61               | 4                    | 11                      | 7.4 | 19        |    |
|          |                       | 3                               | 6374   | 90      | 0.31          | 45               | 3                    | 21                      | 7.4 | 17        |    |
|          | Centro                | 4                               | 6375   | 90      | 0.51          | 32               | 5                    | 20                      | 7.8 | 21        |    |
|          |                       | 5                               | 6497   | 90      | 0.56          | 37               | 4                    | 17                      | 7.3 | 14        |    |
|          |                       | 6                               | 6795   | 100     | 0.25          | 12               | 4                    | 30                      | 7.5 | 14        |    |
|          |                       | 7                               | 6950   | 100     | 0.36          | 16               | 4                    | 27                      | 7.3 | 12        |    |
|          |                       | 8                               | 6966   | 90      | 0.72          | 47               | 4                    | 21                      | 6.7 | 17        |    |
|          |                       | 9                               | 7335   | 90      | 0.67          | 66               | 5                    | 19                      | 7.3 | 20        |    |
|          |                       | NE                              | 10   | 7366    | 100           | 0.46             | 151                  | 4                       | 27  | 6.8       | 11 |
|          |                       |                                 | 11   | 8430    | 90            | 0.45             | 66                   | 3                       | 25  | 6.9       | 13 |
| Pastizal | SO                    | 12                              | 3440   | 90      | 0.78          | 68               | 4                    | 16                      | 7.5 | 20        |    |
|          |                       | 13                              | 3491   | 90      | 0.66          | 95               | 3                    | 6                       | 8   | 17        |    |
|          |                       | 14                              | 3547   | 90      | 0.8           | 54               | 7                    | 8                       | 6.9 | 21        |    |
|          | Centro                | 15                              | 3859   | 90      | 0.64          | 46               | 4                    | 21                      | 7.3 | 19        |    |
|          |                       | 16                              | 4108   | 90      | 0.51          | 34               | 3                    | 20                      | 7.2 | 17        |    |
|          |                       | 17                              | 4162   | 90      | 0.4           | 31               | 4                    | 22                      | 7.6 | 15        |    |
|          |                       | 18                              | 4170   | 90      | 0.47          | 67               | 3                    | 20                      | 7.7 | 18        |    |
| 19       | 4392                  | 100                             | 0.25   | 12      | 4             | 30               | 7.5                  | 14                      |     |           |    |
| NE       | 20                    | 4023                            | 90   | 0.57    | 99            | 5                | 35                   | 6.9                     | 19  |           |    |
|          | 21                    | 4309                            | 90   | 0.58    | 54            | 4                | 28                   | 6.2                     | 19  |           |    |
|          | 22                    | 4869                            | 100  | 0.41    | 128           | 3                | 32                   | 7                       | 11  |           |    |

Tabla 2.2: PPNA anual y variables analíticas promedio para los grupos de unidades cartográficas de las cartas de suelo (INTA 1995), ordenadas por recurso, ubicación de la celda y PPNA media anual ascendente. Ejemplo para 3 celdas de 1°x1° ubicadas en el Sudoeste (SO), centro y Noreste (NE) del gradiente analizado. Los grupos indicados con números estuvieron formados por las siguientes unidades cartográficas: 1 = RG1, Lpd3, LEs13, LD4, LD15; 2 = LTi2, LTi1, LMs1, LLo, LHe1, LEs14, LCo, Gui, Cda6, ACo1; 3 = VD1, LE2, GG28; 4 = LEs5, LEs, Che8, BCh; 5 = VD, LE3, EY1, Eg3, Eg1, Cri; 6 = Che; 7 = Rch, GG25, Che1; 8 = EY, ETo2; 9 = Ta30, LEs7, LE1, ETo3, Ay6, Ay4; 10 = Ud2, SV, Abb2; 11 = Md7, LL, Etch1, Etch, Br1, Br, Abb4; 12 = Ph1, LTi10, LMs, LHe3, Gui, Cru; 13 = LTi3, LTi2, LTi1, LHe2, LHe1, LEs12; 14 = LEs13, LD15; 15 = Ta32, LEs7, LEs5, LE1, GG26, ETo3, ETo2, Eg1, BCh2, Ay6; 16 = VD1, LE6, GG28, EY, ETo1, Che8, BCh; 17 = VD, Rch, LE3, GG25, Cri, Che1; 18 = LE2, EY1; 19 = Che; 20 = Vy1, Br1; 21 = Ve, LM7, Etch1; 22 = SV, Br.

A escala local, la PPNA anual de las pasturas se relacionó con la profundidad de los suelos aunque la respuesta varió entre años. El grano de la información de profundidad, que fue llevado al máximo nivel de resolución espacial que tienen las imágenes MODIS (5,3 ha), permitió reconocer heterogeneidad dentro de los lotes de los establecimientos estudiados. Dentro de un grupo de suelos considerado homogéneo para el análisis subregional, el rango de variación de profundidad de tosca estuvo entre 10 y más de 110 cm (Figura 2.10). La profundidad se relacionó positivamente con la PPNA anual de pasturas para 4 de los 6 años estudiados (Figura 2.11). La relación entre la PPNA anual y la profundidad no fue significativa con los datos del conjunto de años debido a la fuerte variación interanual de la PPNA. Dicha variación fue mayor en suelos profundos que en suelos someros (coeficiente de variación = 18% y 11% para suelos de más de 85 cm y de menos de 55 cm de profundidad, respectivamente), es decir que durante los años más productivos se expresó más la diferencia entre suelos profundos y someros. Por eso, el ajuste entre la PPNA anual y la profundidad se relacionó

positivamente con la PPNA anual ( $R^2 = 0,47$ ). Para los 6 años analizados no se encontró relación entre la PPNA anual y la precipitación o el balance hídrico estival.

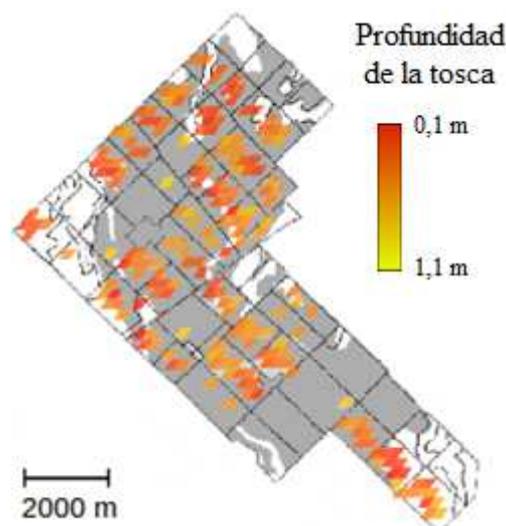


Figura 2.10: Mapa de profundidad de la capa de tosca para dos campos vecinos del partido de General Lamadrid. La profundidad de tosca está promediada para cada píxel MODIS, para los cuales hay datos de PPNA de pasturas. El área gris corresponde a un mismo grupo de unidades cartográficas de las cartas de suelos 1:50000 (INTA 1995). Sólo se incluyeron en el análisis los píxeles que se encuentran dentro del área gris.

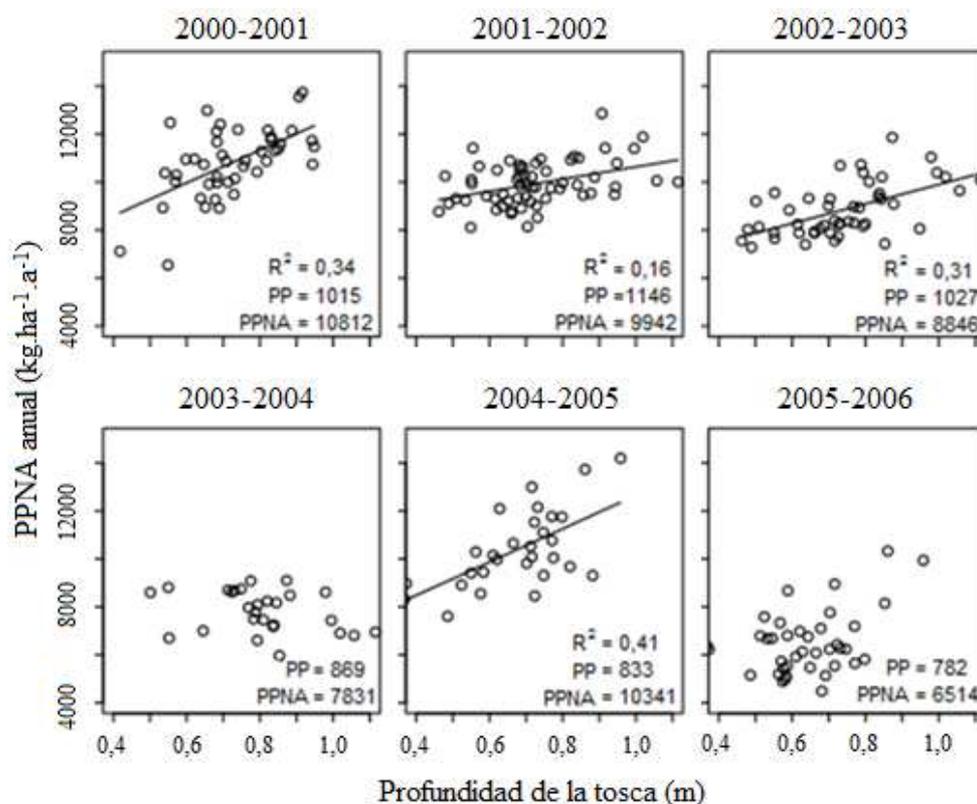


Figura 2.11: PPNA anual de pasturas en función de la profundidad de la tosca en dos campos vecinos del partido de General Lamadrid para seis campañas (de julio a junio). Aquellas campañas para las cuales la correlación fue significativa ( $p < 0,05$ ) presentan la línea de ajuste y el coeficiente de determinación. En todos los gráficos figuran la PPNA y la precipitación (PP) anual.

A escala local, también se observó una relación entre la PPNA y el pastoreo (Figura 2.12). La PPNA promedio de todas las parcelas y las tres fechas de diciembre de 2009 para las cuales se contó con imágenes satelitales HYPERION fue superior en el lote con alta carga ( $6,3 \pm 1,14 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ) que en el lote con baja carga ( $5,5 \pm 1,15 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ). La PPNA del lote con alta carga presentó una relación positiva y significativa con el tiempo posterior al pastoreo, mientras que en el lote con baja carga dicha relación no fue significativa. La disminución inmediata de la PPNA luego de un evento de pastoreo puede evidenciarse a partir de la diferencia de la PPNA de potreros pastoreados entre dos fechas sucesivas. De las 12 parcelas del lote con alta carga, 9 fueron pastoreadas dentro del período analizado (10-20 de diciembre). A su vez, de las 9 parcelas pastoreadas 8 redujeron las PPNA luego del evento de pastoreo, y la disminución promedio de la PPNA fue del 29%

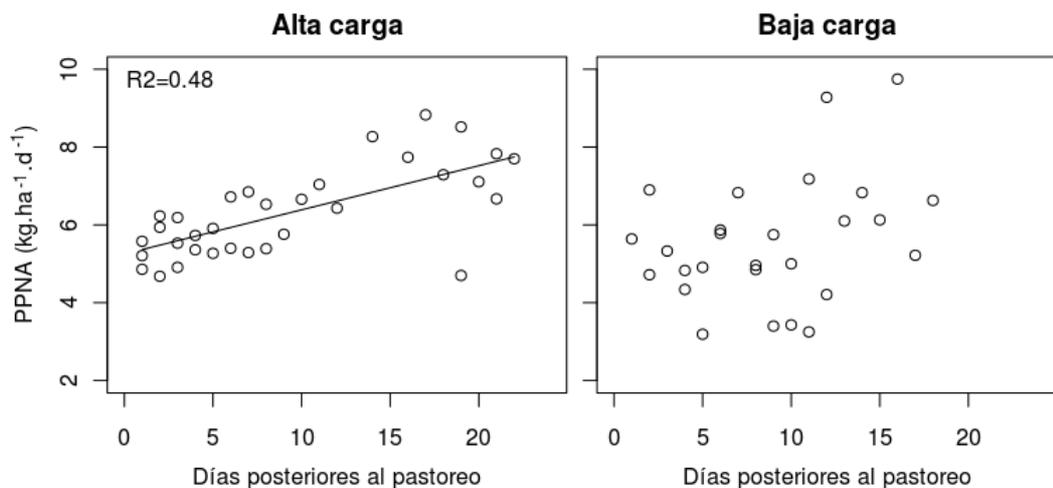


Figura 2.12: PPNA en función del tiempo posterior al pastoreo en parcelas de dos lotes sometidos a pastoreo rotativo. Cada punto corresponde a una parcela y una de tres fechas (10, 15 y 20 de diciembre de 2009). La línea muestra la relación lineal significativa que existió sólo para el lote con alta carga.

Tomando el conjunto de los patrones, la variación espacial y temporal de la PPNA asociada a los distintos controles presentó diferencias entre las escalas y entre los recursos estudiados (Figura 2.13). En pasturas de loma, la variación espacial de la PPNA anual fue máxima a escala regional asociada al balance hídrico estival, intermedia a escala subregional asociada a los grupos de unidades cartográficas de las cartas de suelos 1:50000 (INTA 1995) y mínima a escala local, asociada a la profundidad de suelos. Sin embargo, la diferencia de PPNA entre suelos de distinta profundidad fue muy variable entre años. La variación temporal de la PPNA anual de pasturas tuvo un patrón inverso al de la variación espacial: fue mínima a escala regional y máxima a escala local. En pastizales de bajo, la variación espacial de la PPNA anual también fue mayor a escala regional asociada al balance hídrico anual, aunque su variación entre años fue similar entre escalas. A diferencia de lo observado para pasturas, la variación temporal de la PPNA de pastizales también fue algo mayor a escala regional que a escala subregional. En general, la variación de la PPNA de los pastizales fue menor que la de las pasturas, excepto para la variación temporal regional.

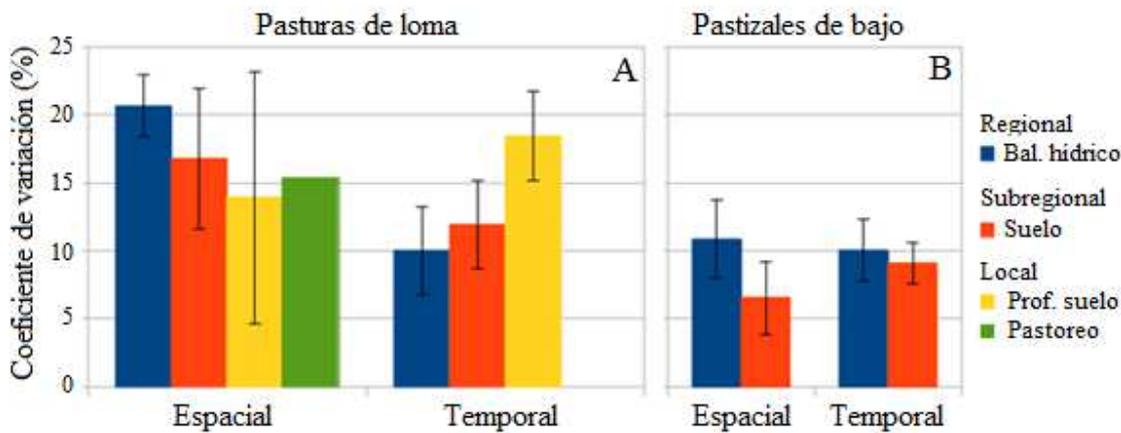


Figura 2.13: Variación espacial y temporal de la PPNA asociada a los controles a distintas escalas para pasturas de loma (A) y pastizales de bajo (B). El CV espacial promedio (barras de color) se calculó entre 4 grupos de celdas de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  agrupadas según balance hídrico (anual para pastizales y estival para pasturas) a escala regional, entre grupos de suelos dentro de cada celda a escala subregional, y entre 3 grupos de píxeles agrupados según profundidad de suelos y 3 grupos de parcelas agrupadas según tiempo posterior al pastoreo a escala local. Las líneas verticales representan el desvío estándar espacial de la PPNA entre años. Como sólo había datos de pastoreo en pasturas para un año, no se pudo calcular su variación temporal. El CV temporal promedio se calculó entre años. En este caso, las líneas verticales representan el desvío estándar entre los grupos de controles. Se hizo un análisis de sensibilidad del CV al número de grupos considerados y no se observaron diferencias significativas.

## 2.4 Discusión

Los patrones de variación espacial y temporal de la PPNA a escala regional (objetivo 1) mostraron una fuerte asociación con variables climáticas. La mayor PPNA que presentan las pasturas de loma en relación con los pastizales de bajo para un mismo nivel de precipitación puede asociarse a las diferencias en las condiciones ambientales y de manejo (Cahuépe et al. 1982). Por un lado, las pasturas de loma ocupan los suelos mejor drenados, sin las limitaciones por hidromorfismo y halomorfismo que presentan los bajos ocupados por los pastizales (León et al. 1984). Por otro lado, las pasturas son comunidades de reemplazo del pastizal zonal con especies seleccionadas por su alta PPNA, sobre las cuales se aplican prácticas agronómicas como la fertilización y el control de malezas. El incremento de la diferencia en la eficiencia en el uso de la precipitación a favor de las pasturas que ocurre a lo largo del gradiente de precipitación puede deberse a la mayor capacidad de respuesta de las especies seleccionadas bajo condiciones ambientales más favorables (Sanderson et al. 2004). El modelo de Sala et al. (1988), que por su robustez ha sido extrapolado a la región de estudio (Verón et al. 2002), sobreestima la PPNA por entre 1500 y 1000  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  para pastizales de bajo y la subestima por entre 0 y 1500  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  para pasturas de loma para los extremos seco y húmedo del gradiente, lo cual resulta lógico ya que se trata de comunidades zonales, pero que no han sido reemplazadas con especies más productivas. Si bien hay trabajos que resaltan el impacto del uso de la tierra sobre la PPNA (Paruelo et al. 2001; Guerschman et al. 2003; Bradford et al. 2006), no hay trabajos que describan los patrones de variación de la PPNA para distintos recursos/ambientes dentro de una misma región con la cobertura espacial y temporal de datos de esta tesis. Estos

resultados muestran diferencias de PPNA entre los principales recursos forrajeros y, en parte, expresan el impacto humano sobre el funcionamiento de los sistemas ganaderos.

Resulta llamativo el alto grado de ajuste entre la PPNA media anual y la precipitación media anual encontrado dado el gradiente de precipitación media anual relativamente estrecho, de 850 a 1000 mm. Si sólo se incluyen los datos que están dentro del rango de precipitación explorado en este estudio, el modelo de Sala et al. (1988) y los modelos locales para trigo (Verón et al. 2002) o para un estimador de la PPNA a escala departamental (Di Bella et al. 2009) no son significativos ( $p > 0,15$ ). Una posible causa de la mayor relación encontrada en este trabajo es la cantidad de datos y calidad de la fuente de datos utilizada. Para la escala regional se utilizaron datos de PPNA de lotes para un total de 400.000 ha distribuidas dentro de la región de estudio y estimados de manera objetiva a partir de información satelital, meteorológica y de uso de cada lote. En cambio, para el modelo de Sala et al. (1988), las estimaciones de PPNA provienen de mediciones a campo en numerosos sitios a lo largo de toda la región, lo cual conlleva complicaciones metodológicas (Sala y Austin 2000), mientras que para los modelos locales, que se basan en sensores remotos, el mayor grano utilizado incluyó una mayor heterogeneidad en la unidad de observación.

Las diferencias en el patrón de estacionalidad a lo largo del gradiente de precipitaciones pueden asociarse con la estructura de la vegetación. La abundancia de especies  $C_4$  (estivales) en los pastizales aumenta en sentido SO-NE (Perelman et al. 2001; Epstein et al. 2002), junto con las precipitaciones y, parcialmente, con la temperatura que aumenta en sentido S-N (Damario y Pascale 1988). En cambio, las pasturas implantadas en toda la región tienen una composición similar. La mayor abundancia de especies  $C_4$  en los pastizales hacia el extremo húmedo y cálido del gradiente es consistente con el retraso en el inicio de la estación de crecimiento y la mayor concentración de la PPNA (mayor estacionalidad). En cambio, la estacionalidad de las pasturas parece responder a la temperatura, ya que la PPNA invernal aumenta, el inicio de la estación de crecimiento se adelanta y la estación de crecimiento se alarga a lo largo del gradiente. Estas respuestas opuestas de ambos recursos se manifiestan en una estación de crecimiento un mes más larga para pastizales en el extremo seco y un mes más larga para pasturas en el extremo húmedo del gradiente. La importancia de la temperatura como control de la PPNA de las pasturas también se observa en el mayor ajuste del modelo espacial luego de incorporar el balance hídrico del verano. Estas respuestas ante variables ambientales en distintos momentos del año que presentan ambos recursos resalta la importancia de la estacionalidad de la precipitación y la temperatura como determinantes de la PPNA (Guo et al. 2012).

La respuesta temporal de la PPNA a la precipitación no presentó un patrón de respuesta óptimo, probablemente debido a que el gradiente de precipitación analizado (850-1000 mm) fue superior al valor donde se encuentra la máxima respuesta de la PPNA a la variación interanual de la precipitación (~500 mm; Paruelo et al. 1999a; Hsu et al. 2012). Por el contrario, se encontró una respuesta lineal negativa como la descrita por Verón et al. (2002) para cultivos de trigo en la región Pampeana. La sensibilidad de la PPNA anual ante variaciones interanuales en la precipitación disminuyó de manera más marcada en las pasturas de loma que en los pastizales de bajo. Un cambio en la precipitación equivalente a un 1% de la precipitación anual promedio en el extremo más seco del gradiente representó un cambio de la PPNA anual de 0,8% y 0,5% en pasturas y pastizales, respectivamente, mientras que en el extremo más húmedo representó un cambio de 0,2% en ambos recursos. La diferencia de sensibilidad entre ambos recursos puede ser explicada por la hipótesis de Paruelo et al. (1999a) que propone una disminución de las restricciones en la estructura de la vegetación y un incremento de las

restricciones biogeoquímicas a lo largo del gradiente de precipitación, cuya combinación limita la capacidad de la vegetación de responder ante cambios interanuales de precipitación. En el extremo seco del gradiente analizado, ambas restricciones presentan niveles intermedios (Paruelo et al. 1999a; Hsu et al. 2012), pero como las prácticas agronómicas que se aplican sobre las pasturas de loma compensan sus restricciones estructurales, las pasturas de loma tienen una mayor capacidad de responder a cambios interanuales de precipitación. En cambio, en el extremo húmedo del gradiente analizado, las restricciones biogeoquímicas son altas y las estructurales son poco relevantes, por lo que ambos recursos presentan una baja capacidad de responder a cambios interanuales de precipitación.

Los patrones de variación de la PPNA a escalas más finas como la subregional y la local (objetivo 2) se relacionaron con variables edáficas y con el pastoreo, aunque dichas relaciones variaron en el tiempo y el espacio. A escala subregional (dentro de las celdas de  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  climáticamente homogéneas), los grupos de unidades cartográficas explicaron el 38% y el 32% de la variación de la PPNA de pastizales de bajo y pasturas de loma, respectivamente, aunque no fue posible relacionar variables de suelo puntuales con la PPNA. A su vez, a escala local, tanto la profundidad de suelos como el tiempo posterior al pastoreo permitieron explicar variaciones de la PPNA anual dentro de lotes, aunque la relación de PPNA con profundidad de suelos sólo se expresó en los años más productivos y la relación con el pastoreo sólo se observó cuando la carga animal instantánea fue alta. Estos resultados muestran la dificultad de generalizar las relaciones que ocurren a escalas finas (Smart et al. 2007), debido a la mayor cantidad de factores involucrados en comparación con escalas más gruesas (Sala et al. 1988). Si bien los casos estudiados mostraron relaciones entre la PPNA y variables aisladas, los múltiples factores que operan a escalas finas pueden presentar interacciones. Por ejemplo, la respuesta de la estructura de la vegetación al pastoreo puede variar según el tipo de suelo (Sasaki et al. 2008), mientras que las variables de los suelos que mejor explican diferencias en la PPNA pueden variar según del status hídrico y nutricional de las plantas (Vázquez et al. 2001). Debido a esta complejidad, para comprender mejor las relaciones que ocurren a escalas espaciales finas se requieren herramientas que monitoricen los recursos de manera sistemática. En ese sentido los resultados obtenidos en esta tesis, que muestran que, aún en su máximo nivel de detalle, la PPNA presenta relaciones significativas con varios controles ambientales, abren las puertas para futuros estudios que consideren una mayor cantidad de controles espaciales a lo largo de varios años.

La magnitud de la variación espacial y temporal presentó diferencias entre recursos y entre escalas (objetivo 3). Entre recursos, la menor variación espacial y temporal observada para pastizales de bajo en comparación con pasturas de loma coincide con la mayor estabilidad asociada a la riqueza de especies (Tilman et al. 1997). Entre escalas el coeficiente de variación espacial de la PPNA disminuyó a medida que se consideraban escalas más finas. Esto significa que, en términos relativos, la PPNA varió más entre áreas de diferente balance hídrico a nivel regional que entre grupos de suelos a nivel subregional y que entre grupos de profundidad de suelos o entre parcelas con distinto tiempo posterior al pastoreo a escala local. Sin embargo, pueden encontrarse diferencias similares de PPNA en términos absolutos en todas las escalas estudiadas. Por ejemplo, la diferencia de la PPNA de pasturas de loma entre ambos extremos del gradiente regional de balance hídrico estival fue de  $2600 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ . Diferencias similares pueden encontrarse a escala subregional entre grupos de suelos diferentes en la zona central del gradiente, con una PPNA anual promedio de  $6000 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  y un coeficiente de variación del 18%, o a escala de lote entre suelos de

distinta profundidad en pasturas con una PPNA anual promedio de  $9000 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  y un coeficiente de variación del 14%, como la estudiada en la zona de General Lamadrid. Esta alta variación espacial de la PPNA que ocurre aún a escalas más finas coincide con el patrón de heterogeneidad florística de la región, donde en cada área de  $10 \text{ km}^2$  es posible encontrar el 50% de la riqueza de especies de toda la región distribuida como un mosaico de comunidades a lo largo del paisaje (Perelman et al. 2001; Aragón y Oosterheld 2008).

Para la variación temporal de la PPNA, se encontró un patrón opuesto al espacial, es decir que la variación temporal relativa fue mayor a escalas más finas que a escalas más gruesas. Esto significa que la escala relevante para toma de decisiones de manejo a nivel de establecimiento, la local, es la de mayor incertidumbre en la respuesta. Retomando el ejemplo de las pasturas de General Lamadrid del párrafo anterior, la PPNA de los años más productivos es  $3200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  mayor que la de los años menos productivos, diferencia  $600 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  mayor que la diferencia promedio entre suelos someros y profundos. Contar con modelos de prospección de la PPNA a esta escala sería importante para reducir el nivel de incertidumbre de la PPNA. Dicho tema se abarcará en el próximo capítulo.

Este trabajo muestra la utilidad de la información de PPNA derivada de sensores remotos de resolución espacial moderada ( $5,3 \text{ ha}$ ) para estudiar los patrones de variación espacial y temporal de la PPNA a distintas escalas. La combinación única de los datos de PPNA de amplia extensión, grano fino y detalle de tipo de uso para los dos recursos forrajeros más importantes de la región permitió evaluar los controles a distintas escalas. Así, fue posible describir relaciones entre la PPNA y variables climáticas a escala regional, variables edáficas a escala subregional y profundidad de suelos y pastoreo a escala local. También fue posible comparar la variación entre las distintas escalas espaciales. Los modelos espaciales y temporales generados a escala regional pueden ser usados como referencia para futuros trabajos que estudien aspectos de la producción ganadera o procesos de los ecosistemas de la región, mientras que los casos evaluados a escalas subregional y local muestran los patrones de variación de la PPNA relevantes a nivel de toma de decisiones de manejo.

## **CAPÍTULO 3**

### **PROSPECCIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PRIMAVERAL EN PASTIZALES Y PASTURAS DE LA PAMPA DEPRIMIDA**

### 3.1 Introducción

La variación interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de pastizales y sabanas es considerable y genera una de las mayores incertidumbres del manejo de estos recursos para la explotación ganadera (Lauenroth y Sala 1992). En pastizales semiáridos y húmedos, la PPNA de los años más productivos puede triplicar a la de los menos productivos (Lauenroth y Sala 1992; Briggs y Knapp 1995). Esta variación de la PPNA implica cambios proporcionales en la capacidad de carga de los sistemas lo cual conduce a períodos alternados de sobre y subpastoreo en sistemas con cargas animales moderadas. Entender los controles de la variación temporal de la PPNA podría ayudar a tomar decisiones de manejo adecuadas que permitan mantener o incrementar la productividad de los sistemas pastoriles. Para que esto sea posible, quienes manejan estos sistemas necesitan modelos de prospección que estimen la PPNA futura con una anticipación que les permita tomar y llevar a cabo las decisiones.

Para generar modelos de prospección de la PPNA es necesario caracterizar y evaluar el efecto memoria del ecosistema: el retraso en la respuesta de la PPNA a variaciones ambientales. Este retraso es debido a diversos mecanismos, como el almacenaje de agua de los suelos, las repuestas plásticas a nivel de planta individual, los procesos poblacionales (Wiegand et al. 2004), o los biogeoquímicos que influyen sobre la disponibilidad de nutrientes (Schimel y Parton. 1986). Una consecuencia práctica del efecto memoria es que en la medida que las condiciones ambientales de un momento determinen una buena parte de la PPNA posterior, se podría contar con modelos de prospección de la PPNA basados en condiciones ambientales previas. A escala anual, la memoria de un sistema resulta en respuestas de la PPNA ante la precipitación del mismo año más atenuadas cuando años más productivos se alternan con años menos productivos y en respuestas amplificadas cuando los más productivos y menos productivos se suceden en series de varios años (Oesterheld et al. 2001). Sin embargo, en pastizales el efecto memoria suele manifestarse más frecuentemente a escalas de tiempo más cortas, como la estacional o la mensual (Jobbágy y Sala 2000; Fabricante et al. 2009) aunque Wiegand et al. (2004) describieron patrones de demora de entre 3 meses y 4 años. A escalas de tiempo más cortas, otras variables (p.ej. temperatura) pueden aparecer como importantes para explicar los cambios de la PPNA (Jobbágy y Sala 2000).

A escalas espaciales finas, los controles ambientales o la relación entre esos controles ambientales y la PPNA pueden variar debido a diferencias en la disponibilidad de recursos o en el funcionamiento de la vegetación entre unidades del paisaje. Por un lado, aspectos físicos y químicos de los suelos (Swemmer et al. 2007) o diferencias topográficas, a través de la redistribución de la precipitación, generan una disponibilidad diferencial de agua y nutrientes entre unidades del paisaje y modifican la asociación entre la precipitación y la PPNA anual (Bork et al. 2001). A su vez, la disponibilidad de agua al inicio de la estación de crecimiento se relaciona con la PPNA anual del pastizal durante toda la estación de crecimiento (Wight et al. 1984). Por otro lado, los tipos funcionales de plantas pueden diferir en su patrón de asociación con las variables ambientales. Jobbágy y Sala (2000) describieron un mayor retraso en la respuesta a la precipitación de arbustos en comparación con pastos de la Estepa Patagónica y lo relacionaron con diferencias en la utilización de los recursos (p.ej. profundidad de raíces). Sin tener que llegar a formas de vida tan contrastantes, también pueden observarse diferentes respuestas de la PPNA a las condiciones ambientales previas entre comunidades de pastizal dominadas por especies estivales e invernales. En las primeras se describió una asociación de la PPNA anual con la precipitación

primaveral del mismo año, mientras que en las segundas, la PPNA anual también se asoció a la precipitación primaveral del año anterior y a la fecha de la última helada (Shiflet y Dietz 1974; Smart et al. 2007). Estas respuestas pueden asociarse a las condiciones ambientales durante los momentos de máximo crecimiento (primavera-verano), de generación de nuevos macollos (primavera-otoño anterior) y de supervivencia de esos nuevos macollos (invierno anterior), que varían entre comunidades (Cable 1975).

Como se vio en el capítulo previo, la Pampa Deprimida presenta una fuerte variación interanual de la PPNA a escala espacial fina y una marcada heterogeneidad de grano fino dada por sutiles diferencias edáficas y topográficas que se asocian a distintas unidades de vegetación (Burkart et al. 1990; Burkart et al. 1998; Perelman et al. 2001). Entonces, es posible encontrar distintas unidades del paisaje en áreas relativamente pequeñas. En las áreas ocupadas por vegetación natural, las distintas unidades de vegetación presentan diferencias tanto en la estacionalidad, como en la magnitud de la PPNA (Aragón y Oesterheld 2008). Asimismo, en las áreas ocupadas por pasturas implantadas, pueden observarse diferencias de PPNA asociadas a diferencias en la profundidad de suelos (Figura 2.11). Sin embargo, sólo se cuenta con descripciones de los controles de la variación temporal de unidades del paisaje a una escala espacial gruesa (a escala subregional; Posse et al. 2005). La descripción del efecto memoria de las distintas unidades de vegetación que ocurren a escala fina podría ayudar a entender su funcionamiento. Además, como se trata de una escala útil para tomar decisiones a nivel predial los posibles modelos de prospección podrían tener utilidad como herramienta de manejo.

En los sistemas pastoriles, la PPNA primaveral es importante para la toma de decisiones de manejo. Durante la primavera se produce la mayor cantidad de forraje de calidad. En sistemas con una carga animal moderada, la PPNA comienza a superar a la demanda de forraje luego del déficit de PPNA invernal, lo cual representa dejar de depender de reservas forrajeras para evitar una movilización excesiva de reservas corporales animales. Por eso, la PPNA primaveral suele utilizarse para definir la carga animal (Pacín, comunicación personal). Además, durante la primavera se observa la mayor diferencia en el funcionamiento de las distintas comunidades de pastizal de la región (Aragón y Oesterheld 2008), lo cual coincide con la alta actividad que presentan tanto las especies invernales, como las estivales durante ese período (Sala et al. 1981a).

El objetivo de este capítulo es generar modelos de prospección de la PPNA durante el inicio de la primavera en pastizales correspondientes a distintas unidades de vegetación y en pasturas que ocupan suelos con diferente profundidad. Se evaluarán cuatro comunidades típicas del pastizal de la Pampa Deprimida (Perelman et al. 2001) y dos tipos de pasturas de la zona de la depresión de Laprida: implantadas sobre suelos profundos y sobre suelos someros. Se proponen como hipótesis: 1) en comunidades de pastizal que difieren en la estacionalidad de la producción, las condiciones anteriores más determinantes de la PPNA primaveral tendrán lugar en los momentos de mayor actividad de las especies dominantes, debido a que los procesos que ocurren durante esos momentos (semillazón, macollaje), condicionan la PPNA futura y 2) en pasturas que difieren en la profundidad de los suelos, las condiciones anteriores más determinantes de la PPNA primaveral serán las que afecten la disponibilidad de agua, y se expresarán más en suelos someros que en suelos profundos debido a su menor capacidad de retención hídrica. Las predicciones son: 1) la PPNA primaveral temprana de las comunidades dominadas por especies invernales se asociará más a las condiciones ambientales durante la primavera, el otoño y el invierno anteriores, mientras que la PPNA primaveral temprana de las comunidades dominadas por especies

estivales responderá más a las condiciones ambientales de la primavera, el verano y el otoño anteriores, y 2) la PPNA primaveral temprana en pasturas se asociará más a la precipitación y a la temperatura máxima del verano anterior en suelos someros que en suelos profundos.

## 3.2 Materiales y métodos

### 3.2.1 Selección de las áreas de estudio

En la Pampa Deprimida se han descripto cuatro comunidades de pastizal (Perelman et al., 2001), que están asociadas a características topográficas y edáficas (Burkart et al. 1990; Burkart et al. 1998; Perelman et al. 2001) y presentan diferencias en la magnitud, en la estacionalidad y en la variación interanual de la PPNA (Aragón y Oesterheld 2008). Las praderas de mesófitas se encuentran en las partes más altas del paisaje, con suelos bien drenados. Las praderas húmedas de mesófitas se encuentran en áreas planas, en posiciones intermedias del paisaje. Las praderas húmedas se encuentran en posiciones bajas del paisaje y están sujetas a inundaciones frecuentes. Mientras que las estepas de halófitas se encuentran en depresiones que presentan suelos halomórficos. Las praderas de mesófitas, que tienen la mayor proporción de especies C3, presentan la mayor PPNA anual, con un crecimiento bimodal con un pico de crecimiento en primavera y otro en otoño. Las praderas húmedas de mesófitas y praderas húmedas presentan una PPNA anual intermedia y también tienen un crecimiento bimodal, pero con un inicio de la estación de crecimiento más tardío. Las estepas de halófitas, que tienen la mayor proporción de especies C4, presentan la menor PPNA anual y tienen un único pico de crecimiento durante el verano.

A su vez en los recursos forrajeros implantados también existe una heterogeneidad de grano fino asociada al ambiente. En particular, en la zona de la Depresión de Laprida, los suelos Argiudoles que ocupan las áreas con relieve positivo (Batista et al. 1988) están ocupados principalmente por una rotación de agricultura con pasturas implantadas y presentan una capa de tosca próxima a la superficie, a una profundidad variable desde unos pocos centímetros hasta más de un metro que limita la capacidad de retención hídrica de los suelos. La profundidad de los suelos se asocia positivamente con la PPNA anual de pasturas (Figura 2.11) y con el rendimiento de los cultivos (Del Pino, comunicación personal).

Se escogieron áreas de pastizales y pasturas donde pudieran encontrarse las distintas unidades de vegetación natural e implantada. Para pastizales, se trabajó en una zona del partido de Pila de 60 km x 43 km para la cual existe un mapa de las cuatro principales unidades de vegetación descriptas más arriba (Perelman et al. 2001; Aragón y Oesterheld 2008). Para pasturas, se trabajó en dos campos ubicados en el partido de General Lamadrid, próximos a la localidad de Líbano, para los cuales se contaba con un muestreo sistemático de la profundidad de tosca cada 50 m en un total de 800 ha (datos utilizados en el capítulo 2 para evaluar el efecto de la profundidad sobre la PPNA anual). Se analizaron por separado los píxeles someros y profundos. Se consideraron someros a los píxeles con una profundidad de suelos promedio inferior a 0,6 m (~ 300 ha) y profundos a los píxeles con una profundidad promedio superior a 0,9 m (~ 100 ha). Se excluyeron los píxeles intermedios de manera de tener un mayor contraste entre ambas situaciones.

### 3.2.2 Generación de los modelos de prospección

Para cada una de las unidades de vegetación se generaron modelos de

prospección de la PPNA primaveral temprana (acumulada durante septiembre y octubre) a partir de variables ambientales de meses previos. Las variables ambientales que se utilizaron fueron: la precipitación mensual, como medida de la entrada de agua, la temperatura mensual máxima del verano, como medida de la demanda de agua, la temperatura mínima de los meses de junio y julio, como medida de las limitantes directas y biogeoquímicas, y la PPNA de períodos previos, que resume el conjunto de limitantes que afectaron al crecimiento vegetal.

Los datos de PPNA de ambos recursos que se utilizaron para realizar las prospecciones de la PPNA primaveral temprana se calcularon a partir de imágenes MODIS. Se calculó la PPNA de píxeles individuales (5,3 ha) a partir de los datos de índice verde MODIS y la radiación incidente y los algoritmos utilizados en el sistema de seguimiento de la PPNA desarrollado en el LART (descrito en la sección 2.2.1). Los píxeles de cada unidad de vegetación fueron promediados a nivel mensual. Para pastizales se usaron 11 años de datos (entre las campañas 2000-2001 y 2010-2011), mientras que para pasturas se usaron 7 años de datos debido a la escasez de parcelas ocupadas con pasturas en las últimas 4 campañas.

Las variables climáticas se interpolaron a partir de estaciones meteorológicas cercanas. Las estaciones utilizadas para los pastizales estuvieron ubicadas en Pila, Dolores y el establecimiento El Porvenir (-58,6°, -36,6°), y para las pasturas en Gral. Lamadrid, Laprida, Cnel. Pringles y Cnel. Suárez. La distancia entre estaciones y sitios de estudio no superó los 40 km. Los datos de precipitación fueron suavizados por una media móvil de tres meses en la que al mes del centro se le dio un peso del 50% y a los dos meses extremos del 25%.

Los modelos de prospección se generaron en dos pasos. Primero, para cada unidad de vegetación se evaluaron todos los modelos de regresión lineal simple usando como variable dependiente a la PPNA primaveral y como variable independiente a la precipitación de meses anteriores. Se decidió comenzar evaluando sólo a la precipitación como potencial predictora porque es una variable de fácil disponibilidad para su uso eventual por productores y asesores. Se calculó la precipitación acumulada de períodos variables de tiempo (meses individuales o grupos de meses de duración creciente) durante 10 meses previos al período analizado (55 combinaciones de meses). Se compararon todos los modelos de regresión lineal (55 modelos,  $n = 11$  y 7 para pastizales y pasturas) y se seleccionó el de mayor ajuste. Luego se evaluó si las temperaturas mínimas y máximas y la PPNA de los períodos previos, que son más difíciles de obtener, permitían mejorar el modelo seleccionado basado en las precipitaciones mensuales. Se evaluaron de manera exhaustiva todos los modelos simples y múltiples combinando todas las variables y se seleccionó el mejor modelo de acuerdo al criterio BIC (Schwarz 1978). Todos los cálculos fueron hechos con el software R (R Development Core Team 2011). Para el análisis exhaustivo se usó el paquete R “leaps” (Lumley 2009, a partir de código Fortran de Miller).

### 3.2.3 Productividad y ambiente de las áreas de estudio

De acuerdo a la base de datos utilizada, las distintas unidades de vegetación a estudiar difirieron en la PPNA pero no en su variabilidad interanual (Figura 3.1). Tal como habían indicado Aragón y Oesterheld (2008), la PPNA primaveral temprana (Septiembre-Octubre) promedio de las comunidades de pastizal disminuyó significativamente a lo largo del gradiente de humedad-halomorfismo: las praderas de mesófitas fueron las más productivas y las estepas de halófilas las menos productivas ( $p < 0.05$ ). A su vez, las pasturas sobre suelos profundos presentaron una PPNA primaveral temprana 12% mayor que las pasturas sobre suelos someros ( $p < 0,05$ ). En cambio, el

coeficiente de variación interanual no fue significativamente diferente en ninguno de los contrastes anteriores (Figura 3.1). Además, como indicador de la sincronía de la PPNA primaveral temprana, se calculó la correlación ( $r$ ) de la PPNA primaveral temprana de los distintos años entre unidades de vegetación. Entre las comunidades de pastizal, el  $r$  varió entre 0,58 y 0,8, mientras que entre pasturas de suelos someros, el  $r$  fue de 0,91. Esto indica que años productivos en pasturas de suelos profundos también fueron productivos en suelos someros y viceversa, mientras que entre pastizales este comportamiento se manifestó menos fuertemente. Entre recursos, la magnitud de la PPNA primaveral temprana y el coeficiente de variación interanual fueron 3 y 2,5 veces mayores en pasturas que en pastizales (Figura 3.1). Es necesario recordar que los suelos que ocupan y el manejo que reciben ambos recursos son diferentes (Cahuépe et al. 1982).

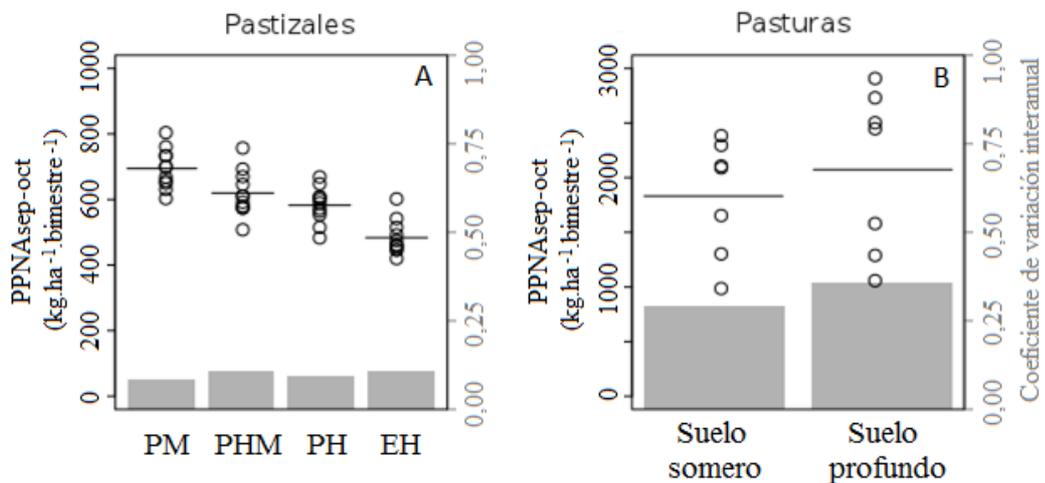


Figura 3.1: PPNA promedio y coeficiente de variación interanual para distintas comunidades de pastizal (A) y pastura (B). Los círculos representan la PPNA promedio de septiembre-octubre de cada campaña y las líneas negras horizontales la PPNA promedio de todas las campañas (eje principal; notar la diferencia de escala entre ambos gráficos). Las barras grises representan el coeficiente de variación interanual de la PPNA (eje secundario). PM = Pradera de mesófitas, PHM = Pradera húmeda de mesófitas, PH = Pradera de hidrófitas y EH = Estepa de halófitas.

El patrón de variación de las variables climáticas fue similar en ambos sitios (Figura 3.2). La precipitación varió fuertemente dentro del año y entre años. El semestre primavera-estival acumuló alrededor del 65% de la precipitación anual, mientras que el coeficiente de variación interanual de la precipitación mensual promedio superó el 55%. La temperatura mínima mensual promedio de los meses de junio y julio fue de 3,4 °C y 3,1 °C en las áreas de pastizal y de 3 °C y 2,9 °C en las áreas de pastura. Al igual que la precipitación, la temperatura mínima mensual de junio y julio presentó una fuerte variación interanual (coeficiente de variación interanual mayor al 50%). La temperatura máxima mensual promedio estival fue de 28,2 y 29,2 °C para las áreas de pastizal y pastura, respectivamente. A diferencia de las variables anteriores, la variación interanual de la temperatura máxima mensual estival fue baja (coeficiente de variación interanual menor a 5%), aunque su desvío estándar fue similar al de la temperatura mínima de los meses de junio y julio.

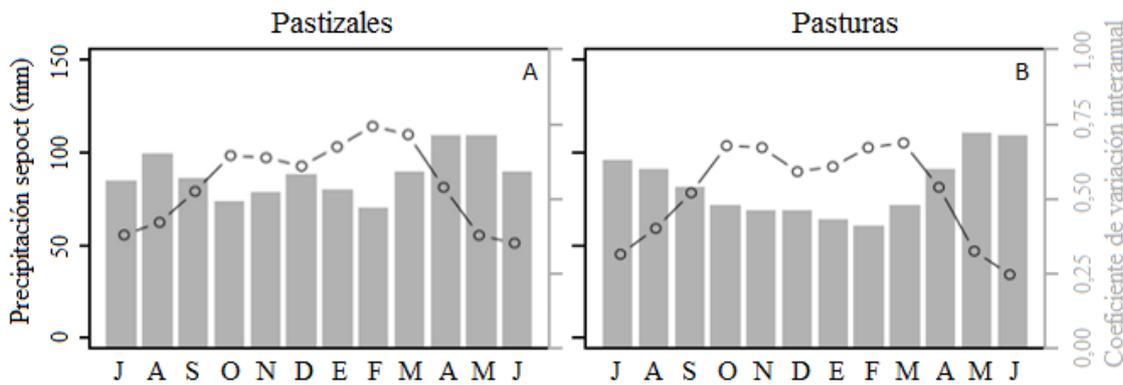


Figura 3.2: Promedio y coeficiente de variación interanual de la precipitación mensual para los sitios con pastizales (A) y pasturas (B). La línea negra con puntos representa la precipitación mensual promedio (mm, eje principal). Las barras grises representan el coeficiente de variación interanual de la precipitación mensual (eje secundario).

### 3.3 Resultados

La precipitación de meses anteriores permitió explicar la PPNA de la primavera temprana de las comunidades de pastizal (Figura 3.3), pero no la de las pasturas. Para tres de las cuatro comunidades de pastizal (pradera de mesófitas, pradera húmeda de mesófitas y estepa de halófitas) la precipitación de meses anteriores explicó alrededor del 60% de la PPNA de la primavera temprana. En cambio, para la pradera húmeda, la PPNA de la primavera temprana no fue explicada de manera significativa por la precipitación de períodos previos ( $p > 0,05$ ). Las tres comunidades cuya PPNA primaveral se relacionó con la precipitación previa difirieron ligeramente en el tiempo de retraso y la duración del período que explicó la variación de PPNA. Para la pradera de mesófitas, la PPNA primaveral temprana fue más explicada por la precipitación de marzo. La precipitación de meses anteriores o posteriores, tanto individual, como acumulada tuvo una menor capacidad de explicación de la PPNA (Figura 3.3 A). Para la pradera húmeda de mesófitas, la PPNA primaveral temprana fue más explicada por la precipitación de abril. Además, se encontró un segundo momento de alta respuesta de la PPNA a la precipitación en torno al mes de noviembre (Figura 3.3 B). Para la estepa de halófitas, la PPNA primaveral temprana fue más explicada por la precipitación acumulada durante los meses de febrero y marzo. También se observó un segundo momento de alta respuesta, aunque de menor magnitud que el primero, en torno al mes de mayo (Figura 3.3 D). Para las pasturas de suelos someros y profundos, la PPNA de la primavera temprana no fue explicada de manera significativa por la precipitación de períodos previos ( $p > 0,05$ ).

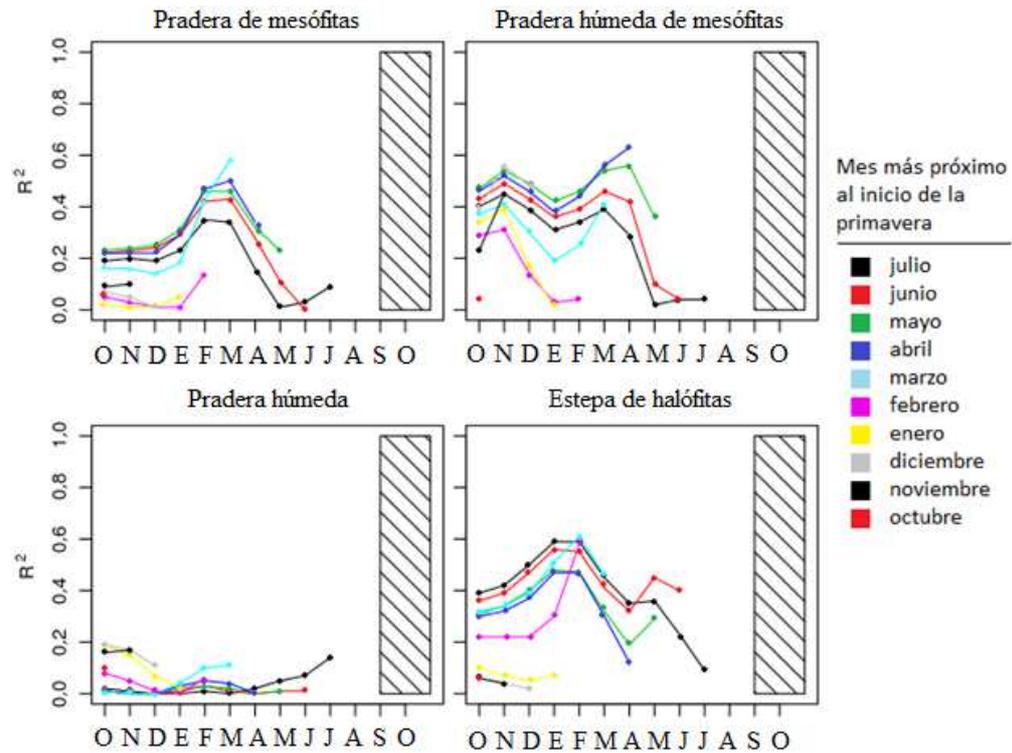


Figura 3.3: Coeficientes de determinación de la relación entre la PPNA primaveral temprana de las distintas comunidades de pastizal y la precipitación mensual acumulada durante períodos variables de tiempo previos a septiembre. Los distintos colores indican el mes más próximo al inicio de la primavera a partir del cual se comienza a acumular la precipitación. La barra rayada indica el período de PPNA a predecir.

La inclusión de las otras variables climáticas y la PPNA de períodos previos, que por sí solas no explicaron mayor variación de la PPNA primaveral temprana que la precipitación de meses anteriores, aumentó la explicación de la PPNA primaveral temprana en la mayoría de los casos (Tabla 3.1). Para la pradera de mesófitas y la pradera húmeda de mesófitas, la combinación de la precipitación y la temperatura mínima de julio mejoró la capacidad de explicación de la PPNA primaveral temprana que tenía la precipitación sola. Ambas variables se relacionaron positivamente con la PPNA primaveral temprana. Para la pradera húmeda, las variables adicionales no permitieron explicar significativamente la PPNA primaveral temprana, mientras que para la estepa de halófitas tampoco permitieron mejorar significativamente la capacidad de explicación que tuvo la precipitación acumulada durante febrero y marzo. En pasturas, cuya PPNA primaveral temprana no se relacionó con la precipitación, la inclusión de las nuevas variables permitió explicar de manera significativa la PPNA. La PPNA primaveral temprana de pasturas de suelos profundos se relacionó positivamente con la PPNA invernal. En cambio, para suelo someros además de la relación positiva con la PPNA invernal, se observó una relación negativa de la PPNA primaveral temprana con la temperatura máxima de verano anterior.

| Unidad de vegetación        | Modelo  | n  | R <sup>2</sup> | valor p |
|-----------------------------|---|----|----------------|---------|
| Pradera de mesófitas        | $PPNA_{\text{sep-oct}} = 513 + 1,17 PP_{\text{mar}} + 13,81 T_{\text{mín, jul}}$  | 11 | 0,77           | 0,01    |
| Pradera húmeda de mesófitas | $PPNA_{\text{sep-oct}} = 488 + 0,95 PP_{\text{abr}} + 9,84 T_{\text{mín, jul}}$   | 11 | 0,83           | < 0,01  |
| Pradera húmeda              | $PPNA_{\text{sep-oct}} = \text{NS}$   | 11 | -              | -       |
| Estepa de halófitas         | $PPNA_{\text{sep-oct}} = 395 + 0,31 PP_{\text{feb-mar}}$                          | 11 | 0,61           | 0,01    |
| Pastura de suelo profundo   | $PPNA_{\text{sep-oct}} = 150 + 2,80 PPNA_{\text{inv}}$                            | 7  | 0,67           | 0,05    |
| Pastura de suelo somero     | $PPNA_{\text{sep-oct}} = 14252 + 3,43 PPNA_{\text{inv}} - 495 T_{\text{máx, ve}}$ | 7  | 0,97           | < 0,01  |

Tabla 3.1: Modelos seleccionados para las cuatro comunidades de pastizal y para las pasturas de suelos profundos y someros luego de la evaluación exhaustiva de los modelos de regresión lineal simple y múltiple producto de la combinación de todas las variables predictoras evaluadas. Las columnas de la derecha muestran el número de años que se usaron para construir los modelos (n), el coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>) y el valor p del modelo. PPNA = productividad primaria neta aérea (kg.ha<sup>-1</sup>.a<sup>-1</sup>), PP = precipitación (mm), Tmín = temperatura mensual mínima (°C), Tmáx<sub>ve</sub> = temperatura mensual máxima de verano, PPNA<sub>inv</sub> = PPNA de invierno (julio y agosto).

### 3.4 Discusión

La información ambiental de meses anteriores explicó entre el 67% y el 97% de la variación de la PPNA primaveral temprana en cinco de las seis unidades de vegetación naturales e implantadas estudiadas. La capacidad de explicación de los modelos de prospección fue comparable a la de otros trabajos en unidades de vegetación natural de ambientes semiáridos (Jobbágy y Sala 2000; Smart et al. 2007; Fabricante et al. 2009) y en pasturas mono-específicas (Currie y Peterson 1966). En cambio, en un ambiente de similar precipitación a la de este trabajo, se encontró una baja capacidad de explicación de la PPNA anual a partir de la precipitación durante el mismo período (R<sup>2</sup> = 0,37; Briggs y Knapp 1995). Sin embargo, al analizar por separado ambientes quemados y no quemados, Briggs y Knapp (1995) encontraron una mayor capacidad de explicación en ambientes quemados (R<sup>2</sup>=0,44 y 0,76 en dos tipos de suelos distintos) y la relacionaron con la presencia de otros factores limitantes en los ambientes no quemados, como la luz y la temperatura del suelo, que varían su importancia entre años. Debido a que en esta tesis se estudiaron recursos sometidos a pastoreo por animales domésticos, el disturbio causado por el pastoreo pudo haber reducido la importancia de otros factores limitantes de manera similar al fuego en Briggs y Knapp (1995).

Entre las comunidades de pastizal que difieren en la fenología, se planteó como hipótesis que el período previo relevante para explicar la PPNA primaveral temprana corresponde al momento en que las especies dominantes están más activas. Los resultados a favor de ésta hipótesis se observaron más fuertemente en relación con la temperatura que con la precipitación. En relación con la precipitación, las tres comunidades cuya PPNA primaveral temprana fue explicada mediante variables ambientales de períodos previos incluyeron a la precipitación de meses estivo-otoñales, con una ligera diferencia entre meses. La pradera de mesófitas y la pradera húmedas de mesófitas, que tienen mayor abundancia de especies invernales (Perelman et al. 2001) respondieron más a la precipitación de los meses de marzo y abril. En cambio, la estepa de halófitas, que tiene mayor abundancia de especies estivales (Perelman et al. 2001) respondió más a la precipitación acumulada durante febrero y marzo. Esta diferencia de un mes coincide con la hipótesis y podría responder entonces a la diferencia en la

abundancia de especies invernales y estivales entre comunidades (Shiflet y Dietz 1974). En relación con la temperatura, se marcó mejor el contraste entre comunidades invernales y estivales de acuerdo con la hipótesis. Solamente se observó una relación entre la PPNA primaveral temprana y la temperatura mínima de julio para la pradera de mesófitas y la pradera húmeda de mesófitas. Esto podría deberse a que las bajas temperaturas invernales demoren el inicio de la estación de crecimiento que llevan adelante las especies invernales (Teeri y Stowe 1976; Yang et al. 1998). Sin embargo, los modelos de ambas comunidades fueron más sensibles a la precipitación que a la temperatura. Por ejemplo, al variar en un desvío estándar la precipitación de un año con temperatura de julio normal la PPNA de la primavera temprana se modificó en alrededor de  $80 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{período}^{-1}$ , mientras que variar en un desvío estándar la temperatura de julio de un año de precipitación normal representó un cambio de alrededor de  $20 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{período}^{-1}$ . En cuanto a la confiabilidad de los modelos de prospección, para un nivel de confianza del 95%, el intervalo de confianza de predicción de los tres modelos para un año promedio fue de alrededor del 8% de la PPNA primaveral temprana promedio.

Entre las pasturas sobre suelos con distinta profundidad se planteó como hipótesis que la PPNA primaveral temprana está más limitada por factores que afectan la disponibilidad de agua en suelos con menor capacidad de retención hídrica (someros) que en suelos con mayor capacidad de retención hídrica (profundos). Los resultados no apoyaron esta hipótesis en relación con la precipitación pero sí con la temperatura asociada al balance hídrico. La falta de la respuesta de la PPNA primaveral temprana a la precipitación podría deberse a los cuatro años menos de datos que se incluyeron en la serie de tiempo en comparación con los pastizales, que hizo que para niveles similares de ajuste ( $R^2 \sim 0,5$ ) los modelos no fueran significativos en pasturas, pero sí en pastizales. Además, dentro de esos cuatro años estuvieron los dos más secos de la serie. Como la situación más común en la región es la de recarga otoñal completa (Seiler y Brizuela 2011), la falta de los años más secos pudo haber evitado encontrar un patrón de respuesta. En cambio sí se observó una respuesta negativa de la PPNA primaveral temprana a la temperatura mensual máxima estival anterior en pasturas de suelos someros. Esto probablemente se debió a la menor capacidad de almacenaje de los suelos someros en comparación con suelos profundos, lo cual lleva eventos de déficit hídrico temporales en los meses estivales, que podría generar mortandad de plantas y limitar la PPNA de la primavera posterior. Además, ambos tipos de pasturas respondieron de manera positiva a la PPNA invernal, probablemente asociado al pastoreo, ya que, de tratarse de un factor abiótico, se hubiera esperado una repuesta a la temperatura mínima de invierno (Pearce y McDonald, 1978). El modelo para pasturas de suelos someros basado en dos variables presentó una mayor sensibilidad a la PPNA invernal que a la temperatura máxima de verano. Un desvío estándar de la PPNA en un año de temperatura normal representó una variación de la PPNA de la primavera temprana de  $700 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{período}^{-1}$ , mientras que un desvío estándar de la temperatura máxima estival en un año de PPNA invernal normal representó un cambio de alrededor de  $580 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{período}^{-1}$ . La confiabilidad de los modelos de prospección para pasturas fue mucho menor que para los pastizales. Para un nivel de confianza del 95%, el intervalo de confianza de predicción para un año promedio fue de 30% y 33% de la PPNA primaveral temprana promedio para suelos someros y profundos respectivamente.

Las relaciones encontradas entre la PPNA primaveral y las condiciones ambientales previas permiten conocer mejor el funcionamiento de las distintas unidades de vegetación y sugieren, aunque no prueban, posibles causas. Las diferencias en los controles implican que las condiciones que maximizan la PPNA difieren entre unidades

de vegetación y explican la baja correlación de la PPNA primaveral entre algunas de ellas. Este tipo de trabajos a nivel de unidad de vegetación posibilita la extrapolación de los resultados (Perelman y León 2010) y da pie para la aplicación del enfoque funcional que permite inferir aspectos del funcionamiento ecosistémico a partir de rasgos funcionales de las especies dominantes de las comunidades (Díaz et al. 2007, Schellberg y Pontes 2012). La aplicación de este enfoque podría ayudar a dilucidar los procesos involucrados detrás de las respuestas.

Además, los resultados tienen posibles aplicaciones para el manejo de los sistemas. La posibilidad de estimar la PPNA de la primavera temprana con algunos meses de anticipación podría ayudar a llevar a cabo acciones de manejo más adaptadas a cada porción del terreno donde se practica la ganadería (Perelman y León 2010). Para ello es necesario contar con registros de las variables ambientales, conocer la distribución espacial de las distintas unidades de vegetación y tener un apotreramiento adecuado que permita manejar cada área homogénea de manera separada.

## **CAPÍTULO 4**

**ESTIMACIONES DE BIOMASA Y CALIDAD DE FORRAJE  
MEDIANTE SENSORES REMOTOS BAJO CONDICIONES DE  
ESTRÉS Y PRESENCIA DE MATERIAL SENESCENTE**

## 4.1 Introducción

La estimación de la biomasa y la calidad de forraje a través de sensores remotos podría facilitar el manejo de los pastizales y las pasturas, aunque aún es necesario conocimiento básico para el desarrollo de la técnica. La reflectancia del canopeo medida por los sensores remotos integra los procesos físicos y biológicos que ocurren en la superficie terrestre (Roberts et al. 2004). Debido a la convergencia que existe entre las propiedades de las plantas (Grime 1977), muchas propiedades pueden ser estimadas con unas pocas combinaciones de bandas. Por ejemplo, el índice de vegetación normalizado (Tucker 1977) puede estimar el índice de área foliar (Thenkabail et al. 2000; Haboudane et al. 2004), la concentración de clorofila (Reddy et al. 2001), la cobertura vegetal (Reddy et al. 2001; Nagler et al. 2003), la biomasa foliar (Freitas et al. 2005) y las deficiencias de nitrógeno (Peñuelas et al. 1994), entre otras propiedades. Sin embargo, la capacidad de estimar propiedades de las plantas a partir de la reflectancia del canopeo comúnmente depende del contexto, lo cual puede impedir estimar las propiedades bajo variadas condiciones (Ollinger 2011). Es necesario identificar relaciones específicas entre las propiedades de las plantas y las propiedades espectrales de manera de avanzar en el desarrollo de modelos de estimación más confiables ante un rango amplio de condiciones.

Las interacciones entre las plantas y la luz que permiten inferir la biomasa y la calidad de forraje dependen de la escala, con una complejidad creciente de escala de hoja individual a escala de canopeo (Ollinger 2011). A escala de hoja, todos los tipos de vegetación comparten ciertas propiedades espectrales (Curran 1989; Elvidge 1990). La hoja verde absorbe fuertemente la radiación en la región visible del espectro electromagnético (400-700 nm), debido a la composición de sus pigmentos fotosintéticos, y refleja la radiación en la región del infrarrojo cercano (700-1300 nm), debido a la dispersión de fotones del mesófilo. Otra propiedad común es la fuerte absorción del agua alrededor de los 1450 y 1950 nm (Asner 1998), que puede oscurecer otras propiedades menores de absorción relacionadas con la concentración de compuestos orgánicos (p.ej. celulosa, hemicelulosa, lignina, proteínas, ceras, aceites, azúcares, almidón) que se superponen parcialmente con la región de absorción del agua (*infrarrojo medio I* 1300-1900 nm e *infrarrojo medio II* 1900-2500 nm; Curran 1989; Elvidge 1990). Finalmente, las hojas verdes y secas absorben de manera diferente la radiación dentro del rango 400-800 nm (Asner 1998). A escala de canopeo, el tipo de fondo (Huete et al. 1985) y la cantidad y la distribución del área foliar (tanto de la hoja senescente como de la hoja verde), particularmente cuando la cobertura es alta, son los principales determinantes de la reflectancia (Asner 1998). A esta escala, la reflectancia está determinada primero por la estructura del canopeo, segundo por las propiedades de absorción de los pigmentos y el agua y, tercero por las propiedades menores de absorción a escala de hoja. Si bien estos tres niveles de información se manifiestan con una jerarquía decreciente, todos son útiles para inferir propiedades del canopeo. Por ejemplo, las bandas en la región del verde (540-560 nm) y del límite entre el rojo y el infrarrojo, donde la absorción de la clorofila es baja, fueron útiles para detectar la concentración de clorofila (Filella y Peñuelas 1994; Haboudane et al. 2004; Hatfield et al. 2008), mientras que una propiedad menor de absorción relacionada con la celulosa (la vibración de un enlace C-H a los 1722 nm) permitió estimar la biomasa a escala de canopeo (Wang et al. 2011).

Dos métodos comúnmente utilizados para inferir propiedades de la vegetación mediante sensores remotos son la identificación de índices de vegetación y la selección de bandas mediante mínimos cuadrados parciales. Por un lado, los índices normalizados

(IN), que relacionan la reflectancia entre dos bandas a partir del cociente entre su diferencia y su suma, han sido utilizados para estimar la biomasa (Gamon et al. 1995; Thenkabail et al. 2000) y la calidad de forraje (Phillips et al. 2006). Por otro lado, el método de los mínimos cuadrados parciales basado en la reflectancia de todo el espectro permite lidiar con el gran número y el alto grado de colinealidad de las bandas de los sensores hiperespectrales (Carrascal et al. 2009). Adicionalmente, combinado con métodos de selección de variables permite eliminar información redundante y facilita interpretar los resultados desde un punto de vista biofísico (Clevers et al. 2007; Darvishzadeh et al. 2008; Kawamura et al. 2008; Kawamura et al. 2010).

Debido a la fuerte variación espacial y temporal de los canopeos de pastizales y pasturas, un único modelo no puede ser aplicable para un amplio rango de condiciones de campo (Jackson y Huete 1991, Kokaly y Clark 1999). La variación en el espacio se debe a factores abióticos, como las características del suelo, topografía, orientación, disponibilidad de agua y nutrientes y su interacción con los herbívoros, condicionada por características del paisaje y la intervención humana a través de la regulación de la carga, la confección de potreros y aguadas. A su vez, la variación en el tiempo se debe principalmente a los eventos de pastoreo a los cambios fenológicos y a las condiciones climáticas. La mayoría de los trabajos empíricos se han focalizado en estimar las propiedades del canopeo bajo un rango acotado de condiciones ambientales, lo cual impide conocer el rango de condiciones ambientales bajo las cuales los modelos logran estimaciones precisas. Sólo hay algunas evidencias de que las estimaciones de la biomasa y la calidad de la vegetación no son afectadas por el estrés hídrico, el estado fenológico y la intensidad del pastoreo a escala de paisaje (Phillips et al. 2006; Beerli et al. 2007). Sin embargo, no hemos encontrado experimentos manipulativos que exploren un amplio rango de condiciones ambientales y del canopeo. Es importante identificar aquellas condiciones ambientales que afectan la relación entre la reflectancia y las propiedades de las plantas para determinar el alcance y las limitaciones de los modelos que estiman la biomasa y la calidad de forraje a partir de la reflectancia.

El objetivo de éste capítulo es generar modelos de estimación de la biomasa y la calidad de forraje y evaluar su capacidad de predicción ante un amplio rango de condiciones ambientales. La hipótesis es que debido a las propiedades de absorción de la radiación que presentan los distintos componentes estructurales de la vegetación es posible encontrar regiones estrechas del espectro electromagnético sensibles a la biomasa o a la calidad de forraje e insensibles a otros aspectos estructurales o a factores de estrés, como la inundación, la sequía o la disponibilidad de nutrientes. Se manipularon canopeos de *Paspalum dilatatum*, una especie perenne nativa dominante en los pastizales de la Pampa Deprimida, para generar un amplio rango de variación de la biomasa y la calidad de forraje. Las variaciones del canopeo se generaron a través de diferentes tratamientos de estrés (inundación, sequía, disponibilidad de nutrientes y control) y variando artificialmente la biomasa senescente. Se construyeron modelos simples, basados en índices normalizados o en unas pocas bandas seleccionadas, para estimar la biomasa y dos variables relacionadas con la calidad: la proporción de vegetación fotosintética y la relación C:N. Se evaluó: (1) la capacidad de predicción de los modelos generales, construidos para el conjunto completo de datos, incluyendo una amplia variación en las condiciones ambientales; (2) el error sistemático asociado con las condiciones particulares dadas por los tratamientos; y (3) la necesidad de generar modelos específicos bajo condiciones particulares de manera de mejorar la precisión de los modelos.

## 4.2 Materiales y métodos

### 4.2.1 Diseño del experimento

El experimento en condiciones controladas se llevó a cabo en un invernáculo en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (Lat. 34° 35' S, Long. 58° 28' W). Fue diseñado para generar un amplio rango de variación de la biomasa y la calidad de forraje y en la proporción de biomasa senescente. Se recolectaron plantas de *Paspalum dilatatum* de un pastizal natural de la región de la Pampa Deprimida, donde esta especie es dominante y constituye una de la más valiosas fuentes de forraje para el ganado. Estas plantas se propagaron vegetativamente para obtener 160 individuos que se utilizaron en el experimento. Cada planta individual se colocó en una maceta llena con 50% de arena y 50% de suelo del lugar de origen de las plantas (2413 cm<sup>3</sup> de sustrato) y posteriormente se le asignó, de manera aleatoria, uno de cuatro tratamientos ambientales: inundación, sequía, fertilización y control. Las plantas inundadas se mantuvieron con 3 cm de agua por encima de la superficie del suelo. Las plantas fertilizadas recibieron una dosis inicial de 1,2 g de superfosfato triple y 1 g de urea. Las macetas de los tratamientos de sequía, fertilización y control se pesaron y regaron diariamente. A partir del peso y la textura del sustrato, las macetas de los tratamientos de fertilización y control se regaron hasta alcanzar capacidad de campo, mientras que las del tratamiento sequía se regaron hasta alcanzar el 50% de capacidad de campo. Para maximizar la variación en las propiedades del canopeo, se defolió la mitad de las plantas de cada tratamiento a una altura de 6 cm, mientras que la otra mitad se mantuvo intacta.

Las mediciones espectrales y de los rasgos de las plantas se hicieron en cuatro fechas (17 de noviembre, 1, 10 y 17 de diciembre). En cada fecha, 10 macetas de cada tratamiento (5 defoliadas y 5 no defoliadas) se usaron para tomar las mediciones individuales de reflectancia y posteriormente se cosecharon para determinar la biomasa total y la relación C:N (n=160). Adicionalmente, para las plantas control, se midió la reflectancia espectral de la planta intacta y de la misma planta con uno o tres macollos senescentes, que fueron ubicados imitando su posición natural, y se determinó la proporción de biomasa fotosintética de esas tres condiciones generadas (n=144). Las mediciones espectrales para relacionar con la biomasa total y la relación C:N se hicieron en canopeos de una maceta, mientras que para la proporción de biomasa fotosintética, los canopeos estuvieron conformados por tres macetas, combinando plantas defoliadas y no defoliadas. En las próximas secciones se detallará cómo se midieron la reflectancia espectral y las propiedades de las plantas.

### 4.2.2 Mediciones de reflectancia espectral

La radiancia espectral se midió usando un espectroradiómetro hiperespectral portátil (Field-Spec Pro FR; Analytical Spectral Device [ASD], Boulder, CO, USA) con un campo de visión de 25° y un muestreo espectral de 1,4 nm y 2,0 nm en los rangos 350-1000 nm y 1000-2500 nm, respectivamente. La resolución espectral es de 3 y 10 nm para ambos rangos, pero mediante el software RS2 provisto por el fabricante es interpolada cada 1 nm. Se utilizó un panel de espectralón como blanco de referencia para calcular la reflectancia como el cociente entre la radiancia del canopeo y la radiancia del blanco de referencia.

De manera de controlar las condiciones atmosféricas, de iluminación y de fondo, las mediciones se hicieron dentro de una caja de 150 cm de altura y 50 cm de lado, cuyo interior estaba pintado de negro mate (pintura en aerosol Krylon, Sherwin Williams N° 63476). El receptor de fibra óptica del sensor se colocó en la parte superior de la caja,

95 cm encima de la base del canopeo, generando un campo de visión de 40 cm de diámetro. Alrededor y encima del sensor, se colocaron 4 lámparas de tungsteno de 150 W (Phillips Spotline R95, Buenos Aires, Argentina). A la altura del borde superior de las macetas se colocó una bandeja pintada de negro con agujeros por donde emergía el canopeo, de manera de medir solamente la vegetación y mantener el fondo constante.

### 4.2.3 Mediciones de las propiedades de las plantas

Cada fecha, todas las plantas medidas fueron cosechadas. La biomasa se separó en distintos componentes: hoja verde, hoja senescente, vaina verde, vaina senescente e inflorescencia. Cada componente se secó y se pesó. Se tomó una submuestra de cada componente y se molió para determinar [C] y [N] mediante la técnica de combustión seca con un dispositivo LECO (LECO, Corp., St. Joseph, MI). La biomasa se calculó como la suma de todos los componentes de las plantas. La proporción de biomasa fotosintética se calculó como el cociente entre los componentes verdes (hoja + vaina) y la biomasa total, sin considerar la inflorescencia debido a la dificultad de separarla en verde y senescente. La relación C:N se calculó como el cociente entre [C] y [N] de todos los componentes, ponderados por su masa. Como se esperaba, las tres propiedades de las plantas presentaron una gran variación entre y dentro de los tratamientos (Tabla 4.1).

| Propiedad de las plantas            | Tratamiento   | Descriptor estadístico |             |             |                 |                           |
|-------------------------------------|---------------|------------------------|-------------|-------------|-----------------|---------------------------|
|                                     |               | Mínimo                 | Media       | Máximo      | Desvío estándar | Coefficiente de variación |
| Biomasa (g.m <sup>-2</sup> )        | <b>Todos</b>  | <b>34</b>              | <b>99</b>   | <b>262</b>  | <b>47</b>       | <b>0,47</b>               |
|                                     | Control       | 38                     | 88          | 172         | 31              | 0,35                      |
|                                     | Inundación    | 39                     | 100         | 180         | 34              | 0,34                      |
|                                     | Fertilización | 38                     | 141         | 262         | 60              | 0,43                      |
|                                     | Sequía        | 34                     | 68          | 105         | 19              | 0,28                      |
| Relación C:N                        | <b>Todos</b>  | <b>18</b>              | <b>51</b>   | <b>98</b>   | <b>18</b>       | <b>0,35</b>               |
|                                     | Control       | 39                     | 58          | 83          | 12              | 0,20                      |
|                                     | Inundación    | 38                     | 53          | 71          | 9               | 0,17                      |
|                                     | Fertilización | 18                     | 29          | 45          | 9               | 0,32                      |
|                                     | Sequía        | 45                     | 66          | 98          | 17              | 0,26                      |
| Proporción de biomasa fotosintética | <b>Todos</b>  | <b>0,36</b>            | <b>0,61</b> | <b>0,91</b> | <b>0,15</b>     | <b>0,24</b>               |
|                                     | 0             | 0,66                   | 0,77        | 0,91        | 0,06            | 0,08                      |
|                                     | 1             | 0,52                   | 0,62        | 0,75        | 0,06            | 0,09                      |
|                                     | 3             | 0,36                   | 0,44        | 0,51        | 0,04            | 0,09                      |

Tabla 4.1: Descriptores estadísticos para biomasa, relación C:N y proporción de biomasa fotosintética para el conjunto completo de datos (en negrita) y para cada tratamiento por separado. Los números 0, 1 y 3 indican el número de macollos senescentes agregados para las mediciones de proporción de biomasa fotosintética.

### 4.2.4 Análisis de los datos

Antes del análisis, los datos de reflectancia espectral se restringieron al rango 400-2400 nm debido al ruido que presenta la señal fuera de ese rango. Adicionalmente, las bandas remanentes fueron promediadas a intervalos de 5 nm de manera de reducir la cantidad de información a 400 bandas. Se generaron modelos empíricos que explicaron

las tres propiedades de las plantas a partir de los datos de reflectancia espectral mediante análisis de regresión. Al trabajar con datos hiperespectrales, las bandas suelen exceder al número de observaciones, estar altamente correlacionadas y contener información redundante. Como consecuencia, el sobreajuste y la colinealidad pueden limitar el cálculo y la interpretación de las ecuaciones de regresión (Carrascal et al. 2009; Kawamura et al. 2008). Adicionalmente, como el objetivo no se trataba solamente de hallar un buen modelo predictivo, sino también de evaluar si las bandas incluidas en los modelos se relacionaban con propiedades biofísicas conocidas, se implementaron rigurosos procesos de selección de bandas. Entonces, las propiedades de las plantas se estimaron mediante modelos de regresión lineal basados en índices normalizados (IN), o en la reflectancia de unas pocas bandas seleccionadas (multibanda). Para ambas aproximaciones, primero se seleccionó uno entre muchos índices normalizados o grupos de bandas posibles y luego se evaluó la capacidad de predicción de los modelos generados con índices normalizados o las bandas seleccionadas mediante un procedimiento de remuestreo. A continuación se detallará los procesos de selección de bandas y evaluación de la capacidad de predicción.

#### 4.2.4.1 Selección de bandas

Para ambos tipos de modelos (IN y multibanda), se seleccionaron las combinaciones de bandas con el mínimo error de predicción. El error de predicción se evaluó a partir de la raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME) mediante validaciones cruzadas “dejando uno fuera”:

$$RCME = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - y_i)^2}{n}} \quad (1)$$

$\hat{y}$  e  $y$  son los valores predichos mediante validación cruzada y los valores medidos de la variable de interés respectivamente, y  $n$  es el número de observaciones.

Para los modelos IN, se comparó la raíz cuadrada del cuadrado medio del error de todas las combinaciones de pares de bandas posibles entre las 400 bandas. Para los modelos multibanda, el proceso de selección fue más complejo y consistió en tres pasos. El primer paso fue un modelo de mínimos cuadrados parciales con eliminación secuencial de bandas (Kawamura et al. 2008), que fue repetido 500 veces para conjuntos de datos remuestreados aleatoriamente con reposición. La ecuación de mínimos cuadrados parciales es la siguiente:

$$Y = \beta X + \varepsilon \quad (2)$$

donde  $Y$  es el vector con las observaciones para una dada propiedad de las plantas,  $X$  es la matriz de valores de reflectancia de cada canopeo y banda,  $\beta$  es la matriz con los coeficientes de ponderación, y  $\varepsilon$  es el vector de error. Un valor absoluto alto en el coeficiente de ponderación indica una variable  $X$  importante y, por ende, una banda informativa. La matriz  $\beta$  es la calculada mediante el modelo de mínimos cuadrados parciales con el número óptimo de variables latentes, que fue determinado a partir de una validación cruzada “dejando uno fuera”, mediante la raíz cuadrada del cuadrado medio del error. La eliminación secuencial de bandas comenzó con el modelo basado en las 400 bandas y en cada paso se eliminó la banda de menor coeficiente de ponderación, hasta llegar al modelo basado en una banda (para más detalles, ver Kawamura et al. 2008). Debido a que el remuestreo con reposición tiene un componente aleatorio, el orden de importancia de las variables (el orden en el que eran eliminadas) era diferente entre iteraciones. Se consideraron como importantes aquellas bandas que aparecían entre las 5 últimas en ser eliminadas, con una frecuencia mayor que la esperada por azar ( $p < 0.01$ ). Como el número de bandas seleccionadas de esta manera era todavía alto (entre 30 y 50), se llevó a cabo el segundo paso que consistió en eliminar las bandas

seleccionadas que estaban correlacionadas. Este segundo paso consistió en un agrupamiento jerárquico basado en la distancia euclídea. Se agruparon las bandas correlacionadas en 6-8 grupos y luego se calcularon todos los modelos de regresión lineal posibles con una banda de cada grupo. Las bandas seleccionadas en este paso fueron aquellas incluidas en el modelo con menor raíz cuadrada del cuadrado medio del error. El tercer paso de selección de bandas consistió en utilizar el criterio de información bayesiana (BIC; Schwarz 1978) para seleccionar el mejor modelo de regresión múltiple con aquellas bandas seleccionadas en el paso 2. El BIC es un criterio de selección de modelos que penaliza por la cantidad de parámetros, de manera de reducir el sobreajuste. El número final de bandas elegidas para estimar las distintas propiedades de las plantas varió entre 4 y 7.

Para evaluar el método de selección de bandas, se comparó la capacidad de predicción de los modelos multibanda con los modelos de mínimos cuadrados parciales basados en todas las bandas (los modelos iniciales, previos a la selección de bandas). La raíz cuadrada del cuadrado medio del error no difirió significativamente entre modelos, lo cual indica que el proceso de selección de bandas ganó simplicidad sin perjudicar la capacidad de predicción.

#### 4.2.4.2 Evaluación de la capacidad de predicción

De manera de evaluar la capacidad de predicción de ambos tipos de modelos (IN y Multibanda) para los tres rasgos de las plantas, se aplicó una validación cruzada (similar a Mutanga et al. 2004). Primero, el conjunto de datos completo, con los datos de todos los tratamientos, fue dividido en subconjuntos de calibración y evaluación ( $n = 1000$  iteraciones). Para evaluar la capacidad de predicción de los modelos generales, que abarcan un rango amplio en las condiciones ambientales, se extrajo de manera aleatoria el 70% de los datos para calibración, y el 30% se usó para la evaluación. Para evaluar la capacidad de predicción de los modelos específicos para tratamientos particulares, se usó para la evaluación solamente un subconjunto aleatorio (30%) de los datos de un tratamiento a la vez. En cada iteración, un modelo de regresión generado con el subconjunto de datos de calibración se usó para predecir las propiedades de las plantas del subconjunto de validación y se registraron algunos descriptores de la capacidad de predicción de los modelos. Luego se promediaron los valores de los descriptores de todas las iteraciones. Como descriptores de la capacidad de predicción se usaron: el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), la raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME), y el error relativo, que proveen una medida de la bondad de ajuste, y los coeficientes de la desigualdad de Theil y la pendiente y la ordenada al origen de la ecuación de ajuste lineal entre los valores observados y predichos, que proveen una medida de la aleatoriedad del error. Los coeficientes de la desigualdad de Theil (Smith y Rose 1995) distinguen entre distintas fuentes de error de predicción: una proporción asociada con la diferencia media entre los valores predichos y los observados ( $U_{bias}$ ), una proporción asociada con la diferencia entre la pendiente ( $\beta$ ) del modelo de ajuste y la línea 1:1 ( $U_{\beta=1}$ ) y una proporción asociada con la varianza no explicada ( $U_e$ ). Los descriptores se calcularon según las siguientes ecuaciones:

$$U_{bias} = \frac{n(OBS-PRE)^2}{\sum_n(obs_i-pre_i)^2} \quad (3)$$

$$U_{\beta=1} = \frac{(\beta-1)^2 \sum_n(pre_i-PRE_i)^2}{\sum_n(obs_i-pre_i)^2} \quad (4)$$

$$U_e = \frac{\sum_n(est_i-obs_i)^2}{\sum_n(obs_i-pre_i)^2} \quad (5)$$

donde *obs* y *pre* son los valores observados y predichos, *OBS* y *PRE* son los promedios

de los valores observados y predichos, *est* son los valores estimados mediante el modelo de regresión lineal, y *n* es el número de observaciones en el conjunto de datos de validación. Segundo, para aquellos tratamientos en los que los modelos generales presentaron un error no aleatorio significativo (es decir, pendiente u ordenada al origen de la ecuación de ajuste lineal entre los valores observados y predichos distinta de 1 y 0, respectivamente), se generaron y evaluaron dos tipos de modelos específicos utilizando solamente el conjunto de datos del tratamiento (70% calibración y 30% evaluación): 1) modelos basados en las mismas bandas que los modelos generales (reparametrizados), y 2) modelos basados en una nueva selección de bandas (basados en nuevas bandas).

Para comparar los modelos IN y los multibanda también se usó el criterio BIC (Swardz 1978), que balancea bondad de ajuste del modelo con complejidad.

Todo el manejo de datos y los cálculos se hicieron con el programa estadístico R (R Development Core Team 2011). Los modelos de mínimos cuadrados parciales se hicieron con el paquete R “pls” (Mevik et al. 2011).

### 4.3 Resultados

Los modelos generales, basados en la reflectancia en unas pocas bandas capturaron la variación de biomasa, la relación C:N y la proporción de biomasa fotosintética para un amplio rango de condiciones (Tabla 4. 2, Figura 4.1). Sin embargo, se observó una disminución significativa en la precisión de los modelos bajo ciertas condiciones ambientales específicas. Los modelos generales, construidos con el conjunto completo de datos, explicaron el 54-81% de la variación de los tres rasgos de las plantas. Los modelos multibanda, que se basaron en 4-7 bandas, presentaron un mayor ajuste y un menor error de predicción que los modelos IN, que se basaron en sólo dos bandas. El coeficiente de determinación ( $R^2$ ) entre los valores observados y predichos mediante la validación cruzada fue 0,13-0,24 mayor para los modelos multibanda que para los modelos IN, mientras que tanto la raíz cuadrada del cuadrado medio del error, como el error relativo fueron 10-40% menores para los modelos multibanda que para los modelos IN (Tabla 4.2). Entre las propiedades de las plantas, la proporción de biomasa fotosintética presentó mayor coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y menor error relativo que la biomasa y la relación C:N. Los modelos generales no presentaron un error sistemático, lo cual es indicado por la alta proporción del error asociada a la varianza no explicada ( $U_e$ ) y la diferencia no significativa entre 0 y la ordenada al origen y entre 1 y la pendiente de los modelos de ajuste entre los valores observados y predichos. Sin embargo, cuando los modelos generales fueron evaluados sólo bajo las condiciones ambientales específicas presentes en cada tratamiento, la bondad de ajuste disminuyó en todos los casos y un error sistemático significativo se observó en: el tratamiento de sequía para las estimaciones de biomasa, en el tratamiento de fertilización para las estimaciones de C:N mediante modelos IN, y en la mayoría de los tratamientos de agregado de macollos senescentes para las estimaciones de proporción de biomasa fotosintética mediante ambos tipos de modelos (Figura 4.1).

| Modelo     | Propiedad de las plantas            | R <sup>2</sup> | RCME | ER   | Ue   | Ubias | U $\beta$ |
|------------|-------------------------------------|----------------|------|------|------|-------|-----------|
| Multibanda | Biomasa (g.m <sup>-2</sup> )        | 0,78           | 23   | 0,20 | 0,92 | 0,03  | 0,05      |
|            | Relación C:N                        | 0,78           | 9    | 0,17 | 0,87 | 0,06  | 0,07      |
|            | Proporción de biomasa fotosintética | 0,87           | 0,05 | 0,08 | 0,94 | 0,03  | 0,03      |
| IN         | Biomasa (g.m <sup>-2</sup> )        | 0,65           | 28   | 0,22 | 0,93 | 0,03  | 0,04      |
|            | Relación C:N                        | 0,54           | 13   | 13   | 0,89 | 0,05  | 0,06      |
|            | Proporción de biomasa fotosintética | 0,81           | 0,07 | 0,07 | 0,93 | 0,03  | 0,04      |

Tabla 4.2: Coeficiente de determinación ( $R^2$ ), raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME), error relativo (ER) y coeficientes de la desigualdad de Theil ( $U_e$ ,  $U_{bias}$ , y  $U_{\beta}$ ) para los valores observados vs. los predichos mediante validación cruzada para la biomasa, relación C:N y proporción de biomasa fotosintética para los modelos multibanda y los modelos IN. Cada valor es el promedio de 1000 validaciones cruzadas que predijeron el 30% de los datos a partir de modelos generados con el 70% restante.

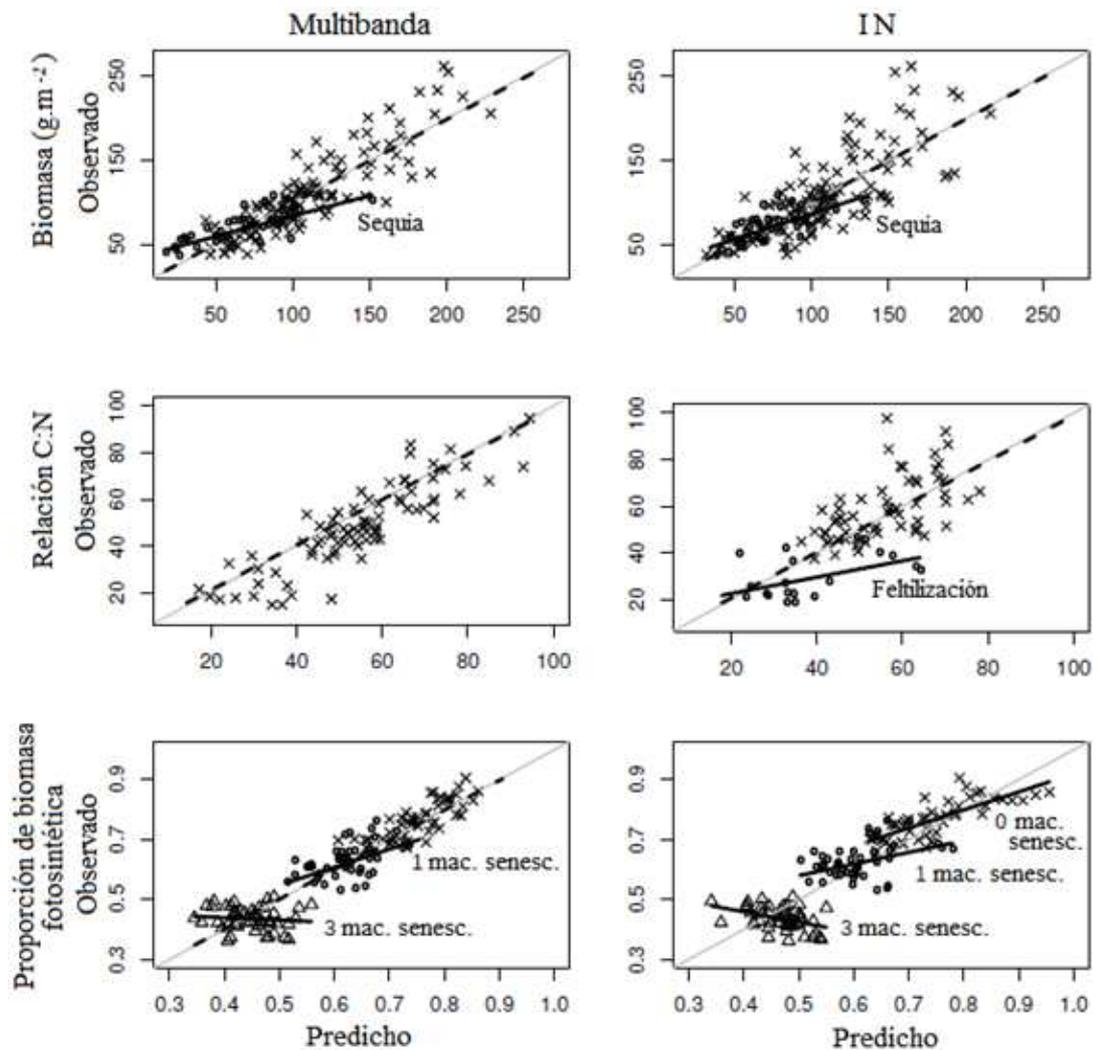


Figura 4.1: Relación entre los valores observados y predichos para la biomasa, la relación C:N y la proporción de biomasa fotosintética para los modelos multibanda y los modelos IN. Las

líneas diagonales grises corresponden a la relación 1:1. Los modelos entre los valores observados y predichos corresponden al conjunto completo de datos (líneas punteadas) y a los tratamientos donde la ordenada al origen o la pendiente difirieron de 0 ó 1 respectivamente (líneas llenas). Los círculos vacíos representan el tratamiento de sequía en los gráficos de biomasa y el tratamiento de fertilización en los gráficos de la relación C:N. En los gráficos de la proporción de biomasa fotosintética, los tratamientos de agregado de macollos senescentes están representados por círculos vacíos para el agregado de un macollo, triángulos vacíos para tres macollos y cruces para el tratamiento sin agregado de macollos.

Tanto las bandas seleccionadas en los modelos generales como otras bandas no seleccionadas, pero capaces de proveer una capacidad de predicción similar, difirieron entre tratamientos. Para la biomasa, el mejor modelo general multibanda se basó en cuatro bandas: una en el infrarrojo cercano (932 nm), otra en el rojo (682 nm) y dos (1547 y 1797 nm) en el infrarrojo de onda corta I (1300-1900 nm) (Figura 4.2 A). La banda del infrarrojo estuvo altamente correlacionada con sus bandas vecinas (banda gruesa), lo cual indica que otras bandas en la región son similarmente útiles. En cambio, las otras tres bandas sólo se correlacionaron con unas pocas bandas vecinas (bandas finas), lo cual indica una propiedad de absorción puntual. El mejor modelo general IN (Figura 4.2 B), combinó una banda en el límite entre el rojo y el infrarrojo (712 nm) con otra en el visible (522 nm), y fue altamente específico: 0,2% de todos los modelos posibles alcanzaron valores de  $R^2 > 90\%$  del  $R^2$  del mejor modelo.

Para la relación C:N, el mejor modelo general multibanda se basó en cinco bandas ubicadas en el rojo (677nm), en el límite entre el rojo y el infrarrojo (707 y 747 nm) y en el infrarrojo de onda corta II (2187 y 2282 nm) (Figura 4.2 C). Las bandas en 677 y 707 fueron finas (bandas vecinas con capacidad de predicción mucho menor), mientras que las bandas en 747; 2187 y 2282 fueron gruesas (bandas vecinas con similar capacidad de predicción). El mejor modelo general IN (Figura 4.2 D), combinó dos bandas en el infrarrojo de onda corta I (1542 y 1797 nm), y también fue altamente específico: sólo 0,1% de todos los modelos posibles alcanzaron valores de  $R^2 > 90\%$  del  $R^2$  del mejor modelo.

Para la proporción de biomasa fotosintética, el mejor modelo general multibanda se basó en siete bandas distribuidas a lo largo de todo el espectro excepto el infrarrojo cercano. Hubo cuatro bandas finas en el azul (467 nm), rojo (697 nm), límite entre el rojo y el infrarrojo (722 nm) e infrarrojo de onda corta I (1337 nm), y tres bandas gruesas en el infrarrojo de onda corta I (1572 nm) y el infrarrojo de onda corta II (1967 y 2127 nm) (Figura 4.2 E). El mejor modelo general IN (Figura 4.2 F), combinó dos bandas del infrarrojo de onda corta I (1392 y 1797 nm) y también fue algo específico: 1,2% de todos los modelos posibles alcanzaron valores de  $R^2 > 90\%$  del  $R^2$  del mejor modelo. Esos modelos combinaron una banda en el límite entre el rojo y el infrarrojo con otra entre 1300 nm y 1700 nm o una banda alrededor de 1400 nm con otra alrededor de 1700 o 2200 nm.

Para aquellas condiciones ambientales en las que los modelos generales presentaron error sistemático (Figura 4.1), los modelos específicos basados en la reparametrización (mismas bandas pero parámetros distintos) y los basados en nuevas bandas seleccionadas explicaron la variación en las propiedades de las plantas de manera satisfactoria (Tabla 4.3). La reparametrización de los modelos generales redujo significativamente el error relativo y la proporción del error asociado a los componentes no aleatorios (error no aleatorio) para todos los rasgos y tratamientos, excepto la biomasa bajo sequía, donde sólo se redujo el error sistemático. La nueva selección de bandas redujo significativamente el error relativo y el error no aleatorio con respecto a

los modelos reparametrizados sólo en los modelos multibanda; los modelos basados en índices normalizados que utilizaron nuevas bandas redujeron significativamente el error relativo pero no el error no aleatorio. Para los modelos multibanda, el 45% de las bandas de los modelos específicos basados en nuevas bandas coincidieron con las bandas gruesas de los modelos generales, mientras que para los modelos IN, la mejor combinación de bandas de los modelos específicos coincidió con aquella de los modelos generales (o con combinaciones de bandas que alcanzaron valores similares de  $R^2$ ) sólo en dos de los cinco tratamientos en los cuales se observó un error sistemático significativo (los tratamientos con agregado de 0 y 1 macollo senescente para estimar la proporción de biomasa fotosintética).

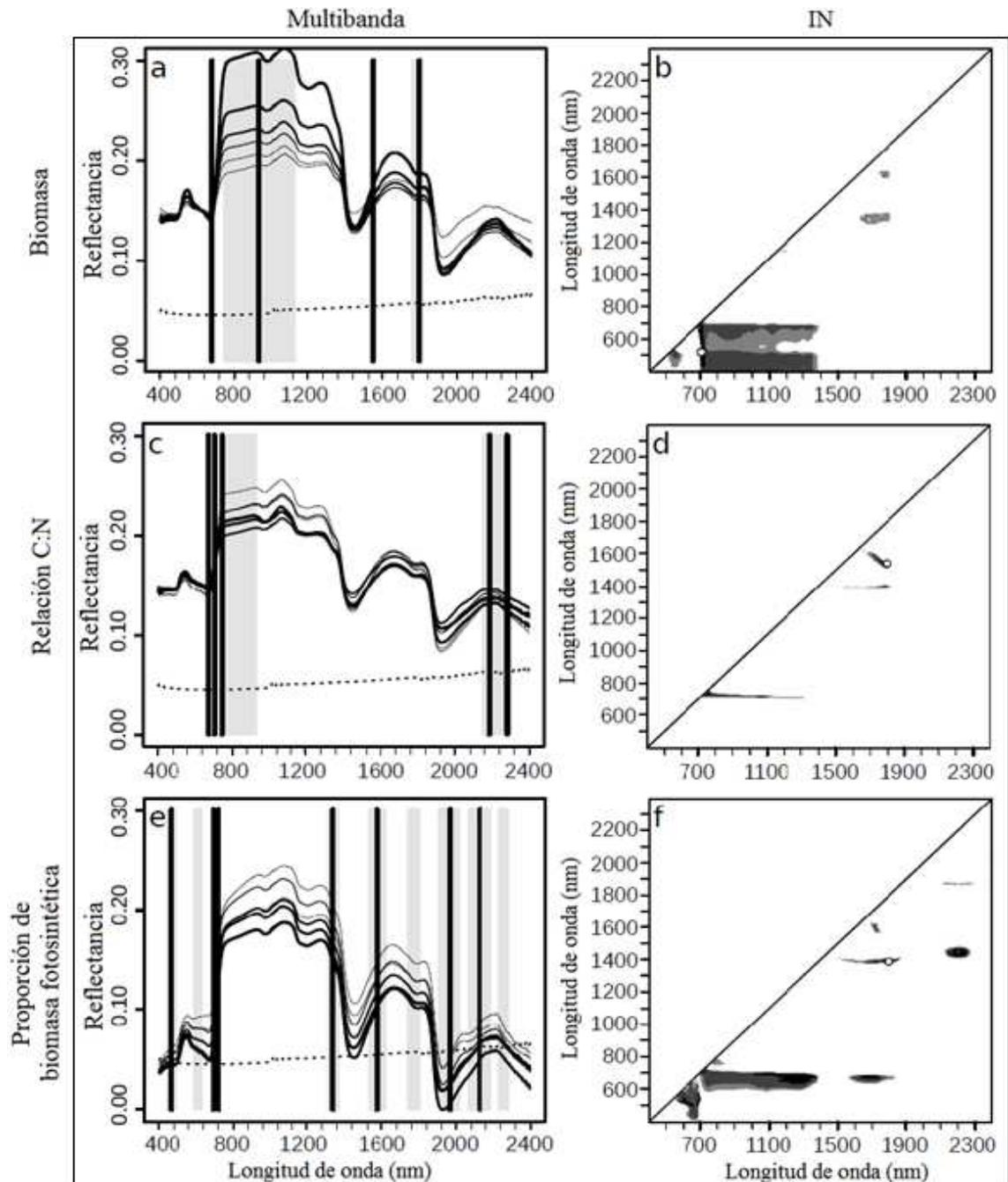


Figura 4.2: Bandas seleccionadas para estimar la biomasa, relación C:N y la proporción de biomasa fotosintética mediante los modelos multibanda y los basados en índices normalizados (IN). Los gráficos de los modelos multibanda muestran la reflectancia promedio de 6 rangos

crecientes de las tres propiedades de las plantas (líneas finas a gruesas). Los límites de los 6 rangos fueron los valores mínimos, los percentiles 5, 25, 50, 75 y 95 y los valores máximos. Las líneas punteadas son la reflectancia del fondo sin plantas. Las líneas verticales negras indican las bandas seleccionadas para los mejores modelos multibanda y las líneas verticales grises indican bandas altamente correlacionadas con las bandas seleccionadas ( $R^2 > 0.99$ ). Los gráficos de los modelos basados en índices normalizados muestran las bandas usadas en los mejores modelos. Los puntos blancos con borde negro indican la combinación de bandas con mayor  $R^2$ , mientras que las áreas grises indican combinaciones de bandas con  $R^2 > 90\%$  (gris oscuro),  $> 80\%$  (gris) y  $> 70\%$  (gris claro) del  $R^2$  del modelo seleccionado. Los valores de  $R^2$  son el promedio de 1000 validaciones cruzadas (70% calibración, 30% evaluación).

| Modelo                         | Propiedad de las plantas y Tratamiento | Error relativo |                   |                         | Error no aleatorio (%) |                   |                         | Bandas del modelo específico (nm) |
|--------------------------------|--|----------------|-------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|-------------------------|-----------------------------------|
|                                |  | Modelo general | Modelo específico |                         | Modelo general         | Modelo específico |                         |                                   |
|                                |  |                | Re-parametrizado  | Basado en nuevas bandas |                        | Re-parametrizado  | Basado en nuevas bandas |                                   |
| Multibanda                     | Bs                                     | 0,28a          | 0,15b             | 0,11c                   | 62a                    | 22b               | 19c                     | 1062, 1337, 1752, 2352            |
|                                | BF1                                    | 0,07a          | 0,07b             | 0,05c                   | 27a                    | 21b               | 17c                     | 597, 707, 752, 1912               |
|                                | BF3                                    | 0,12a          | 0,06b             | 0,05c                   | 69a                    | 22b               | 19c                     | 1362, 1547, 1712                  |
| Basado en índices normalizados | Bs                                     | 0,20a          | 0,20a             | 0,14b                   | 32a                    | 19c               | 22b                     | 1392, 1777                        |
|                                | C:Nf                                   | 0,49a          | 0,27b             | 0,11c                   | 76a                    | 39b               | 35c                     | 657, 682                          |
|                                | BF0                                    | 0,06a          | 0,04b             | 0,04b                   | 54a                    | 16b               | 17b                     | 1392, 1797                        |
|                                | BF1                                    | 0,08a          | 0,07b             | 0,05c                   | 42a                    | 17b               | 17b                     | 1607, 1737                        |
|                                | BF3                                    | 0,15a          | 0,07b             | 0,06c                   | 81a                    | 20b               | 17b                     | 532, 1152                         |

Tabla 4.3: Comportamiento de los modelos específicos realizados para las combinaciones de tratamientos y propiedades de las plantas para las cuales los modelos generales mostraron un error no aleatorio significativo. Las propiedades de las plantas y los tratamientos son los siguientes: Bs = biomasa bajo sequía, C:Nf = relación C:N bajo fertilización, y BF0, BF1 y BF3 representan la proporción de biomasa fotosintética bajo el agregado de 0, 1 y 3 macollos senescentes. La tabla muestra el error relativo y error no aleatorio (%) para el modelo general y para los modelos específicos basados en la reparametrización o en la nueva selección de bandas. Cada valor es el promedio de 1000 validaciones cruzadas que predijeron el 30% de las observaciones de cada tratamiento a partir de los modelos generados con el resto de las observaciones. Letras diferentes indican diferencias significativas entre modelos ( $p < 0,05$ ). La última columna muestra las bandas seleccionadas por los modelos específicos que se basaron en nuevas bandas. El error no aleatorio se calculó como la suma de  $U_{\text{bias}}$  y  $U_{\beta=1}$  (ver texto por detalles).

## 4.4 Discusión

Los modelos generales basados en la reflectancia de unas pocas bandas explicaron la variación en biomasa y calidad de forraje en canopeos mono-específicos, bajo condiciones controladas. Sin embargo, los modelos generales fueron imprecisos bajo ciertas condiciones ambientales particulares. La precisión de la estimación de biomasa fue similar a la encontrada para canopeos de pasturas o pastizales naturales en condiciones experimentales (Mutanga y Skidmore 2004a) y mayor que la encontrada a escala de parche, en condiciones de campo (Clevers et al. 2007; Kawamura et al. 2008; Chen et al. 2009). La precisión de la estimación de la relación C:N fue menor que la encontrada en pasturas, a escala de paisaje, a lo largo de la estación de crecimiento y bajo situaciones contrastantes de carga animal y fertilización (Phillips et al. 2006). La precisión de la estimación de la proporción de biomasa fotosintética fue similar a

encontrada en pastizales y arbustales (Serrano et al. 2000). Este trabajo difiere de los estudios previos en la variación experimental de las condiciones ambientales que frecuentemente actúan sobre pastizales y pasturas. Entonces, fue posible evaluar la capacidad de los modelos de predecir propiedades de las plantas para un amplio rango de condiciones. Los resultados mostraron que los modelos se comportaron de manera satisfactoria en general, pero fallaron bajo ciertas condiciones específicas, como sequía (para las estimaciones de biomasa), fertilización (para las estimaciones de C:N), y distintos niveles de macollos senescentes (para las estimaciones de proporción de biomasa fotosintética). Para esas situaciones, los modelos específicos alcanzaron niveles satisfactorios de precisión. Estos resultados están en línea con otros estudios que muestran que dividir el conjunto de datos en grupos de observaciones más homogéneas aumenta la precisión de los modelos de predicción de la calidad de forraje (Mutanga et al. 2004; Serrano et al. 2002).

La diferencia entre las bandas seleccionadas por los modelos generales y los específicos probablemente se debe a cambios en las relaciones entre el canopeo y la luz asociada con los tratamientos. Consecuentemente, distintas propiedades de absorción fueron requeridas para explicar la variación de las propiedades de las plantas estudiadas. Como fue previamente observado en cultivos (Thenkabail et al. 2000), la información de los rasgos del canopeo estuvo principalmente en bandas finas (63% de las bandas fueron menores a 50 nm). Para predecir la biomasa, las bandas seleccionadas para el modelo general se ubicaron en el visible, el límite entre el rojo y el infrarrojo, y el infrarrojo, sectores del espectro relacionados con la absorción por pigmentos. En cambio, bajo el tratamiento de sequía, las bandas de los modelos específicos (tanto los modelos basados en índices normalizados como los modelos multibanda) se ubicaron en el infrarrojo de onda corta I y II (1300-1900 nm y 1900-2500 nm). Esto podría deberse a la mayor concentración de componentes estructurales y de evasión de la deshidratación (ej: celulosa, hemicelulosa, lignina, ceras) bajo condiciones de estrés (Beard 1989), los cuales tienen propiedades de absorción en esas regiones (Tabla 4.4). Para predecir la relación C:N, las dos bandas del modelo general IN estuvieron relacionadas con componentes estructurales (1542 y 1797 nm; Curran 1989; Elvidge 1990), mientras que en el modelo específico para el tratamiento de fertilización, las bandas del modelo IN estuvieron relacionadas con la absorción de pigmentos (657 y 682 nm; Ustin et al. 2009). Para predecir la proporción de biomasa fotosintética el modelo multibanda se basó en un alto número de bandas, distribuidas a lo largo de todo el espectro, lo cual dificulta su interpretación, mientras que ambas bandas del modelo IN estuvieron relacionadas con componentes estructurales. La necesidad de modelos específicos, basados en diferentes bandas, para cada nivel de agregado de macollos senescentes probablemente se debió a la fuerte variación en las condiciones del canopeo asociadas al agregado de material senescente. La necesidad de cambiar las variables predictoras (bandas) de acuerdo a las condiciones podría ser vista como una limitación de los sensores remotos. Sin embargo, significa que es posible obtener información de múltiples propiedades del canopeo siempre y cuando se considere la influencia de algunas condiciones ambientales.

Los modelos multibanda se comportaron mejor que los modelos IN para las condiciones generales, pero similarmente para las condiciones específicas asociadas a ciertos tratamientos. Los modelos generales multibanda, basados en un número mayor de predictores (entre 4 y 7 bandas) presentaron una mayor capacidad de predicción y una menor cantidad de tratamientos que presentaron un error sistemático significativo que los modelos IN. En cambio la capacidad de predicción de los modelos específicos fue similar entre ambos tipos de modelos. Los modelos multibanda reparametrizados

mostraron un error sistemático mayor que los IN, lo cual indicaría un mayor sobreajuste de los modelos multibanda bajo condiciones más homogéneas del canopy. Estos resultados muestran que los modelos IN, que son más simples y fáciles de interpretar que los modelos multibanda, podrían ser preferibles para asociar propiedades de absorción de bandas específicas con propiedades de las plantas.

Estos resultados tienen implicaciones sobre el uso potencial de los sensores remotos para estimar las tres propiedades de las plantas estudiadas en condiciones de campo. La alta proporción de bandas finas que fueron requeridas para alcanzar las mejores estimaciones indica que es necesario utilizar sensores remotos hiperespectrales. Adicionalmente, la falta de precisión bajo ciertos tratamientos indica que sería difícil extrapolar los modelos en tiempo y espacio. De manera similar a los tratamientos evaluados en este trabajo, las variaciones en tiempo y espacio que ocurren en los sistemas ganaderos pueden ser una fuente de ruido para la estimación de las propiedades de las plantas. Sin embargo, la mayor precisión de las estimaciones de biomasa, relación C:N y proporción de biomasa fotosintética que se obtuvieron cuando se utilizaron distintas bandas para dichos tratamientos indica que modelos que cambien las bandas ante distintas condiciones en base a información auxiliar podrían mejorar la capacidad de predicción de las propiedades de las plantas. Este tipo de estudios empíricos hechos bajo condiciones controladas experimentalmente, combinados con modelos de transferencia de la radiación (ej: PROSPECT, SAIL) y con teoría ecológica pueden ayudar a identificar los controles de la reflectancia y permitir pasar de canopies simples a canopies complejos. Entonces, será posible desarrollar modelos predictivos capaces de lidiar con los cambios en la estructura de la vegetación y en las condiciones del suelo que ocurren en los canopies naturales.

Tabla 4.4 : Propiedades de absorción conocidas (Curran, 1989; Elvidge, 1990) que ocurren en las longitudes de onda de las bandas seleccionadas en este trabajo para ambos tipos de modelos (multibanda y basados en índices normalizados), para las tres propiedades de las plantas (biomasa, relación C:N y proporción de biomasa fotosintética), para los modelos generales y los modelos específicos basados en nuevas bandas, en aquellos tratamientos donde los modelos generales presentaron un error no aleatorio significativo. Los componentes en negrita indican longitudes de onda donde la propiedad de absorción es fuerte.

| Longitud de onda (nm) | Región espectral              | Componente bioquímico  | Modelos multibanda |                |                      |   |             | Modelos basados en índices normalizados |                 |                |                                |   |             |             |
|-----------------------|-------------------------------|--|--------------------|----------------|----------------------|---|-------------|---|-----------------|----------------|--------------------------------|---|-------------|-------------|
|                       |                               |  | Biomasa General    | Biomasa Sequía | Relación C:N General | Proporción de biomasa fotosintética General | 1 mac. sen. | 3 mac. sen.                             | Biomasa General | Biomasa Sequía | Relación C:N General/Fertiliz. | Proporción de biomasa fotosintética General | 0 mac. sen. | 1 mac. sen. |
| 400-500               | Visible                       | Clorofila a, b, carotenoides<br>Baja absorción de la clorofila<br>Clorofila a, b<br>Fotosistema II<br>Fotosistema I                                | 682                | 677            | 697                  | 467   | 597         | 522                                     | 657             | 682            | 712                            | 532   | 657         | 682         |
| 530-600               |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 640-670               |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 680                   | Limite rojo-infrarrojo        | Nitrogeno, Proteina  | 700, 747           | 722            | 707, 752             | 712   | 712         | 712                                     | 712             | 712            | 712                            | 712   | 712         | 712         |
| 700-800               |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 930                   | Infrarrojo cercano            | Acite  | 932                | 932            | 932                  | 932   | 932         | 932                                     | 932             | 932            | 932                            | 932   | 932         | 932         |
| 1390                  | Infrarrojo de onda corta I    | Agua, Cera<br><b>Celulosa, Almidón</b><br>Almidón<br>Hemicelulosa, Pectina<br>Arabinogalactano, Rubisco<br><b>Celulosa, azucar</b><br>Hemicelulosa | 1062, 1337         | 1337           | 1337                 | 1362  | 1362        | 1392                                    | 1392            | 1392           | 1392                           | 1392  | 1392        | 1392        |
| 1540                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 1580                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 1720                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 1740                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 1780                  | Ácido húmico                  | Almidón  | 1752               | 1752           | 1712                 | 1712  | 1712        | 1777                                    | 1777            | 1777           | 1777                           | 1777  | 1777        |             |
| 1790                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 1920                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 1960                  | Infrarrojo de onda corta II   | Lignina, Proteina<br><b>Nitrogeno</b> , Proteina,<br>Celulosa, Arabinogalactano<br>Celulosa, Almidón<br>Celulosa, Proteina, Nitrogeno              | 1967               | 1967           | 1912                 | 1912  | 1912        | 1912                                    | 1912            | 1912           | 1912                           | 1912  | 1912        | 1912        |
| 2130                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 2180                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 2280                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 2280                  | Celulosa, Proteina, Nitrogeno | 2282   | 2282               | 2282           | 2282                 | 2282  | 2282        | 2282                                    | 2282            | 2282           | 2282                           | 2282  | 2282        |             |
| 2350                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |
| 2350                  | Celulosa, Proteina, Nitrogeno | 2352   | 2352               | 2352           | 2352                 | 2352  | 2352        | 2352                                    | 2352            | 2352           | 2352                           | 2352  | 2352        |             |
| 2350                  |                               |  |                    |                |                      |   |             |   |                 |                |                                |   |             |             |

## **CAPÍTULO 5**

### **ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA DE PASTURAS BAJO PASTOREO BOVINO MEDIANTE SENSORES REMOTOS**

## 5.1 Introducción

Los productores o los asesores ganaderos requieren conocer la biomasa de forraje disponible (que de ahora en adelante llamaremos sólo biomasa) a escala de lote para realizar un manejo adecuado. Un sistema de manejo ganadero en el que la asignación de biomasa forrajera (kg de biomasa/kg de peso vivo) es regulada de manera estacional permite mejorar los índices productivos y la condición del recurso forrajero (Soca y Orcasberro 1992). Es sencillo conocer el denominador de ese cociente, la carga animal, pero es difícil conocer el numerador, la biomasa, debido a su naturaleza variable en el tiempo y en el espacio. La información proveniente de estimaciones de biomasa basadas en sensores remotos de resolución espacial moderada podría capturar esa variación y servir como herramienta para tomar decisiones si existieran modelos confiables que relacionaran la información espectral con la biomasa.

Un modelo de estimación de biomasa confiable debería ser estimarla de manera precisa en el amplio rango de condiciones para las cuales pretende ser utilizado. Sin embargo, las propiedades espectrales cambian en el tiempo y en el espacio, lo cual puede afectar la precisión de los modelos de estimación de la biomasa basados en sensores remotos. Por ejemplo, en el capítulo 4, en canopeos contrastantes generados experimentalmente, se encontraron sesgos en las estimaciones bajo ciertas condiciones, principalmente ante el agregado de material senescente. En condiciones de campo, varios trabajos han logrado estimar la biomasa para un cierto momento del año de manera satisfactoria. Por ejemplo, a escala de parche, Mutanga et al. (2004) y Clevers et al. (2007) coincidieron en que un índice normalizado calculado a partir de una banda fina ubicada en el límite entre el infrarrojo y el rojo y otra banda ubicada en el infrarrojo permite superar los problemas de saturación que tienen otros índices para estimar la biomasa durante el período de crecimiento. Asimismo, a escala de paisaje, el tradicional índice de vegetación normalizado basado en una banda en el rojo y otra en el infrarrojo (Tucker 1979) derivado de imágenes satelitales ha permitido estimar la biomasa durante la primavera con un 80% de precisión en pastizales bajo pastoreo moderado (Beerli et al. 2007), aunque en sistemas no pastoreados tal relación no existió (Todd et al. 1998). Resta evaluar entonces si es posible estimar las variaciones de biomasa de manera precisa a lo largo de todo el año utilizando información espectral.

Los cambios de incidencia de la radiación y de las propiedades del canopeo que ocurren a lo largo del año interfieren en la estimación de la biomasa mediante sensores remotos. Por un lado, el cambio en el ángulo de incidencia de la radiación afecta la relación entre las propiedades biofísicas del canopeo y su reflectancia (Middleton 1991; Sandmeier et al. 1999). Por otro lado, el contenido de humedad y la concentración de pigmentos fotosintéticos, que tienen una fuerte influencia sobre la señal espectral (Curran 1989; Elvidge 1990, Asner 1998), varían entre estaciones (McIvor 1981; Okin 2010). Ambos cambios son fuentes de error en los modelos de ajuste empíricos. Este error puede ser despreciable cuando se trata de estimar la biomasa de canopeos simples, como pasturas monoespecíficas en un único momento del año, pero puede ser significativo cuando se trata de estimar la biomasa de canopeos más complejos, con estructura desuniforme (Numata et al. 2007b; Shirazi y Reporter 2007), o cuando se incorpora el componente temporal (Todd et al. 1998; Reddy 2011).

Como los componentes fotosintético y no fotosintético de la biomasa tienen propiedades espectrales propias y conservativas (Curran 1989; Elvidge 1990, Asner 1998), la estimación independiente de cada uno mediante índices específicos podría permitir estimar la biomasa total para un rango amplio de condiciones del canopeo, principalmente aquellas que ocurren a lo largo del tiempo. Guerschman et al. (2009)

estimaron satisfactoriamente la proporción de la cobertura compuesta por vegetación fotosintética y no fotosintética mediante la combinación de un índice relacionado con la celulosa y otro relacionado con la vegetación fotosintética. Numata et al. (2007b), con una combinación de índices similar a la de Guerschman et al (2009), lograron estimaciones precisas de la biomasa no fotosintética y la total, pero sólo utilizaron datos de una fecha y ambos componentes de la vegetación estaban correlacionados ( $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,38$ ). Faltaría evaluar si la combinación de índices relacionados con la biomasa fotosintética y la no fotosintética permite alcanzar estimaciones precisas en situaciones donde ambos componentes no se encuentran relacionados.

Además de ser útil para conocer la biomasa total, la estimación independiente de la biomasa fotosintética y la no fotosintética permite conocer otros aspectos y procesos de los ecosistemas. La calidad del forraje, que es un determinante del consumo, puede ser inferida a partir de la relación entre la biomasa fotosintética y la no fotosintética (Phillips et al. 2006). Además, la biomasa fotosintética y la no fotosintética juegan papeles diferentes en procesos importantes como la descomposición y el ciclado de los nutrientes (Okin 2010), por lo que la posibilidad de monitorizar ambos componentes podría enriquecer el estudio de procesos biogeoquímicos.

El tipo de sensor remoto a utilizar plantea una situación de compromiso entre cobertura espacial y posibilidad de controlar las condiciones de medición. Por un lado, los sensores manuales toman mediciones puntuales, a escala de parche (menos de  $1 \text{ m}^2$ ) por lo que no permiten cubrir grandes superficies, pero tienen bajas interferencias atmosféricas, permiten asegurarse una misma orientación del sensor entre mediciones y elegir el momento de medición y así seleccionar días propicios (con baja nubosidad; Lefsky y Cohen 2003). Por otro lado, los sensores de resolución espacial intermedia montados en plataformas satelitales (como el satélite HYPERION que tiene una resolución espacial de  $30 \times 30 \text{ m}$ ), abarcan la totalidad de la cobertura para un área de varios kilómetros cuadrados, pero tienen mayores interferencias atmosféricas, un ángulo de orientación que puede variar entre  $0^\circ$  y  $20^\circ$  y disponibilidad dependiente de la nubosidad. Estas características hacen que los sensores manuales sean más convenientes para desarrollar índices y que los sensores montados en plataformas satelitales sean más convenientes para su posterior aplicación en grandes áreas. Sin embargo, el cambio de escala de observación y de sensor puede generar alteraciones en la señal espectral (Loris y Damiano 2006, Clevers et al. 2007), por lo que es necesario realizar comparaciones entre ambos tipos de sensores.

El objetivo de este capítulo es generar un modelo de estimación de la biomasa total de pasturas basado en sensores remotos, que capture con precisión las variaciones estacionales de la biomasa en situaciones reales de pastoreo. La hipótesis es que debido a la fuerte diferencia espectral que tienen la vegetación fotosintética y la no fotosintética, la estimación de la biomasa total basada en índices espectrales independientes relacionados con ambos componentes permite superar las limitaciones para alcanzar estimaciones precisas a lo largo del año que tienen las estimaciones basadas en un sólo índice que estima la biomasa total. El sistema de estudio serán las pasturas típicas de loma del Sur de la Pampa Deprimida. Primero, a escala de parche, se hará una preselección de modelos de estimación de la biomasa fotosintética, no fotosintética y total basados en un sensor de mano y se comparará la precisión de la estimación de biomasa total basada en los modelos de estimación de la biomasa fotosintética y no fotosintética con la precisión de la estimación de la biomasa total basada en un solo modelo. Posteriormente, se evaluará si los modelos derivados de la escala de parche aplicados a datos de imágenes satelitales permiten estimar la biomasa a escala de lote con aceptable precisión.

## 5.2 Materiales y métodos

### 5.2.1 Escala de parche

Para el trabajo a escala de parche, se muestrearon pasturas típicas de suelos de loma del Sur de la Pampa Deprimida en cuatro momentos del año. Se trabajó en cuatro lotes: una pastura de un año compuesta por festuca, avena, cebadilla, alfalfa y trébol blanco, dos pasturas compuestas por festuca y alfalfa, y una pastura de dos años también compuesta por festuca y alfalfa, aunque también fue implantada con trigo, que fue utilizado durante el primer año. Todas las pasturas estaban sobre suelos argiudoles en campos ubicados dentro del partido de General Lamadrid. Los lotes estaban subdivididos en parcelas y sometidos a pastoreo rotativo. Los momentos de muestreo fueron noviembre de 2009 y febrero, abril y julio de 2010.

Durante los muestreos, se tomaron mediciones de reflectancia del canopeo e inmediatamente después se cosechó la biomasa del área cuya reflectancia había sido medida. Los sitios de muestreo fueron parches seleccionados tratando de abarcar el mayor rango de variación posible de biomasa (Figura 5.1 A). Las mediciones de reflectancia se hicieron con un sensor hiperespectral de mano (ASD Field Spect Pro; ver descripción del sensor en la sección 4.4.2), a una altura de entre 1 y 1,5 m, lo cual abarca un radio de medición sobre la superficie de entre 0,22 y 0,33 m. Todas las mediciones fueron alrededor del mediodía y si bien se midió en condiciones de cielo despejado, se hicieron calibraciones usando un panel de *spectralon* cada 5 minutos. Para disminuir el ruido, se promedió la reflectancia cada 5 nm y se eliminaron regiones del espectro donde la humedad del aire genera una señal inestable (1340-1440 nm, 1780-2000 nm) y donde el sensor presenta una menor respuesta (< 400 nm y > 2400 nm). Se tomaron en total 200 mediciones de reflectancia. Luego cada medición de reflectancia, se colocó un marco circular de 0,27 m de radio, centrado en el punto donde se había medido la reflectancia, y se cosechó por separado la biomasa aérea verde (en adelante biomasa fotosintética) y la muerta en pie (en adelante biomasa no fotosintética). Posteriormente, las muestras fueron secadas en estufa a 60°C y pesadas.

Con los datos de los muestreos se generaron modelos de regresión basados en índices normalizados para estimar la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total. Primero, se determinaron las combinaciones de bandas óptimas para estimar cada componente de la vegetación. Para ello, se evaluaron las relaciones lineales y cuadráticas entre cada componente y cada índice normalizado (que surge de combinar la reflectancia entre dos bandas a partir del cociente entre su diferencia y su suma) y se eligieron los índices normalizados con menor error de predicción. El error de predicción se evaluó a partir de la raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME) mediante validaciones cruzadas ( $n = 1000$ ) donde el 70% de los datos se usó para generar los modelos y el 30 % restante para evaluar las predicciones (ver detalles de la metodología en la sección 4.2.4.2). Luego se comparó la precisión de las estimaciones de biomasa total hechas con los índices normalizados seleccionados para biomasa total (modelos simples) con las estimaciones de biomasa total calculadas a partir de la suma de la biomasa fotosintética y la no fotosintética, estimadas mediante los índices normalizados seleccionados para cada componente (modelos compuestos). La comparación entre los modelos simples y compuestos también se hizo mediante validaciones cruzadas ( $n = 1000$ ) donde el 70% de los datos se usó para generar los modelos y el 30 % restante para evaluar las predicciones.

### 5.2.2 Escala de lote

El trabajo a escala de lote consistió en evaluar la capacidad de los índices normalizados seleccionados a escala de parche al ser aplicados a imágenes satelitales para predecir la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total. Para ello, se midió la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total a campo a escala de lote. A su vez, se obtuvieron imágenes satelitales de fechas próximas a las mediciones a campo y se calcularon los índices normalizados seleccionados a escala de parche a partir de la información satelital. Luego se evaluó la capacidad de los índices normalizados calculados con la información satelital de predecir la biomasa.

Para medir la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total a campo a escala de lote se utilizó un método de doble muestreo, de manera de tener un mayor número de observaciones. Para ello se tomaron múltiples datos hiperespectrales con el sensor de mano dentro de lotes y fueron transformados en biomasa mediante los modelos específicos identificados en el estudio a escala de parche recién descripto. Se trabajó en dos de los cuatro lotes de pastura utilizados para el estudio a escala de parche en los mismos cuatro momentos del año. Como los lotes de pastura estaban subdivididos en parcelas de 10 ha sometidas a pastoreo rotativo, fue posible encontrar áreas con biomasa contrastante. Se seleccionaron cuatro parcelas (dos de cada lote) por fecha tratando de abarcar el mayor gradiente de biomasa posible (Figura 5.1 B). En torno al centro de cada parcela seleccionada, se tomaron mediciones sistemáticas de reflectancia con el sensor hiperespectral de mano cada 7 m en 7 franjas paralelas de 42 m de largo (49 mediciones en total), las cuales fueron transformados en biomasa fotosintética, no fotosintética y total mediante los modelos específicos identificados en el estudio a escala de parche.

Como fuente de información satelital, se utilizaron imágenes satelitales hiperespectrales HYPERION de fechas próximas a las mediciones a campo (noviembre de 2009 y febrero, abril y julio de 2010). Las imágenes HYPERION tienen 198 bandas calibradas entre los 400 y 2500 nm a intervalos de 10 nm. Cada imagen tiene un tamaño de 185 km de largo y 7,5 km de ancho y una resolución espacial de 30 m. Primero, la información satelital se georreferenció y se convirtió de valor digital a reflectancia de acuerdo al protocolo propuesto por Beck (2003). Luego se calcularon los índices normalizados seleccionados a escala de parche a partir de la reflectancia de las imágenes satelitales. Debido a las diferencias de hasta 6 días entre la imagen satelital y la medición a campo, hubieron parcelas que fueron pastoreadas entre ambos eventos y debieron ser descartadas del análisis, quedando 11 datos derivados de las mediciones hiperespectrales hechas con el sensor de mano (3, 3, 3 y 2 para las sucesivas fechas de medición).

La evaluación de la capacidad de los índices normalizados calculados con la información satelital de predecir la biomasa se llevó a cabo mediante dos procedimientos. El primero consistió en una validación cruzada “dejando uno fuera”. Para ello que se generaron 11 modelos con 10 datos y el dato restante se usó para evaluación. Así se evaluó si los índices normalizados seleccionados a escala de parche para estimar la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total también resultaban precisos a escala de lote, aplicados a imágenes satelitales. El segundo consistió utilizar para la evaluación datos de biomasa total tomados con un medidor de plato. Las mediciones de biomasa total con el medidor de plato se tomaron para seis parcelas de una pastura de 1 año en diciembre de 2010 y también se basaron en un método de doble muestreo. Primero se calibró el medidor de plato: se tomaron 18 mediciones con el medidor de plato tratando de abarcar todo el rango de biomasa de la pastura e inmediatamente después se cosechó la biomasa para su posterior secado y pesado. Con

estos 18 pares de datos se hizo un modelo de regresión lineal de calibración ( $R^2=0,73$ ). Segundo, para obtener la biomasa de las seis parcelas, se tomaron mediciones sistemáticas con el medidor de plato dentro cada parcela de manera de tener un alto número de repeticiones (~ 450 por parcela), que fueron transformadas en valores de biomasa a partir de la calibración. Finalmente, los valores de biomasa promedio de cada una de las seis parcelas se compararon con estimaciones de biomasa total derivadas de los índices normalizados seleccionados aplicados a la imagen HYERION. Así se evaluó el modelo de estimación de la biomasa total mediante observaciones independientes de la biomasa total a campo.

Todo el manejo de datos y los cálculos se hicieron con el programa estadístico R (R Development Core Team 2011) y mediante el programa GRASS (<http://grass.osgeo.org/>), que permite realizar sistemas de información geográfica.

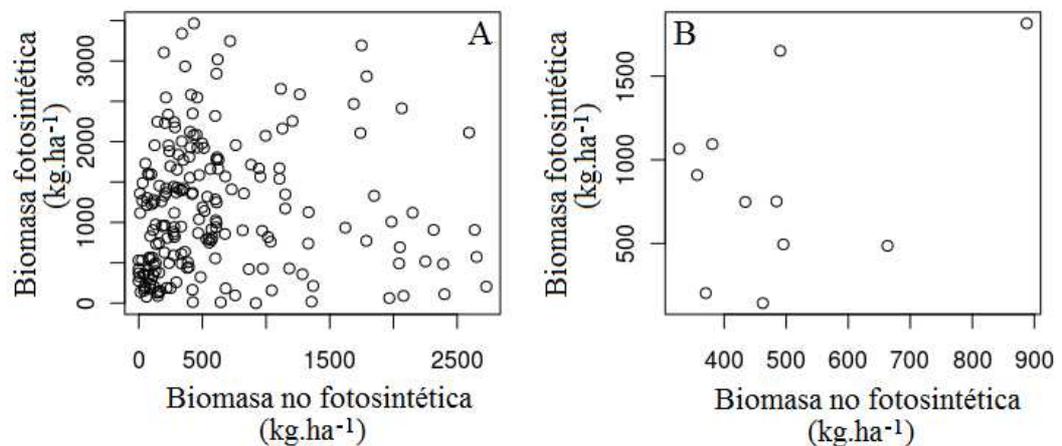


Figura 5.1: Diagrama de dispersión de la biomasa fotosintética y no fotosintética para las mediciones a escala de parche (A) y lote (B). La biomasa fotosintética y la no fotosintética no estuvieron correlacionadas y tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0,001 ( $n = 200$ ) y 0,16 ( $n = 11$ ) para las mediciones a escala de parche y de lote, respectivamente. Para las mediciones a escala de lote, sólo figuran las 11 parcelas para las cuales se usó el sensor de mano, ya que en las 6 parcelas donde se usó el medidor de plato no se discriminó entre biomasa fotosintética y no fotosintética, sino que se midió directamente la biomasa total.

### 5.3 Resultados

A escala de parche, los índices normalizados permitieron estimar los tres componentes de la biomasa (Figuras 5.2 y 5.3, Tabla 5.1). El índice normalizado (en adelante índice) que más se relacionó con la biomasa fotosintética tuvo una alta correlación y hubo muchos otros índices con una correlación similar (Figura 5.2 A). De los dos índices seleccionados, uno tuvo una relación cuadrática (BF1) y otro una relación lineal (BF2) con la biomasa fotosintética (Figura 5.3, Tabla 5.1). En contraposición, el índice que más se relacionó con la biomasa no fotosintética tuvo una correlación baja (aunque significativa) y hubo sólo unos pocos índices con una correlación similar (Figura 5.2 B). La relación de los dos índices seleccionados para estimar biomasa no fotosintética (BNF1 y BNF2) fue de tipo cuadrática (Figura 5.3, Tabla 5.1). El índice que más se relacionó con la biomasa total tuvo una correlación intermedia y también presentó sólo unos pocos índices con una correlación similar (Figura 5.2 C). La relación de los tres índices seleccionados para estimar la biomasa total (BT1, BT2, BT3) fue de tipo lineal (Figura 5.3, Tabla 5.1).

Los índices que más estimaron la biomasa fotosintética y la no fotosintética se basaron en bandas diferentes y no estuvieron correlacionados entre sí, pero algunos de esos índices coincidieron con los que más estimaron la biomasa total (Figura 5.2, Tabla 5.1). Los dos índices que más estimaron la biomasa fotosintética se basaron en una banda fina en el visible (400-700 nm) y otra gruesa en el infrarrojo cercano (700-1300 nm). En cambio, de los dos índices que más estimaron la biomasa no fotosintética, el primero (BNF1) se basó en dos bandas en el infrarrojo cercano y el segundo (BNF2) se basó en una banda en el visible, pero a diferencia de BF1 y BF2 la otra banda correspondió a la región del infrarrojo de onda corta II (1900-2500 nm). De los índices que más estimaron la biomasa total, el primero (BT1) se basó en bandas similares y se correlacionó con BNF1 ( $R^2 = 0,44$ ), el segundo (BT2) con BF1 ( $R^2 = 0,71$ ), y el tercero (BT3) con BF2 ( $R^2 = 0,97$ ).

La capacidad de predecir la biomasa total de los modelos compuestos, basados en la suma de la biomasa fotosintética y no fotosintética (Tabla 5.2), fue superior a la de los modelos simples, basados en un sólo índice (Tabla 5.1). El coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de predicción fue superior para los cuatro modelos compuestos, que para los tres modelos simples. Además, la raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME) promedio fue hasta un 15% menor en los modelos compuestos que en los simples (en todos los casos las diferencias fueron significativas).

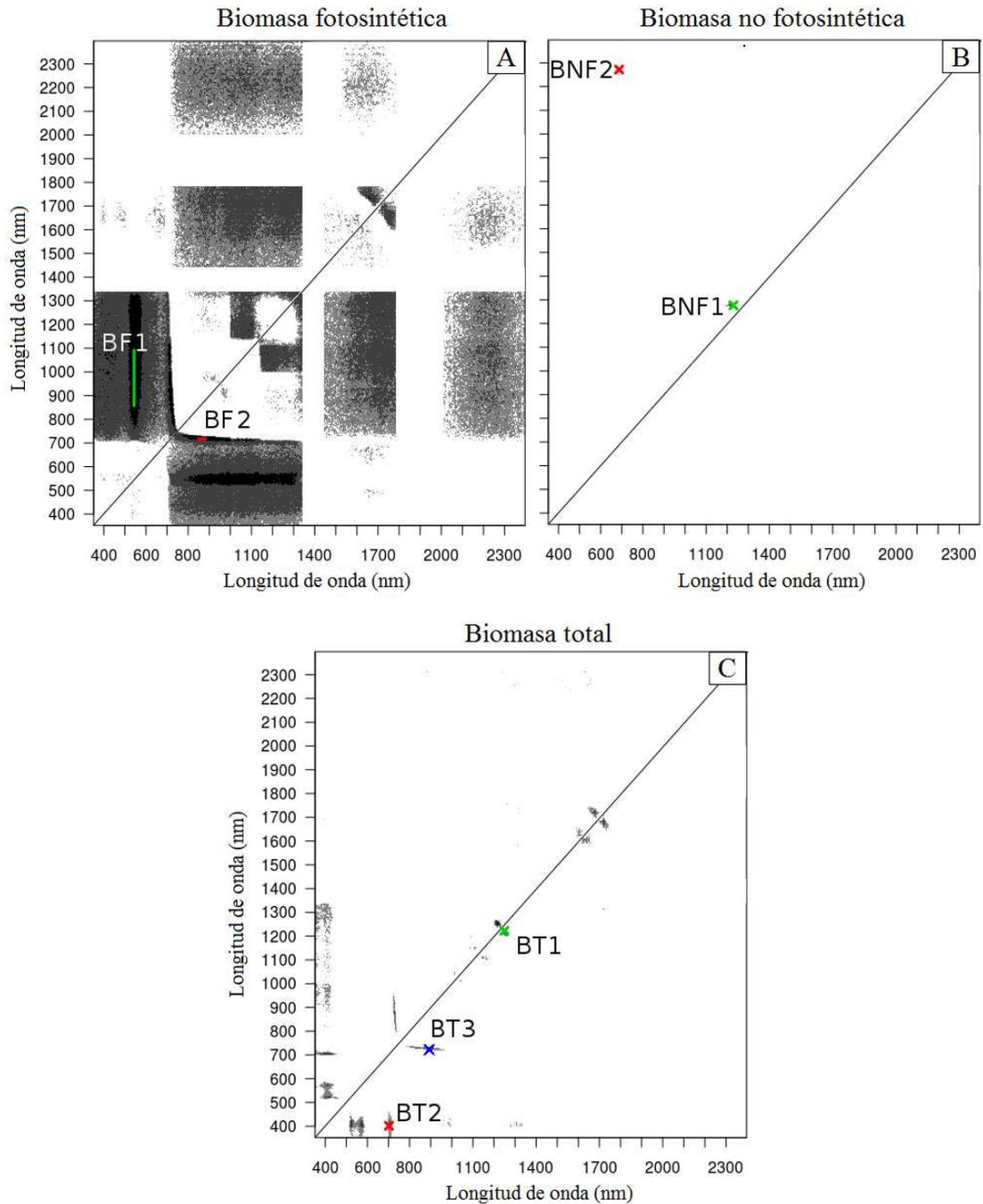


Figura 5.2: Bandas usadas en los modelos con mayor nivel de ajuste para biomasa fotosintética (A) biomasa no fotosintética (B) y biomasa total (C). Los modelos seleccionados están indicados con siglas y marcados con cruces de color en el caso de bandas puntuales y con segmentos de color en el caso de bandas que se promediaron. Las áreas negras, gris oscuro y gris claro indican aquellas combinaciones de bandas con  $R^2 > 93\%$ ,  $86\%$  y  $80\%$  del  $R^2$  del índice de máximo  $R^2$ . El triángulo superior muestra valores de ajuste de tipo cuadrático, mientras que el triángulo inferior, de tipo lineal. Los valores de  $R^2$  son el promedio de 1000 validaciones cruzadas (70% calibración, 30% evaluación).

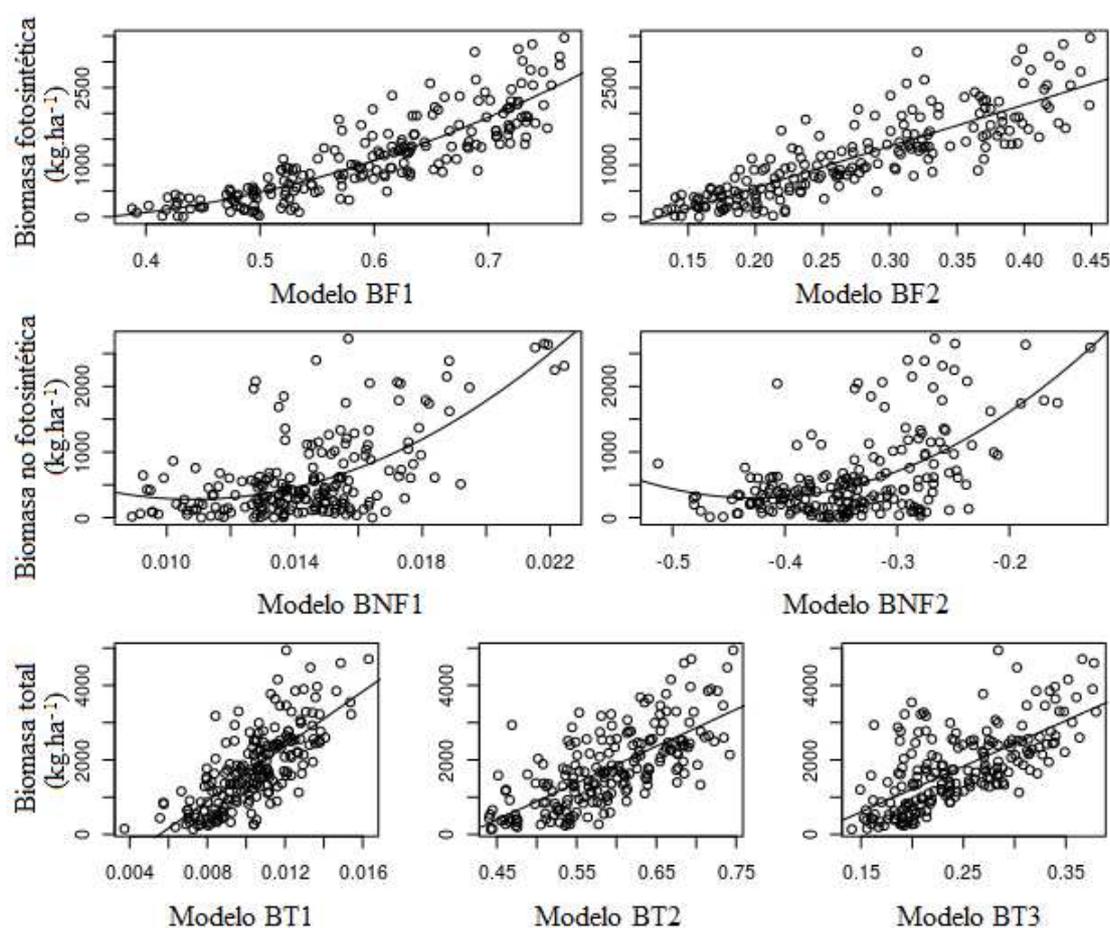


Figura 5.3: Relación entre la biomasa fotosintética, no fotosintética y total y los índices seleccionados a escala de parche. La línea negra indica la función de mejor ajuste, que fue de tipo cuadrática (para BF1, BNF1 y BNF2) o lineal (para BF2, BT1, BT2 y BT3).

| Propiedad de las plantas | Modelo | Bandas (nm)    | Tipo de modelo | $R^2$ | RCME |
|--------------------------|--------|----------------|----------------|-------|------|
| Biomasa fotosintética    | BF1    | 542-(840:1100) | cuadrático     | 0,74  | 409  |
|                          | BF2    | 717-(850:900)  | lineal         | 0,73  | 423  |
| Biomasa no fotosintética | BNF1   | 1227-1277      | cuadrático     | 0,40  | 488  |
|                          | BNF2   | 687-2272       | cuadrático     | 0,32  | 520  |
| Biomasa total            | BT1    | 1222-1277      | lineal         | 0,55  | 701  |
|                          | BT2    | 402-702        | lineal         | 0,50  | 743  |
|                          | BT3    | 722-902        | lineal         | 0,46  | 773  |

Tabla 5.1: Detalle de los modelos seleccionados a escala de parche para estimar las tres propiedades de la vegetación: bandas incluidas, tipo de relación, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME) promedio de 1000 validaciones cruzadas (70% calibración, 30% evaluación,  $n = 200$ ).

| Modelo     | R <sup>2</sup> | RCME |
|------------|----------------|------|
| BF1 + BNF1 | 0,63           | 638  |
| BF1 + BNF2 | 0,58           | 678  |
| BF2 + BNF1 | 0,62           | 648  |
| BF2 + BNF2 | 0,57           | 688  |

Tabla 5.2: Coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>) y raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME) promedio de 1000 validaciones cruzadas (70% calibración, 30% evaluación) para los cuatro modelos compuestos de estimación de la biomasa total a escala de parche.

A escala de lote, los índices seleccionados a escala de parche permitieron estimar significativamente los tres componentes de la biomasa (Figura 5.4 y Tabla 5.3). En concordancia con la gran cantidad de índices que tuvieron alto ajuste con la biomasa fotosintética (redundancia espectral), los dos índices seleccionados a escala de parche (BF1 y BF2), también tuvieron una buena capacidad de predicción a escala de lote, aunque el mejor ajuste se observó con BF2. En cambio, para la biomasa no fotosintética, solo BNF2 mostró un ajuste significativo. Para la biomasa total, dos de los tres índices seleccionados a escala de parche fueron significativos (BT2 y BT3), siendo el segundo de ellos el que mostró mejor capacidad de predicción.

El modelo compuesto también tuvo una mejor capacidad de predicción de la biomasa total que el modelo simple (Figura 5.5). La raíz cuadrada del cuadrado medio del error de los modelos compuestos fue inferior a la de los modelos simples para las dos validaciones. Con los datos de las 11 parcelas medidas con el sensor de mano en las 4 fechas a lo largo del año (noviembre de 2009 y febrero, abril y julio de 2010) la diferencia fue del 23% (RCME = 262 y 200 para los modelos simple y compuesto respectivamente), mientras que con los datos de las 6 parcelas medidas con el medidor de plato en diciembre de 2012 la diferencia fue del 20 % (RCME = 1000 y 821 para los modelos simple y compuesto respectivamente).

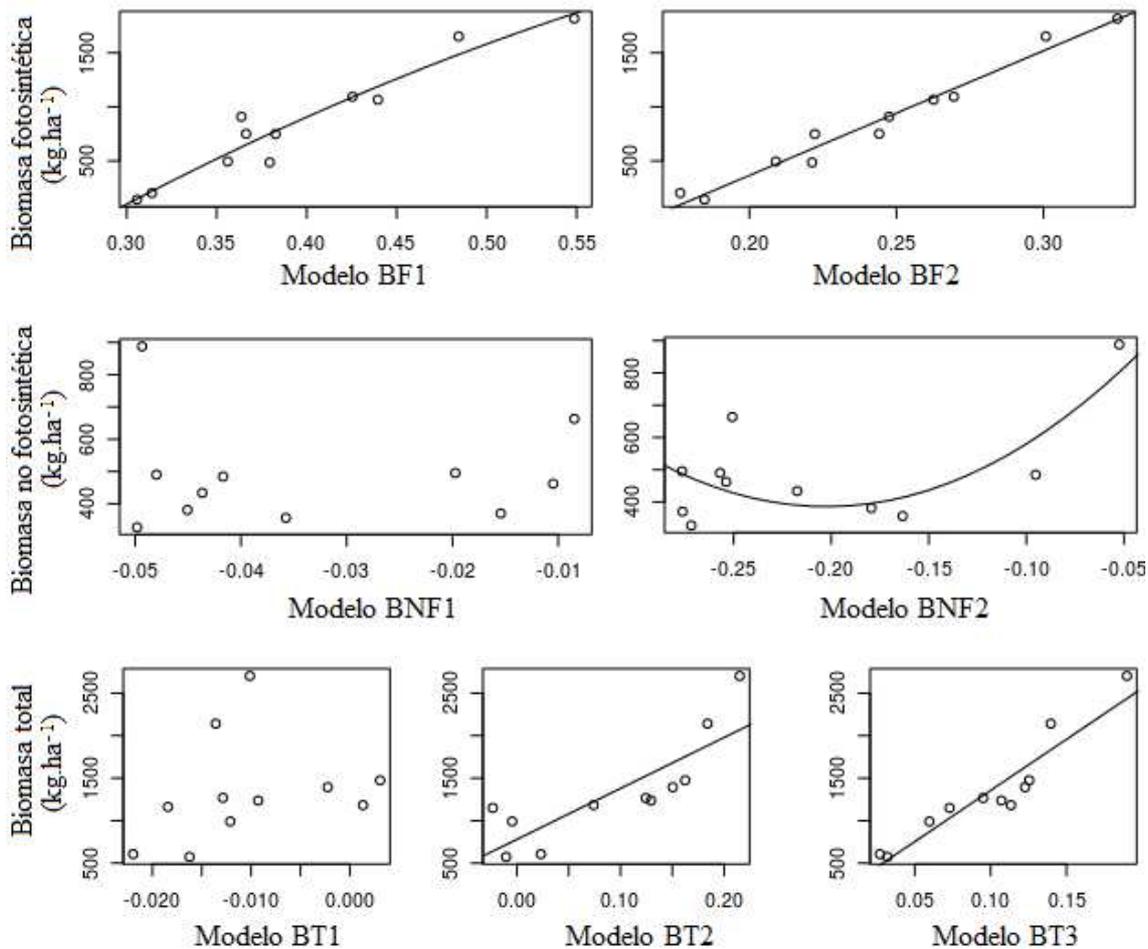


Figura 5.4: Relación entre la biomasa fotosintética, no fotosintética y total y los índices seleccionados a escala de parche aplicados a los datos a escala de lote. Las líneas indican la función de mejor ajuste ( $p < 0,05$ ), que fue de tipo cuadrática para BF1 y BNF2 y lineal para BF2, BT1, BT2 y BT3.

| Propiedad de las plantas | Modelo | Bandas (nm)    | Tipo de modelo | $R^2$ | RCME |
|--------------------------|--------|----------------|----------------|-------|------|
| Biomasa fotosintética    | BF1    | 542-(840:1100) | cuadrático     | 0,88  | 202  |
|                          | BF2    | 717-(850:900)  | lineal         | 0,95  | 105  |
| Biomasa no fotosintética | BNF1   | 1227-1277      | cuadrático     | NS    | NS   |
|                          | BNF2   | 687-2272       | cuadrático     | 0,47  | 208  |
| Biomasa total            | BT1    | 1222-1277      | lineal         | NS    | NS   |
|                          | BT2    | 402-1247       | lineal         | 0,81  | 431  |
|                          | BT3    | 722-902        | lineal         | 0,90  | 261  |

Tabla 5.3: Detalle de los modelos seleccionados a escala de parche para estimar las tres propiedades de la vegetación a escala de lote: bandas incluidas, tipo de modelo, coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y raíz cuadrada del cuadrado medio del error (RCME) promedio para una validación cruzada “dejando uno fuera”.

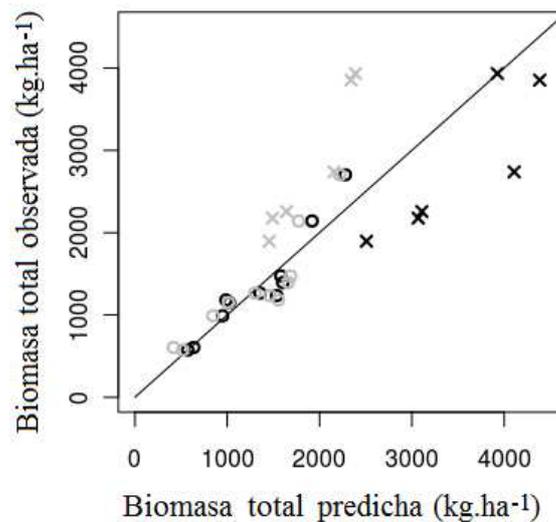


Figura 5.5: Relación entre la biomasa total observada y predicha a escala de lote a partir del mejor modelo simple (BT3, gris) y del mejor modelo compuesto (BF2 + BNF2, negro) aplicados a imágenes HYPERION. Los círculos son el resultado de validaciones cruzadas “dejando uno fuera” calculadas a partir de los datos derivados de las mediciones hechas con el sensor de mano ( $n = 11$ ), donde cada dato fue predicho a partir de un modelo generado con los 10 datos restantes. Las cruces representan la biomasa total de las seis parcelas medidas con el medidor de plato, predicha mediante los modelos derivados de todas mediciones hechas con el sensor de mano ( $n = 11$ ).

## 5.4 Discusión

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis que propone que la biomasa total es estimada de manera más precisa a partir de estimaciones independientes de la biomasa fotosintética y la no fotosintética que de manera directa. La mayoría de los trabajos empíricos, que relacionan la reflectancia observada con la biomasa total, se han focalizado en la utilización de técnicas estadísticas avanzadas que incluyen análisis exhaustivos de relaciones entre numerosas bandas (Thenkabail et al. 2000; Hansen y Schjoerring 2003), o diversos métodos multivariados como redes neuronales (Mutanga y Skidmore 2004b) o mínimos cuadrados parciales (Kawamura et al. 2008). Este trabajo, si bien se basó en algunos de esos métodos, se focalizó en modelar la biomasa total a partir de la estimación de sus dos componentes (biomasa fotosintética y no fotosintética), que se comportan espectralmente de manera diferente (Asner 1998). En comparación con el trabajo de Numata et al. (2007), que estimó la biomasa total mediante una combinación similar de índices, los modelos de estimación de la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total de esta tesis se evaluaron ante un amplio espectro de combinaciones de biomasa fotosintética y no fotosintética y de condiciones de incidencia de la radiación debido a la utilización de datos de cuatro momentos del año. El modelo de estimación de la biomasa total resultó satisfactorio a ambas escalas, lo cual es promisorio para su utilización ante un rango amplio de condiciones del canopy y de escalas espaciales.

La evaluación de todos los índices posibles a escala de parche permitió encontrar combinaciones de bandas diferentes, asociadas a la biomasa fotosintética y la no fotosintética, que no estuvieron correlacionadas entre sí. Por un lado, los índices que mejor estimaron la biomasa fotosintética combinaron una banda fina en el verde (542 nm; BF1) o en el límite entre el rojo y el infrarrojo (717 nm; BF2), que coinciden con

una absorción intermedia de los pigmentos fotosintéticos, con una banda gruesa en el infrarrojo (800-1100 nm). Combinaciones similares de bandas han sido utilizadas para estimar la concentración de pigmentos fotosintéticos (Filella y Peñuelas 1994; Hatfield et al. 2008; Ustin et al. 2009) y la biomasa verde (Mutanga y Skidmore 2004a; Clevers et al. 2007; Chen et al., 2009). Por otro lado, los índices que mejor estimaron la biomasa no fotosintética se basaron en bandas coincidentes con propiedades de absorción asociadas a carbohidratos estructurales. BNF1 se basó en una banda que coincide con un pico de absorción de la celulosa en los 1220 nm (Elvidge 1990) y en otra ubicada en el límite de esa zona de absorción, que ayudaría a indicar la intensidad de esa absorción (Clevers et al. 2007), mientras que BNF2 se basó en una banda en el rojo (687 nm) y otra en el infrarrojo medio (2272 nm), donde los compuestos estructurales, como la celulosa y la lignina, absorben la radiación (Curran 1989; Elvidge 1990). Índices basados en bandas similares del infrarrojo medio han sido utilizados para estimar la biomasa senescente (Numata et al. 2007b; Ren y Zhou. 2012), la proporción de cobertura de vegetación no fotosintética (Guershman et al. 2009) y para diferenciar la cobertura de residuos de cultivos del suelo desnudo (Nagler et al. 2003; Serbin et al. 2007). En cambio, los índices seleccionados para estimar la biomasa total se basaron en bandas similares y estuvieron altamente correlacionados con los índices seleccionados para estimar la biomasa no fotosintética (BT1), o con los índices seleccionados para estimar la biomasa fotosintética (BT2 y BT3). Por ello, es esperable que las estimaciones de la biomasa total basadas en un sólo índice sean precisas solamente si los componentes fotosintético y no fotosintético de la vegetación están correlacionados, como ocurre en la mayoría de los antecedentes tanto a escala de parche (Mutanga et al. 2004; Clevers et al., 2007; Numata et al. 2007b; Kawamura et al. 2008), como de lote (Beeri et al. 2007).

El comportamiento satisfactorio que tuvieron los índices seleccionados a escala de parche aplicados a imágenes satelitales HYPERION para obtener mediciones a escala de lote indica que las mediciones espectrales son comparables entre escalas. Si bien no todos los índices que alcanzaron las mejores estimaciones a escala de parche fueron significativos a escala de lote, al menos uno de los índices seleccionados para cada componente sí lo fue. Para la biomasa fotosintética, los índices seleccionados presentaron altos niveles de ajuste tanto a escala de parche como de lote, lo cual coincide con la señal única que presentan los pigmentos fotosintéticos, distinguible de la de cualquier otro tipo de cobertura (Tucker 1977). Este resultado es relevante dado el amplio rango de variación de los canopeos medidos en este trabajo, ya que indicaría que una proporción variable de biomasa no fotosintética no perjudica las estimaciones de biomasa fotosintética, lo cual contradice lo encontrado previamente bajo condiciones controladas (Di Bella et al. 2004). Para la biomasa no fotosintética, sólo uno de los índices seleccionados a escala de parche también presentó un ajuste significativo a escala de lote (BNF2). Esta menor generalidad de los modelos de estimación de biomasa no fotosintética en comparación con los modelos de estimación de la biomasa fotosintética coincide con la dificultad de separar su señal espectral de la del suelo (Aase y Tanaka 1991; Nagler et al. 2003). Para la biomasa total, los índices seleccionados a escala de parche relacionados con la biomasa fotosintética (BT2 y BT3) también presentaron un ajuste significativo a escala de lote, mientras que el índice relacionado con la biomasa no fotosintética (BT1) no presentó un ajuste significativo. Esto se pudo haber debido a que el rango de condiciones de biomasa no fotosintética explorado a escala de lote fue relativamente bajo en comparación con la biomasa fotosintética. Entonces, los índices relacionados con el componente más variable (la biomasa fotosintética) también se relacionaron con la biomasa total, pero con un menor

nivel de ajuste debido al ruido causado por la biomasa no fotosintética, a la cual son insensibles.

Finalmente, como muestra del posible comportamiento de los índices en el campo, se muestra el seguimiento de un cultivo de trigo de un lote vecino a una de las pasturas evaluadas (Figura 5.6). La alta homogeneidad estructural de los cultivos permite evaluar el comportamiento de los índices. Puede observarse que los índices copian ajustadamente la marcha relativa esperada de la biomasa fotosintética, la no fotosintética y la total. Desde el comienzo del ciclo hasta principios de septiembre, la biomasa acumulada es baja. Durante septiembre y octubre se observa un rápido incremento en la biomasa fotosintética acumulada. La máxima acumulación de biomasa fotosintética se alcanza a fines de octubre, cuando ocurre la floración del cultivo. En este momento, la biomasa no fotosintética es baja y la biomasa total estimada mediante el modelo simple y el modelo compuesto es similar. Posteriormente, se observa una disminución de la biomasa fotosintética y un aumento de la biomasa no fotosintética que coincide con la etapa de senescencia del cultivo. La compensación de la disminución de la biomasa fotosintética con el incremento de la biomasa no fotosintética entre la fecha de floración y la última fecha registrada (mediados de diciembre) hace que la biomasa total estimada por el modelo compuesto se mantenga prácticamente constante. En cambio, se observa una fuerte caída de la biomasa total estimada por el modelo simple. Este comportamiento podría indicar una mayor sensibilidad del modelo compuesto a la biomasa seca en comparación con el modelo simple.

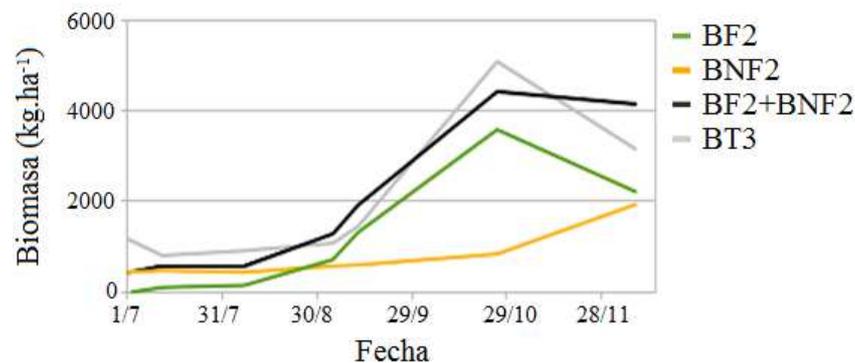


Figura 5.6: Biomasa total estimada para un lote de trigo a lo largo del tiempo mediante los modelos generados a escala de lote.

## **CAPÍTULO 6**

### **DISCUSIÓN GENERAL**

Este capítulo presenta los principales resultados del trabajo en relación con el objetivo general de mejorar el conocimiento la PPNA y las posibilidades de monitorización de los recursos forrajeros en general y los de la Pampa Deprimida en particular. Se plantearon cuatro objetivos específicos abocados al estudio de las variaciones espaciales y temporales de la PPNA (Capítulos 2 y 3) y las estimaciones de biomasa y calidad forrajera mediante sensores remotos (Capítulos 4 y 5), todos relevantes para el manejo de los sistemas de producción ganaderos. A continuación se presenta un resumen de los principales resultados en relación con cada objetivo específico. Luego se describen por separado los principales resultados de la tesis en relación con la PPNA y con la biomasa y calidad forrajera. Finalmente se proponen algunas aplicaciones de los resultados obtenidos en este trabajo.

## 6.1 Resumen de los principales resultados

Dada su fuerte variación espacial y temporal, contar con una descripción cuantitativa de la variación de la PPNA es fundamental para la toma de decisiones racionales de manejo. Sin embargo, la información existente acerca de la PPNA de la Pampa Deprimida es limitada y poco detallada. Además, a nivel general, no hay trabajos que evalúen simultáneamente unidades de vegetación natural e implantada a distintas escalas dentro de una misma región. De manera de llenar ese vacío de información, se describieron los principales controles de la variación espacial y temporal de la PPNA de pasturas de loma y pastizales de bajo a escala regional y de paisaje (Capítulo 2). Para ello se utilizó una amplia base de datos de PPNA que combina grano fino con amplia extensión y distintas variables ambientales según la escala considerada.

A escala regional, la precipitación media anual explicó una buena parte de la variación espacial de la PPNA media anual para las pasturas de loma ( $R^2 = 0.46$ ) y los pastizales de bajo ( $R^2 = 0.70$ ), aunque para las pasturas de loma el balance hídrico estival tuvo una mayor capacidad de explicación que la precipitación media anual ( $R^2 = 0.58$ ). Las pasturas de loma, que ocupan los ambientes más productivos y están compuestas por especies seleccionadas, tuvieron una mayor eficiencia en el uso de la precipitación que los pastizales de bajo, que ocupan suelos con limitaciones por hidromorfismo y halomorfismo y están compuestos por especies nativas y exóticas naturalizadas. Dicha diferencia en el uso de la precipitación se fue incrementando a lo largo del gradiente de precipitación media anual. Además, la estacionalidad de la PPNA presentó patrones de variación diferentes entre ambos recursos a lo largo del gradiente de precipitación media anual. En las pasturas de loma la estación de crecimiento se alargó con el incremento de la precipitación media anual, mientras que en los pastizales de bajo se acortó. En cuanto a la variación temporal, ambos recursos mostraron una respuesta positiva y significativa de la PPNA anual ante variaciones interanuales de precipitación en el extremo seco del gradiente, que disminuyó hacia el extremo húmedo. Esta disminución fue más marcada en las pasturas de loma que en los pastizales de bajo.

A escalas más finas se encontraron relaciones específicas entre aspectos de los suelos, el pastoreo y la PPNA anual. A escala subregional, los suelos explicaron el 38% y el 32% de la variación de la PPNA de pastizales de bajo y pasturas de loma, respectivamente, aunque no fue posible relacionar variables de suelo puntuales con la PPNA. A su vez, a escala local, tanto la profundidad de suelos como el tiempo posterior al pastoreo permitieron explicar variaciones de la PPNA anual dentro de lotes. Sin embargo, la relación entre la PPNA y la profundidad de suelos sólo se expresó en los años más productivos y la relación entre la PPNA y el pastoreo sólo se observó cuando

la carga fue alta.

Entre escalas, la variación espacial de la PPNA disminuyó a medida que se consideraban escalas más finas. Esto significa que, en términos relativos, la PPNA varió más entre áreas de diferente balance hídrico a nivel regional que entre grupos de suelos a nivel subregional y que entre suelos con distinta profundidad o entre parcelas con distinto tiempo posterior al pastoreo a escala local. Para la variación temporal de la PPNA, se encontró un patrón opuesto al de la variación espacial: la variación temporal relativa fue mayor a escala local que a escala regional. Esto significa que la escala relevante para toma de decisiones de manejo, la local, es la de mayor incertidumbre. De manera de intentar reducir esa incertidumbre, se generaron modelos de prospección de la PPNA para distintas unidades de vegetación natural e implantada que se distinguen dentro de paisajes locales en la Pampa Deprimida (Capítulo 3). Si bien el retraso de la respuesta de la PPNA a variaciones ambientales (efecto memoria) no es exclusivo de escalas finas, el trabajo se focalizó en la escala local debido su relevancia para la toma de decisiones de manejo.

La PPNA de inicios de la primavera se relacionó con variables ambientales de meses anteriores. Esta relación fue diferente para distintas unidades de vegetación naturales e implantadas que están asociadas a aspectos edáficos y topográficos. Para pastizales, la PPNA primaveral temprana de las comunidades con mayor abundancia de especies invernales respondió más a la precipitación de los meses de marzo y abril y a la temperatura mínima media de julio. En cambio, la comunidad con mayor abundancia de especies estivales respondió más a la precipitación acumulada durante febrero y marzo. Para las pasturas de suelos profundos y someros se observó una respuesta positiva de la PPNA primaveral temprana a la PPNA invernal, pero sólo las pasturas de suelos someros presentaron una respuesta, negativa, a la temperatura mensual máxima estival.

Para la toma de ciertas decisiones de manejo y para comprender el flujo de energía hacia los herbívoros es necesario conocer, además de la PPNA, la biomasa y la calidad nutricional del forraje. Sin embargo, se ha avanzado menos en el desarrollo de métodos de estimación de estas variables basados en sensores remotos en comparación con la PPNA. Aún no está del todo claro el momento y las condiciones en que los métodos espectrales permiten obtener estimaciones precisas de la biomasa y la calidad de forraje que sean relevantes para el manejo de los sistemas pastoriles (Ollinger 2011). Resta avanzar tanto en el desarrollo de modelos en condiciones experimentales, como en su validación a campo, en situaciones reales de manejo.

Con el objetivo de generar modelos de estimación de la biomasa y la calidad de forraje basados en sensores remotos aplicables ante un rango amplio de condiciones ambientales, se realizó un experimento en condiciones controladas para evaluar la medida en que las condiciones de estrés y la presencia de material senescente afectan la precisión de los modelos (Capítulo 4). Mediante modelos basados en unas pocas bandas seleccionadas a partir de mediciones con un sensor hiperespectral se logró predecir la biomasa, la relación C:N y la proporción de biomasa fotosintética con aceptable precisión bajo un amplio rango de condiciones ambientales que incluyeron inundación, sequía, fertilización y agregado de macollos senescentes. Sin embargo, bajo ciertas condiciones como sequía (para las estimaciones de biomasa), fertilización (para las estimaciones de C:N), y distintos niveles de macollos senescentes (para las estimaciones de proporción de biomasa fotosintética) fue necesario generar modelos específicos, basados en distintas bandas, para alcanzar estimaciones con niveles satisfactorios de precisión.

A escala de potrero, la principal incertidumbre para los modelos de estimación de la biomasa forrajera basados en sensores remotos es su capacidad de estimar de

manera precisa la biomasa a lo largo del año, donde los cambios en la incidencia de la radiación y en la estructura de la vegetación (fundamentalmente debido a la senescencia) pueden afectar la señal espectral. En ese sentido, se realizó un ensayo con el fin de desarrollar un modelo de estimación de la biomasa total de pasturas, basado en sensores remotos, que capture las variaciones estacionales que ocurren en las situaciones reales de pastoreo (Capítulo 5). El modelo de estimación de la biomasa total se basó en estimaciones independientes de la biomasa fotosintética y la no fotosintética mediante índices normalizados basados en distintas bandas. Además, se trabajó a dos escalas: a escala de parche con un sensor de mano, que permite un mejor control sobre las condiciones de medición y a escala de parcela con imágenes satelitales, que es la escala en la cual se toman las decisiones de manejo. Para ambas escalas, se alcanzaron estimaciones satisfactorias de la biomasa fotosintética y la no fotosintética mediante índices normalizados que combinaron una banda fina en el límite entre el rojo y el infrarrojo (717 nm) con una banda gruesa en el infrarrojo (850-900 nm), y una banda fina en el rojo (687 nm) con otra en el infrarrojo medio (2272 nm), respectivamente. La combinación de ambos índices normalizados permitió mejorar las estimaciones de biomasa total basadas en un único índice, tanto a escala de parche, como a escala de lote.

## **6.2 Aportes a la descripción de los patrones de variación de la PPNA**

En términos generales, los resultados de ambos capítulos abocados a la descripción de los patrones de variación de la PPNA (Capítulos 2 y 3) mostraron una fuerte asociación entre la PPNA y variables ambientales. En particular, la precipitación mostró una fuerte relación con la variación espacial y temporal de la PPNA tanto a escala regional como a escala local (Capítulo 2) y fue la variable de mayor impacto en los modelos de prospección (Capítulo 3). Sin embargo, los resultados más originales radican en la descripción de los controles de la PPNA de las distintas unidades de vegetación definidas para las distintas escalas de estudio, lo cual permite una mejor comprensión de los patrones de variación de la PPNA.

Los trabajos que estudian patrones de variación de la PPNA a escala regional suelen focalizarse en encontrar patrones convergentes entre regiones ambientalmente similares pero prestan menos atención a describir los patrones de las unidades de vegetación que ocurren a extensión regional, pero a un grano más fino. Se han propuesto modelos generales para varias regiones del mundo, con una alta capacidad de explicación de la variación espacial de la PPNA media anual a partir de la precipitación media anual (McNaughton et al. 1993; Paruelo et al. 1998; Sala et al. 2012) y una más limitada capacidad de explicación de la variación temporal de la PPNA anual a partir de la precipitación anual (Lauenroth y Sala 1992; Paruelo et al. 1999b; Hsu et al. 2012). Paralelamente, el uso de la tierra ha sido propuesto como uno de los principales controles de la PPNA (Paruelo et al. 2001; Guerschman et al. 2003; Bradford et al. 2006). Sin embargo, hasta la actualidad no había trabajos que describieran modelos espaciales y temporales para diferentes unidades de vegetación dentro de una misma región. Las diferencias entre los modelos que relacionan la PPNA con la precipitación y el balance hídrico para pasturas de loma y pastizales de bajo (Capítulo 2), que a su vez difirieron con los modelos generales propuestos por otros autores (McNaughton et al. 1993; Sala et al. 2012) muestran la relevancia de tener en cuenta las unidades de vegetación para lograr entender de una manera más acabada el funcionamiento de los ecosistemas.

En particular, para la Pampa Deprimida, existe un amplio conocimiento de la vegetación y su relación con los factores abióticos del ambiente (Vervoort 1967; León et al. 1979; Batista et al. 1988; Burkart et al. 1990; Burkart et al. 1998; Perelman et al. 2001), aunque el conocimiento acerca del funcionamiento de las distintas unidades de vegetación es más limitado. En ese sentido, resultan relevantes los resultados que comparan la variación de la PPNA entre unidades de vegetación a distintas escalas. La variación de la PPNA que ocurre a distintas escalas espaciales (Capítulo 2) coincide con el gradiente ambiental (principalmente de precipitación) regional y con el patrón de heterogeneidad florístico de grano fino, donde en cada área de 10 km<sup>2</sup> es posible encontrar el 50% de la riqueza de especies de toda la región, distribuida como un mosaico de comunidades (Perelman y otros, 2001; Aragón y Oesterheld 2008).

La descripción de los controles de la PPNA para las distintas unidades de vegetación que ocurren dentro de los paisajes locales constituye un resultado relevante para entender los procesos involucrados detrás de las respuestas. Una ventaja de trabajar a nivel de unidades de vegetación es que permite extrapolar los resultados a unidades de vegetación similares (Perelman y León 2010) y permite relacionar los patrones encontrados con aspectos funcionales de las especies (Díaz et al. 2007, Schellberg y Pontes 2012). En particular, el trabajo de prospección (Capítulo 3), se focalizó en estudiar los controles de la PPNA para un momento clave del año a partir de variables ambientales de meses previos, ya que los controles en pastos suelen variar entre momentos del año (Jobbágy y Sala 2000). La diferencia en los controles implica que las condiciones que maximizan la PPNA varían entre unidades de vegetación y explica la baja correlación de la PPNA primaveral entre algunas de ellas. Este trabajo permitió relacionar los patrones de variación de la PPNA con aspectos del ambiente abiótico y con aspectos funcionales de las especies dominantes de cada unidad de vegetación.

### **6.3 Aportes a la estimación de la biomasa y calidad forrajera mediante sensores remotos**

Los objetivos planteados en relación con la biomasa y calidad forrajera estuvieron abocados a superar las limitaciones metodológicas que presentan los modelos basados en sensores remotos (Capítulos 4 y 5). Si bien hay algunos ejemplos de aplicaciones, como la desarrollada por el CSIRO de Australia ([www.pasturesfromspace.com](http://www.pasturesfromspace.com)) basado en Hill et al. (2004), la monitorización de la biomasa y calidad forrajera es limitada. Los índices espectrales más afianzados actualmente estiman la fracción de la radiación incidente que es absorbida por la vegetación (fRFA), que no se relaciona linealmente con la biomasa forrajera en condiciones variables de biomasa muerta en pie, lo cual lleva a una baja capacidad de extrapolación de los modelos (Ollinger 2011) y a la necesidad de calibraciones estacionales y por recurso forrajero (Reddy 2011).

El experimento en condiciones controladas (Capítulo 4), que exploró un amplio rango de condiciones del canopy, permitió determinar las condiciones que conducen a imprecisiones en las estimaciones. Se identificó a la biomasa senescente como el principal componente que afecta a la señal espectral de la vegetación y conduce a errores de estimación, lo cual confirma de manera empírica lo previamente propuesto mediante modelos de transferencia de la radiación (Asner 1998). Además, fue posible identificar porciones del espectro electromagnético particularmente útiles bajo ciertas condiciones, lo cual explica por qué distintos trabajos empíricos proponen diferentes bandas o combinaciones de bandas para estimar un mismo componente del canopy.

Esta especificidad en las relaciones, sumada a la alta proporción de bandas finas que fueron requeridas para alcanzar las mejores estimaciones indica que para lograr estimaciones precisas es necesario utilizar sensores remotos hiperespectrales e información sobre el estado de los recursos que complementen los datos satelitales.

El trabajo de campo (Capítulo 5) permitió evaluar la capacidad de los sensores remotos de estimar la biomasa forrajera bajo las condiciones atmosféricas que ocurren naturalmente a lo largo del año. A partir de los resultados del experimento en condiciones controladas se decidió utilizar modelos simples, pero priorizar la estimación independiente de la vegetación fotosintética y la no fotosintética, las cuales difieren ampliamente en las propiedades espectrales. Esta aproximación ha sido previamente utilizada para estimar la proporción de cobertura fotosintética y la no fotosintética (Guerschman et al. 2009) y la biomasa total (Numata et al. 2007b) pero sólo en condiciones de alta correlación entre la biomasa fotosintética y la no fotosintética. El modelo propuesto podría ser una alternativa superadora de los modelos más utilizados actualmente que estiman directamente la biomasa total (Hansen y Schjoerring 2003, Mutanga y Skidmore 2004a, Mutanga y Skidmore 2004b, Clevers et al. 2007, Kawamura et al. 2008). La separación de los componentes fotosintético y no fotosintético resultó en estimaciones precisas de la biomasa total para un amplio rango de variación en las condiciones del canopeo, tanto a escala de parche, como a escala de lote. Además, la posibilidad de conocer ambos componentes podría permitir estudiar otros aspectos del sistema (p.ej. calidad del forraje, tasas de descomposición).

## **6.4 Aplicaciones de las herramientas de seguimiento de la PPNA y de la biomasa y calidad forrajera**

### **6.4.1 Integración de los datos cuantitativos generados con modelos teóricos que estudian procesos de los agro-ecosistemas**

Los modelos de simulación son útiles para estudiar sistemas complejos y para tomar decisiones racionales (Sternan 1994). Los sistemas ganaderos son complejos ya que presentan un gran número de variables e interacciones, dinámicas de largo plazo y un alto grado de exposición a influencias ambientales (Romera et al. 2011), por lo cual es difícil deducir lógicamente el comportamiento de sus componentes (Rykiel 1996). En ese sentido, los modelos de simulación permiten evaluar los resultados en términos de productividad, estabilidad e impacto ambiental de múltiples combinaciones posibles de estrategias de producción en los sistemas pastoriles (Romera et al. 2004). También existen modelos de simulación de procesos biogeoquímicos (Parton et al. 1987), que permiten evaluar los impactos de los sistemas ganaderos sobre la PPNA, el ciclado de nutrientes y los reservorios de carbono a escala regional y en el largo plazo (Piñeiro et al. 2006b).

Para que los modelos de simulación representen la realidad adecuadamente, es fundamental contar con estimaciones precisas y conocer la distribución de los datos de entrada (Combal et al. 2003). Los resultados obtenidos en este trabajo podrían ser un aporte empírico para calibrar y evaluar modelos de simulación aplicados a la región de estudio. Por ejemplo, la aplicación del modelo de Sala et al. (1988) para la región de estudio, no permite discriminar entre pastizales de bajo y pasturas de loma, lo cual lleva a una sobreestimación de la PPNA de entre 1500 y 1000  $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$  para pastizales de bajo y a una subestimación de entre 0 y 1500  $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$  para pasturas de loma para los extremos seco y húmedo del gradiente. Así, un modelo de simulación que use como datos de entrada la PPNA basada en los modelos de esta tesis sería más preciso que el

modelo más utilizado hasta el momento (Sala et al. 1988).

#### 6.4.2 Aporte de la información generada para la facilitación de la toma de decisiones de manejo a nivel regional y de establecimiento

La posible aplicación de la información generada fue importante para la concepción y el desarrollo de esta tesis. Se tomó como línea de base al estado actual del conocimiento sobre el funcionamiento de los sistemas pastoriles y sobre la posibilidad de generar modelos de estimación de la biomasa y calidad de forraje mediante sensores remotos. La piedra angular del trabajo fue el sistema de seguimiento forrajero desarrollado en el LART. A partir del estado actual del sistema de seguimiento forrajero y de lo que se conoce de sistemas similares, se buscó sintetizar la información acumulada y generar nuevas herramientas de manera de mejorar el sistema en cuanto a su capacidad de brindar información útil para la toma de decisiones de manejo. Así se eligió estudiar los patrones de variación de la PPNA y desarrollar métodos de estimación de la biomasa y la calidad de forraje porque son dos variables clave, que permiten tomar distintos tipos de decisiones en el manejo ganadero. La PPNA permite determinar la receptividad de un sistema (Walker 1995, Golluscio 2009), mientras que la biomasa y la calidad de forraje en un determinado momento son fundamentales para tomar decisiones de manejo de corto plazo, como el tiempo de ocupación de un potrero (Phillips et al. 2009) o la conveniencia de confeccionar reservas (Romera et al. 2005a; Romera et al. 2005b; Romera et al. 2005c).

Los resultados de esta tesis aportan información nueva, que tiene relevancia para la toma de decisiones a escala regional y local para la Pampa Deprimida. Por un lado, la descripción de los patrones regionales de variación de la PPNA de los principales recursos es clave para caracterizar productivamente a la Pampa Deprimida. A partir de los modelos espaciales y temporales descritos en esta tesis es posible estimar la PPNA de los principales recursos forrajeros a nivel regional (Figura 6.1). Como la PPNA es un estimador de la receptividad de un sistema (Walker 1995, Golluscio 2009) y la información de la PPNA puede estar disponible mensualmente en tiempo casi real, es posible estudiar tendencias en la receptividad de los sistemas pastoriles y cuantificar alcance geográfico y el impacto sobre la producción ganadera de eventos climáticos adversos (p.ej. sequía, inundación).

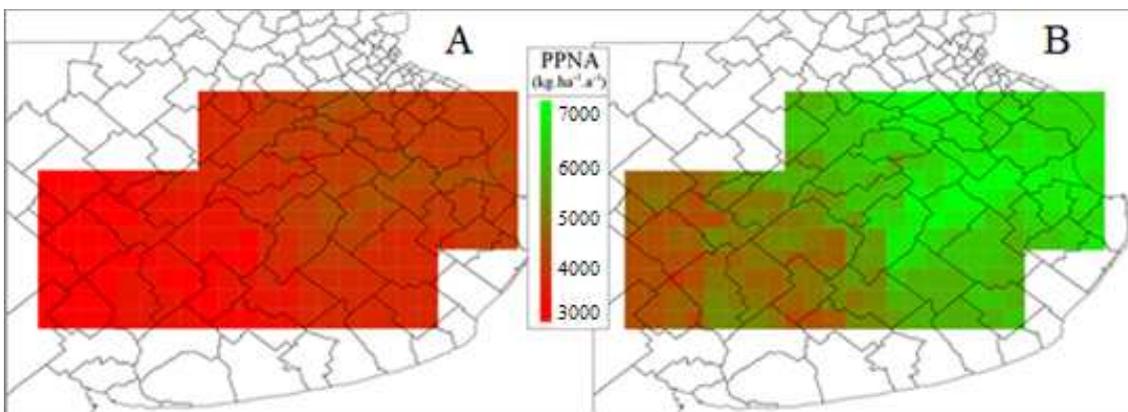


Figura 6. 1: Mapas de PPNA media anual para pastizales de bajo (A) y pasturas de loma (B) de la Pampa deprimida estimada a partir de los modelos generados en el Capítulo 2, basados en la precipitación media (PPNA pastizal =  $-3612 + 8,0 * \text{precipitación media anual}$ , PPNA pastura =  $-10883 + 18,2 * \text{precipitación media anual}$ ). Los datos de precipitación surgen de

interpolaciones de 42 estaciones meteorológicas distribuidas a lo largo de toda la región y zonas aledañas con un grano de 25 km x 25 km.

Por otro lado, los patrones locales de variación de la PPNA (que incluyen los modelos de prospección) y los modelos de estimación de biomasa y calidad de forraje constituyen una herramienta de diagnóstico y de planificación a nivel de establecimiento. El seguimiento de la PPNA (Figura 6.2) y de la biomasa a escala de potrero (Figura 6.3) permite conocer el estado actual de los recursos y cuantificar el impacto de variables ambientales. Así, por ejemplo, en un lote de pastura dividido en parcelas sometidas a pastoreo rotativo es posible observar una disminución de la PPNA en la mayoría de las parcelas luego de un evento de pastoreo (Figura 6.2). Esta disminución de la PPNA está asociada al consumo de biomasa fotosintética, que a medida que transcurre el tiempo luego de un evento de pastoreo vuelve a aumentar (Figura 6.3). Esta información de PPNA y biomasa podría relacionarse con la presión de pastoreo para determinar niveles adecuados de carga animal.

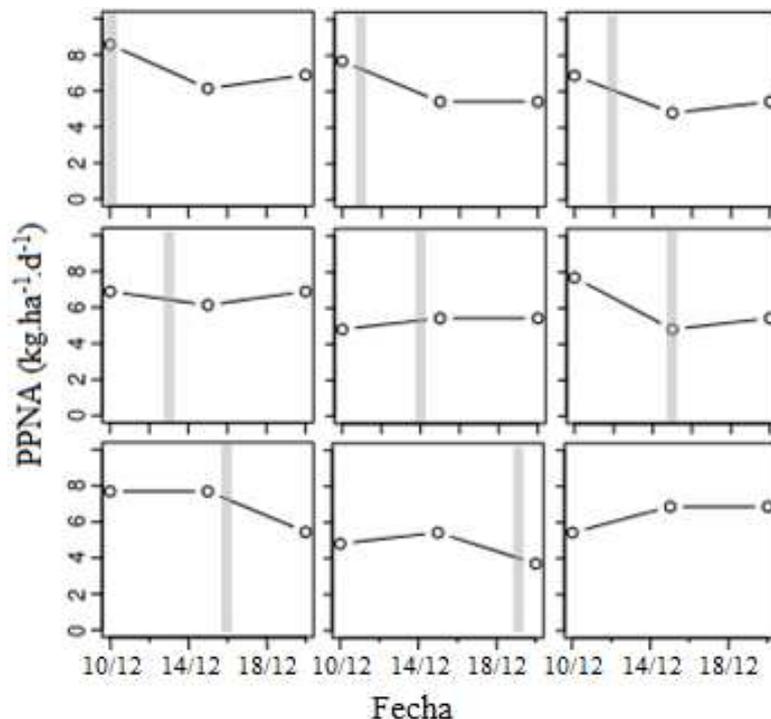


Figura 6.2: PPNA ( $\text{kg.ha}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ) estimada mediante imágenes satelitales HYPERION para 3 fechas (10, 15 y 20) de diciembre de 2009, con la metodología del Capítulo 2. Cada gráfico corresponde a una parcela de 10 ha de una pastura de dos años sometida a pastoreo rotativo por 185 novillos de aproximadamente 300 kg. Las barras grises indican la fecha en la que cada parcela fue pastoreada. Notar la disminución de la PPNA que ocurre en la mayoría de las parcelas luego de un evento de pastoreo.

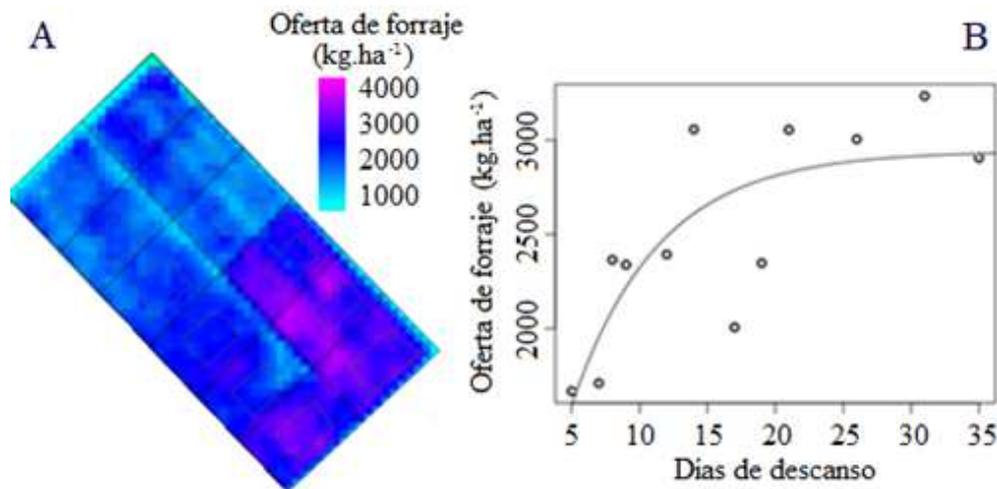


Figura 6.3: (A) Mapa de la biomasa forrajera ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) estimada mediante la metodología desarrollada en el Capítulo 5 (imagen satelital HYPERION del 7 de agosto de 2009) en una pastura en su año de implantación. La pastura estaba subdividida en 12 parcelas (rectángulos negros) sometidas a pastoreo rotativo. (B) Gráfico de dispersión entre la biomasa forrajera promedio de cada una de las 12 parcelas y los días de descanso. El promedio de la biomasa forrajera para cada parcela se calculó a partir de los píxeles del centro (rectángulos grises) de cada parcela de manera de evitar incluir la calle central y los límites entre parcelas. Se observa una respuesta de saturación de la biomasa forrajera.

A su vez, los modelos de prospección de la PPNA desarrollados en esta tesis permiten disminuir la incertidumbre sobre la PPNA futura (Figura 6.4). A partir de información ambiental de meses previos, los modelos de prospección estiman la PPNA primaveral temprana de las distintas comunidades de pastizal y pasturas sobre suelos de distinta profundidad. Para un año de PPNA promedio, la variación esperable de la PPNA primaveral temprana es 50% y 25% menor en pastizales y pasturas, respectivamente, si se utilizan los modelos de prospección en comparación con su variación histórica. Así, es posible tener una más aproximada del forraje que se dispondrá durante la primavera siguiente.

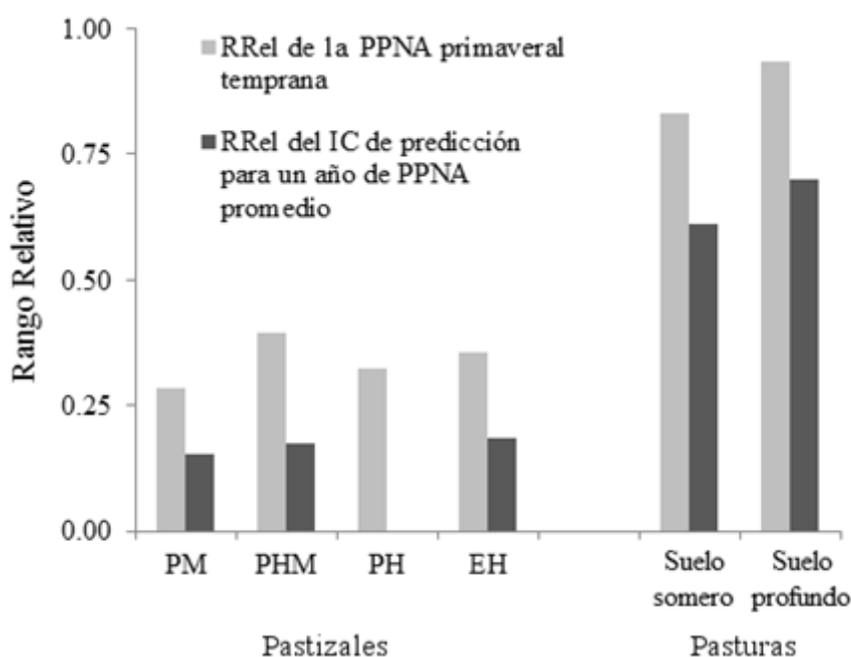


Figura 6.4: Rango relativo (RRel) de la PPNA primaveral temprana y del intervalo de confianza

(IC) de predicción de los modelos de prospección de la PPNA primaveral temprana desarrollados en el Capítulo 5 para un año de PPNA promedio (nivel de confianza 95%). El RRel se calculó como la diferencia entre la PPNA primaveral temprana máxima y la mínima, dividida por su promedio. PM = pradera de mesófitas, PHM = pradera húmeda de mesófitas, PH = pradera húmeda y EH = estepa de halófitas. PH no tuvo un modelo de prospección significativo. El menor rango RRel del IC de predicción en comparación con el RRel de la PPNA primaveral temprana que se observa en las distintas comunidades de pastizal y pasturas muestra la disminución de la incertidumbre acerca de la PPNA futura producto de los modelos de prospección.

Estos ejemplos ilustran de qué manera la información generada en esta tesis puede ser utilizada por los actores del sector agropecuario que operan a distintas escalas para tomar decisiones sobre una base objetiva. A escala regional o departamental, se pueden tomar medidas tendientes a utilizar los recursos de una manera racional o declarar situaciones de emergencia. A escala local, los productores ganaderos pueden: 1) hacer un presupuesto forrajero, 2) pastorear hasta un nivel óptimo de biomasa, 3) mejorar la ganancia de peso de los animales y el resultado productivo.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- Aase, J.K. y Tanaka, D.L. 1991. Reflectances from four wheat residue cover densities as influenced by three soil backgrounds. *Agronomy Journal*, 83: 753-757.
- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F. y Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- Aragón, R. y Oesterheld, M. 2008. Linking vegetation heterogeneity and functional attributes of temperate grasslands through remote sensing. *Applied Vegetation Science*, 11: 115-128.
- Asner, G.P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 64: 234-253.
- Asner, G.P., Hicke, J.A. y Lobell, D.B. 2003. Per-pixel analysis of forest structure: vegetation indices, spectral mixture analysis and canopy reflectance modeling. Pp 209-254 en Wulder, M.A. y Franklin, S.E. (eds.) *Remote sensing of forest environments: concepts and case studies*. Kluwer Academic Publishers, Massachusetts.
- Batista, W.B., León, R.J.C. y Perelman, S.B. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la Región de Laprida, Prov. de Buenos Aires, Argentina. *Phytocoenologia*, 16: 465-480.
- Batista, W.B. 1991. Correspondencia entre comunidades vegetales y factores edáficos en el pastizal de la Pampa Deprimida (Argentina). Tesis de Magister Scientiae. Escuela para Graduados. Facultad de Agronomía. UBA. Pp. 178.
- Beard, J.B. 1989. Turfgrass water stress: drought resistance components, physiological mechanisms, and species-genotype diversity. The 6th International Turfgrass Research Conference, Tokyo.
- Beck, R. 2003 (ed.) EO-1 User Guide, Version 2.3. Department of Geography, University of Cincinnati, Ohio. Pp 74.
- Beeri, O., Phillips, R., Hendrickson, J., Frank, A.B. y Kronberg, S. 2007. Estimating forage quantity and quality using aerial hyperspectral imagery for Northern Mixed-Grass Prairie. *Remote Sensing of Environment*, 110: 216-225.
- Bork, E.W., Thomas, T. y McDougall, B. 2001. Herbage response to precipitation in Central Alberta boreal grasslands. *Journal of Range Management*, 54: 243-248.
- Bradford, J.B., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. y Paruelo, J.M. 2006. The influence of climate, soils, weather, and land use on primary production and biomass seasonality in the US Great Plains. *Ecosystems*, 9: 934-950.
- Briggs, M.K. y Knapp, A.K. 1995. Interannual variability in primary production in Tallgrass Prairie: climate, soil moisture, topographic position, and fire as determinant of aboveground biomass. *American Journal of Botany*, 82: 1024-30.
- Briske, D.D. y R.K. Heitschmidt. 1991. An ecological perspective. Pp 1-11 en Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (eds.) *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press, Portland (USA).
- Burkart, S.E., León, R.J.C. y Movia, C.P. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*, 30: 27-69.
- Burkart, S.E., León, R.J.C., Perelman, S.B. y Agnusdei, M. 1998. The grasslands of the Flooding Pampa (Argentina): floristic heterogeneity of natural communities of the Southern Río Salado Basin. *Coenoses*, 13: 17-27.
- Cable D.R. 1975. Influence of precipitation on perennial grass production in the semidesert Southwest. *Ecology*, 56: 981-986.
- Cahuépe, M., León, R. J., Sala, O. E. y Soriano, A. 1982. Pastizales naturales y pasturas cultivadas, dos sistemas complementarios y no opuestos. *Revista Facultad de Agronomía (UBA)*, 3: 1-11.

- Carrascal, L.M., Galva, I. y Gordo, O. 2009. Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos*, 118: 681-690.
- Chen, J., Gu, S., Shen, M., Tang, Y. y Matsushita, B. 2009. Estimating aboveground biomass of grassland having a high canopy cover: an exploratory analysis of in situ hyperspectral data. *International Journal of Remote Sensing*, 30: 6497-6517.
- Clevers, J.G.P.W., van de Heijden, G., Verzakov, S. y Schaepman, M.E. 2007. Estimating grassland biomass using SVM band shaving of hyperspectral data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 73: 1141-1148.
- Combal, B., Baret, F., Weiss, M., Trubuil, A., Macé, D., Pragnère, A., Myneni, R., Knyazikhin, Y. y Wang, L. 2003. Retrieval of canopy biophysical variables from bidirectional reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 84: 1-15.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J.M., Raskin, R.G., Sutton, P. y Van den Belt, M. 1998. The value of ecosystem services: putting the issue in perspective. *Ecological Economics*, 25: 67-72.
- Crawley, M.J., 2007. *Multivariate Statistics*. Pp 731-748 en Crawley M.J. (ed.) *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Curran, P.J. 1989. Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment*, 30: 271-278.
- Currie, P.O. y Peterson, G. 1966. Using growing-season precipitation to predict crested wheatgrass yields. *Journal of Range Management*, 19: 284-288.
- Damario, E.A. y Pascale, A.J. 1988. Características agroclimática de la Región Pampeana Argentina. *Revista Facultad de Agronomía (UBA)*, 9: 41-64.
- Darvishzadeh, R., Skidmore, A., Schlerf, M., Atzberger, C., Corsi, F. y Cho, M. 2008. LAI and chlorophyll estimation for a heterogeneous grassland using hyperspectral measurements. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 63: 409-426.
- Di Bella, C.M., Paruelo, J.M., Becerra, J.E., Bacour, C., Baret, F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 5415-5427.
- Di Bella, C.M., Negri, I.J., Posse, G., Jaimes, F.R., Jobbágy, E.G., Garbulsky, F. y Deregibus, V.A. 2009. Forage production of the Argentine Pampa Region based on land use and long-term normalized difference vegetation index data. *Rangeland Ecology and Management*, 62: 163-170.
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K. y Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104: 20684-20689.
- Díaz-Solis, H., Kothmann, M.M., Hamilton, W.T. y Grant, W.E. 2003. A simple ecological sustainability simulator (SESS) for stocking rate management on semiarid grazinglands. *Agricultural Systems*, 76: 655-680.
- Díaz-Solis, H., Kothmann, M.M., Grant, W.E. y De Luna-Villarreal, R. 2006. Use of irrigated pastures in semi-arid grazinglands: a dynamic model for stocking rate decisions. *Agricultural Systems*, 88: 316-331.
- Elvidge, C.D. 1990. Visible and near infrared reflectance characteristics of dry plant materials. *International Journal of Remote Sensing*, 11: 1775-1795.
- Epstein, H.E., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. y Coffin, D.P. 1996. Ecological responses of dominant grasses along two climatic gradients in the Great Plains of the U. S. *Journal of Vegetation Science*, 7: 777-788.
- Epstein, H.E., Lauenroth, W.K. y Burke, I.C. 1997a. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the U. S. Great Plains. *Ecology*, 78: 2628-2631.
- Epstein, H.E., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. y Coffin, D.P. 1997b. Productivity patterns of C3

- and C4 functional types in the U. S. Great Plains. *Ecology*, 78: 722-732.
- Epstein, H.E., Gill, R.A., Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Jia, G.J. y Burke, I.C. 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change. *Journal of Biogeography*, 29: 875-888.
- Etcheverre, P. 1961. Bosquejo de regiones geomorfológicas y de drenaje de la República Argentina. *IDIA*, 162: 7-25.
- Fabricante, I., Oesterheld, M., y Paruelo, J.M. 2009. Annual and seasonal variation of NDVI explained by current and previous precipitation across Northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 73: 745-753.
- Filella, I., y Peñuelas, J. 1994. The red edge position and shape as indicators of plant chlorophyll content, biomass and hydric status. *International Journal of Remote Sensing*, 15: 1459-1470.
- Freitas, S.R., Mello, M.C.S. y Cruz, C.B.M. 2005. Relationships between forest structure and vegetation indices in Atlantic Rainforest. *Forest Ecology and Management*, 218: 353-362.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M.L., Griffin, K.L., Hartley, A.E., Joel, G., Peñuelas, J. y Valentini, R. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis, in three Californian vegetation types. *Ecological Applications*, 5: 28-41.
- García, F., Micucci, F., Rubio, G., Ruffo, M. y Daverde, I. 2002. Fertilización de forrajes en la Región Pampeana: una revisión de los avances en el manejo de la fertilización de pasturas, pastizales y verdeos. *INPOFOS Cono Sur*. Acassuso, Buenos Aires, Argentina. Pp. 76.
- Golluscio, R. 2009. Receptividad ganadera: marco teórico y aplicaciones prácticas. *Ecología Austral*, 19: 215-232.
- Grigera, G., Oesterheld, M., y Pacín, F. 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems*, 94: 637-648.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Gross, K.L., Willig, M.R., Gough, L., Inouye, R. y Cox, S.B. 2000. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89: 417-427.
- Guerschman, J.P., Paruelo, J.M. y Burke, I.C. 2003. Land use impacts on the normalized difference vegetation index in temperate Argentina. *Ecological Applications*, 13: 616-628.
- Guerschman, J.P., Hill, M.J., Renzullo, L.J., Barrett, D.J., Marks, A.S. y Botha, E.J. 2009. Estimating fractional cover of photosynthetic vegetation, non-photosynthetic vegetation and bare soil in the Australian tropical savanna region upscaling the EO-1 Hyperion and MODIS sensors. *Remote Sensing of Environment*, 113: 928-945.
- Guo, Q., Hu, Z., Li, S., Li, X., Sun, X. y Yu, G. 2012. Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland: effects of mean annual precipitation and its seasonal distribution. *Global Change Biology*, 18: 3624-3631.
- Haboudane, D., Miller, J.R., Pattey, E., Zarco-Tejada, P.J. y Strachan, I.B. 2004. Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies: modeling and validation in the context of precision agriculture. *Remote Sensing of Environment*, 90: 337-352.
- Hansen, P.M. y Schjoerring, J.K. 2003. Reflectance measurement of canopy biomass and nitrogen status in wheat crops using normalized difference vegetation indices and partial least squares regression. *Remote Sensing of Environment*, 86: 542-553.

- Hatfield, J.L., Gitelson, A.A., Schepers, J.S. y Walthall, C.L. 2008. Application of spectral remote sensing for agronomic decisions. *Agronomy Journal*, 100: 117-131.
- Heitschmidt, R.K. y Walker, J.W. 1996. Grazing management: technology for sustaining rangeland ecosystems? *Rangeland Journal*, 18: 194-215.
- Hill, M.J., Donald, G.E., Hyder, M.W. y Smith, R.C.G. 2004. Estimation of pasture growth rate in the South West of Western Australia from AVHRR NDVI and climate data. *Remote Sensing of Environment*, 93: 528-545.
- Holechek, J.L., Gomez, H., Molinar, F. y Galt, D. 1999. Grazing studies: what we've learned. *Rangelands*, 21: 12-16.
- Hooper, D.U. y Johnson, L. 1999. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry*, 46: 247-293.
- Hsu, J.S., Powell, J. y Adler, P.B. 2012. Sensitivity of mean annual primary production to precipitation. *Global Change Biology*, 18: 2246-2255.
- Huete, A.R., Jackson, R.D. y Post, D.F. 1985. Spectral response of a plant canopy with different soil backgrounds. *Remote Sensing of Environment*, 17: 37-53.
- Huete, A.R., Didan, K., Miura, T., Rodríguez, E., Gao, X. y Ferreira, L. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83: 195-213.
- Huxman, T.E., Smith, M.D., Fay, P.A., Knapp, A.K., Shaw, M.R., Loik, M.E., Smith, S.D., Tissue, D.T., Zak, J.C., Weltzin, J.F., Pockman, W.T., Sala, O.E., Haddad, B.M., Harte, J., Koch, G.W., Schwinning, S., Small, E.E y Williams, D.G. 2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 429: 651-654.
- INTA. 1995. Atlas de Suelos de la República Argentina. Instituto de Suelos, CIRN Castelar.
- Jackson, R.D. y Huete, A.R. 1991. Interpreting vegetation indices. *Preventive Veterinary Medicine*, 11: 185-200.
- Jobbágy, E.G. y Sala, O.E. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian Steppe. *Ecological Applications*, 10: 541-549.
- Kawamura, K., Akiyama, T., Yokota, H., Tsutsumi, M., Yasuda, T., Watanabe, O., Wang, G. y Wang, S. 2005a. Monitoring of forage conditions with MODIS imagery in the Xilingol steppe, Inner Mongolia. *International Journal of Remote Sensing*, 26: 1423-1436.
- Kawamura, K., Akiyama, T., Yokota, H., Tsutsumi, M., Yasuda, T., Watanabe, O. y Wang, S. 2005b. Quantifying grazing intensities using geographic information systems and satellite remote sensing in the Xilingol steppe region, Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 107: 83-93.
- Kawamura, K., Watanabe, N., Sakanoue, S. y Inoue, Y. 2008. Estimating forage biomass and quality in a mixed sown pasture based on partial least squares regression with waveband selection. *Grassland Science*, 54: 131-145.
- Kawamura, K., Watanabe, N., Sakanoue, S., Lee, H-J., Inoue, Y. y Odagawa, S. 2010. Testing genetic algorithm as a tool to select relevant wavebands from field hyperspectral data for estimating pasture mass and quality in a mixed sown pasture using partial least squares regression. *Grassland Science*, 56: 205-216.
- Kokaly, R.F. y Clark, R.N. 1999. Spectroscopic determination of leaf biochemistry using band-depth analysis of absorption features and stepwise Multiple Linear Regression. *Remote Sensing of Environment*, 67: 267-287.
- Landgrebe, D. 1999. Information extraction principles and methods for multispectral and hyperspectral image data. Pp 3-38 en Chen, C.H. (ed). *Information processing for remote sensing*. World Scientific Publishing. Singapore.
- Lauenroth, W.K. 1979. Grasslands primary production. Pp 3-24 en: *North American grasslands in perspective*. New York: Springer-Verlag. Ecological Studies.
- Lauenroth, W.K. y Sala, O.E. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass

- steppe. *Ecological Applications*, 2: 397-403.
- Lefsky, M.A. y Cohen, W.B. 2003. Selection of remotely sensed data. Pp 13-46 en Wulder, M.A. y Franklin, S.E. (eds.) *Remote sensing of forest environments: concepts and case studies*. Kluwer Academic Publishers, Massachussets.
- León, R.J.C., Burkart, S.E., y Movia, C.P. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado: la vegetación de la República Argentina. Serie fitogeográfica N° 17. Buenos Aires, INTA. Pp 90.
- León, R.J.C., Rusch, G.M. y Oesterheld, M. 1984. Pastizales pampeanos-impacto agropecuario. *Phytocoenologia*, 12: 201-218.
- Long, G. 1968. Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie. CNRS dec. 46., Centre d'études phytosociologiques et écologiques, Montpellier, France.
- Loris, V., Damiano, G. 2006. Mapping the green herbage ratio of grasslands using both aerial and satellite-derived spectral reflectance. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115: 141-149.
- Lumley, T. 2009. A partir de código Fortran de Miller, A. Leaps: regression subset selection. R package version 2.9. <http://CRAN.R-project.org/package=leaps>.
- Martin, M.E., Plourde, L.C., Ollinger, S.V., Smith, M.L. y McNeil, B.E. 2008. A generalizable method for remote sensing of canopy nitrogen across a wide range of forest ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 112: 3511-3519.
- McIvor, J.G. 1981. Seasonal changes in the growth, dry matter distribution and herbage quality of three native grasses in Northern Queensland. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 21: 600-609.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Frank, D.A. y Williams, K.J. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341: 142-144.
- McNaughton, S.J., Sala, O.E. y Oesterheld, M. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. Pp 548-67 en Goldblatt, P. (ed.) *Biological relationships between Africa and South America*. New Haven (CT). Yale University Press.
- Mevik, B.-H., Wehrens, R. y Liland, K.H. 2011. pls: partial least squares and principal component regression. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=pls>.
- Middleton, E.M. 1991. Solar zenith angle effects on vegetation indices in tallgrass prairie. *Remote Sensing of Environment*, 38: 45-62.
- Milchunas, D.G., y Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327-366.
- Monteith, J. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9: 747-766.
- Mutanga, O., Skidmore, A. y Prins, H.H. 2004. Predicting in situ pasture quality in the Kruger National Park, South Africa, using continuum-removed absorption features. *Remote Sensing of Environment*, 89: 393-408.
- Mutanga, O. y Skidmore, A.K. 2004a. Narrow band vegetation indices overcome the saturation problem in biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 3999-4014.
- Mutanga, O. y Skidmore, A.K. 2004b. Integrating imaging spectroscopy and neural networks to

- map grass quality in the Kruger National Park, South Africa. *Remote Sensing of Environment*, 90: 104-115.
- Nagler, P.L., Inoue, Y., Glenn, E., Russ, A. y Daughtry, C.S. 2003. Cellulose absorption index (CAI) to quantify mixed soil-plant litter scenes. *Remote Sensing of Environment*, 87: 310-325.
- Nakama, V. y Sobral, R. 1995. Índices de productividad, método paramétrico de evaluación de tierras: estudio para la implementación de la reforma impositiva agropecuaria. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Proyecto P.N.U.D. Argentina 85/19 Área Edafológica. Pp 15.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 23-51.
- Numata, I., Roberts, D.A., Chadwick, O.A., Schimel, J., Sampaio, F.R., Leonidas, F.C. y Soares, J.V. 2007a. Characterization of pasture biophysical properties and the impact of grazing intensity using remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 109: 314-327.
- Numata, I., Roberts, D.A., Chadwick, O.A., Schimel, J.P. Galvao, L.S. y Soares, J.V. 2007b. Evaluation of hyperspectral data for pasture estimate in the Brazilian Amazon using field and imaging spectrometers. *Remote Sensing of Environment*, 112: 1569-1583.
- Odum, E.P. 1972. *Ecología*. Nueva Editorial Interamericana. Tercera Edición. Pp. 639.
- Oesterheld, M. y McNaughton, S.J. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 77: 181-186.
- Oesterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92: 313-316.
- Oesterheld, M., Sala, O.E. y McNaughton, S.J. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature*, 356: 234-236.
- Oesterheld, M., Di Bella, C. y K. Herdiles. 1998. Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological applications*, 8: 207-212.
- Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M. y Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. Pp 287-306 en Walker, L. (ed.) *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam.
- Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M. y Sala, O.E. 2001. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 12: 137-142.
- Okin, G.S., Roberts, D.A., Murray, B. y Okin, W.J. 2001. Practical limits on hyperspectral vegetation discrimination in arid and semiarid environments. *Remote Sensing of Environment*, 77: 212-225.
- Okin, G.S. 2007. Relative spectral mixture analysis - a multitemporal index of total vegetation cover. *Remote Sensing of Environment*, 106: 467-479.
- Okin, G.S. 2010. The contribution of brown vegetation to vegetation dynamics. *Ecology*, 91: 743-755.
- Ollinger, S.V. 2011. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist*, 189: 375-394.
- Oltjen, J.W. y Beckett, J.L. 1996. Role of ruminant livestock in sustainable agricultural systems. *Journal of Animal Science*, 74: 1406-1409.
- Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V. y Ojima, D.S. 1987 Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of American Journal*, 51: 1173-1179.
- Paruelo, J. M., y Lauenroth, W. K. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Applications*, 6: 1212-1224.

- Paruelo, J.M., Jobbágy, E.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. y Burke, I.C. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications*, 8: 194-206.
- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. y Sala, O.E. 1999a. Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2: 64-68.
- Paruelo, J.M., Garbulsky, M.F., Guerschman, J.P. y Oesterheld, M. 1999b. Caracterización regional de los recursos forrajeros de las zonas templadas de Argentina mediante imágenes satelitarias. *Revista Argentina de Producción Animal*, 19: 125-131.
- Paruelo, J.M., Oesterheld, M., Di Bella, C.M., Arzadum, M., Lafontaine, J., Cahuepé, M. y Rebella, C.M. 2000. Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied Vegetation Science*, 3: 189-195.
- Paruelo, J.M., Burke, I.C. y Lauenroth, W.K. 2001. Land-use impact on ecosystem functioning in Eastern Colorado, USA. *Global Change Biology*, 7: 631-639.
- Pearce, R.S. y McDonald, I. 1978. The independent assessment of frost hardiness of excised laminae, excised roots and trimmed tillers of tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Journal of Applied Ecology*, 15: 885-895.
- Peñuelas, J., Gamon, J.A., Fredeen, A.L., Merino, J. y Field, C.B. 1994. Reflectance indexes associated with physiological changes in nitrogen-limited and water-limited sunflower leaves. *Remote Sensing of Environment*, 48: 135-146.
- Perelman, S.B., León, R.J.C. y Oesterheld, M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 89: 562-577.
- Perelman S. B. y León R. J. C. 2010. Caracterización de las comunidades vegetales y su importancia en sistemas ganaderos extensivos. Pp 55-68 en Altesor, A., Ayala, W. y Paruelo, J. M. (eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. INIA. Montevideo - Uruguay
- Phillips, R., Beerli, O., y Liebig, M. 2006. Landscape estimation of canopy C:N ratios under variable drought stress in Northern Great Plains rangelands. *Journal of Geophysical Research*, 111: G02015.
- Phillips, R., Beerli, O., Scholljegerdes, E., Bjergaard, D., y Hendrickson, J. 2009. Integration of geospatial and cattle nutrition information to estimate paddock grazing capacity in Northern US prairie. *Agricultural Systems*, 100: 72-79.
- Piñeiro, G., Oesterheld, M. y Paruelo, J.M. 2006a. Seasonal variation of aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*, 9: 1-19.
- Piñeiro, G., Paruelo, J.M. y Oesterheld, M. 2006b. Potential long-term impacts of livestock introduction on carbon and nitrogen cycling in grasslands of Southern South America. *Global Change Biology*, 12: 1267-1284.
- Posse, G., Oesterheld, M., Di Bella, M. C. 2005. Landscape, soil and meteorological influences on canopy dynamics of Northern Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Applied Vegetation Science*, 8: 49-56.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rearte, D.H. 2010. Perfil de las cadenas: bovina, aves, cerdos, ovinos y caprinos. Programa nacional de carne. INTA Balcarce. Pp 110.
- Rearte, D.H. 2011. El rol de las pasturas cultivadas y pastizales en el nuevo escenario de la ganadería Argentina. Pp 13-29 en Cangiano, C.A. y Brizuela, M.A. (eds) Producción Animal en Pastoreo. Ediciones INTA, Buenos Aires.
- Reddy, G.S., Rao, C.L.N., Venkataratnam, L. y Rao, P.V.K. 2001. Influence of plant pigments on spectral reflectance of maize, ground nut and soybean grown in semi-arid

- environments. *International Journal of Remote Sensing*, 22: 3373-3380.
- Reddy, P.R. 2011. Proximal sensing techniques to monitor pasture quality and quantity on dairy farms. Tesis de Doctorado. Massey University, Manawatu, New Zealand. Pp. 171.
- Ren, H. y Zhou, G. 2012. Estimating senesced biomass of desert steppe in Inner Mongolia using field spectrometric data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 161: 66-71.
- Roberts, D.A., Ustin, S.L., Ogunjemiyo, S., Greenberg, J., Dobrowski, S.Z., Chen, J. y Hinckley, T.M. 2004. Spectral and structural measures of Northwest forest vegetation at leaf to landscape scales. *Ecosystems*, 7: 545-562.
- Rodríguez, A.M., Jacobo, E.J., Scardoni, P. y Deregibus, V.A. 2007. Effect of phosphate fertilization on Flooding Pampa grasslands (Argentina). *Rangeland Ecology & Management*, 60: 471-478.
- Romera, A.J., Morris, S.T., Hodgson, J., Stirling, W.D y Woodward, S.J. 2004. A model for simulating rule-based management of cow-calf systems. *Computers and Electronics in Agriculture*, 42: 67-86.
- Romera, A.J., Morris, S.T., Hodgson, J., Stirling, W.D. y Woodward, S.J.R. 2005a. Comparison of haymaking strategies for cow-calf systems in the Salado Region of Argentina using a simulation model. 1. Effect of herbage mass at cutting and cow stocking rate under a rigid system of management. *Grass and Forage Science*, 60: 399-408.
- Romera, A.J., Morris, S.T., Hodgson, J., Stirling, W.D. y Woodward, S.J.R. 2005b. Comparison of haymaking strategies for cow-calf systems in the Salado Region of Argentina using a simulation model. 2. Incorporation of flexibility into the decision rules. *Grass and Forage Science*, 60: 409-416.
- Romera, A.J., Morris, S.T., Hodgson, J., Stirling, W.D. y Woodward, S.J.R. 2005c. Comparison of haymaking strategies for cow-calf systems in the Salado Region of Argentina using a simulation model. 3. Exploratory risk assessment. *Grass and Forage Science*, 60: 417-422.
- Romera, A., Gregorini, P. Cangiano, C. A. y Beukes, P. 2011. Modelos de simulación en sistemas pastoriles de producción. Ejemplos y aplicaciones prácticas. Pp 459-478 en Cangiano, C.A. y Brizuela, M.A. (eds) *Producción Animal en Pastoreo*. Ediciones INTA, Buenos Aires.
- Rosati A., Metcalf, S.G. y Lampinen, B.D. 2004. A simple method to estimate photosynthetic radiation use efficiency of canopies. *Annals of Botany*, 93: 567-574.
- Rusch, G.M. y Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*, 78: 519-526.
- Rykiel, E. J. 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling*, 90, 229-244.
- Sala, O., Deregibus, V.A., Schlichter, T. y Alippe, H. 1981a. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management*, 34: 48-51.
- Sala, O.E., Soriano, A. y Perelman, S. 1981b. Relaciones hídricas de algunos componentes de un pastizal de la depresión del Salado. *Revista Facultad de Agronomía (UBA)*, 2: 1-10.
- Sala, O.E., Oesterheld, M., León, R.J.C. y Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67: 27-32.
- Sala, O.E., Parton, W.J., Joyce, L.A. y Lauenroth, W.K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69: 40-45.
- Sala, O. E. y Austin, A. T. 2000. Methods of estimating aboveground net primary productivity. Pp. 31-43 en Sala, O. E., Jackson, R. B., Mooney, H. A. y Howarth, R. H. (eds.) *Methods in ecosystem science*. Springer, New York.
- Sala, O.E., Gherardi, L.A., Reichmann, L., Jobbágy, E. y Peters, D. 2012. Legacies of

- precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367: 3135-3144.
- Sanderson, M.A., Skinner, R.H., Barker, D.J., Edwards, G.R., Tracy, B.F. y Wedin, D.A. 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, 44: 1132-1144.
- Sandmeier, S.R., Middleton, E.M., Deering, D.W. y Qin, W. 1999. The potential hyperspectral bidirectional reflectance distribution function for grass canopy characterization. *Journal of Geophysical Research*, 104: 9547-9560.
- Sasaki, T., Okayasu, T., Shirato, Y., Jamsran, U., Okubo, S. y Takeuchi, K. 2008. Can edaphic factors demonstrate landscape-scale differences in vegetation responses to grazing? *Plant Ecology*, 194: 51-66.
- Schellberg, J. y Pontes, L. da S. 2012. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass and Forage Science*, 67: 305-319.
- Schimel, D.S. y Parton, W.J. 1986. Microclimatic controls of nitrogen mineralization and nitrification in shortgrass steppe soils. *Plant Soil*, 93: 347-357.
- Schut, A.G.T., van der Heijden, G.W.A.M., Hoving, I., Stienezen, M.W.J., Evert, F.K. y Meuleman, J. 2006. Imaging spectroscopy for on-farm measurement of grassland yield and quality. *Agronomy Journal*, 98: 1318-1325.
- Schwarz, G.E. 1978. Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, 6: 461-464.
- Scott Green, D., Erickson, J.E. y Kruger, E.L. 2003. Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 115: 163-171.
- Seiler, R. y Brizuela, M.A. 2011. El cambio climático y la variabilidad climática en la producción forrajera de la Región Pampeana. Pp 87-119 en Cangiano, C.A. y Brizuela, M.A. (eds) *Producción Animal en Pastoreo*. Ediciones INTA, Buenos Aires.
- Serbin, G., Daughtry, C.S.T., Hunt, E.R., Doraiswamy, P.C. y Brown, D.J. 2007. Evaluation of the Cellulose Absorption Index (CAI) for estimation of crop residue cover and soil carbon. *The Fourth USDA Greenhouse Gas Conference*. Baltimore, MD.
- Serrano, L., Ustin, S.L., Roberts, D.A., Gamon, J.A. y Peñuelas, J. 2000. Deriving water content of chaparral vegetation from AVIRIS data. *Remote Sensing of Environment*, 74: 570-581.
- Serrano, L., Peñuelas, J. y Ustin, S.L. 2002. Remote sensing of nitrogen and lignin in Mediterranean vegetation from AVIRIS data: decomposing biochemical from structural signals. *Remote Sensing of Environment*, 81: 355-364.
- Shiflet, T.N., y Dietz, H.E. 1974. Relationship between precipitation and annual rangeland herbage production in Southeastern Kansas. *Journal of Range Management*, 27: 272-276.
- Shirazi, M.A. y Reporter, M. 2007. A diurnal reflectance model using grass: surface-substrate interaction and inverse solution. *Agronomy Journal*, 99: 1278-1287.
- Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M. y Biss, P.M. 2006. The park grass experiment 1856-2006: its contribution. *Journal of Ecology*, 94: 801-814.
- Smart, A.J., Dunn, B.H., Johnson, P.S., Xu, L. y Gates, R.N. 2007. Using weather data to explain herbage yield on 3 Great Plains plant communities. *Journal of Ecology*, 60: 146-153.
- Smith, E.P., y Rose, K.A. 1995. Model goodness-of-fit analysis using regression and related techniques. *Ecological Modelling*, 77: 49-64.
- Soca, P. y Orcasberro, R. 1992. Propuesta de manejo del rodeo de cría en base a estado corporal, altura de pasto y aplicación de destete temporario. En: *Jornada Evaluación Física y Económica de Alternativas Tecnológicas para la Cría en predios ganaderos*.

- EEMAC. Facultad de Agronomía. Paysandú. Universidad de la República. Uruguay.
- Sölter, U., Hopkins, A., Sitzia, M., Goby, J.P. y Greef, J.M. 2007. Seasonal changes in herbage mass and nutritive value of a range of grazed legume swards under Mediterranean and cool temperate conditions. *Grass and Forage Science*, 62: 372-388.
- Soriano, A. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp 367-407 en Coupland, R. T. (ed.) *Ecosystems of the world*. Elsevier, Amsterdam.
- Sterman, J.D. 1994. Learning in and about complex systems. *System Dynamics Review*, 10: 291-330.
- Swemmer, A.M. Knapp, A.K. y Snyman, H.A. 2007. Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *Journal of Ecology*, 95: 780-788.
- Teeri, J. A. y Stowe, L. G. 1976. Climatic patterns and the distribution of C4 grasses in North America. *Oecologia*, 23: 1-12.
- Thenkabail, P.S., Smith, R.B. y De Pauw, E. 2000. Hyperspectral vegetation indices and their relationships with agricultural crop characteristics. *Remote Sensing of Environment*, 71: 158-182.
- Thornthwaite, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38: 55-94.
- Thompson, N., Keiller, P.R. y Yates, C.W. 1989. Predicting the digestibility of grass grown for first-cut silage. *Grass and Forage Science*, 44: 195-203.
- Tilman, D., Lehman, C. L. y Thomson, K. T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 1857-1861.
- Todd, S.W., Hoffer, R.M. y Milchunas, D.G. 1998. Biomass estimation on grazed and ungrazed rangelands using spectral indices. *International Journal of Remote Sensing*, 19: 427-438.
- Tucker, C.J. 1977. Spectral estimation of grass canopy variables. *Remote Sensing of Environment*, 6: 11-26.
- Tucker, C.J. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8: 127-150.
- Turner, D.P., Urbanski, S., Bremer, D., Wofsy, S.C., Meyers, T., Gower, S.T. y Gregory, M. 2003. A cross-biome comparison of daily use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology*, 9: 383-395.
- Ustin, S.L., Gitelson, A.A., Jacquemoud, S., Schaepman, M., Asner, G.P., Gamon, J.A. y Zarco-Tejada, P. 2009. Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 113: S67-S77.
- Vázquez, P., Costa, J.L. y Monterubbianesi, P.G. 2001. Predicción de la productividad primaria de pastizales naturales de la Pampa Deprimida utilizando propiedades del horizonte A. *Ciencia del Suelo*, 19: 136-143.
- Verón, S.R., Paruelo, J.M., Sala, O.E. y Lauenroth, W. K. 2002. Environmental controls of primary production in agricultural systems of the Argentine Pampas. *Ecosystems*, 5: 625-635.
- Vervoort, F.B. 1967. Las comunidades vegetales de la depresión de Salado. La vegetación de la República Argentina, Serie Fitogeográfica N° 7. Buenos Aires INTA. Pp. 259.
- Walker, J. 1995. Viewpoint: grazing management and reserach now and in the next millenium. *Journal of Range Management*, 48: 350-357.
- Walter, H. 1939. Grassland, savanne und busch der arideren teile Afrikas in ihrer ökologischen bedingtheit. *Jb Wiss Bot*, 87: 750-860.
- Wang, L., Hunt, E., Raymond, J., Qu, J.J., Hao, X. y Daughtry, C.S.T. 2011. Towards estimation of canopy foliar biomass with spectral reflectance measurements. *Remote*

- Sensing of Environment, 115: 836-840.
- Wessman, C. A., Aber, J.D., Peterson, D.L. y Melillo, J.M. 1998. Remote sensing of canopy chemistry and nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Nature*, 335: 154-156.
- Wheeler, R.D., Kramer, G. L., Young, K.B. y Ospina, E. (eds). 1981. *The world Livestock product feedstuff, and food Grain System*. Winrock International, Morrilton, AK. Pp 85.
- Wiegand, T., Snyman, H.A., Kellner, K. y Paruelo, J.M., 2004. Do grasslands have a memory: modeling phytomass production of a semiarid South African grassland. *Ecosystems*, 7: 243-258.
- Wight, J.R., Hanson, C.L. y Whitmer, D. 1984. Using weather records with a forage production model to forecast range forage production. *Journal of Range Management*. 37: 3-6.
- Yang, L., Wylie, B.K., Tieszen, L.L. y Reed, B.C., 1998. An analysis of relationships among climate forcing and time-integrated NDVI of grasslands over the U.S. Northern and Central Great Plains. *Remote Sensing of Environment*, 65: 25-37.