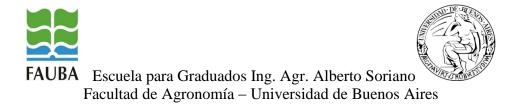
Patrones espaciales y temporales de la productividad primaria neta aérea herbácea y leñosa en el Chaco Árido (Argentina)

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

Lisandro Javier Blanco

Ingeniero de Recursos Naturales Renovables para Zonas Áridas - Universidad Nacional de La Rioja - 1994

Lugar de trabajo: Chamical (La Rioja)



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis Joé María Paruelo

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Buenos Aires) Doctor of Philosophy (Colorado State University)

Co-director

Martín Oesterheld

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Buenos Aires) Doctor of Philosophy in Biology (Syracuse University)

JURADO DE TESIS

JURADO

Latanzzi, Fernando

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Mar del Plata) Doctor en Ciencias Agrarias (Technische Universität München, Alemania))

JURADO

Baldi, Germán

Licenciados en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Buenos aires) Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad Nacional de Buenos Aires)

JURADO

Schlichter, Tomás

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Buenos Aires) Doctor Ciencias Forestales (Universidad Georg – August, Goettingen, Alemania Federal-)

Fecha de defensa de la tesis: 13 de SEPTIEMBRE de 2017

Les dedico esta tesis a:

A mis hijos José Ignacio y Juan Bautista, y a mis padres Alicia Haydee y José Manuel.

Agradecimientos

- A José Paruelo y Martin Oesterheld por el conocimiento brindado y el acompañamiento incondicional en todo el proceso.
- A Roxana mi compañera de vida.
- A Diego Teruel, Alicia Sancho, Nicolás Zarate y Miguel Artaza por llevar adelante el seguimiento radiométrico de especies herbáceas y leñosas.
- A Pedro R. Namur por contribuir con la información de su ensayo de Maestría para este estudio.
- A Walter Agüero, Fernando Biurrun y Armando Ricarte por su participación fundamental en la obtención de datos de campo de productividad primaria neta aérea.
- A Karina Leal por proveer datos de eficiencia en el uso de la radiación y radiación absorbida de Cenchrus ciliaris.
- A Carlos Ferrando por proveer datos de productividad primaria de pasturas de Cenchrus ciliaris.
- A Diego Pereyra y Amaro Romero por facilitar información climática.
- A propietarios y capataces de campos ganaderos por facilitar el ingreso a los establecimientos para los relevamiento de productividad primaria neta aérea.
- A Emanuel Luna Toledo por facilitar el acceso a información climática.
- A Emiliano Quiroga y Juan Pablo Martini por su colaboración en el análisis de la información.
- A Alejandro Calvar, Natalia Romera, Darío Recalde e Isidoro Ahumada por colaborar en los muestreos de campo de productividad primaria neta aérea.
- A Alicia Barchuck por facilitar bibliografía.
- A José Clavijo, Pablo Baldassini y Camilo Bagnato por elaborar los script en R.
- Al personal administrativo de INTA EEA La Rioja por facilitar la obtención de fondos para el desarrollo de la tarea.
- A Juan Agüero por su colaboración en aspectos informáticos.
- A todos mis compañeros de INTA La Rioja por su colaboración en diferentes etapas del proceso.
- Al jurado por sus valiosas contribuciones para mejorar la calidad de la tesis.

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.

Publicaciones derivadas de la tesis

Blanco, L. J., Paruelo, J. M., Oesterheld, M., & Biurrun, F. N. (2016). Spatial and temporal patterns of herbaceous primary production in semi-arid shrublands: a remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science*. Doi: 10.1111/jvs.12398 © 2016 International Association for Vegetation Science.

ÍNDICE GENERAL

1	Capítulo 1: Introducción General	1
1.1.	Introducción	2
1.2.	Estimación de la productividad primaria neta aérea mediante	
	índices espectrales derivados de sensores remotos	5
1.3.	Seguimiento forrajero mediante el uso de imágenes satelitales	7
1.4.	El uso de índices espectrales satelitales para monitorear	
	procesos de desertificación	8
1.5.	Separación de la señal de componentes leñosos y herbáceos de	
	la vegetación: antecedentes	9
1.6.	Objetivos, hipótesis y predicciones	11
1.7.	Estructura de la tesis	14
1.8.	Región de estudio	16
2	Capítulo 2: Dinámica estacional del índice de vegetación de	
	diferencia normalizada de tipos funcionales leñoso y	
	herbáceo, su relación con la radiación absorbida y la	
	productividad primaria	19
2.1.	Introducción	20
2.2.	Materiales y métodos	23
2.2.1.	Sitio de studio	23
2.2.2.	Mediciones de campo	25
2.2.3.	Análisis estadístico	32
2.3.	Resultados	35
2.3.1.	Comportamiento del índice de vegetación de diferencia	
	normalizada (IVN)	35
2.3.2.	Radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA)	45
2.3.3.	Productividad primaria neta aérea (PPNA) y eficiencia en el	
	uso de la radiación (EUR)	47
2.4.	Discusión	50
2.4.1.	Comportamiento del índice de vegetación de diferencia	
	normalizada (IVN)	50
2.4.2.	Relación: índice de vegetación de diferencia normalizada	
	(IVN) – radiación absorbida (RFAA)	56
2.4.3.	Productividad primaria neta aérea (PPNA), radiación	
	absorbida (RFAA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)	61
2.5.	Conclusiones	64
3	Capítulo 3: Estimación de la productividad primaria neta	
	aérea herbácea y leñosa: una aproximación con sensores	
	remotos satelitales	66
3.1.	Introducción	67
3.2.	Materiales y métodos	69
3.2.1.	Sitios de studio	69
3.2.2.	Datos espectrales	70
3.2.3.	Descomposición de la señal leñosa y herbácea del IVN	72
3.2.4.	Mediciones de campo	74

3.2.5.	Generación y evaluación de los modelos de estimación de la	
	productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa	
	(PPNAL)	76
3.3.	Resultados	82
3.3.1.	Descomposición de la señal de IVN en componente leñoso y	
	herbáceo	82
3.3.2.	Modelos empíricos de estimación de la productividad primaria	
	neta aérea herbácea y leñosa	83
3.3.3.	Modelos de eficiencia para estimar la productividad primaria	
	neta aérea herbácea y leñosa	86
3.4.	Discusión	88
3.5.	Conclusiones	95
4	Capítulo 4: Patrones espaciales y temporales de la	
	productividad herbácea y leñosa en el Chaco Árido: una	
	aproximación con sensores remotos	97
4.1.	Introducción	98
4.2.	Materiales y métodos	103
4.2.1.	Datos espectrales	103
4.2.2.	Procesamiento de imágenes satelitales	104
4.2.3.	Análisis estadístico	104
4.3.	Resultados	110
4.3.1.	Cambios de PPNAH y PPNAL en un gradiente regional de	
	precipitación	110
4.3.2.	Relaciones temporales entre PPNAH y PPNAL con las	
	precipitaciones	111
4.3.3.	Patrones espaciales de la PPNAH y la PPNAL a escala de	
	potrero	113
4.3.4.	Diferencias de gradientes locales de pastoreo en el gradiente	
	regional de precipitaciones	117
4.4.	Discusión	119
4.4.1.	Relación productividad primaria neta aérea – precipitación	119
4.4.2.	Efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta aérea	125
4.4.3.	Alcances y limitaciones metodológicas	130
4.5.	Conclusiones	133
5	Capítulo 5: Conclusiones generales	135
5.1.	Introducción	136
5.2.	Síntesis de los resultados obtenidos	137
5.3.	Seguimiento forrajero en sistemas ganaderos de regiones áridas	
	y semiáridas	141
5.4.	Monitoreo de procesos de desertificación a escala regional	154
5.5.	Otras aplicaciones	164
6	Bibliografía	166
-	~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~	100

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Parámetros estacionales del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) de especies leñosas (Aspidosperma quebracho blanco [Aspque], Prosopis flexuosa [Profle], Larrea divaricata [Lardiv] y Mimoziganthus carinatus [Mimcar]) y especies herbáceas (Pappophorum caespitosum [Papcae], Cenchrus ciliaris var. Texas 4464 [Cencil] y Bouteloua aristidoides [Bouari]). Las estimaciones de los parámetros se realizaron para los períodos septiembre 2008 – agosto 2009 y septiembre 2009 – agosto 2010. El período septiembre 2010 – agosto 2011 fue descartado del análisis por falta de ajuste utilizando el programa TIMESAT (Eklundh and Jönsson, 2015)	40
Cuadro 2.2. Grado de correlación entre los parámetros estimados utilizando el programa TIMESAT, a partir de la marcha estacional del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN de árboles, arbustos y pastos mostradas en la Figura 2 [n=60 (6 especies x 5 réplicas x 2 períodos)]. Los parámetros estacionales son: fecha inicio estación crecimiento (t-INI), fecha final estación crecimiento (t-FIN), longitud estación crecimiento (LON), IVN mínimo anual (MIN), fecha IVN máximo anual (t-MAX), IVN máximo anual (MAX), amplitud IVN (AMP), tasa de crecimiento (CRE), tasa de senescencia (SEN), Integral mayor IVN (INT-M), Integral menor IVN (INT-m) y variabilidad intra - anual IVN (CV-IVN). Los índices de correlación marcados "en negrita" son significativos (p<0,05).	42
Cuadro 3.1. Ubicación geográfica, precipitación media anual (PMA), clasificación taxonómica de suelo y fecha de estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) a campo para 14 sitios con comunidad de vegetación nativa (celdas blancas) y 5 sitios rolados y sembrados con buffelgrass (celda	_
Cuadro 3.2. Parámetros (pendiente, ordenada al origen, r ² y valor de p) del análisis de regresión lineal entre producción primaria neta aérea herbácea (PPNAH, g m ⁻² año ⁻¹), estimado a campo mediante corte (Y) y el índice espectral (X) para comunidades de vegetación nativa (n=14) y sitios rolados y sembrados con buffelgrass (n=14). Solo se incluyeron modelos significativos	70
(p<0.05) Cuadro 4.1. Descripción de los potreros seleccionados para los análisis de: a) la relación entre productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) con precipitación total por período de crecimiento; y b) gradientes de pastoreo (variación de PPNAH y PPNAL con la distancia a la aguada)	84 106
Cuadro 4.2. Resultados del análisis de regresión lineal simple entre la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH en g m ⁻²), leñosa (PPNAL en g m ⁻²) y total (PPNAtot en g m ⁻²) con la precipitación total (PPT en mm) del período de crecimiento (noviembre – abril) desde 2000-2001 hasta 2009 – 2010, en comunidades de vegetación nativa y pasturas de buffelgrass de dos sitios del Chaco Árido (Los Cerrillos y Balde el tala). Solo se incluyen aquellos modelos significativos	
(p<0,05)	113

Cuadro 4.3. Descripción de gradientes de pastoreo (variación de la productividad primaria neta aérea herbácea [PPNAH] y leñosa [PPNAL] con la distancia a la aguada) para 6 potreros de la región del Chaco Árido. Los parámetros fueron estimados mediante análisis de regresión con uno o dos puntos de quiebre (ver Figuras 23 y 27). La PPNAH y PPNAL corresponden al promedio 2001-2010 de todos los sitios con igual distancia a la aguada.......

116

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Ubicación geográfica de la región ecológica Chaco Árido (línea roja) en el marco de las provincias fitogeográficas de Argentina delimitadas por Cabrera	
(1976)	18
Figura 2.2. Marcha estacional de las temperaturas medias máximas mensuales y medias mínimas mensuales (período 1979 – 2014) de la localidad de Chamical ubicada a 23 km del sitio de estudio (30°20′54" S – 66°17′48" W. Elaboración propia a partir de datos obtenidos de National Centers for Environmental Prediction (http://globalweather.tamu.edu/home/)	25
Figura 2.3. Estimaciones a campo de índice de vegetación normalizado (IVN) con radiómetro de mano Skype en un individuo de <i>Aspidosperma quebracho blanco</i> (Aspque, panel superior izquierdo), un parche de suelo descubierto (panel superior derecho) y una parcela de <i>Pappophorum caespitosum</i> (Papcae, panel inferior izquierdo). Estimación de radiación fotosintéticamente activa reflejada (RFAr) sobre	
la copa de un individuo de <i>Larrea divaricata</i> (Lardiv, panel inferior derecho) utilizando una barra de flujo de fotones	27
anual del IVN), [h+i]integral anual "mayor" del IVN (INT-M),[h] integral anual "menor" del IVN (INT-m) y variabilidad intra-anual del IVN (CV-IVN)	33
a partir de datos obtenidos de National Centers for Environmental Prediction (http://globalweather.tamu.edu/home/)	35

Figura 2.6. Comportamiento estacional del índice de vegetación normalizado (IVN,	
media ± 1 DE, n=5 individuos por especie) estimado mensualmente desde	
septiembre 2008 hasta agosto 2011 mediante un radiómetro de mano multiespectral,	
de especies leñosas (Aspidosperma quebracho blanco [Aspque], Prosopis flexuosa	
[Profle], Larrea divaricata [Lardiv] y Mimoziganthus carinatus [Mimcar], panel	
superior) y especies herbáceas (Pappophorum caespitosum [Papcae], Cenchrus	
ciliaris var. Texas 4464 [Cencil] y Bouteloua aristidoides [Bouari], y suelo desnudo,	
panel inferior)	37
Figura 2.7. Diagrama "biplot" del análisis de componentes principales de los	
parámetros estimados utilizando el programa TIMESAT, a partir de la marcha	
estacional del índice de vegetación normalizado (IVN de especies herbáceas y	
leñosas mostradas en la Figura 2.4. Los parámetros estacionales son: fecha inicio	
estación crecimiento (t-INI), fecha final estación crecimiento (t-FIN), longitud	
estación crecimiento (LON), IVN mínimo anual (MIN), fecha IVN máximo anual (t-	
MAX), IVN máximo anual (MAX), amplitud IVN (AMP), tasa de crecimiento	
(CRE), tasa de senescencia (SEN), Integral mayor IVN (INT-M), Integral menor	
IVN (INT-m) y variabilidad intra - anual IVN (CV-IVN). Los componentes 1 (CP1)	
y 2 (CP2) explican el 55,0% y 23,7% respectivamente de la variabilidad total. Se	
observa la distribución de los parámetros estacionales y el centroide de las especies	
(círculos negros).	43
Figura 2.8. Grado de separabilidad del comportamiento estacional del índice de	
vegetación normalizado (IVN) de especies leñosas (Aspidosperma quebracho blanco	
[Aspque], Prosopis flexuosa [Profle], Larrea divaricata [Lardiv] y Mimoziganthus	
carinatus [Mimcar]) y especies herbáceas (Pappophorum caespitosum [Papcae],	
Cenchrus ciliaris var. Texas 4464 [Cencil] y Bouteloua aristidoides [Bouari]). La	
separabilidad se observa a través de párametros estacionales, valor mínimo anual del	
IVN (MIN) versus variabilidad intra - anual IVN (CV - IVN). Cada símbolo en la	
figura representa el valor de una réplica de un período dado para cada especie (10	
datos por especie = 2 períodos x n=5)	44
Figura 2.9. Radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA en Mj m-2) de	
especies leñosas (Aspidosperma quebracho blanco [Aspque], Prosopis flexuosa	
[Profle], Larrea divaricata [Lardiv] y Mimoziganthus carinatus [Mimcar]) y especies	
herbáceas (Pappophorum caespitosum [Papcae], Cenchrus ciliaris var. Texas 4464	
[Cencil] y Bouteloua aristidoides [Bouari]), valores promedios (columna) y un	
desvío estándar (barra) de los períodos de crecimiento septiembre 2009-agosto 2010	
y septiembre 2010-agosto 2011. En el caso de leñosas arbóreas la RFAA es la	
integral de los meses octubre a mayo, para leñosas arbustivas se integraron los meses	
de noviembre a junio, y para las especies herbáceas desde diciembre a abril. Letras	
distintas indican diferencias significativas (p<0,05) entre	
especies	46

Figura 2.10. Relaciones entre el índice de vegetación normalizado (IVN) medido con radiómetro de mano y la fracción absorbida de la radiación fotosintéticamente activa (fRFAA) estimado a partir de barra de flujo de fotones. Panel izquierdo, especies leñosas: <i>Aspidosperma quebracho blanco</i> [Aspque], <i>Prosopis flexuosa</i> [Profle], <i>Larrea divaricata</i> [Lardiv] y <i>Mimoziganthus carinatus</i> [Mimcar] La ecuación de ajuste entre IVN y fRFAA para especies leñosas: fRFAA = 0,191 e (1,926 IVN) – R ² = 0,521. Panel derecho, espécies herbáceas: <i>Pappophorum caespitosum</i> [Papcae] y <i>Cenchrus ciliaris</i> [Cencil]. La ecuación entre IVN y fRFAA para Papcae: fRFAA = 0,614 IVN + 0,005, R ² = 0,623; y para Cencil: fRFAA = 0,972 IVN + 0,103, R ² = 0,551. Los valores corresponden a observaciones entre octubre y mayo 2009 – 2010 y 2010 - 2011 (especies arbóreas), noviembre y junio 2009 – 2010 y 2010 - 2011	
(especies herbáceas)	47
	4 /
Figura 2.11. Productividad primaria neta aérea (PPNA, g MS m ⁻²) de especies leñosas (<i>Aspidosperma quebracho blanco</i> [Aspque], <i>Prosopis flexuosa</i> [Profle], <i>Larrea divaricata</i> [Lardiv] y <i>Mimoziganthus carinatus</i> [Mimcar]) y especies herbáceas (<i>Pappophorum caespitosum</i> [Papcae], <i>Cenchrus ciliaris var. Texas 4464</i> [Cencil] y <i>Bouteloua aristidoides</i> [Bouari]), valores promedios (columna) y un desvío estándar (barra) de los períodos de crecimiento septiembre 2009-agosto 2010 y septiembre 2010-agosto 2011. En el caso de especies leñosas la PPNA se estimó para cada uno de los componentes (hojas, brotes, flores + frutos y el incremento de tejido leñoso). En especies herbáceas no se separó en componentes (figura el total como componente hoja). Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05)	
entre especies	48
Figura 2.12. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR en gr MS Mj ⁻¹) de especies leñosas (<i>Aspidosperma quebracho blanco</i> [Aspque], <i>Prosopis flexuosa</i> [Profle], <i>Larrea divaricata</i> [Lardiv] y <i>Mimoziganthus carinatus</i> [Mimcar]) y especies herbáceas (<i>Pappophorum caespitosum</i> [Papcae], <i>Cenchrus ciliaris var. Texas 4464</i> [Cencil] y <i>Bouteloua aristidoides</i> [Bouari]), valores promedios (columnas) y un desvío estándar (barra) de los períodos de crecimiento septiembre 2009-agosto 2010 y septiembre 2010-agosto 2011. La EUR se estimó como el cociente entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA). Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05) entre especies.	49
Figura 2.13. Modelos de regresión de IVN – fRFAA obtenidos para especies herbáceas <i>Pappophorum caespitosum</i> (Papcae, línea llena) y <i>Cenchrus ciliaris</i> (Cencil, línea punteada) en este estudio, en relación al espacio ocupado por diferentes modelos de regresión IVN – fRFAA publicados (rectángulo gris) para especies herbáceas (pastizales, cereales de invierno y verano, oleaginosas) por diferentes autores (Asrar et al. 1984; Fensholt et al. 2004; Hatfield et al. 1984; Goward and Huemmrich, 1992; Myneni and Williams, 1994; Gitelson et al. 2014). La línea gruesa a trazos indica una relación 1:1 entre IVN y fRFAA.	59

Figura 2.14. Modelo de regresión de IVN – fRFAA obtenido en este estudio (línea
exponencial usando x) para especies leñosas arboreas (Aspidosperma quebracho
blanco [Aspque] y Prosopis flexuosa [Profle]) y arbustivas (Larrea divaricata
[Lardiv] y Mimoziganthus carinatus [Mimcar]). Modelos IVN – fRFAA obtenidos
en otros ecosistemas: bosque de perennifolias y caducifolias en EEUU (Jenkins et al.
2007, línea negra llena), bosque caducifolio de Kalahari (Huemmrich et al. 2005,
línea negra punteada), arbustales y bosques de California (Gamon et al. 1995, línea
gris)
Figura 3.1. Diagrama de representación de dos modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL) y herbácea (PPNAH) a partir de un proceso de desagregación de series de tiempo del índice de vegetación normalizado (IVN) MODIS en sus componentes leñoso (L) y herbáceo (H). El modelo empírico contempla establecer una relación directa entre IVN, W y H con PPNAL y PPNAH, mediante análisis de regresión lineal. El modelo de eficiencia (Monteith, 1972) se basa en estimar PPNAL y PPNAH a partir de la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por ambos componentes de la
vegetación (fRFAAL y fRFAAH respectivamente) del total de radiación incidente (RFAi), y de su eficiencia para convertir esta radiación en biomasa aérea (EURL y EURH). Mediante experimentos de campo (Ver capítulo 2) se estimaron EURL, EURH y se establecieron las relaciones empíricas entre W y H con fRFAAL y
fRFAAH respectivamente mediante regresión lineal simple. (Adaptado de Piñeiro et
al. 2006)
Figura 3.2. Ejemplo del procedimiento para discriminar los componentes leñosos
(L, Panel medio) y herbáceos (H, Panel inferior), a partir de la señal del índice de
vegetación normalizado MODIS (IVN, Panel superior). Se comparan dos pixel
contrastantes (a 1000 m y 9000 m de la aguada) de un potrero de vegetación nativa.
(Basado sobre la metodología de Lu et al. 2003)
Figura 3.3. Análisis de la predictibilidad de los modelos de estimación de la
productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) en comunidades con vegetación nativa, y en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass.
PPNAH fue estimada mediante los modelos de regresión lineal seleccionados en la
tabla 4, donde el estimador de PPNAH fue H _P en comunidades con vegetación nativa
y H _E en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass. H _P es el valor
máximo que alcanza el componente herbáceo del índice de vegetación normalizado
(IVN) durante un período de crecimiento, y H _E es la integral del componente
herbáceo del IVN durante el período de crecimiento (desde 01 diciembre hasta 30 de
abril). La PPNAH medida se corresponde a los valores obtenidos a campo mediante
corte85
Figura 3.4. Análisis de la predictibilidad de los modelos de estimación de la
productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) en comunidades con
vegetación nativa, y en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass.
PPNAH fue estimada mediante el modelo propuesto por Monteith (1972), PPNAH =
fRFAAH x RFAi x EURH, donde fRFAAH es la fracción absorbida de la radiación fotosintóticomento activo per la vegetación herbácea. RFAi es la radiación incidente
fotosintéticamente activa por la vegetación herbácea, RFAi es la radiación incidente y EURH es la eficiencia de la vegetación herbácea para convertir energía solar en
productividad. Los valores de RFAi fueron integrados para el período de crecimiento
de la vegetación herbácea (desde 01 diciembre hasta el 30 de abril). La PPNAH
medida se corresponde a los valores obtenidos a campo mediante corte 86
•

Figura 3.5. Análisis de la predictibilidad de los modelos de estimación de la	
productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL) en comunidades con vegetación	
nativa. PPNAL fue estimada mediante el modelo propuesto por Monteith (1972),	
PPNAL = fRFAAL x RFAi x EURL, donde fRFAAL es la fracción absorbida de la	
radiación fotosintéticamente activa por la vegetación leñosa, RFAi es la radiación	
incidente y EURL es la eficiencia de la vegetación leñosa para convertir energía	
solar en productividad. Los valores de RFAi fueron integrados para el período de	
crecimiento de la vegetación leñosa (desde 01 noviembre hasta el 31 de mayo). La	
PPNAL medida se corresponde a los valores obtenidos a campo, mediante corte y el	
uso de variables alométricas	87
Figura 4.1. Región del Chaco Árido (contorno línea amarilla), vista satelital en	
Google Earth. Gradiente regional de precipitación media anual (PMA) marcado con	
línea negra llena entre X, la flecha amarilla indica el sentido de crecimiento de la	
PMA desde 230 mm hasta 457 mm. Ubicación de sitios de estudio de la relación	
entre productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH), leñosa (PPNAL) y total	
(PPNAtot = PPNAH + PPNAL) con la precipitación total (PPT) por período de	
crecimiento en comunidades con vegetación nativa y pasturas de buffelgrass	
contiguas (triángulos rojos, A: Los Cerrillos, B: Balde el Tala). Ubicación de sitios	
de estudio de gradientes de pastoreo (cuadrados negros, 1: San Isidro, 2: Sol de	
Mayo, 3: San Lorenzo, 4: El Jardín, 5: Miraflores, 6: Pinas)	105
Figura 4.2. Esquema de un análisis de regresión no lineal con punto de quiebre para	
evaluar gradientes de pastoreo (variación de la productividad primaria neta aérea	
herbácea [PPNAH] y leñosa [PPNAL] con la distancia a la aguada). La línea roja	
quebrada representa el modelo de regresión no lineal con un punto de quiebre. A es	
PPNA min (g m ⁻² año ⁻¹), el valor mínimo de PPNA (H o L) en el sector más cercano	
a la aguada con mayor impacto de pastoreo. B es PPNA max (g m ⁻² año ⁻¹), el valor	
máximo de PPNA (H o L), con mínimo efecto del pastoreo. C es DIST inf (H o L en	
m), corresponde a la distancia a la aguada para la cual el efecto del pastoreo sobre la	
PPNA se minimiza (punto de inflexión). C' es DIST inf 2 (solo en L en m),	
corresponde a la distancia de un eventual segundo punto de inflexión, solo detectado	
en vegetación leñosa. D es DIST total (m), corresponde a la distancia desde la	
aguada (O) hasta el fondo del potrero. Pendiente (H o L en g m $^{-2}$ año $^{-1}$ km $^{-1}$) = [(B –	
A) / C] x 1000, corresponde a la tasa de variación de la PPNA (H o L desde la	
aguada hasta DIST inf	108
Figura 4.3. Relación entre la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH),	
leñosa (PPNAL) y total (PPNAtot) con la precipitación media anual (PMA) a lo	
largo de un gradiente regional de precipitaciones. Los valores de PPNAH, PPNAL y	
PPNAtot (= PPNAH + PPNAL) son promedio del período (2000 – 2001 al 2009 –	
2010). Los valores de PMA fueron estimados a partir del modelo geográfico	
propuesto por Cabido et al. (1993) donde PMA = 9037,85 - [131,03 x longitud W	
(grados)]. Los modelos espaciales de regresión lineal simple fueron significativos	
(p<0,05)	111
Figura 4.4. Variabilidad interanual de la la productividad primaria neta aérea	
herbácea (PPNAH, gris oscuro) y leñosa (PPNAL, gris claro) en comunidades con	
vegetación nativa (columnas izquierdas) y pasturas de buffelgrass contiguas	
(columnas derechas) desde el período 2000 – 2001 hasta el período 2009 – 2010, en	
los sitios "Los Cerrillos" (panel superior) y "Balde el tala" (panel inferior). La línea	
a trazos corresponde a la precipitación total (PPT desde 01 de noviembre hasta 30 de	
abril) durante cada período de crecimiento.	112

Figura 4.5. Distribución espacial de la productividad primaria neta aérea herbácea	
(PPNAH, panel superior) y leñosa (PPNAL, panel inferior) desde el período 2000 –	
2001 hasta el período 2009 – 2010 del sitio "El Jardín" (31° 16' S - 66° 06' W).	
Observar las diferencias de escala entre PPNAH y PPNAL. La línea amarilla índica	
el alambrado perimetral del potrero y el círculo azul la ubicación de la aguada	114
Figura 4.6. Gradientes de pastoreo (variación de la productividad primaria neta	
aérea herbácea [PPNAH] y leñosa [PPNAL] con la distancia a la aguada) para 6	
sitios de la región del Chaco Árido. Los valores de PPNAH y PPNAL para cada	
distancia a la aguada se corresponden al promedio de diez períodos de crecimiento	
(desde el período 2000 – 2001 hasta el período 2009 – 2010) de todos los pixel	
MODIS (250 m) ubicados a esa distancia. En cada uno de los sitios se ajustó un	
modelo lineal con uno o dos puntos de quiebre mediante regresión no lineal (línea	
llena)	116
Figura 4.7. Resultados del análisis de componentes principales realizado a partir de	
los 6 gradientes de pastoreo evaluados (ver Figura 4.6.). El análisis de componentes	
principales se realizó a partir de los parámetros derivados del procedimiento de	
regresión no lineal con uno y dos puntos de quiebre (ver Cuadro 4.3.) para cada uno	
de los seis gradientes de pastoreo evaluados. El gráfico muestra la distribución de los	
parámetros y los sitios para los dos primeros componentes (CP1 y CP2) que explican	
el 38,8% y el 23,8% de la variabilidad total de los datos respectivamente	117
Figura 4.8. Cambios del efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta	
aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) en un gradiente regional de	
precipitación media anual. Panel superior: variación del primer eje de un análisis de	
componente principal realizado a partir de la caracterización de los gradientes de	
pastoreo de seis potreros (Cuadro 4.3.) distribuidos en un gradiente regional de	
PMA. Panel inferior: pérdida relativa de la productividad primaria neta aérea	
herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) como consecuencia del efecto del pastoreo,	
en seis potreros distribuidos en un gradiente regional de PMA. La pérdida relativa de	
PPNAH y PPNAL se estimó a partir del análisis de regresión no lineal de los	
gradientes de pastoreo de seis sitios (Figura 4.6. y Cuadro 4.3.) de la siguiente	
manera: Pérdida relativa de PPNA (H o L) = $[[[PPNAmax - PPNAmin] \times DISTinf] /$	
2] / [PPNAmax x DISTtotal] donde, PPNA max: valor de PPNA (H o L) máximo	
alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m ⁻² año ⁻¹), PPNA min: valor de PPNA (H o	
L) mínimo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m ⁻² año ⁻¹), DIST inf: distancia a	
la que ocurre el punto de inflexión para el cual se alcanza PPNA max (H o L) (m) y	
DISTtotal es la distancia total desde a la aguada al fondo del potrero (m). Apreciar la	
diferencia de escala entre la pérdida relativa de PPNAH y PPNAL	118
Figura 4.9. Modelos espaciales de la relación entre productividad primaria neta	
aérea (PPNA) y precipitación media anual (PMA) en comunidades de vegetación	
nativa del Chaco Árido (este capítulo, PPNA = $0.71 \times PMA - 0.57$, $r^2 = 0.89$),	
pastizales de la Planicie Central de EEUU (Sala et al. 1988, PPNA = 0,60 x PMA –	
34, $r^2 = 0.90$), y en estepas de Mongolia (Bai et al. 2008, PPNA = 0.67 x PMA –	
$45,13, r^2 = 0,76)$	121

Figura 4.10. Modelos temporales de la relación entre productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) y precipitación total (PPT) del período de crecimiento (01 noviembre - 30 abril) en el sitio "Los Cerrillos" (este capítulo, PPNAH = 0,19 x PPT - 5,61, r^2 = 0,68 y PPNAL = 0,0861 x PPT + 143,24, r^2 = 0,41). Se compara con los modelos temporales entre productividad primaria neta aérea (PPNA) y precipitación total anual (PPT) de "Manyberries" en Canada (PPNA = 0,14 x PPT - 8, r^2 = 0,54) y "Dzhanybek" en Kazakhstan (PPNA = 0,28 x PPT + 49, r^2 = 0,36). Los modelos temporales de "Manyberries" y "Dzhanybek" se corresponden a los extremos del "espacio predictivo" de modelos temporales publicados en regiones con precipitación media anual menor a 500 mm (Sala et al. 2012).

122

Figura 5.1. Esquema de síntesis del flujo de información de los capítulos 2, 3 y 4 de esta tesis. Panel superior: marcha estacional promedio (agosto a julio) del índice de vegetación normalizado (IVN) de pastos, arbustos y árboles (gráficos x - y de izquierda a derecha respectivamente) descriptos en el Capítulo 2, obtenidos a partir de un seguimiento con radiómetro manual multi espectral. Las diferencias en el crecimiento estacional de estos 3 tipos funcionales responderían a que utilizan diferentes fuentes de agua edáfica por poseer distinta estructura radicular. Panel la información obtenida en el Capítulo 2 permitió conceptualmente y en la parametrización, la discriminación de componentes herbáceos (línea negra) y leñosos (línea gris) del IVN en series temporales MODIS (Capítulo 3), utilizando la metodología de Lu et al. (2003). Luego, a partir de los componentes herbáceos y leñosos del IVN, fue posible estimar la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) mediante modelos de regresión o a partir del modelo de eficiencia en el uso de la radiación de Monteith (1972). Panel inferior: finalmente, la transformación de IVN MODIS en PPNAH y PPNAL permitió describir patrones espacio – temporales de ambos componentes de la PPNA, a escala regional y predial (Capítulo 4). Por ejemplo, la generación de mapas anuales de PPNAH a escala de potreros. Puede observarse allí como cambia la PPNAH de valores bajos (gris oscuro) a valores altos (gris claro) tanto en el espacio (en relación a la ubicación de la aguada, círculo blanco) como en el tiempo (un mapa por año desde 2001 al 2005).....

139

146

Figura 5.3. Diagrama de flujo modificado para la región de Chaco Árido para estimar producción forrajera del componente herbáceo (PPNAH) y leñoso (PPNAL) de la vegetación. Luego, aplicándole a PPNAH y PPNAL el factor de uso herbáceo (FUH) y leñoso (FUL), es posible estimar la capacidad de carga (C C) bovina y caprina. Las entradas (input) del modelo son la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi, obtenida de estaciones meteorológicas), el índice de vegetación normalizado (IVN de imágenes MODIS), calidad IVN (información de calidad de las imágenes satelitales relacionado a presencia de aerosoles y/o nubosidad) y el mapa de unidades de vegetación (Mapa Veget, obtenido mediante clasificación supervisada de imágenes Landsat y censos fisonónomicos – florísticos). Durante la etapa de procesamiento, el IVN se descompone mediante el procedimiento de desagregación de series de tiempo (Lu et al. 2003) en los componentes herbáceo (H) y leñoso (L) para luego calcular las fracciones absorbidas de radiación de ambos componentes de vegetación (fRFAAH y fRFAAL) mediante modelos empíricos. El algoritmo principal se basa en el modelo de Monteith (1972) para transformar la radiación absorbida por H y W en PPNAH y PPNAL, teniendo en cuenta la eficiencia en el uso de la radiación de ambos componentes (EURH y EURL). Observar como Mapa Veget. Afecta a EURL, FUH y FUL, y como Uso anual (comunidad de vegetación nativa o pastura de buffelgrass) afecta la relación H – fRFAAH y el valor de EURH.	148
Figura 5.4. Escenarios hipotéticos de desertificación basados en la tendencia temporal de la eficiencia en el uso de la precipitación de la vegetación herbácea (EUPH = PPNAH/PPT), y de la tendencia temporal de la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL), donde PPNAH es la productividad primaria neta aérea	
neta aérea leñosa (PPNAL), donde PPNAH es la productividad primaria neta aérea herbácea y PPT es la precipitación total de cada período de crecimiento	157
•	_

ABREVIATURAS

AMP Amplitud

Aspque Aspidosperma quebracho blanco

AVHRR Advanced very high radiometer resolution

Bouari Bouteloua aristidoides

Cencil Cenchrus ciliaris var. Texas 4464

CRE Tasa de crecimiento

CV-IVN Variabilidad intra-anual del IVN

d IVN del suelo descubierto

ETM+ Enhacement thematic mapper plus EUP Eficiencia en el uso de la precipitación EUR Eficiencia en el uso de la radiación

EURH Eficiencia en el uso de la radiación para vegetación herbácea
EURL Eficiencia en el uso de la radiación para vegetación leñosa
fRFAA Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida
fRFAAH Fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la

vegetación herbácea

fRFAAL Fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la

vegetación leñosa

H Contribución herbácea del IVN INT-M Integral anual "mayor" del IVN INT-m Integral anual "menor" del IVN

IRC Reflectancia de energía en la longitud de onda infrarojo cercano

IRCi Energía incidente en el canal infrarojo cercano IRCr Energía reflejada en el canal infrarojo cercano

IVN Índice de vegetación normalizado L Contribución leñosa del IVN

Lardiv Larrea divaricata

LART Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección de la Facultad de

Agronomía de la Universidad de Buenos Aires

LOESS Locally weighted regression smoother LON Longitud de la estación de crecimiento

MAX IVN máximo anual Mimcar Mimoziganthus carinatus

MIN IVN mínimo anual

MODIS Moderate resolution imaging spectroradiometer

MSS Multispectral scaner

NASA National aeronautics and space administration NOAA National oceanic and atmospheric administration

Papcae Pappophorum caespitosum PMA Precipitación media anual

PPNA Productividad primaria neta aérea

PPNAH Productividad primaria neta aérea herbácea
PPNAW Productividad primaria neta aérea leñosa
PPT Precipitación total por período de crecimiento

PRI Índice de reflectancia fotoquímica

Profle Prosopis flexuosa

R Reflectancia de energía en la longitud de onda roja

RFAA Radiación fotosintéticamente activa absorbida RFAI Radiación fotosintéticamente activa incidente

Ri Energía incidente en el canal rojo Rr Energía reflejada en el canal rojo

SEN Tasa de senescencia

STL Seasonal – trend decomposition procedure based on LOESS

t-FIN Fecha de finalización del crecimiento

t-INI Fecha inicio del crecimiento

TM Thematic mapper

t-MAX Fecha IVN máximo anual

Resumen

En esta tesis se propuso describir la variación espacio-temporal de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de tipos funcionales herbáceos y leñosos a escalas predial y regional. Para ello fue necesario generar herramientas metodológicas que permitan discriminar tipos funcionales herbáceos y leñosos a partir de sensores remotos. La propuesta metodológica se sustentó en el uso de sensores remotos satelitales, que permitieran cubrir amplias superficies, con un grano espacial adecuado (pixel = 250 m) y una alta frecuencia temporal (16 días) desde el año 2000, complementada con seguimiento espectral de plantas individuales con radiómetro de mano. Se utilizó el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), un estimador de la PPNA. La marcha estacional del IVN fue diferente entre tipos funcionales leñosos y herbáceos. Tanto los árboles como los arbustos presentaron períodos de crecimiento mayores a los pastos, más estables (menor variabilidad) dentro de cada período de crecimiento y entre períodos. La desagregación de series de tiempo del IVN MODIS en sus componentes leñoso (L) y herbáceo (H) permitió generar modelos de estimación satelital de la PPNA leñosa (PPNAL) y herbácea (PPNAH) con aceptable ajuste. Las estimaciones de PPNAH y PPNAL utilizando el modelo de eficiencia en el uso de la radiación (EUR), a partir del IVN MODIS, permitió describir satisfactoriamente patrones espacio – temporales de PPNAH y PPNAL a escala regional y predial en la región del Chaco Árido. Finalmente, se propusieron bases metodológicas para hacer seguimiento y planificación forrajera a escala predial y valoración de procesos de desertificación a escala regional, en ambientes donde conviven especies herbáceas y leñosas.

Palabras clave: Productividad primaria neta aérea (PPNA); Índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN); Pastos; Vegetación leñosa; Ecosistemas semiáridos.

Abstract

In this thesis it was proposed to describe the spatial-temporal aboveground net primary production (ANPP) of herbaceous and woody at farm and regional scales varying functional types. It was necessary to generate methodological tools to discriminate herbaceous and woody functional types from remote sensing. The proposed methodology was based on the use of satellite remote sensing, which allow to cover large areas with adequate space grain (pixel = 250 m) and high frequency time (16 days) since 2000, supplemented by spectral monitoring of plants individual with hand radiometer. The normalized difference vegetation index (NDVI), an estimate of ANPP was used. NDVI seasonal march was different between woody and herbaceous functional types. Both trees and shrubs presented periods of higher growth to pasture, more stable (less variability) within each period of growth and between periods. The breakdown of time series MODIS NDVI in their woody components (W) and herbaceous (H) allowed generate satellite estimates of woody ANPP (ANPPW) and herbaceous (ANPPH) with acceptable fit. Estimates of ANPPH and ANPPW using the model of radiation use efficiency (RUE) from NDVI MODIS, allowed satisfactorily describe spatial - temporal patterns of ANPPH and ANPPW regional and farm scale in the Chaco region Barren. Finally, methodological bases were proposed to monitoring and planning forage farm scale, and assessment of desertification processes at regional level, in environments where herbaceous and woody species coexist.

Key words: Aboveground net primary production (ANPP); Normalized difference vegetation index (NDVI); Grasses; Woody vegetation; semiarid ecosystems.

CAPÍTULO 1

Introducción General

1.1. Introducción

La productividad primaria neta aérea (PPNA) es de gran interés para analizar el funcionamiento de los ecosistemas. Desde un punto de vista global y regional, la atención de los ecólogos se ha centrado en analizar la relación de la PPNA con factores climáticos y edáficos en general (Lauenroth 1979, Sala et al. 1988, Epstein et al. 1997), y con variaciones interanuales de las precipitaciones en particular (Paruelo et al. 1999; Knapp y Smith 2001; De la Maza et al. 2009). Además, se ha analizado la dependencia de la productividad de un año con las condiciones previas (Oesterheld et al. 2001; Sala et al. 2012), algo que se ha caracterizado como la memoria del sistema (Wiegand et al. 2004). Entender estas relaciones adquiere especial importancia en ecosistemas áridos, semiáridos y subhúmedos, restringidos por la disponibilidad hídrica (Noy Meir 1973). Más aún, para algunos ecosistemas no solo se analizaron patrones espaciales y variaciones interanuales de la PPNA, sino también la marcha estacional y su relación con aspectos climáticos (Paruelo et al 1999; Jobbagy et al 2002).

Por otro lado, la PPNA se asoció al funcionamiento de niveles tróficos superiores, por ejemplo con la carga de herbívoros silvestres (McNaugthon et al. 1989; Holmgren et al. 2006) y domésticos (Oesterheld et al 1992) del ecosistema. A su vez, se prestó especial atención a cómo las perturbaciones, especialmente el pastoreo, afectan la PPNA de ecosistemas de pastizal y arbustal a lo largo de gradientes de precipitación (Milchunas y Lauenroth 1993; Oesterheld et al 1999).

En los últimos años, con la preocupación creciente sobre las variaciones en el clima, la deposición de nitrógeno y los cambios generados en el uso de la tierra (Sala et al. 2000), se ha incrementado el interés por los estudios relacionados a los patrones espaciales y las variaciones temporales de la PPNA y sus principales controles abióticos y bióticos a escala regional y global. Entender estos aspectos es clave para poder anticipar cambios y desarrollar sistemas de mitigación, tanto en ecosistemas protegidos como en aquellos sometidos a diferentes usos, por ejemplo ganadero.

Las áreas ecotonales han despertado particular interés, debido a que allí la proporción de especies herbáceas y leñosas tiene una fuerte influencia sobre la PPNA (Van Auken 2000). Estas áreas de ecotono en regiones semiáridas son las más susceptibles a sufrir cambios en las proporciones de bioformas dominantes (Allen y Breshears 1998; Brandt et al. 2016). Algunos modelos de simulación (Williams y Albertson 2006) indican que con mayor intensidad de pastoreo y alta variabilidad interanual de las precipitaciones se prolonga la degradación de los pastizales o se acelera el deterioro. Más aún, mayores coberturas de especies leñosas reducen la capacidad de que los pastos recuperen su potencial productivo.

La mayoría de los ecosistemas secos subtropicales son principalmente sometidos a un uso ganadero de su vegetación natural (Baldi y Jobbagy 2012), aunque solo una porción de la PPNA puede ser apropiada por la ganadería, salvo que la vegetación natural sea remplazada por pasturas (Rueda et al. 2013). Esta baja apropiación de la PPNA por la ganadería en ecosistemas subtropicales secos como el Chaco seco se debe a la baja eficiencia de los sistemas ganaderos, baja accesibilidad del forraje y a que una

alta proporción de los tejidos vegetales producidos no son forrajeros (Rueda et al. 2013). Tanto para ganadería, como para implantación de cultivos anuales y el uso de productos maderables, las regiones subtropicales secas en general (Baldi y Jobbagy 2012) y el Chaco seco en particular (Grau et al. 2005) son sometidos a importantes procesos de deforestación.

La degradación de ecosistemas áridos y semiáridos por factores antrópicos y climáticos es conocida como desertificación (United Nations 1994; Reynolds y Stafford Smith 2002). El concepto de desertificación ha presentado desde siempre algunas ambigüedades, como así también los métodos para cuantificarla (Verón et al 2006). El concepto de eficiencia en el uso de las precipitaciones (EUP), sugerido por Le Houérou (1984) como un indicador de la productividad del ecosistema, se adoptó para representar el estado y la dinámica de la desertificación (Prince et al 1998; Nicholson et al 1998). Un sistema de monitoreo de los procesos de desertificación, necesitaría de una metodología robusta que permita detectar los cambios relativos de tipos funcionales de la vegetación (por ejemplo árboles, arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales) en amplias superficies (kilómetros cuadrados), con un grano espacial adecuado (decenas de metros – hectáreas), con una frecuencia temporal que permita detectar procesos estacionales (meses) a lo largo de un período prolongado de tiempo (décadas).

En esta tesis se propuso describir las variaciones espacio-temporales de la PPNA de tipos funcionales herbáceos y leñosos a escalas prediales y regionales. Para ello fue necesario generar herramientas metodológicas que permitan discriminar tipos funcionales herbáceos y leñosos a partir de sensores remotos. La propuesta

metodológica se sustentó en el uso de sensores remotos satelitales (MODIS), que permitieran cubrir amplias superficies, con un grano espacial adecuado de 250 m y una alta frecuencia temporal de 16 días desde el año 2000. Se utilizó el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), un estimador de la PPNA (Prince 1991). En este primer capítulo, además de presentar los objetivos e hipótesis del trabajo, se revisan las bondades y limitaciones del uso de sensores remotos como herramienta para el seguimiento de las variaciones espacio temporales de la vegetación.

1.2. Estimación de la productividad primaria neta aérea mediante índices espectrales derivados de sensores remotos.

La productividad primaria neta aérea (PPNA) puede ser estimada a partir de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida por las plantas (Monteith 1972; Monteith 1977). Luego, la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) puede ser estimada para grandes áreas con alta frecuencia temporal a partir de medidas de reflectancia de la vegetación en las longitudes del rojo e infrarrojo cercano (Prince 1991). El modelo de Monteith (1972) se basa en la siguiente ecuación para la estimación de la PPNA:

PPNA (kg ha⁻¹) = EUR
$$\Sigma$$
 (fRFAA_t x RFAi_t) donde:

EUR = eficiencia en el uso de la energía, el modelo lo asume constante para un tipo de vegetación dada,

 $fRFAA_t = es$ la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida durante el intervalo de tiempo t,

RFAi_t = es la radiación fotosintéticamente activa incidente durante el tiempo t.

El IVN se calcula a partir de la relación entre la reflectancia de la vegetación en las longitudes de onda correspondientes al rojo (R) e infrarojo cercano (IRc) mediante la siguiente ecuación:

$$IVN = (IRc - R) / (IRc + R).$$

La baja reflectancia de la vegetación en las longitudes de onda correspondientes al rojo se debe a que en estas longitudes existe una gran absorción como consecuencia de la clorofila utilizada en el proceso fotosintético (Nobel, 1991). Contrariamente, la alta reflectancia en el infrarojo cercano ocurre como consecuencia de la estructura interna de las hojas (Gausman y Allen, 1973). Luego, los valores de reflectancia del rojo y el infrarojo cercano pueden obtenerse diariamente para grandes superficies de la tierra, a partir de sensores ubicados en satélites. Particularmente, el Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) es un instrumento de la NASA que provee grandes ventajas para el monitoreo del comportamiento de los principales aspectos funcionales de la vegetación. Los principales atributos de MODIS son la cobertura global diaria, su moderada resolución espacial (250 a 1000 m) y la rápida disponibilidad de varios productos libre de costos (Lobell y Asier, 2004).

Las estimaciones de PPNA mediante el modelo de eficiencia en el uso de la radiación son una simplificación del complejo proceso de fijación de carbono en los tejidos vegetales. De hecho, el proceso de transformación de radiación absorbida en sustancias orgánicas, que no se pierde como calor latente, se denomina productividad primaria bruta (PPB). Luego, la productividad primaria neta (PPN) es la tasa de acumulación de componentes orgánicos en los tejidos vegetales en exceso de lo

utilizado para respirar (PPB – respiración) por las plantas (Odum 1971). La PPNA se refiere solo a los componentes orgánicos fijados en la parte aérea de los vegetales. En esta tesis el modelo de eficencia en el uso de la radiación solo se vincula a la PPNA, sin contemplar la fijación de fotosintatos en tejidos subterráneos y los costos de respiración ocurridos durante el proceso de transformación de radiación en componentes orgánicos.

Sin embargo, tanto el proceso de respiración como la partición de fotosintatos entre parte aérea y subterránea son altamente variables en espacio y tiempo a diferentes escalas, por ejemplo entre tipos fisonómicos de vegetación como pastizales, arbustales y bosques (Hunt y Miyake 2006). Particularmente en pastizales, las pérdidas de CO₂ por respiración es altamente dependiente tanto de la temperatura de suelo como del contenido de humedad en los primeros centímetros del perfil (Nakano et al. 2008). También se observó que en pastizales bajo situaciones de stress hídrico se incrementan notablemente los costos de respiración (disminuyendo PPN) y la proporción de tejidos aéreos (Nouvellon et al. 2000), de manera tal que si la EUR se estimara como PPNA/fRFAA compensaría parcialmente los costos de respiración con la proporción de tejido fijado en partes aéreas de las plantas.

1.3. Seguimiento forrajero mediante el uso de imágenes satelitales.

El fundamento conceptual desarrollado en el punto anterior, para describir el modelo con el cual se estima la PPNA mediante el uso de sensores remotos, es válido también para estimar la productividad forrajera de un ecosistema bajo uso ganadero (Grigera et al. 2007; Paruelo et al. 2010). Así, es posible conocer las variaciones espaciales y

temporales de los recursos forrajeros tanto a escala regional como predial con cobertura total de un espacio geográfico, y con un grano de 250 m y frecuencia mensual. En efecto, el Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección (LART) de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (Argentina) ha desarrollado e implementa un sistema con el cual hace un seguimiento de la productividad forrajera de diferentes recursos nativos e implantados de predios de una importante región ganadera de Argentina (Grigera et al. 2007). A nivel de predio, el sistema monitorea la productividad forrajera de forma rápida y económica con frecuencia mensual, lo cual no solo permite ajustar la carga ganadera a la capacidad de carga del establecimiento, sino también planificar los déficits y excesos forrajeros (Oesterheld et al. 1998).

Sin embargo, el sistema de seguimiento forrajero propuesto por el LART es implementado en ecosistemas donde la mayor proporción de la PPNA es herbácea y forrajera. Por ejemplo, la región pampeana de Argentina (Grigera et al. 2007) y algunas regiones ganaderas de Uruguay (Paruelo et al. 2010) son monitoreadas por este sistema de seguimiento forrajero. Pero en aquellos ecosistemas donde conviven especies herbáceas y leñosas, sería necesario incorporar al sistema de seguimiento forrajero submodelos que permitan discriminar componentes herbáceos y leñosos de la vegetación.

1.4. El uso de índices espectrales satelitales para monitorear procesos de desertificación.

Es ampliamente reconocida la importancia del problema de la desertificación en los ecosistemas áridos y semiáridos, que ocupan el 40% de la superficie de tierras

emergidas del planeta y sostienen una población humana de aproximadamente 1 billón de personas. A pesar de ello, el proceso de desertificación ha sido cuantificado y monitoreado con precisión a escala regional y global en escasas oportunidades (Smith et al. 2007; Oldeman et al. 1991). Esto se debe quizás, a las diferentes formas en que la desertificación puede manifestarse, y a las posibilidades metodológicas de detectarla en amplias superficies con técnicas fácilmente repetibles.

Albalawi y Kumar (2013) presentaron una revisión sobre el uso de sensores remotos satelitales para detectar, modelar y mapear la desertificación. Muchos de los estudios revisados utilizaron sensores de resolución espacial media (Landsat MSS, Landsat TM y Landsat ETM+) para generar clasificaciones y detectar cambios de cobertura en el tiempo. Otros, en cambio, utilizando sensores de menor resolución espacial (NOAA AVHRR o MODIS) se focalizaron en analizar tendencias de largas series de tiempo de IVN (Prince et al. 1988; Fensholt et al 2013; Dardel et al. 2014).

En tal sentido, algunas aproximaciones para cuantificar los procesos de desertificación a escala regional estuvieron relacionadas al análisis de aspectos unificadores del funcionamiento del ecosistema como la PPNA y la eficiencia en el uso de las precipitaciones, EUP (Prince et al. 1998; Holm et al. 2003; Fensholt et al. 2013). Aún cuando la estimación de PPNA y EUP a partir de sensores remotos satelitales es una técnica barata, fácilmente aplicable en grandes superficies y repetible en el tiempo, presenta dos limitaciones: por un lado, faltan situaciones de referencia y por otro lado no siempre los procesos de desertificación se manifiestan mediante reducciones de PPNA (Verón et al. 2006).

1.5. Separación de la señal de componentes leñosos y herbáceos de la vegetación: antecedentes.

Diferentes autores han utilizado variadas estrategias metodológicas para poder discriminar componentes leñosos y herbáceos de la vegetación utilizando sensores remotos satelitales. En general, dichas metodologías podrían agruparse en dos grandes grupos, desagregación de series de tiempo de IVN (Roderick et al. 1999; Lu et al. 2003; Helman et al. 2015) y análisis de mezcla espectral (Defries et al. 2000).

Ambos "senderos" metodológicos son esencialmente diferentes en lo conceptual y en los procedimientos. Por un lado, la desagregación de series de tiempo de IVN es aplicable cuando las mismas presentan un fuerte componente estacional, repetible con una frecuencia generalmente anual (Roderick et al. 1999; Lu et al. 2003; Helman et al. 2015). Conceptualmente se basa en que las especies leñosas (árboles y arbustos) presentan un patrón de crecimiento diferente al de los pastos u otras hierbas. Estas discrepancias en el patrón de crecimiento de la vegetación leñosa con la herbácea ocurren principalmente por un aprovechamiento diferencial del agua, como consecuencia de que exploran distintas profundidades del perfil del suelo. En general, estas diferencias de crecimiento se expresan en ecosistemas áridos, semiáridos o sub-húmedos, cuyo funcionamiento se encuentra limitado por agua.

Por otro lado, el modelo de mezcla espectral se basa en que el espectro de la mezcla es una combinación de los espectros puros, llamados "endmembers" (Adams et

al. 1995). Cuando los fotones interactúan con un componente simple dentro del campo de visión, la mezcla puede ser modelada como una suma lineal de cada componente ponderada por la proporción de componentes dentro del campo de visión. Pero cuando los fotones interactúan con múltiples componentes la mezcla podría ser no-lineal (Jhonson et al. 1983; Shipman y Adams 1987; Roberts et al. 1993).

Para discriminar vegetación leñosa de vegetación herbácea y suelo descubierto, las metodologías de mezcla espectral han sido utilizadas de dos formas diferentes. En la primera, los "endmembers" se generaron a partir de sensores de mayor resolución espacial (p.ej., Landsat TM, pixel=30m) que los usados para la clasificación (p.ej., AVHRR, pixel=8 km) (Defries et al. 2000). En la segunda, los "endmembers" se produjeron a partir del comportamiento temporal con sensores de la misma resolución a la utilizada para la clasificación. Tal es el caso del estudio realizado por Scanlon et al. (2002), quienes estimaron la contribución porcentual a cada pixel NOAA AVHRR (8x8 km) de las categorías: árboles, suelo descubierto y pastos ± suelo descubierto (categoría variable entre años). En este caso, los autores utilizaron la relación entre el IVN y las precipitaciones como estrategia discriminante entre las categorías.

Aunque ambas estrategias metodológicas para separar vegetación leñosa de herbácea presenten diferencias conceptuales y de procedimientos, en general convergen desde lo ecofisiológico. Así, tanto en el procedimiento de desagregación de series de tiempo como en los procesos de mezcla espectral para separar tipos funcionales herbáceos de leñosos, son más importantes las diferencias estacionales en el crecimiento, que las diferencias espectrales en una fecha determinada.

1.6. Objetivos, hipótesis y predicciones

Objetivo general: analizar las variaciones espaciales y temporales de la productividad primaria neta aérea de tipos funcionales herbáceos y leñosos a partir del uso de sensores remotos en la región ecológica del Chaco Árido (Argentina).

Objetivo específico 1: evaluar el comportamiento estacional del IVN y la radiación absorbida de individuos de especies leñosas y herbáceas.

H1. Los componentes herbáceos y leñosos de la vegetación presentan diferencias en la marcha estacional de su PPNA en respuesta a un uso distinto del agua disponible en el suelo. Así, las hierbas presentan variaciones de PPNA en escalas más cortas de tiempo que las especies leñosas porque su sistema radical más superficial copia los procesos de humedecimiento y secado de los primeros centímetros de suelo en relación a la ocurrencia de lluvias de diferente tamaño.

Predicción 1a. La variabilidad intra anual del IVN de las especies herbáceas es superior al de las especies leñosas.

Predicción 1b. El grado de concentración estival del IVN (período de lluvias) es mayor en especies herbáceas que en especies leñosas.

Objetivo específico 2: generar modelos de estimación de la PPNA herbácea y leñosa a partir de índices espectrales derivados del uso de sensores remotos satelitales.

Objetivo específico 3: Analizar patrones espaciales de la PPNA herbácea y leñosa a escala predial y regional, en relación a factores ambientales y antrópicos.

- H2. La PPNA herbácea y leñosa es mayor en sitios con mayor precipitación media anual, porque comunidades vegetales de sitios más húmedos están integradas por especies con rasgos mésicos que son más eficientes en el aprovechamiento de precipitaciones mayores, y contrariamente en sitios más séricos las comunidades vegetales se conforman principalmente por especies con adaptaciones a resistir o evadir la baja disponibilidad de agua. Este incremento de bioformas con rasgos mésicos con el aumento de la precipitación media anual es más marcado en los tipos funcionales herbáceos.
- P2. La PPNA herbácea se incrementa de Oeste a Este a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual del Chaco Árido más acentuadamente que la PPNA leñosa.
- H3. Las variaciones interanuales de la PPNA herbácea presenta una relación más ajustada con las variaciones interanuales de las precipitaciones que la PPNA leñosa, debido a que las especies herbáceas presentan un sistema radicular más superficial que las especies leñosas, lo que las hace más sensibles a los procesos de humedecimiento y desecamiento del estrato superior del suelo como consecuencia de la frecuencia y tamaño de los eventos pluviométricos.
- P3. En distintas comunidades vegetales del Chaco Árido la PPNA herbácea se incrementa linealmente en relación con las precipitaciones anuales y la PPNA leñosa no varía anualmente en relación a las lluvias.

H4. Los efectos del pastoreo a largo plazo sobre la PPNA herbácea son diferentes que sobre la PPNA leñosa, debido a que dichos componentes de la vegetación son utilizados de manera diferencial por el ganado bovino que tiene hábito preferentemente pastoreador más que ramoneador. Así, sitios altamente impactados por pastoreo bovino declinan su productividad herbácea, en cambio ese efecto negativo es menor o imperceptible sobre la productividad leñosa.

P4. La PPNA herbácea aumenta con la distancia a la aguada de manera más marcada que la PPNA leñosa.

H5. El efecto del pastoreo sobre la PPNA es menos evidente en sitios más lluviosos, porque en esos sitios el proceso de reemplazo de especies herbáceas que desaparecen debido al pastoreo por otras especies herbáceas menos preferidas por el ganado es más marcado que en sitios más secos, y el reemplazo de especies atempera los efectos del pastoreo sobre la PPNA

P5. El aumento de PPNA con la distancia a la aguada es mayor en potreros con menor precipitación media anual que en aquellos potreros con mayor precipitación media anual.

1.7. Estructura de la tesis

En el capítulo 2 de la tesis se analiza el comportamiento estacional del IVN de especies herbáceas y leñosas durante 3 años. Además, se presentan modelos de regresión entre IVN y radiación absorbida, y se estima la eficiencia en el uso de la radiación de especies herbáceas y leñosas.

En el capítulo 3 se calibran diferentes modelos para discriminar la proporción herbácea y leñosa de pixeles MODIS. Las estimaciones a través de dos tipos de modelos que utilizan datos espectrales, se comparan con estimaciones de PPNA herbácea y leñosa realizadas a campo mediante corte de biomasa en comunidades vegetales nativas y en sitios rolados y sembrados con pastura de buffel grass de la región. Los modelos que se compararon son:

- desagregación de series de tiempo de IVN siguiendo el procedimiento propuesto por Lu et al. (2003), más un posterior análisis de regresión lineal simple entre los parámetros derivados de ese procedimiento de desagregación, y la PPNA herbácea y leñosa;
- desagregación de series de tiempo de IVN siguiendo el procedimiento propuesto por Lu et al. (2003), luego se estima la fracción de radiación absorbida por los componentes herbáceos y leñosos a partir de la proporción de ambos componentes en el IVN, y finalmente se estima la PPNA herbácea y leñosa a partir del modelo de eficiencia en el uso de la radiación (Monteith, 1972).

En el capítulo 4 se describen patrones espaciales y temporales de la PPNA herbácea y leñosa a escala predial y regional, aplicando los modelos obtenidos en el capítulo anterior. A escala predial se analizan patrones espacio-temporales de variación de la PPNA herbácea y leñosa con la distancia a la aguada (indicador del efecto del pastoreo sobre la vegetación en el largo plazo), y con la precipitación anual. A escala regional se observan cambios espaciales de la PPNA herbácea y leñosa a lo largo de gradientes regionales de precipitación, y la interacción de gradientes de pastoreo (distancia a la aguada) de potreros ubicados a lo largo del gradiente regional de precipitaciones.

Finalmente, en el capítulo 5 se sintetizan los resultados, y se discuten los alcances de los logros obtenidos en:

- el marco de la planificación forrajera para el manejo sustentable de sistemas ganaderos en regiones semiáridas subtropicales,
- La posibilidad que brindan los modelos generados en el monitoreo regional de procesos de desertificación y la generación de sistemas soportes de decisiones para propuestas de ordenamiento del territorio.

La hipótesis H1 fue testeada en el capítulo 2, y las hipótesis H2, H3, H4 y H5 en el capítulo 4.

1.8. Región de estudio

Los estudios se realizaron en la región del Chaco Árido en Argentina (Fig 1.1.), descripta por Morello et al (1985). Esta región es un ecotono entre las provincias fitogeográficas Chaco y Monte (Cabrera 1976). El Chaco Árido presenta características florísticas en las que conviven especies leñosas y herbáceas en proporciones variables en relación a un gradiente regional de precipitaciones (Cabido et al 1993), a variaciones edáficas locales (Gómez et al 1993, Calella y Corzo 2006, Cabido et al. en prensa), y a diferentes niveles de degradación de la vegetación como consecuencia de un manejo inadecuado del pastoreo de animales domésticos (Blanco et al. 2008) y de procesos de deforestación asociados principalmente con la implantación de pasturas megatérmicas exóticas, el uso de productos maderables y el avance de la agricultura (Rueda et al. 2013). El rolado y siembra de pasturas es una práctica generalizada en los últimos 10

años y provoca una disminución de la cobertura de especies leñosas y un aumento en la cobertura de pastos perennes (Blanco et al. 2005a). Otros aspectos que modifican la vegetación a esta escala son los incendios accidentales que ocurren eventualmente en la región (Biurrun et al. 2005) y la implantación de forrajeras mediante rolado (Blanco et al. 2005a).

En la región funcionan más de 7000 establecimientos agropecuarios, de los cuales más del 90% son ganaderos de cría extensivos y un 80% son pequeños productores familiares con superficies desde menos de 1000 has hasta 2500 has, mano de obra familiar y alguna fuente de ingreso extrapredial (Rogel y Alducín, 2016). La base forrajera de los sistemas ganaderos de la región la constituyen las diferentes especies que componen las comunidades vegetales (Calella y Corzo 2006). La vegetación de la región presenta variaciones estructurales y funcionales a diferentes escalas espaciales y temporales, que dificultan el diagnóstico, monitoreo y planificación de los recursos forrajeros en espacio y tiempo. Todas estas características mencionadas favorecen la posibilidad de poner a prueba las hipótesis planteadas.

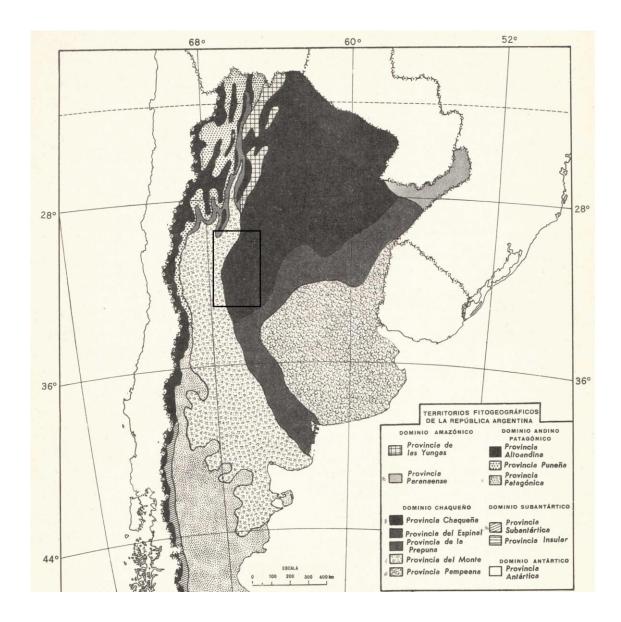


Figura 1.1. Ubicación geográfica de la región ecológica Chaco Árido (rectángulo negro) en el marco de las provincias fitogeográficas de Argentina delimitadas por Cabrera (1976).

CAPÍTULO 2

Dinámica estacional del índice de vegetación normalizado de tipos funcionales leñoso y herbáceo, su relación con la radiación absorbida y la productividad primaria

2.1 Introducción

Uno de los usos más importantes de los sensores remotos satelitales de observación terrestre ha sido monitorear los cambios estacionales de la vegetación (Goward et al. 1985; Justice et al. 1985). La disponibilidad de información espectral con alta frecuencia temporal que se inició con el AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) del programa NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), y fue luego continuado por EOS (Earth Observation System) con MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer) facilitaron una mayor comprensión de la dinámica de la vegetación (Okin, 2010; Dardel et al. 2014). Esto permitió detectar efectos de cambios en el clima sobre la vegetación a diferentes escalas espaciales (Nicholson et al. 1990; Tucker et al 2001; De la Maza et al. 2009), como así también clasificar diferentes tipos de vegetación en relación a su comportamiento estacional (Paruelo y Lauenroth 1998; Paruelo et al. 1998; Paruelo et al. 2001).

Sin embargo, existen ecosistemas en los cuales sería necesario distinguir las proporciones de tipos funcionales mediante sensores remotos para describir precisamente la marcha estacional de la vegetación. Particularmente los ecosistemas donde conviven especies leñosas y herbáceas son un foco en la necesidad de distinguir proporción de tipos funcionales mediante sensores remotos. Estos presentan una problemática compleja de interacción entre los patrones de usos antrópicos y el cambio climático (Van Auken, 2000). Desde la conservación, los procesos de lignificación de los ecosistemas son considerados indicadores de degradación ambiental, asociados generalmente al incremento de la herviboría de animales domésticos y la reducción de eventos de fuego (Archer, 1995; Kunst et al. 2006). Desde la ganadería, la arbustización

es considerada un problema, porque implica reducción de forraje herbáceo para el ganado (principalmente bovino) en cantidad y accesibilidad, y dificulta el manejo del ganado debido a que dificulta su visibilidad (Adámoli et al. 1990; Kunst el al. 2006).

Por lo tanto, describir la dinámica estacional de componentes leñosos y herbáceos de la vegetación mediante sensores remotos brindaría la posibilidad de monitorear procesos de desertificación, fijación de carbono, ciclado de nutrientes y emisión de gases. Pero también sería una herramienta para el manejo de predios dedicados a la ganadería pastoril, su planificación forrajera y el análisis de estrategias de uso silvopastoril.

Las experiencias para cuantificar la proporción herbácea y leñosa de una superficie mediante el uso de sensores remotos podrían sintetizarse en dos vías: los procesos de mezcla espectral y la desagregación de series de tiempo de índices espectrales de vegetación. Los procesos de mezcla espectral, estiman la proporción de una clase de cobertura a nivel sub – pixel a partir de la respuesta espectral de esa clase de cobertura obtenida desde un sensor de mayor resolución espacial (Pech et al. 1986; Adams et al. 1995). Un ejemplo de estimación de la proporción leñosa y herbácea bajo este procedimiento, es el estudio de Defries et al. (2000) utilizando imágenes del sensor AVHRR para el mapeo y del sensor MSS de LANDSAT para obtener las firmas "puras". Por otro lado, los trabajos de Roderick et al. (1999) y Lu et al. (2003) utilizaron procesos de desagregación de series de tiempo de un índice espectral de vegetación obtenidos del sensor AVHRR. Ambas experiencias se desarrollaron en la totalidad de la superficie de Australia. Este último procedimiento se basa en el supuesto de que la

marcha estacional de la vegetación leñosa es diferente a la de la vegetación herbácea, debido a que las hierbas son más sensibles a los eventos de lluvia que las especies leñosas.

Ambos procedimientos metodológicos utilizaron el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), altamente sensible a detectar cambios en el comportamiento de la vegetación (Prince 1991). Sin embargo, estos trabajos carecen de información de terreno que brinde mayor certeza sobre las diferencias en la marcha estacional del IVN de tipos funcionales leñosos y herbáceos, y sobre cómo cambian las relaciones que el IVN presenta con variables funcionales de la vegetación como la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA, Myneni y Williams, 1994; Sellers et al. 1992) y la productividad primaria neta aérea (PPNA, Prince 1991).

En este capítulo se realizó un seguimiento a campo de la marcha estacional del IVN de especies leñosas y herbáceas. Además, se calcularon parámetros que permiten calibrar modelos de estimación de la PPNA a partir de sensores remotos como fRFAA y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para cada uno de estas especies. El experimento se llevo a cabo en la región del Chaco Árido (Argentina), cuya vegetación presenta tipos funcionales leñosos (árboles y arbustos, perennifolios y caducifolios) y herbáceos, principalmente pastos anuales y perennes (Morello et al. 1985).

Se partió de la hipótesis que la dinámica de la intercepción de radiación de especies leñosas y herbáceas sería diferente, debido a que estos tipos funcionales hacen

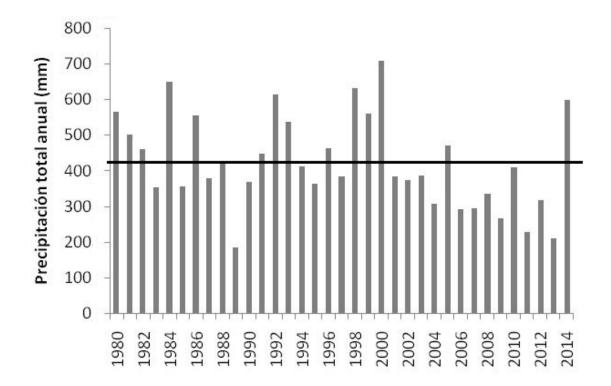
un uso diferencial del agua edáfica (Kemp, 1983; Villagra et al. 2011) como consecuencia de un sistema radical distinto (Jackson et al. 1996; Villagra et al. 2011). Así, se espera que la variabilidad intra-anual del IVN sea mayor en las especies herbáceas que en las especies leñosas, ya que las primeras son más sensibles a las variaciones de los eventos de precipitación. También se espera que las especies herbáceas presenten una menor longitud del período de crecimiento que las especies leñosas, debido a una mayor dependencia del corto período lluvioso de la región.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Sitio de Estudio

La experiencia se desarrolló en el campo experimental "Las Vizcacheras" del INTA EEA La Rioja (30° 30′28" S – 66° 07′15" W), ubicado dentro de la región ecológica del Chaco Árido. La precipitación media anual del sitio es de 427 mm (período 1979 – 2014), con alta variabilidad interanual (desde 185 a 708 mm, Figura 2.1. - panel superior), y marcada estacionalidad (82% del total anual de lluvia se concentra desde noviembre a marzo, Figura 2.1. - panel inferior). Las temperaturas, al igual que las lluvias también presentan una marcada estacionalidad (Figura 2.2.), alcanzando los valores máximos entre los meses de noviembre y enero, y los valores mínimos entre mayo y julio. Así, existe una coincidencia entre los meses cálidos y el período de lluvias. Las mayores amplitudes térmicas se observan entre agosto y octubre. El promedio de días con heladas durante el año es 7, el 88% de las mismas ocurren en los meses junio, julio y agosto. Sin embargo, las heladas pueden comenzar el 20 de

mayo y finalizar el 15 de septiembre (Elaboración propia a partir de datos obtenidos de National Centers for Environmental Prediction (http://globalweather.tamu.edu/home/).



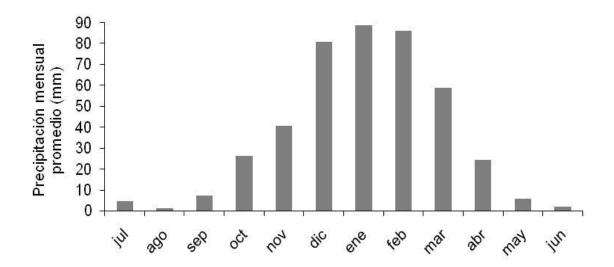


Figura 2.1. Descripción de las precipitaciones del sitio de estudio. Precipitaciones anuales desde 1980 al 2014, la línea horizontal negra corresponde al promedio histórico, 427 mm (Panel superior). En el panel inferior se presentan las precipitaciones mensuales promedios (1980 al 2014). Datos provistos por el Departamento Suelo, Agua y Clima del INTA EEA La Rioja (A. Romero y D. Pereyra).

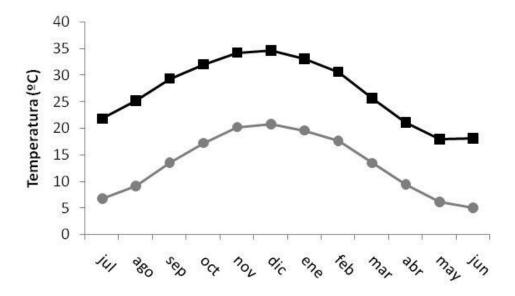


Figura 2.2. Marcha estacional de las temperaturas medias máximas mensuales y medias mínimas mensuales (período 1979 – 2014) de la localidad de Chamical ubicada a 23 km del sitio de estudio (30°20′54" S – 66°17′48" W. Elaboración propia a partir de datos obtenidos de National Centers for Environmental Prediction (http://globalweather.tamu.edu/home/).

2.2.2. Mediciones de campo

Seguimiento del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN)

Se realizaron estimaciones mensuales del IVN durante 3 períodos de crecimiento (septiembre 2008 - agosto 2009, septiembre 2009 – agosto 2010 y septiembre 2010 – agosto 2011). Los períodos se ordenaron desde septiembre a agosto porque en las diferentes comunidades vegetales de esta región el mínimo de IVN se registra en agosto (Zerda y Tiedemann, 2010). Las estimaciones se realizaron utilizando un radiómetro Skye con similar ancho de banda que el sensor MODIS en el canal rojo (620 – 670 nm) y en el infrarojo cercano (841 - 876 nm). Para el seguimiento del IVN se seleccionaron las siguientes especies leñosas: *Aspidosperma quebracho blanco* (**Aspque**, árbol perennifolio), *Prosopis flexuosa* (**Profle**, árbol caducifolio), *Larrea divaricata* (**Lardiv**, arbusto perennifolio), *Mimoziganthus carinatus* (**Mimcar**, arbusto caducifolio), y herbáceas: *Pappophorum caespitosum* (**Papcae**, pasto nativo perenne), *Cenchrus*

26

ciliaris var. Texas 4464 (Cencil, pasto introducido perenne) y Bouteloua aristidoides

(**Bouari**, pasto nativo anual) que contemplaran la representatividad de la variabilidad

interna de ambos tipos funcionales. Además, se incorporó al seguimiento del IVN

"parches" (5) de suelo descubierto (desprovisto de vegetación).

En el caso de las leñosas, se midió el IVN sobre 5 individuos de cada especie,

mientras que en el caso de las herbáceas se midió sobre 5 parcelas con más de 80% de

cobertura aérea de la especie en cuestión. Las mediciones de IVN se realizaron siempre

entre las 10 hs y las 14 hs en días totalmente desprovistos de nubes, una práctica común

que reduce los efectos de sombras y del ángulo de iluminación solar sobre la

reflectancia (Duggin y Philipson, 1982). El "recorrido" diario de estas mediciones se

mantuvo constante durante todas las fechas (Profle - Papcae - Cencil - Aspque -

Bouari – suelo – **Lardiv** – **Mimcar**). El IVN se estimó como (Gamon et al. 1995):

IVN = [(IRCr/IRCi) - (Rr/Ri)] / [(IRCr/IRCi) + (Rr/Ri)] donde,

IRCr: energía reflejada en el canal infrarrojo cercano,

IRCi: energía incidente en el canal infrarrojo cercano,

Rr: energía reflejada en el canal rojo,

Ri: energía incidente en el canal rojo.

La energía incidente se midió colocando el sensor del radiómetro

perpendicularmente hacia arriba y la energía reflejada colocando el sensor

perpendicularmente hacia abajo apuntando el tope de la copa de las especies leñosas o las parcelas de herbáceas y parches de suelo descubierto (Figura 2.3.).



Figura 2.3. Estimaciones a campo de índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) con radiómetro de mano Skye en un individuo de *Aspidosperma quebracho blanco* (**Aspque**, panel superior izquierdo), un parche de suelo descubierto (panel superior derecho) y una parcela de *Pappophorum caespitosum* (**Papcae**, panel inferior izquierdo). Estimación de radiación fotosintéticamente activa reflejada (RFAr) sobre la copa de un individuo de *Larrea divaricata* (**Lardiv**, panel inferior derecho) utilizando una barra de flujo de fotones.

Estimación de la Radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA)

Simultáneamente a las estimaciones de IVN se realizaron mediciones de la RFAA en todas las especies mencionadas, pero solo durante los últimos dos períodos de evaluación (septiembre 2009 - agosto 2010 y septiembre 2010 – agosto 2011). Para ello se utilizó una barra de flujo de fotones "Cavadevices" sensible en el rango 400 a 700 nm. Para estimar la fracción absorbida de RFA (fRFAA) se realizó el siguiente cálculo (Goward y Huemmrich, 1992):

fRFAA = (RFAi - RFArc - RFAt + RFArs) / RFAi donde,

RFAi: radiación fotosintéticamente activa incidente (la barra apuntando hacia arriba sobre el canopeo),

RFArc: radiación fotosintéticamente activa reflejada (la barra apuntando hacia abajo sobre el canopeo),

RFAt: radiación fotosintéticamente activa transmitida (la barra apuntando hacia arriba bajo el canopeo),

RFArs: radiación fotosintéticamente activa reflejada por el suelo (la barra apuntando hacia abajo bajo el canopeo).

Estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

Durante los períodos septiembre 2009 – agosto 2010 y septiembre 2010 – agosto 2011, se estimó la productividad primaria neta aérea (PPNA) de los individuos de especies leñosas y de las parcelas de especies herbáceas, a las que se les hacía el seguimiento de IVN y fRFAA. La PPNA anual de cada individuo de especie leñosa se estimó como la suma de nuevo material fino producido (hoja, brotes tiernos, flores y frutos) más el incremento leñoso (Clark et al. 2001). Para estimar la producción de nuevo material fino se colocaron "trampas" de mantillo bajo la copa de cada individuo leñoso, recolectando mensualmente hojas, brotes del año, flores y frutos (Clark et al. 2001; Búrquez et al. 1999). Para estimar el incremento leñoso, se registraron variables alométricas al inicio del período de mediciones (Septiembre 2009) que fueron insumo de modelos de estimación del componente leñoso de la PPNA.

Las trampas de mantillo se armaron con recipientes de plástico de 30 cm de diámetro x 40 cm de altura. Se realizaron pequeños orificios en el fondo de cada recipiente, para evitar que se acumule agua de eventos de lluvia ocurridos entre momentos de recolección. Para evitar que material fino se perdiera junto con el agua de lluvia a través de los pequeños orificios, en el fondo del recipiente se colocó una malla de tela porosa. El número de recipientes plásticos colocados bajo la copa de cada individuo leñoso fue proporcional a la superficie de copa del individuo. La proporción de superficie de copa muestreada por individuo (superficie de trampas de mantillo/superficie de copa) fue aproximadamente de 0,025 (2,5%). La frecuencia de recolección del material cosechado en las trampas de mantillo fue mensual. El material recolectado fue separado en los componentes hoja, tallo del año (sin tejido leñoso) y flores + frutos. Luego de esta separación, los componentes fueron secados en estufa hasta peso constante y pesados. Los valores de PPNA fueron expresados por unidad de superficie contemplando la superficie total ocupada por las trampas de mantillo bajo la copa de los individuos.

Las variables alométricas medidas al inicio del período fueron superficie de copa (árboles y arbustos), diámetro a la altura de pecho (árboles), altura de tronco (árboles), altura total del individuo (arbustos), número de ramas (arbustos) y diámetro de ramas (arbustos). Luego, el uso de estas variables para estimar el incremento anual de tejido leñoso fue diferente para cada especie.

Para **Aspque** se estimó el incremento anual de diámetro a la altura de pecho en función del diámetro a la altura de pecho inicial siguiendo el modelo (crecimiento diamétrico = 0,02 + 0,01* diámetro a la altura de pecho) propuesto por Araujo et al. (2007). Luego, se estimó el peso seco total (tronco + ramas y ramitas) inicial y final a partir de los diámetros a la altura de pecho inicial y final respectivamente usando el modelo (peso seco total = 0,07387*diámetro a la altura de pecho^{2,5939} * e^{-0,153}) de Gaillard de Benitez et al. (2002). La diferencia entre los pesos secos final e inicial se estimó como incremento leñoso anual.

Para **Profle** también se estimó el incremento de diámetro a la altura de pecho a partir de la tabla propuesta por Araujo et al. (2007). Luego se estimaron el volumen comercial de madera inicial y final a partir de ambos diámetros (inicial y final) utilizando el modelo (volumen comercial = 0,0072 + 3,15 * ln diámetro a la altura de pecho) de Perpiñal et al. (1995). Luego se estimó el crecimiento volumétrico como la diferencia entre el volumen comercial final e inicial. Finalmente, el crecimiento volumétrico se convirtió en incremento leñoso anual a partir del valor de densidad de madera de Profle = 0,73 gr cm⁻³ (Iglesias y Barchuck, 2010).

Para **Lardiv** se calculó un índice de incremento anual de tejido leñoso en relación al volumen de planta siguiendo las estimaciones realizadas por Burk y Dick-Peddie (1973) en el sur de Nueva México. En este estudio, se realizaron estimaciones a campo de la densidad (número de individuos por hectárea) de **Lardiv**, el volumen de estos individuos y el incremento de tejido leñoso anual por hectárea de los mismos. Con esos datos se estimó que plantas de volumen similar a las de nuestro estudio presentaron

un incremento leñoso anual de 23 gr por m³ de volumen de planta (el volumen estimado simulando un cono invertido). Por lo tanto, se calculó el volumen de cada individuo de **Lardiv**, simulando un cono invertido, y luego se lo multiplicó por el índice de incremento anual de tejido leñoso estimado a partir de Burk y Dick-Peddie (23 gr m⁻³).

Por último, para **Mimcar** se utilizó el índice de crecimiento dimétrico anual de *Acacia furcatispina* (0,19 cm, Bravo et al. 2006), una especie de hábitos de crecimiento y hábitats muy similares a **Mimcar**. Así se estimó el crecimiento volumétrico a partir del número total de ramas, su longitud y el índice de crecimiento diamétrico anual (0,19 cm). Finalmente, el crecimiento volumétrico se convirtió en incremento leñoso anual a partir del valor de densidad de madera de **Mimcar** = 0,93 gr cm⁻³ (Iglesias y Barchuck, 2010).

La PPNA de las especies herbáceas (**Papcae**, **Cencil** y **Bouari**) se estimó cortando toda la biomasa aérea al final de la estación de crecimiento (abril) y llevándola a peso seco en estufa (Sala y Austin, 2000). La superficie cortada fue de 1 m² por parcela.

Finalmente, se estimó la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de las especies leñosas y herbáceas evaluadas. La EUR se estimó a partir de invertir el modelo de Monteith (1972) como:

EUR = PPNA / Σ (fRFAA x RFAi)

El período de integración de la RFAA (fRFAA x RFAi), se correspondió al período de crecimiento de cada especie (Fecha finalización del crecimiento – fecha de inicio del crecimiento) estimado a partir de la marcha estacional del IVN utilizando el programa TIMESAT (Eklundh y Jönsson, 2015).

2.2.3. Análisis estadístico

A partir de los valores mensuales de IVN de cada una de las especies herbáceas y leñosas evaluadas se estimaron un conjunto de parámetros que describen su estacionalidad (Figura 2.4.), mediante el programa TIMESAT (Eklundh y Jönsson, 2015). Las estimaciones se realizaron para cada individuo de cada especie y para cada período de crecimiento, ajustándole un modelo gauseano asimétrico (Tan et al. 2010) utilizando como fecha clave para el inicio de período de crecimiento el 20% de la amplitud estacional (valor de default brindado por el programa para iniciar los cálulos). Luego, con el objeto de detectar patrones estacionales en los tipos funcionales herbáceos y leñosos, se analizaron las diferencias de los parámetros estimados mediante un análisis de varianza con medidas repetidas en el tiempo (n=3 períodos de crecimiento), entre especies (n = 5 individuos o parcelas por especie) y para la interacción especie x período de crecimiento.

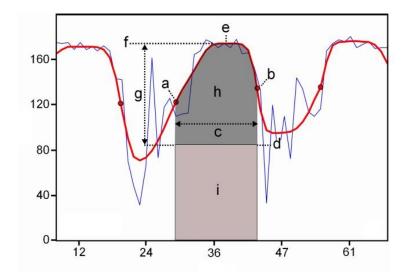


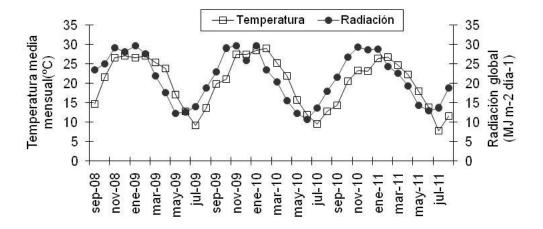
Figura 2.4. Descripción esquemática de los parámetros estimados mediante el programa TIMESAT (Eklundh and Jönsson, 2015) a partir de la marcha estacional del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN eje de ordenadas). [a]Fecha inicio del crecimiento (t-INI), [b]fecha de finalización del crecimiento (t-FIN), [c]longitud de la estación de crecimiento (LON = t-FIN - t-INI, en días), [d]IVN mínimo anual (MIN), [e]fecha IVN máximo anual (t-MAX), [f]IVN máximo anual (MAX), [g]amplitud (AMP = MAX - MIN), tasa de crecimiento (CRE = derivada primera del punto de inflexión izquierdo para una curva doble logística ajustada anualmente a la marcha anual del IVN), tasa de senescencia (SEN = derivada primera del punto de inflexión derecho para una curva doble logística ajustada anualmente a la marcha anual del IVN), [h+i]integral anual "mayor" del IVN (INT-M),[h] integral anual "menor" del IVN (INT-m) y variabilidad intra-anual del IVN) (CV-IVN).

Se analizó el grado de correlación entre los parámetros estacionales calculados a partir de los datos de IVN, mediante una matriz de correlación de Pearson. Luego, para diferenciar los tipos funcionales herbáceos y leñosos a través del conjunto de variables que describen la estacionalidad, se realizó un análisis de componentes principales, incluyendo todos los parámetros estimados para todas las especies. A partir del mismo, se visualizó el grado de correspondencia de las variables originales, y la "distancia" entre especies herbáceas y leñosas en relación a los dos primeros componentes.

Se analizó la relación entre IVN y fRFAA mediante análisis de regresión lineal simple. Los datos incluidos en el análisis fueron solo los correspondientes a aquellas

fechas ubicadas entre el inicio y el final de los períodos de crecimiento 2009 – 2010 y 2010 – 2011 (estimados mediante TIMESAT para cada especie). Finalmente, se analizaron las diferencias de PPNA, RFAA y EUR entre especies herbáceas y leñosas (n = 5 individuos o parcelas por especie) mediante un análisis de varianza con medidas repetidas en el tiempo (n=2 períodos de crecimiento, 2009 – 2010 y 2010 – 2011), incluyendo la interacción especie x período de crecimiento. Los análisis de varianza se realizaron utilizando la rutina PROC MIXED del programa SAS (SAS Institute, 2011). Allí, se utilizó la sentencia LSMEANS / SLICE (SAS Institute, 2011) para examinar la interacción especie (herbácea o leñosa) x período de crecimiento, tanto para los parámetros estacionales de IVN, como para PPNA, RFAA y EUR. Los análisis de componentes principales, correlación y regresión lineal simple se realizaron mediante el programa INFOSTAT (InfoStat, versión 2008).

Durante los 3 períodos evaluados se registraron diariamente las precipitaciones, las temperaturas (media, mínima y máxima) y la radiación global. Las condiciones climáticas durante los 3 años de mediciones fueron distintas, especialmente desde el punto de vista de las precipitaciones (Figura 2.5.). Así, el primer período de mediciones (2008 – 2009) las precipitaciones sumaron 260 mm (60% del promedio histórico del sitio, 427 mm). El segundo período de crecimiento (2009 – 2010) las precipitaciones sumaron 406 mm, similar al promedio histórico, aunque con un "bache" de lluvias en enero. Finalmente, el tercer período de crecimiento (2010 – 2011) podría considerarse un período de sequía, con un total de lluvias de 165 mm, apenas un 38% del promedio histórico del sitio (Figura 2.5., Panel inferior). Luego, la radiación y la temperatura mantuvieron un patrón relativamente constante a lo largo de los 3 períodos de crecimiento (Figura 2.5., Panel superior).



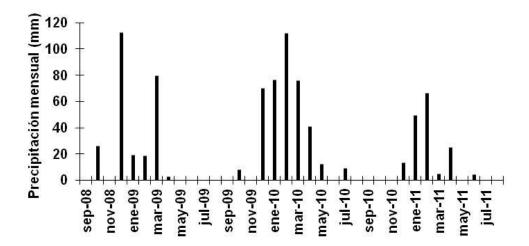


Figura 2.5. Dinámica del promedio mensual de la radiación global (panel superior), temperatura media mensual (panel superior) y precipitación mensual total (panel inferior) durante el período de seguimiento del índice de vegetación normalizado de las diferentes especies seleccionadas (01 septiembre 2008 – 31 agosto 2011). Los datos fueron provistos por la estación meteorológica automática ubicada en el sitio de estudio. Los datos de temperatura y precipitación fueron provistos por el Departamento Suelo, Agua y Clima del INTA EEA La Rioja (A. Romero y D. Pereyra). Los datos de radiación global corresponden a la localidad de Chamical, ubicada a 23 km del sitio de estudio (30°20′54" S – 66°17′48" W. Elaboración propia a partir de datos obtenidos de National Centers for Environmental Prediction (http://globalweather.tamu.edu/home/).

2.3. Resultados

2.3.1. Comportamiento del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN)

La dinámica temporal del IVN y sus niveles de integración fueron diferentes entre especies de tipo funcional herbáceo y leñoso, y entre años (Figura 2.6.). Dentro de

los tipos funcionales leñosos, los árboles presentaron variaciones estacionales menos marcadas que los arbustos. Además, el IVN de **Aspque** fue más estable dentro y entre años que el de **Profle**, la marcha del IVN de los dos arbustos (**Lardiv** y **Mimcar**) fue muy similar, con una importante reducción del IVN en el tercer período de crecimiento.

Los tipos funcionales herbáceos (pastos perennes y anuales) presentaron mayores variaciones del IVN dentro del período y entre períodos que los leñosos. Particularmente en los pastos perennes, la marcha estacional del IVN fue muy similar entre ambos a lo largo de los 3 períodos de crecimiento, aunque siempre con valores levemente superiores en **Cencil** que en **Papcae**. El pasto anual **Bouari** presentó en general menores valores de IVN y una aparente menor variabilidad entre años que los pastos perennes. Al igual que los arbustos, tanto **Cencil** como **Papcae** mostraron una notable reducción del IVN durante el último período de crecimiento (2010 – 2011), en el cual la marcha estacional del IVN de estos dos pastos perennes se hizo similar a la del pasto anual **Bouari**. Finalmente el suelo descubierto presentó un IVN relativamente constante a lo largo de los 3 períodos de crecimiento, con valores que fluctuaron entre 0,02 y 0,07 y un promedio de 0,04.

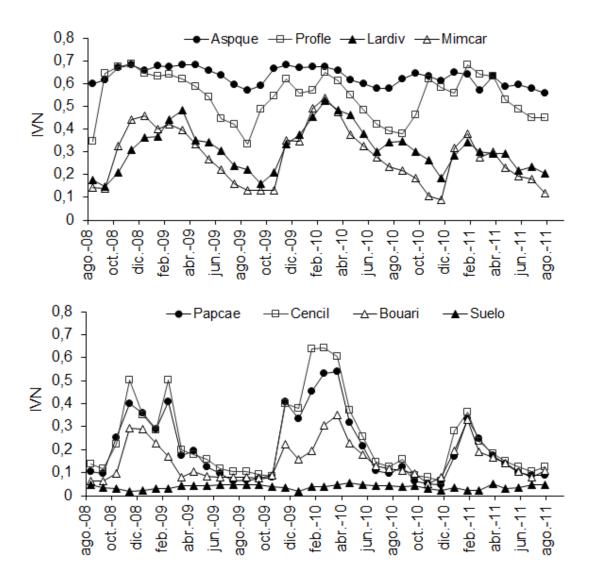


Figura 2.6. Comportamiento estacional del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN promedio de n=5 individuos por especie) estimado mensualmente desde septiembre 2008 hasta agosto 2011 mediante un radiómetro de mano multiespectral, en especies leñosas (*Aspidosperma quebracho blanco* [**Aspque**], *Prosopis flexuosa* [**Profle**], *Larrea divaricata* [**Lardiv**] y *Mimoziganthus carinatus* [**Mimcar**] - panel superior) y especies herbáceas (*Pappophorum caespitosum* [**Papcae**], *Cenchrus ciliaris* [**Cencil**], *Bouteloua aristidoides* [**Bouari**] y suelo descubierto - panel inferior).

El análisis de los parámetros extraídos desde las curvas estacionales de IVN utilizando TIMESAT, permite profundizar el análisis visual de la Figura 2.6. Sin embargo, los parámetros solo se analizaron para los dos primeros períodos de crecimiento (2008-2009 y 2009-2010), debido a que el TIMESAT no logró ajustar funciones de crecimiento para algunas especies durante el período 2010-2011 (Cuadro 2.1.).

En primer lugar, los parámetros relacionados con la dimensión del período de crecimiento de las especies mostraron claras diferencias entre las especies leñosas y herbáceas. Así, la fecha de inicio del período de crecimiento (t-INI) fue significativamente diferente entre especies (p<0,05). Fue más temprana en los tipos funcionales leñosos, principalmente los árboles (segunda quincena de septiembre), que en los tipos funcionales herbáceos (entre fines de octubre a primera quincena de noviembre). Además, t-INI varió significativamente entre períodos (p<0,05). La fecha de finalización del período de crecimiento también fue diferente entre especies (p<0,05). En general, la finalización del crecimiento de tipos funcionales leñosos (entre segunda quincena de junio y segunda quincena de julio) fue posterior a los herbáceos (segunda quincena de mayo). Al igual que t-INI, t-FIN también fue diferente entre períodos de crecimiento (p<0,05). Luego, la longitud del período de crecimiento fue mayor (p<0,05) en las especies leñosas (entre 260 y 280 días) que en las herbáceas (190 a 220 días). La fecha de ocurrencia del IVN máximo anual (t-MAX) fue diferente entre especies (p<0,05), sin presentar un patrón claro entre tipo funcionales. Mientras en los tipos funcionales leñosos es muy variable (desde enero a marzo según la especie), en las especies herbáceas fue más acotado (segunda quincena de enero hasta primera de febrero).

El IVN mínimo anual (MIN) presentó claras diferencias entre especies (p<0,05), con una marcada tendencia a favor de los tipos funcionales leñosos. Dentro de los tipos funcionales leñosos, los árboles presentaron valores de MIN superiores a 0,40, siendo mayor el MIN en **Aspque** que en **Profle** (p<0,05). Luego los arbustos presentaron

menores MIN que los árboles (p<0,05), donde **Lardiv** (0,22) tuvo mayor MIN que **Mimcar** (0,14). Finalmente las especies herbáceas presentaron los menores MIN (inferiores a 0,12). En relación al IVN máximo anual (MAX) también se detectaron diferencias significativas entre especies (p<0,05) pero sin una clara tendencia entre tipos funcionales. La amplitud anual del IVN (AMP = MAX – MIN), presentó diferencias significativas entre especies (p<0,05), pero al igual que con MAX no se observó un claro patrón entre tipos funcionales.

La tasa de crecimiento (CRE) y de senescencia (SEN) fueron también diferente entre especies (p<0,05) siendo mayores en los tipos funcionales herbáceos (principalmente en los pastos perennes **Cencil** y **Papcae**) que en los tipos funcionales leñosos. Mientras la integral mayor de IVN (INT-M) fue mayor en las especies leñosas que en la herbáceas (p<0,05), la integral menor del IVN (IVN-m) presentó mayores valores (p<0,05) en la especies herbáceas (principalmente los pastos perennes **Cencil** y **Papcae**). Finalmente, la variabilidad intra-anual del IVN (CV-IVN) mostró diferencias significativas entre especies (p<0,05) siendo mayor para lo tipos funcionales herbáceos que leñosos.

Cuadro 2.1. Parámetros estacionales del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) de tipos funcionales leñosos (*Aspidosperma quebracho blanco* [Aspque], *Prosopis flexuosa* [Profle]), *Larrea divaricata* [Lardiv] y *Mimoziganthus carinatus* [Mimcar]) y herbáceos (*Pappophorum caespitosum* [Papcae], *Cenchrus ciliaris var. Texas 4464* [Cencil] y *Bouteloua aristidoides* [Bouari]). Las estimaciones de los parámetros se realizaron para los períodos septiembre 2008 – agosto 2009 y septiembre 2009 – agosto 2010. El período septiembre 2010 – agosto 2011 fue descartado del análisis por falta de ajuste utilizando el programa TIMESAT (Eklundh y Jönsson, 2015).

Variable	Factor (Valor de p)	Promedios y desvíos por especie
Fecha inicio estación	Especie (0.0001)	Aspque (C) $28/09 \pm 22$ días
crecimiento (t-INI)	Período (0.0001)	Bou Ari (B) $30/10 \pm 10$ días
creemiento (t 11(1)	Interacción (0,7423)	Cencil (AB) $02/11 \pm 08$ días
	Interaction (0,7 123)	Lardiv (A) $11/11 \pm 15$ días
		Mimcar (B) $27/10 \pm 14$ días
		Papcae (B) $24/10 \pm 12$ días
		Profle (D) $16/09 \pm 17$ días
Fecha final estación crecimiento	Especie (0.0001)	Aspque (B) $17/06 \pm 37$ días
(t-FIN)	Período (0.0024)	Bou Ari (C) 17/05 ± 53 días
	Interacción (0,0001)	Cencil (C) $13/05 \pm 30 \text{ días}$
		Lardiv (A) $29/07 \pm 31$ días
		Mimcar (A) $21/07 \pm 30$ días
		Papcae (BC) $01/06 \pm 22$ días
		Profle (B) $22/06 \pm 19$ días
Longitud estación crecimiento	Especie (0.0001)	Aspque (A) 263 ± 43 días
(LON)	Período (0.4818)	Bou Ari (B) 200 ± 53 días
	Interacción (0,0001)	Cencil (B) $193 \pm 25 \text{ días}$
		Lardiv (A) 261 ± 32 días
		Mimcar (A) 268 ± 31 días
		Papcae (B) 221 ± 21 días
		Profle (A) $280 \pm 34 \text{ días}$
Fecha IVN máximo anual	Especie (0.0001)	Aspque (C) $26/01 \pm 39 \text{ días}$
(t-MAX)	Período (0.0001)	Bou Ari (BC) 01/02 ± 39 días
	Interacción (0,0010)	Cencil (BC) $03/02 \pm 20 \text{ días}$
		Lardiv (A) $11/03 \pm 09$ días
		Mimcar (B) $14/02 \pm 16$ días
		Papcae (BC) $01/02 \pm 19 \text{ días}$
		Profle (C) 19/01 ± 16 días
IVN mínimo anual	Especie (0.0001)	Aspque (A) 0.5561 ± 0.0731
(MIN)	Período (0.2952)	Bou Ari (E) 0,0860 ± 0,0129
	Interacción (0,0055)	Cencil (DE) $0,1194 \pm 0,0132$
		Lardiv (C) 02204 ± 0,0441
		Mimcar (D) 0.1490 ± 0.0211
		Papcae (E) 0.0812 ± 0.0142
		Profle (B) $0,4016 \pm 0,0714$
IVN máximo anual	Especie (0.0001)	Aspque (A) $0,6734 \pm 0,0470$
(MAX)	Período (0.0003)	Bou Ari (D) 0.3152 ± 0.0373
	Interacción (0,0014)	Cencil (B) $0,5989 \pm 0,0753$
		Lardiv (C) $0,4879 \pm 0,0734$
		Mimcar (C) $0,4955 \pm 0,1001$
		Papcae (C) 0,4818 ± 0,1056
		Profle (AB) 0,6666 ± 0,0391
Amplitud IVN	Especie (0.0001)	Aspque (D) 0.1174 ± 0.0347
(AMP)	Período (0.0004)	Bou Ari (C) 0,2292 ± 0,0395
	Interacción (0,0001)	Cencil (A) $0,4795 \pm 0,0814$
		Lardiv (C) 0.2675 ± 0.0558
		Mimcar (B) 0.3465 ± 0.0882
		Papcae (B) $0,4005 \pm 0,1093$
		Profle (C) $0,2650 \pm 0,1035$

Tasa de crecimiento	Especie (0.0001)	Aspque (D) 0.0534 ± 0.0285
(CRE)	Período (0.0981)	Bou Ari (CD) 0,0996 ± 0,0349
	Interacción (0,0010)	Cencil (A) $0,2108 \pm 0,0433$
		Lardiv (D) 0.0836 ± 0.0292
		Mimcar (C) 0.1396 ± 0.0380
		Papcae (AB) 0.1897 ± 0.0930
		Profle (BC) 0.1450 ± 0.0676
Tasa de senescencia	Especie (0.0001)	Aspque (D) 0.0341 ± 0.0127
(SEN)	Período (0.4161)	Bou Ari (C) 0.0705 ± 0.0221
	Interacción (0,0094)	Cencil (A) 0.1806 ± 0.0264
	. , ,	Lardiv (CD) 0.0505 ± 0.0167
		Mimcar (C) 0.0692 ± 0.0235
		Papcae (B) 0.1316 ± 0.0527
		Profle (C) 0.0725 ± 0.0158
Integral mayor IVN	Especie (0.0001)	Aspque (A) 6,4597 ± 1,1578
(INT-M)	Período (0.1122)	Bou Ari (D) $1,7715 \pm 0,4260$
	Interacción (0,0001)	Cencil (BC) $3,2800 \pm 0,5281$
		Lardiv (B) $3,9776 \pm 0,8680$
		Mimcar (B) $3,7557 \pm 0,5347$
		Papcae (C) 2,9384 ± 0,6438
		Profle (A) $6,4529 \pm 0,7702$
Integral menor IVN	Especie (0.0001)	Aspque (C) $0,7782 \pm 0,2297$
(INT-m)	Período (0.0002)	Bou Ari (C) 1,0421 ± 0,2892
	Interacción (0,0001)	Cencil (A) $2,2944 \pm 0,5235$
		Lardiv (B) 1,5489 ± 0,5769
		Mimcar (A) $2,1918 \pm 0,5069$
		Papcae (A) 2,2104 ± 0,6916
		Profle (AB) 1,9781 ± 0,6279
variabilidad intra- anual IVN	Especie (0.0001)	Aspque (E) 0.0964 ± 0.0517
(CV-IVN)	Período (0.9191)	Bou Ari (A) 0,6048 ± 0,1195
	Interacción (0,0005)	Cencil (A) $0,6496 \pm 0,0472$
		Lardiv (C) 0.3218 ± 0.0340
		Mimcar (B) $0,4262 \pm 0,0569$
		Papcae (A) 0.6514 ± 0.0600
		Profle (D) $0,2010 \pm 0,0460$

Letras diferentes indican diferencias significativas (P<0,05) entre especies para un determinado parámetro estacional. Especies remarcadas en negrita presentaron diferencias significativas (P<0,05) entre el período septiembre 2008 — agosto 2009 y el período septiembre 2009 — agosto 2010, para un determinado parámetro estacional.

La interacción especie x período de crecimiento fue significativa (p<0,05) en 11 de los 12 parámetros estacionales analizados. Esto indica que el comportamiento de estos parámetros estacionales varió entre períodos de crecimiento en las diferentes especies. La sentencia LSMEANS / SLICE de SAS (SAS Institute, 2011) permitió detectar cuales fueron las especies que influyeron en que la interacción fuera significativa en un parámetro determinado (marcadas en negrita en el Cuadro 2.1.). Así, se pudo observar que en las especies herbáceas (Cencil, Papcae y Bouari) la

interacción especie x período de crecimiento fue significativa (p<0,05) en 7 u 8 de los 12 parámetros estacionales evaluados. En cambio para las especies leñosas (**Aspque**, **Profle, Lardiv** y **Mimcar**) la interacción especie x tiempo fue significativa (p<0,05) en 2 a 5 de los 12 parámetros estacionales evaluados.

Cuadro 2.2. Grado de correlación entre los parámetros estimados utilizando el programa TIMESAT, a partir de la marcha estacional del índice de vegetación normalizado (IVN) de especies leñosas y herbáceas mostradas en la Figura 2 [n=70 (7 especies x 5 réplicas x 2 períodos)]. Los parámetros estacionales son: fecha inicio estación crecimiento (t-INI), fecha final estación crecimiento (t-FIN), longitud estación crecimiento (LON), IVN mínimo anual (MIN), fecha IVN máximo anual (t-MAX), IVN máximo anual (MAX), amplitud IVN (AMP), tasa de crecimiento (CRE), tasa de senescencia (SEN), Integral mayor IVN (INT-M), Integral menor IVN (INT-m) y variabilidad intra - anual IVN (CV-IVN). Los índices de correlación marcados "en negrita" son significativos (p<0,05).

	t-INI	t-FIN	LON	MIN	t-MAX	MAX	AMP	CRE	SEN	INT-M	INT-m	CVIVN
t-INI	1,00											
t-FIN	0,04	1,00										
LON	-0,54	0,82	1,00									
MIN	-0,79	0,26	0,66	1,00								
t-MAX	0,75	0,63	0,10	-0,33	1,00							
MAX	-0,68	0,12	0,49	0,76	-0,37	1,00						
AMP	0,48	-0,26	-0,49	-0,72	0,10	-0,09	1,00					
CRE	0,18	-0,43	-0,46	-0,58	-0,22	0,04	0,94	1,00				
SEN	0,32	-0,62	-0,70	-0,58	-0,18	0,01	0,90	0,92	1,00			
INT-M	-0,82	0,36	0,77	0,94	-0,32	0,88	-0,49	-0,34	-0,44	1,00		
INT-m	0,22	0,07	-0,07	-0,51	0,11	0,10	0,89	0,87	0,68	-0,19	1,00	
CVIVN	0,67	-0,55	-0,85	-0,94	0,07	-0,63	0,76	0,69	0,76	-0,91	0,46	1,00

De las 66 correlaciones posibles entre los parámetros estacionales estimados 15 fueron significativas (p<0,05 – Cuadro 2.2.). Por un lado, CRE y SEN se correlacionaron significativamente (p<0,05) entre sí, con CV-IVN y con AMP, y esta última con INT-m. Por otro lado, INT-M se correlacionó significativamente con MIN, MAX, LON y t-MIN, mientras esta última lo hizo con MIN y t-MAX.

En el diagrama "biplot" (Figura 2.7., panel superior) puede observarse una fuerte asociación del componente principal 1 (CP 1 que explicó el 55% de la variabilidad total) positiva con CV-IVN, AMP, SEN y CRE, y negativa con LON, MIN, INT-M, t-FIN y MAX. Por otro lado, el CP 2 explicó el 23,7% de la variabilidad total y se asoció positivamente con las fechas t-MAX, t-INI y t-FIN; y negativamente con MAX, CRE y SEN. Se evidenció claramente la distribución de las especies en relación a los dos componentes que más explican la variabilidad total de los parámetros estacionales del IVN. El comportamiento más divergente es de los tipos funcionales leñosos arbóreos (Aspque y Profle) ubicados en el extremo negativo de CP 1 contrariamente a los tipos funcionales herbáceos (principalmente Cencil y Papcae) en el extremo positivo de los valores de CP 1. Los tipos funcionales leñosos arbustivos Lardiv y Mimcar se ubicaron en una posición intermedia del CP 1.

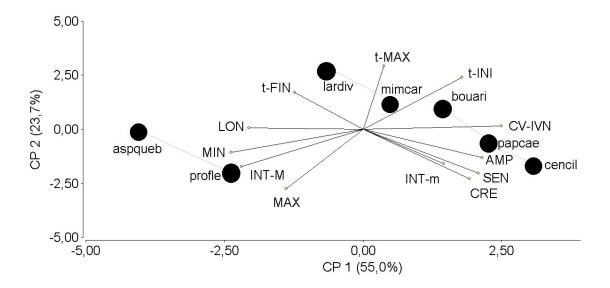


Figura 2.7. Diagrama "biplot" del análisis de componentes principales de los parámetros estimados utilizando el programa TIMESAT, a partir de la marcha estacional del índice de vegetación normalizado (IVN de especies herbáceas y leñosas mostradas en la Figura 2.4. Los parámetros estacionales son: fecha inicio estación crecimiento (t-INI), fecha final estación crecimiento (t-FIN), longitud estación crecimiento (LON), IVN mínimo anual (MIN), fecha IVN máximo anual (t-MAX), IVN máximo anual (MAX), amplitud IVN (AMP), tasa de crecimiento (CRE), tasa de senescencia (SEN), Integral mayor IVN (INT-M), Integral menor IVN (INT-m) y variabilidad intra - anual IVN (CV-IVN). Los componentes 1 (CP1) y 2 (CP2) explican el 55,0% y 23,7% respectivamente de la variabilidad total. Se observa la distribución de los parámetros estacionales y el centroide de las especies (círculos negros).

Finalmente, con el objeto de sintetizar la "separabilidad" de la marcha estacional del IVN entre especies, se graficaron los valores de cada individuo durante los períodos evaluados con TIMESAT (2008-2009 y 2009-2010) para los dos parámetros más discriminantes entre especies, CV-IVN y MIN (Figura 2.8.). Puede observarse claramente el comportamiento diferente entre tipos funcionales. Por un lado, los tipos funcionales leñosos arbóreos (cuadrados), con CV-IVN menores a 0,25 y MIN superiores a 0,25. Contrariamente los tipos funcionales herbáceos (círculos) con CV-IVN mayores a 0,50 y MIN menores a 0,12. Los tipos funcionales leñosos arbustivos (triángulos) presentaron un comportamiento intermedio. Por último, el suelo descubierto con un comportamiento muy homogéneo y diferente a todos los tipos funcionales. Esta separabilidad también puede observarse luego del análisis de componentes principales (Figura 2.7, panel inferior), evitando la correlación existente entre los parámetros originales.

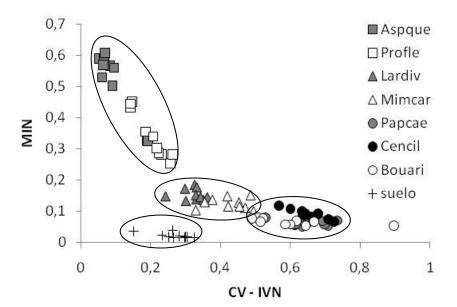


Figura 2.8. Grado de separabilidad del comportamiento estacional del índice de vegetación normalizado (IVN) de especies leñosas (*Aspidosperma quebracho blanco* [**Aspque**], *Prosopis flexuosa* [**Profle**], *Larrea divaricata* [**Lardiv**] y *Mimoziganthus carinatus* [**Mimcar**]) y herbáceas (*Pappophorum caespitosum* [**Papcae**], *Cenchrus ciliaris var. Texas 4464* [**Cencil**] y *Bouteloua aristidoides* [**Bouari**]). La separabilidad se observa a través de parámetros estacionales, valor mínimo anual del IVN (MIN) versus variabilidad intra - anual IVN (CV - IVN). Cada símbolo en la figura representa el valor de una réplica de un período dado para cada especie (10 datos por especie = 2 períodos x n=5).

2.3.2. Radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA)

La RFAA fue diferente entre especies (p<0,05), en general, superior en especies leñosas (Figura 2.9.). Particularmente dentro de las especies leñosas fue mayor la RFAA en árboles que en arbustos, siendo mayor en **Profle** que en **Aspque** (p<0,05) y similar entre los arbustos **Lardiv** y **Mimcar** (p>0,05). Dentro de las especies herbáceas, la RFAA de **Cencil** fue superior a la de **Papcae** y **Bouari** (p<0,05). Al igual que para PPNA, la RFAA durante el período septiembre 2009 – agosto 2010 fue superior a la del período siguiente (p<0,05).

La interacción especie x período de crecimiento fue significativa para RFAA (p<0,05). Así, mientras los tipos funcionales leñosos no presentaron grandes variaciones de RFAA entre períodos de crecimiento, los tipos funcionales herbáceos absorbieron diferente cantidad de radiación en ambos períodos. Tanto **Cencil** como **Papcae** absorbieron mayor cantidad de radiación durante el período septiembre 2009 – agosto 2010 (810 Mj m⁻² y 541 Mj m⁻² respectivamente) que durante el período de crecimiento siguiente (**Cencil** = 590 Mj m⁻² y **Papcae** = 280 Mj m⁻²). Solo en Lardiv se observó una disminución significativa de RFAA desde el período septiembre 2009 – agosto 2010 (1058 Mj m⁻²) al período septiembre 2010 – agosto 2011 (881 Mj m⁻²).

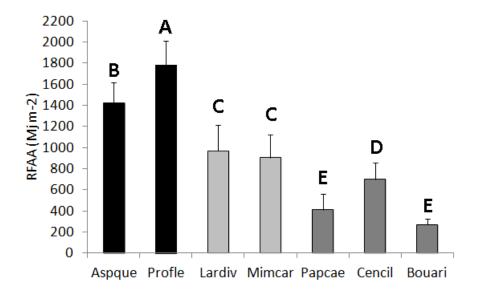


Figura 2.9. Radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA en Mj m⁻²) de especies leñosas (Aspidosperma quebracho blanco [**Aspque**], Prosopis flexuosa [**Profle**], Larrea divaricata [**Lardiv**] y Mimoziganthus carinatus [**Mimcar**]) y herbáceas (Pappophorum caespitosum [**Papcae**], Cenchrus ciliaris var. Texas 4464 [**Cencil**] y Bouteloua aristidoides [**Bouari**]), valores promedios (columna) y un desvío estándar (barra) de los períodos septiembre 2009-agosto 2010 y septiembre 2010-agosto 2011. En árboles la RFAA es la integral de octubre a mayo, en arbustos de noviembre a junio, y en pastos de diciembre a abril. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05) entre especies.

La relación entre IVN y fRFAA se generó separadamente para especies leñosas y herbáceas (Figura 2.10.). Para las especies leñosas el modelo que mejor ajustó fue exponencial (p<0,05). En general puede observarse en el modelo de leñosas para un que los arbustos presentan valores menores de IVN y fRFAA que los árboles. Por otro lado, la relación IVN – fRFAA para especies herbáceas solo se construyó para los pastos perennes y no para **Bouari**, ya que está última tiene un carácter semi-rastrero que dificultó medir la RFAt, y no pudo ser un solo modelo que incluya ambas especies. El modelo obtenido fue lineal tanto para **Cencil** como para **Papcae**, ambos significativos (p<0,05) pero con pendientes diferentes (p<0,05). Aun cuando los modelos obtenidos fueron significativos, los niveles de ajuste logrados IVN – fRFAA fueron solo aceptables (r² entre 0,52 y 0,62) debido a una importante dispersión de los datos.

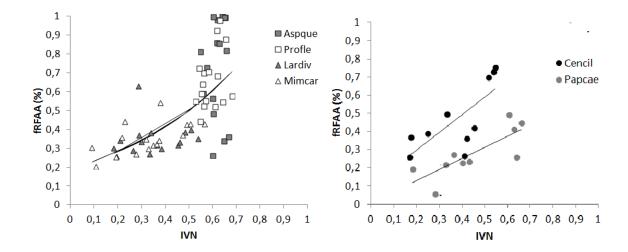


Figura 2.10. Relaciones entre el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) medido con radiómetro de mano y la fracción absorbida de la radiación fotosintéticamente activa (fRFAA) estimado a partir de barra de flujo de fotones. Panel izquierdo, especies leñosas (*Aspidosperma quebracho blanco* [**Aspque**], *Prosopis flexuosa* [**Profle**], *Larrea divaricata* [**Lardiv**] y *Mimoziganthus carinatus* [**Mimcar**]) La ecuación de ajuste entre IVN y fRFAA para especies leñosas: fRFAA = 0,191 e (1,926 IVN) - R² = 0,521. Panel derecho, espécies herbáceas (*Pappophorum caespitosum* [**Papcae**] y *Cenchrus ciliaris* [**Cencil**]). La ecuación entre IVN y fRFAA para **Papcae**: fRFAA = 0,614 IVN + 0,005, R² = 0,623; y para **Cencil**: fRFAA = 0,972 IVN + 0,103, R² = 0,551. Los valores corresponden a observaciones entre octubre y mayo 2009 - 2010 y 2010 - 2011 (especies leñosas arbóreas), entre noviembre y junio 2009 - 2010 y 2010 - 2011 (especies leñosas arbustivas), y entre diciembre y abril 2009 - 2010 y 2010 - 2011 (especies herbáceas).

2.3.3. Productividad primaria neta aérea (PPNA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

La productividad primaria neta aérea (PPNA) fue diferente entre especies (p<0,05) y entre períodos de evaluación (p<0,05). Las especies leñosas arbóreas presentaron mayor PPNA que el resto de las especies (Figura 2.11), siendo la PPNA de **Aspque** superior a la de **Profle**. Por un lado, **Aspque** acumuló casi el 90% de su PPNA como incremento de tejido leñoso, en cambio **Profle** tuvo una distribución más equitativa de su PPNA en los diferentes compartimentos. Las especies leñosas arbustivas, con similar PPNA total entre sí (p>0,05), distribuyeron de manera diferencial la PPNA entre sus componentes. Mientras, el 70% de la PPNA de **Lardiv** fue aportada por el componente hojas, en **Mimcar** la PPNA se distribuyó casi equitativamente entre los componentes hoja, brotes e incremento leñoso. Tanto en

Lardiv (2%) como en **Mimcar** (0,5%) la PPNA del componente flor + frutos fue casi nulo. Los valores de PPNA del primer período de crecimiento (septiembre 2009 – agosto 2010) fueron superiores (p<0,05) a los del segundo período (septiembre 2010 – agosto 2011).

La interacción especie x período de crecimiento fue significativa para la PPNA (p<0,05). En general la PPNA de tipos funcionales leñosos fue similar entre períodos de crecimiento, pero el de tipos funcionales herbáceos fue muy superior el primer período de crecimiento en relación al segundo (p<0,05). Mientras **Cencil** y **Papcae** produjeron 204 gr MS m⁻² y 159 gr MS m⁻² respectivamente durante el período septiembre 2009 – agosto 2010, su PPNA fue entre 55 gr MS m⁻² (**Cencil**) y 42 gr MS m⁻² (**Papcae**) durante el período septiembre 2010 – agosto 2011.

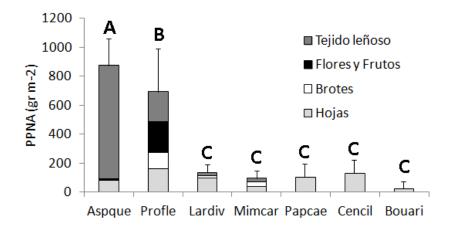


Figura 2.11. Productividad primaria neta aérea (PPNA, g MS m⁻²) de especies leñosas (*Aspidosperma quebracho blanco* [**Aspque**], *Prosopis flexuosa* [**Profle**], *Larrea divaricata* [**Lardiv**] y *Mimoziganthus carinatus* [**Mimcar**]) y herbáceas (*Pappophorum caespitosum* [**Papcae**], *Cenchrus ciliaris var. Texas 4464* [**Cencil**] y *Bouteloua aristidoides* [**Bouari**]), valores promedios (columna) y un desvío estándar (barra) de los períodos de crecimiento septiembre 2009-agosto 2010 y septiembre 2010-agosto 2011. En el caso de especies leñosas la PPNA se estimó para cada uno de los componentes (hojas, brotes, flores + frutos y el incremento de tejido leñoso). En herbáceas no se separó en componentes (figura el total como componente hoja). Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05) entre especies.

La eficiencia en el uso de la radiación (EUR) mostró un comportamiento similar al de la PPNA entre las especies. Así, las especies leñosas arbóreas tuvieron mayor EUR que el resto de las especies (Figura 2.12., p<0,05). Mientras las especies leñosas arbóreas presentaron valores de EUR entre 0,38 gr MS Mj⁻¹ (**Profle**) y 0,62 gr MS Mj⁻¹ (**Aspque**), las leñosas arbustivas y las herbáceas no superaron los 0,25 gr MS Mj⁻¹ de EUR. Al igual que con la PPNA los valores de EUR del segundo período (septiembre 2010 – agosto 2011) fueron inferiores a los del primer período de crecimiento (septiembre 2009 – agosto 2010).

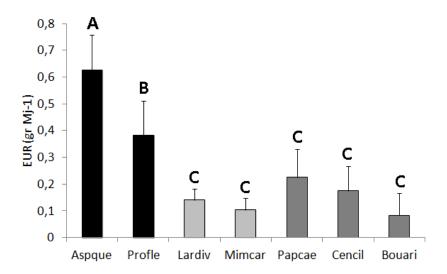


Figura 2.12. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR en gr MS Mj⁻¹) de especies leñosas (*Aspidosperma quebracho blanco* [**Aspque**], *Prosopis flexuosa* [**Profle**]), *Larrea divaricata* [**Lardiv**] y *Mimoziganthus carinatus* [**Mimcar**]) y especies herbáceas (*Pappophorum caespitosum* [**Papcae**], *Cenchrus ciliaris var. Texas 4464* [**Cencil**] y *Bouteloua aristidoides* [**Bouari**]), valores promedios (columnas) y un desvío estándar (barra) de los períodos de crecimiento septiembre 2009-agosto 2010 y septiembre 2010-agosto 2011. La EUR se estimó como el cociente entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA). Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05) entre especies.

La interacción especie x período de crecimiento fue significativa para EUR (p<0,05). Las variaciones de EUR más significativas (p<0,05) entre períodos fueron para las especies herbáceas, principalmente los pastos perennes. Así, **Papcae** pasó de

0,29 gr MS Mj⁻¹ en el período de crecimiento septiembre 2009 – agosto 2010 a 0,15 gr MS Mj⁻¹ en el período septiembre 2010 – agosto 2011, y **Cencil** disminuyó su EUR de 0,25 gr MS Mj⁻¹ a 0,09 gr MS Mj⁻¹ entre esos mismos períodos.

En el caso de las 4 especies leñosas evaluadas, las variaciones de PPNA y EUR entre períodos de crecimiento fueron menos evidentes que en las especies herbáceas. Solo Profle presentó variaciones significativas (p<0,05) en PPNA y EUR entre períodos de crecimiento. Las 2 variables fueron inferiores durante el período 2010-2011 en relación al período anterior. En PPNA 888 gr MS m⁻² versus 500 gr MS m⁻², en RFAA 1883 Mj m⁻² y 1688 Mj m⁻², y en EUR 0,47 gr MS Mj⁻¹ y 0,29 gr MS Mj⁻¹.

2.4. Discusión

2.4.1. Comportamiento del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN)

La diferencia entre especies en la marcha estacional del IVN se asoció estrechamente al grupo funcional al que pertenece cada especie (Cuadro 2.1., Figura 2.6.). Claramente, el IVN de especies leñosas fue más estable dentro del año que el IVN de las especies herbáceas. Esto se manifiesta en que las especies leñosas presentaron mayor período de crecimiento (mayor LON), cambios menos bruscos en la transición de latencia a crecimiento (menor CRE) y de crecimiento a latencia (menor SEN), y menor variabilidad del IVN dentro del año (menor CV-IVN). Otro indicador de la diferencia estacional entre tipos funcionales leñosos y herbáceos, es la asociación de la INT-M a tipos funcionales leñosos (principalmente árboles) y la INT-m a tipos fuccionales

herbáceos (Figura 2.7.). De hecho, la estimación de ambos parámetros radica en que INT-m que INT-M es más sensible a variaciones estacionales bruscas (Davison et al. 2011). Consecuentemente, la hipótesis planteada no se rechaza.

Puede observarse además, la estrecha relación entre los cambios en la marcha del IVN de las especies herbáceas (Figura 2.6., panel inferior) y las precipitaciones (Figura 2.5., panel inferior) expresados en los "picos" de IVN y de las precipitaciones durante Diciembre 2008, Marzo 2009, Diciembre 2009 y Febrero 2010. Las variaciones de los picos de IVN de las especies herbáceas en relación a las precipitaciones fue más evidente en los pastos perennes que en el pasto anual **Bouari**, para la cual el "efecto lluvia" se evidenció en la longitud del período de crecimiento (LON). Está bien documentado en diferentes ecosistemas semiáridos como el IVN responde estrechamente a las variaciones estacionales e interanuales de las precipitaciones según el tipo de vegetación dominante. Paruelo et al. (2001) observaron en una variedad de ecosistemas ubicados en la porción austral de América del Sur (bosques, sabanas, estepas arbustivas, estepas mixtas graminosas – arbustivas, parques y pastizales) que la precipitación explicaba el 60% de la variabilidad de la integral anual del IVN. Nicholson et al. (1990) detectaron que la forma en que la marcha estacional del IVN "copiaba" las variaciones estacionales de las precipitaciones era diferente en bosques, sabanas, arbustales y pastizales. Los autores detectaron que los valores mensuales de IVN estaban fuertemente correlacionados con la precipitación mensual en aquellos sitios del Este de África y de la región del Sahel. En el norte de Chile se observó que el comportamiento del IVN tanto en magnitud como en su distribución estacional presentaba una relación muy estrecha con las precipitaciones (De la Maza et al. 2009).

Sin embargo, los estudios mencionados fueron realizados a una escala espacial de poco detalle (km²) utilizando imágenes del sensor AVHRR. Menos difundidos son los estudios que monitorearon diferentes tipos funcionales de la vegetación mediante índices espectrales estimados a campo, a escala espacial detallada. Soudani et al. (2012), mediante una red fija de monitoreo a campo del IVN, instalada en diferentes biomas, detectó que una sabana dominada por vegetación graminosa tuvo un IVN más sensible a las variaciones temporales de la precipitación que los otros biomas monitoreados (bosque deciduo, bosque perennifolio y selva tropical). Pero también se ha observado que el IVN de arbustos es sensible a variaciones en la disponibilidad de agua. Así, Filella et al. (2004) detectaron mediante un estudio manipulativo, que el IVN de los arbustos fue sensible a situaciones de sequía (reducción del 22% de la humedad de suelo).

Kemp (1983), analizó las variaciones en la fenología de diferentes plantas del desierto de Chihuahua en relación a los momentos de disponibilidad hídrica. Kemp observó como las especies herbáceas (principalmente la anuales) desarrollaban sus etapas fenológicas en los momentos de disponibilidad de agua en el suelo siguiendo las precipitaciones, y esto fue variable entre años. Contrariamente, las especies leñosas arbustivas fueron más estables en el desarrollo de las etapas fenológicas, y menos dependientes de los períodos de recarga de agua edáfica. El autor destaca entre las adaptaciones de los arbustos frente a escases de agua, no solo su estructura radical sino también su capacidad de reserva hídrica en diferentes órganos. Dentro de los tipos funcionales herbáceos, la mayor sensibilidad del IVN a cambios en la precipitación en

pastos perennes que en anuales puede deberse a que estos últimos utilizan la mayor disponibilidad de recursos en promover mayor floración – fructificación, en cambio los pastos perennes incrementan su área foliar (Chesson et al. 2004).

En general, las especies leñosas tienen la capacidad de explorar grandes volúmenes de suelo. Por ejemplo, Prosopis flexuosa (Profle) tiene una parte de su sistema radical que puede absorber agua freática entre 7 y 13 m de profundidad, pero también tiene raíces superficiales que se extienden entre 8 y 13 m desde el tronco del árbol (Villagra et al. 2011). Esto explicaría su escasa variabilidad en la marcha estacional del IVN durante los 3 períodos evaluados (Figura 2.6 A, Cuadro 2.1.). En el caso de las leñosas arbustivas se observó que Larrea divaricata (Lardiv) presenta un sistema radical dimórfico, alcanzando profundidades de hasta 3 m que le permite aprovechar agua freática o de percolación profunda, y también un amplio sistema superficial (Villagra et al. 2011). Sin embargo, aún cuando **Lardiv** es capaz de absorber agua tanto profunda como superficial (Cavagnaro y Passera, 1991), está documentado que es una especie que ve afectada seriamente su capacidad fotosintética como consecuencia del stress hídrico (Barbour y Díaz, 1974). Esto es coincidente con los resultados presentados en este capítulo, Lardiv disminuye notablemente los valores mensuales de IVN durante el período de crecimiento 2010 – 2011 en relación al período anterior, en concordancia con la reducción de las precipitaciones de 406 mm a 167 mm (Figura 2.5., panel inferior).

Finalmente el sistema radical de las especies herbáceas es relativamente superficial. Por ejemplo, pastos perennes como **Papcae** es superficial y generalmente no

supera los 70 cm de profundidad (Villagra et al. 2011). Como consecuencia, su crecimiento es oportunista y por pulsos que se manifiestan siguiendo el proceso de humedecimiento del suelo luego de los eventos de lluvia (Dalmasso 1994). En el caso de Cencil un pasto perenne cultivado en la región, de amplia difusión en regiones áridas y semiáridas del mundo presenta un sistema radical más desarrollado que el de pastos nativos (más de 2 m de profundidad, Marshall et al. 2012). Sin embargo, la marcha estacional del IVN de Cencil a lo largo de los 3 períodos de crecimiento fue similar al de Papcae (Figura 2.6., Panel C), aunque con valores levemente superiores en los momentos de máximo crecimiento. De los 12 parámetros estacionales evaluados, solo en 3 hubo diferencias significativas entre Cencil y Papcae (Tabla 1, MAX, AMP y SEN; Cencil > Papcae).

Las diferencias entre especies leñosas y herbáeas en la marcha estacional del IVN, no solo estuvieron relacionadas a aquellos parámetros más vinculados con las precipitaciones (MAX, AMP, INT-m, CV-IVN) sino también en otros parámetros más asociados a la estacionalidad (t-INI, t-FIN y LON). Así, existen antecedentes en la región sobre la fecha de inicio (t-INI) más adelantada para especies leñosas arbóreas en relación a leñosas arbustivas y herbáceas (Cuadro 2.1.). Zerda y Tiedemann (2010) observaron que en sitios de bosque del Chaco Semiárido (alta presencia de **Aspque**) el IVN al inicio de la estación de crecimiento (principio de octubre) fue superior al de sitios de pastizal. También nuestros resultados son coincidentes a los de Zerda y Tiedemann (2010) en relación a que t-FIN en el bosque ocurre durante el mes de junio (similar a lo mencionado para los árboles en este capítulo) posterior a la fecha de finalización del crecimiento del pastizal (equivalente a la de nuestras especies herbáceas).

Las diferencias detectadas en la marcha estacional del IVN entre tipos funcionales herbáceos y leñosos, abre un abanico de posibilidades para estimar la proporción de estos componentes a través del IVN provisto por imágenes satelitales de alta resolución temporal (por ejemplo MODIS). La síntesis de la marcha estacional del IVN en parámetros concretos facilitaría este proceso. Así como la extracción de parámetros estacionales de IVN utilizando TIMESAT permitió describir patrones espaciales del comportamiento de la vegetación en diferentes regiones (Heumann et al. 2006; Tan et al. 2010; Lara y Gandini, 2013), procedimientos similares podrían ser utilizados para separar comunidades vegetales con diferentes proporciones de tipos funcionales leñosos y herbáceos.

Resultados presentados en este capítulo deberían ser un aporte en este sentido. Por ejemplo, utilizando la combinación de dos parámetros estacionales como MIN y CV-IVN, que presentan buen nivel de "separabilidad" de los componentes leñosos (árboles y arbustos), herbáceos y suelo descubierto (Figura 2.8.) podrían analizarse los patrones espaciales de estos componentes de la vegetación y sus cambios a largo plazo a partir de imágenes MODIS. También, podría aplicarse un análisis de compontes principales (Figura 2.7., panel superior), y luego utilizar el valor de los primeros 2 o 3 componentes (Figura 2.7., panel inferior) para el mapeo (Tan et al. 2010; Lara y Gandini, 2013).

Aun cuando la metodología empleada permitió detectar diferencias en los patrones estacionales del IVN entre tipos funcionales de la vegetación, la estrategia de

monitoreo presentó limitaciones. Una frecuencia de seguimiento semanal o quincenal del IVN, mayor a la frecuencia mensual empleada, quizás hubiera sido más hábil para detectar diferencias estacionales entre los tipos funcionales. Por ejemplo, la estrategia de crecimiento oportunista de los pastos como consecuencia de los procesos de humedecimiento y secado de la porción superior del perfil del suelo, ocurre a pulsos de tiempo cortos (Seligman et al. 1992) que con la frecuencia mensual de seguimiento de IVN no fueron precisamente detectados. Por otro lado, la precisión para la estimación de parámetros como t-INI, t-FIN, t-MAX y LON aumentaría significativamente incrementando la frecuencia de muestreo.

2.4.2. Relación entre el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) – fracción de radiación absorbida (fRFAA).

Las estimaciones de productividad primaria neta aérea desde el modelo de eficiencia en el uso de la radiación propuesto por Monteith (1972) tiene como variables principales de entrada, a la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi, la cual se obtiene de estaciones meteorológicas cercanas al sitio de estudio) y la fRFAA. Hay mucha evidencia empírica sobre la estrecha relación existente entre los índices espectrales de vegetación tales como el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) y la fRFAA (Myneni y Williams, 1994). Los modelos que relacionan IVN con fRFAA varían desde aquellos más complejos que consideran en detalle las interacciones entre la radiación incidente, las hojas individuales, y el canopeo como un todo, y frecuentemente requieren una cantidad de información adicional que es a su vez generada por otros modelos de transferencia radiativa (Myneni et al. 2002, Fensholt et

al. 2004); hasta aquellos modelos más simples que son relaciones directas empíricas entre IVN y fRFAA. Estos últimos, los modelos sencillos empíricos, pueden ser de rango dinámico (se establecen los niveles de IVN para los cuales la fRFAA es mínima y máxima), o modelos de regresión lineal entre IVN y fRFAA. Las funciones lineales son preferibles respecto de las curvilíneas por su simplicidad, precisión y menor probabilidad de saturación (Huete et al. 2002).

En este capítulo, se probaron modelos de regresión lineal entre los valores de IVN y fRFAA, los cuales fueron significativos (p<0,05) pero con niveles de ajustes apenas aceptables (r² < 0,7). Los factores que podrían haber contribuido al "ruido" de la relación entre IVN y fRFAA fueron la heterogeneidad del canopeo, las condiciones atmosféricas, diferencias en la contribución del suelo a la reflectancia y los efectos bidireccionales. Particularmente en las mediciones que se realizaron en este estudio, se han minimizado las diferencias atmosféricas (solo se realizaron mediciones de IVN y fRFAA en días claros, libres de nubes y al mismo horario) Por otro lado, las condiciones de suelo en las que se encontraban las diferentes especies evaluadas son muy homogéneas.

Gamon et al. (1995) relacionaron IVN y fRFAA de diferentes especies leñosas y herbáeas, con inconvenientes de ajuste similares a los mencionados en este capítulo. Los autores atribuyen los errores de estimación a la contribución de material no fotosintético (no verde) que modifica en una proporción variable (no conocida) a la radiación transmitida (RFAt) y a la radiación reflejada (RFAr), (ver ecuación para la estimación de fRFAA). Luego, al igual que en el estudio de Gamon et al (1995), es muy difícil

poder separar esa contribución no fotosintética a la RFAt y RFAr, especialmente en las especies leñosas.

Particularmente para las especies herbáceas, los niveles de ajuste obtenidos son menores que en otros estudios similares Esto quizás pueda deberse a que el monitoreo de IVN y fRFAA se realizó sobre parcelas que, al no ser sometidas a cortes regulares, mantuvieron durante largo tiempo material no fotosintético en pie que generó interferencia en las estimaciones. De esta manera una proporción variable del material de crecimiento senesce (pasaba de verde a amarillo), principalmente como consecuencia a los períodos sin lluvia entre pulsos de crecimiento, lo que modificaba la proporción de RFAt y RFAr. Es bien conocido que el material senescente (amarillo) en pie reduce la señal de verdor de los índices espectrales de vegetación entre 20% y 33% (Huete y Jackson, 1987). Las principales causas de esta reducción son, el efecto de sombreado que ejercen las hojas senescentes sobre la energía reflejada por los componentes verdes, y en aquellas plantas de porte más erecto una proporción de la energía reflejada queda atrapada en el canopeo y no es detectada por el sensor (Huete y Jackson, 1987).

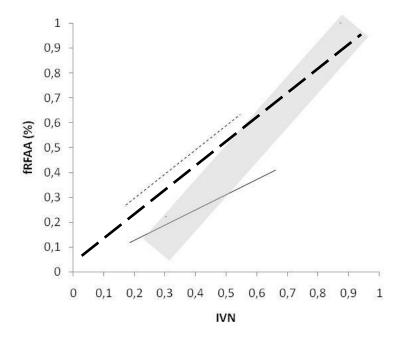


Figura 2.13. Modelos de regresión de IVN – fRFAA obtenidos para las especies herbáceas *Pappophorum caespitosum* (**Papcae**, línea llena) y *Cenchrus ciliaris* (**Cencil**, línea punteada) en este estudio, en relación al espacio que abarca diferentes modelos de regresión IVN – fRFAA publicados (rectángulo gris) para especies herbáceas (pastizales, cereales de invierno y verano, oleaginosas) por diferentes autores (Asrar et al. 1984; Fensholt et al. 2004; Hatfield et al. 1984; Goward y Huemmrich, 1992; Myneni y Williams, 1994; Gitelson et al. 2014). La línea gruesa a trazos indica una relación 1:1 entre IVN y fRFAA.

Además de los niveles de error de los modelos IVN – fRFAA obtenidos en este estudio para **Papcae** y **Cencil**, es de destacar que los parámetros (pendiente y ordenada al origen) de nuestros modelos, se encuentran en leve discrepancia con el universo de modelos de regresión obtenidos por otros autores para especies herbáceas (Figura 2.13.). Así, la mayoría de los modelos generados para diferentes especies en otros ambientes son más similares a una relación 1:1 IVN – fRFAA, que los modelos generados para especies herbáceas en este capítulo. A diferencia de nuestras relaciones IVN – fAPAR, los modelos ya publicados con anterioridad sintetizados en la Figura 2.13., fueron generados sin la presencia de material senescente en pie. O sea que la presencia de material senescente en pie, no solo incrementa el error en el modelo sino también modificaría los parámetros (Huete y Jackson, 1987; Dibella et al. 2004).

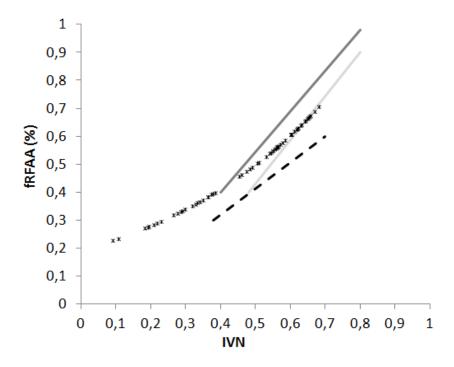


Figura 2.14. Modelo de regresión de IVN – fRFAA obtenido en este estudio (línea exponencial usando x) para especies leñosas, (*Aspidosperma quebracho blanco* [**Aspque**], *Prosopis flexuosa* [**Profle**]), *Larrea divaricata* [**Lardiv**] y *Mimoziganthus carinatus* [**Mimcar**]). Modelos de IVN – fRFAA obtenidos en otros ecosistemas dominados por especies leñosas: bosque de perennifolias y caducifolias en EEUU (Jenkins et al. 2007, línea negra llena), bosque caducifolio de Kalahari (Huemmrich et al. 2005, línea negra punteada), arbustales y bosques de California (Gamon et al. 1995, línea gris).

Los modelos IVN – fRFAA obtenidos para especies leñosas son menos difundidos que los existentes para especies herbáceas. En general, estos modelos corresponden a ecosistemas de bosques, y se han construido con datos provenientes de sensores instalados en torres fijas utilizadas para estimar intercambio gaseoso (CO₂ y vapor de H₂O). En general, los niveles de precisión (r² < 0,7) y el rango de variación de los valores del modelo IVN – fRFAA obtenido en este estudio fueron similares al de otros modelos (Figura 2.14.), especialmente para rangos de IVN mayores a 0,3 (Huemmrich et al. 2005; Gamon et al. 1995). Los niveles de ajustes bajos se deben a que las estimaciones de fRFAA son muy dificultosas en especies leñosas (especialmente en árboles), debido a la gran cantidad de tejidos no fotosintéticos (ramas, hojas secas en pie) que interceptan la luz. Así, en este estudio solo se logró un nivel de ajuste aceptable

del modelo IVN – fRFAA, cuando se involucró la variabilidad total de los tipos funcionales leñosos. Esto limitaría la posibilidad de utilizar este modelo de manera individualizada para estimar RFAA de arbustos o árboles, aun cuando la variabilidad de los arbustos ocurre en la porción más baja del espacio IVN –fRFAA (0,2 a 0,5) y los árboles en la porción superior (mayor a 0,5 – Figura 2.9.). Sin embargo, descontando la fracción de tejidos no fotosintéticos, el ajuste de estos modelos podría mejorar sustancialmente (Gamon et al. 1995; Jenkins et al. 2007).

En resumen, tanto para herbáceas (DiBella et al. 2004) como para leñosas (Okin, 2010) sería deseable que para mejorar el ajuste y la parametrización de modelos IVN – fRFAA se apliquen estrategias que permitan descontar la fracción no fotosintética de la radiación interceptada. En herbáceas esto sería sencillo, manteniéndolos bajo cortes frecuentes, en especies leñosas es un tópico a explorar con mayor profundidad.

2.4.3. Productividad primaria neta aérea (PPNA), radiación absorbida (RFAA) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

Los dos períodos de crecimiento en los que se estimó PPNA, RFAA y EUR presentaron notables diferencias en cuanto a la precipitación (Ver Figura 2.5.), disminuyendo desde 406 mm (septiembre 2009 – agosto 2010) a 167 mm (septiembre 2010 – agosto 2011). Este contraste entre un período de crecimiento con precipitaciones similares al promedio y el siguiente período muy seco se reflejó claramente en las estimaciones de PPNA, RFAA y EUR. Sin embargo, este efecto "lluvia" sobre los parámetros evaluados fue más evidente sobre las especies herbáceas que sobre leñosas.

El efecto de las precipitaciones sobre la PPNA está ampliamente documentado en regiones áridas y semiáridas (Lauenroth y Sala, 1992; Paruelo et al. 1999; Jobbágy y Sala, 2000; Huxman et al. 2004; Yahdjian y Sala, 2006). La diferencia de respuesta de la PPNA de especies herbáceas y leñosas ante cambios en las precipitaciones se ha observado en otros ecosistemas. Por ejemplo, en un experimento en Patagonia (Argentina) donde se manipuló la cantidad de precipitación recibida mediante interceptores de porcentajes variables de lluvia, se observó que la PPNA y el crecimiento de herbáceas fueron sensibles cuando la precipitación recibida disminuyó, mientras que en la leñosas no se observó cambios (Yahdjian y Sala, 2006).

Sin embargo, el comportamiento de la PPNA de leñosas en relación a las precipitaciones varía entre regiones dependiendo del sistema radical de las especies dominantes. Así, en Patagonia los arbustos presentan raíces profundas (Sala et al. 1989) y su PPNA no se encuentra correlacionada con las precipitaciones ocurridas durante el mismo período de crecimiento sino con largos períodos (superiores a un año) previos (Jobbágy y Sala 2000). Contrariamente, los arbustos analizados en este estudio (por ejemplo **Lardiv**) presentan un sistema radical dimórfico, con raíces que alcanzan los 3 m de profundidad pero también una amplia red superficial (Villagra et al. 2011). En consecuencia, se ha demostrado que estos arbustos utilizan no solo el agua freática o de percolación profunda, sino también aprovechan la humedad superficial del suelo proveniente de recientes lluvias (Cavagnaro y Passera, 1991). Así, el efecto de las precipitaciones no llegó a manifestarse sobre la PPNA de los arbustos pero si se evidenció en la disminución de la RFAA de **Lardiv** en un 17%. Esta disminución en la

RFAA de **Lardiv** puede observarse previamente en la marcha estacional del IVN (Figura 2.6. Panel superior). La razón por la cual el efecto lluvia en Lardiv se evidenció solo en el IVN y la RFAA y no en la PPNA, puede deberse a la metodología de estimación de PPNA en leñosas. Así, durante el fenómeno de la sequía podría haberse incrementado un proceso de abcisión y caída de hojas (esto se registraría como PPNA), pero estas no fueron reemplazadas por hojas nuevas, disminuyendo IVN y RFAA.

La disminución de PPNA en especies herbáceas, como consecuencia de la disminución de las precipitaciones desde un período de crecimiento al siguiente, también se evidenció en la RFAA. Sin embargo, las reducciones en RFAA (entre 21 y 48%) de especies herbáceas fueron menos bruscas que las de PPNA (entre 73 y 79%) y las de IVN (entre 69 y 72%) al pasar de un período de crecimiento con 406 mm al siguiente con 167 mm. La subestimación del efecto del estrés hídrico sobre RFAA en relación a IVN y PPNA, podría estar asociada a la presencia de hojas senescentes en pie. En consecuencia, esta presencia de hojas senescentes a diferencia del IVN, genera una sobrestimación de la RFAA, que podría corregirse satisfactoriamente estimando la RFAA de la fracción verde de la planta (Dibella et al. 2004).

Las estimaciones de EUR de especies leñosas se mantuvieron dentro del rango de variación de las estimadas para especies similares en otras regiones semiáridas y áridas. Así, para las especies leñosas evaluadas en este estudio los valores son similares a los encontrados por Law y Waring (1994) en 3 sitios de arbustal y 3 sitios de bosques en Oregon (EEUU).

La EUR de las especies herbáceas evaluadas disminuyó más del 50% bajo estrés hídrico, similar a lo ocurrido con otros pastos de regiones semiáridas como *Bouteloua curtipendula* (Kiniry et al. 1999). En nuestra región, en un experimento manipulativo, donde se simularon período (diciembre – abril) seco (250 mm), normal (450 mm) y húmedo (850 mm) la EUR de **Cencil** aumentó significativamente con el incremento de lluvia (Avila y Leal, 2015) desde 0,796 g Mj⁻¹ a 1,31 g Mj⁻¹. Los autores también observaron que la EUR cambió entre fechas durante el período de crecimiento. Contrariamente, en un ensayo manipulativo muy similar al realizado con **Cencil**, pero con un pasto nativo (*Trichloris crinita*) se observó que la EUR no varió significativamente entre niveles de disponibilidad hídrica (Namur et al. 2011). Así, para un rango simulado de precipitaciones entre 300 y 700 mm totales para el período de crecimiento la PPNA y la RFFA aumentaron significativamente con las lluvias (P<0,05), pero la EUR varió solo entre 0,33 g Mj⁻¹ y 0,41 g Mj⁻¹. Ambos ensayos fueron realizados bajo corte (frecuencia = 28 días), con lo cual la posibilidad de acumulación de material senescente en pie fue escasa.

2.5. Conclusiones

La marcha estacional del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) fue diferente entre tipos funcionales leñosos y herbáceos. Tanto los árboles como los arbustos presentaron períodos de crecimiento mayores a las especies herbáceas, más estables (menor variabilidad) dentro de cada período de crecimiento y entre períodos. A su vez, la tasa de crecimiento y de senescencia fue mayor en especies herbáceas que en leñosas.

La marcha estacional del IVN, la cantidad de radiación absorbida (RFAA), la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de especies herbáceas fue afectada notablemente por el estrés hídrico, disminuyendo significativamente desde un período de crecimiento con lluvias normales (406 mm) a un período de crecimiento seco (167 mm). Este efecto del estrés hídrico observado sobre las especies herbáceas, fue menos notorio y hasta imperceptible en leñosas.

Se obtuvieron modelos de regresión entre IVN y la fracción absorbida de la radiación (fRFAA) tanto para especies leñosas como herbáceas. Aun cuando estos modelos se encontraron dentro de un rango de variación similar al de estudios previos, se vieron afectados por la presencia de material no fotosintético en pie.

La detección de diferencias en la marcha estacional del IVN entre tipos funcionales herbáceos y leñosos, la obtención de modelos de regresión entre fRFAA e IVN, y las estimaciones de EUR realizadas, son una contribución fundamental tanto para comprender la dinámica del funcionamiento de ecosistemas donde conviven estos tipos funcionales, como así también para generar metodologías satelitales de monitoreo de la PPNA de tipos funcionales leñosos y herbáceos.

Estudios futuros podrían mejorar la precisión de las estimaciones realizadas, modificando algunos aspectos metodológicos tales como: incrementar la frecuencia temporal de seguimiento del IVN de tipos funcionales (sensores fijos), y separar la contribución de tejido no fotosintético a la RFA interceptada de especies leñosas y herbáceas.

CAPÍTULO 3

Estimación de la productividad primaria neta aérea herbácea y leñosa: una aproximación con sensores remotos satelitales

3.1. Introducción

En ecosistemas donde conviven especies herbáceas y leñosas especies (sabanas, arbustales, bosques) la proporción herbácea/leñosa varía desde pastizales con pocas plantas leñosas a bosques con canopia cerrada (Breshears, 2006). Las actividades humanas modificaron drásticamente la estructura y funcionamiento de esos ecosistemas. Por un lado la deforestación, principalmente en regiones tropicales y subtropicales, redujo el stock de carbono acumulado en las especies leñosas. Tal reducción, aporta entre el 20 y el 30% de las emisiones globales antropogénicas de gases invernaderos (Fearnside, 2000). Por otro lado, los procesos de arbustización de pastizales y sabanas han sido bien documentados en diversas áreas geográficas (Archer 1995; Aguiar y Sala 1999; Briggs et al. 2005). Cambios en los regímenes de pastoreo y fuego han sido los principales mecanismos identificados detrás de estos procesos (Archer 1995; Polley et al. 1997; Van Auken 2000; Fensham et al. 2005; Kunst et al. 2006, Cesa y Paruelo 2011). Por lo tanto, los estudios orientados a entender los patrones espaciales y temporales de la productividad primaria neta aérea (PPNA) son críticos para conocer y manejar ecosistemas donde conviven especies herbáceas y especies leñosas.

La PPNA además de un indicador integral del funcionamiento de los ecosistemas (McNaughton et al. 1989), es una variable clave de manejo para ecosistemas utilizados por ejemplo en ganadería. Así la PPNA en ecosistemas bajo uso ganadero pastoril implica la base de alimentación de los herbívoros domésticos, y es decisivo en el manejo compatibilizar la PPNA (forraje disponible) con la carga animal o tasa de extracción (Holecheck, 1988). Los cortes secuenciales de biomasa y los modelos de

simulación, son las alternativas clásicas para cuantificar la PPNA. Si se necesita una apropiada caracterización de la variabilidad espacial y temporal, la cosecha de biomasa es una metodología muy costosa económicamente y en horas/hombre (Sala & Austin 2000; Knapp et al. 2007), más aun si los componentes herbáceos y leñosos deben ser estimados separadamente. Por el otro lado, la parametrización de modelos en áreas heterogéneas y sistemas estructuralmente complejos es una tarea muy dificultosa (Zhang et al. 2006).

Una tercera alternativa para estimar la PPNA es utilizar información proveniente de sensores remotos (Running et al. 2000; Piñeiro et al. 2006; Hill et al. 2004; Hunt y Miyake 2006). Sensores satelitales proporcionan información espectral para estimar en tiempo real, a bajo costo y con amplia cobertura espacial la PPNA. Muchos índices espectrales han sido utilizados para estimar la PPNA (Huete 1988; Pickup y Chewings 1994; Fensholt 2004), pero el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) es el más ampliamente usado (Tucker et al 1985). El IVN ha sido directamente relacionado a la PPNA en muchos casos (Gowards et al. 1985; Tucker et al. 1985; Box et al. 1989; Prince 1991; Paruelo et al. 1997; Piñeiro et al. 2006). Sin embargo, el IVN muestra una relación directa más estrecha con la fracción absorbida de la radiación fotosintéticamente actica (fRFAA) que con la PPNA (Baret y Guyot 1991; Sellers et al. 1992, DiBella et al. 2004). El modelo de Monteith (1972), provee una base conceptual para estimar PPNA en función de fRFAA, la radiación incidente (RFAi) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de la canopia (Running et al. 2000).

Aunque PPNA es usualmente estimada utilizando datos proveniente de sensores remotos satelitales, un sistema de monitoreo de la PPNA de sabanas, arbustales y bosques, necesita separar la contribución de los componentes herbáceos y leñosos. Estudios previos estimaron la contribución de los componentes herbáceos y leñosos basados en la señal del IVN (Defries et al. 2000; and Scanlon et al. 2002; Roderick et al. 1999; Lu et al. 2003), pero ninguno de ellos estimó la PPNA de estos dos componentes.

En este capítulo se presentan estrategias metodológicas sencillas para estimar la PPNA herbácea y leñosa, a partir de datos de IVN proveniente del sensor MODIS, en arbustales semiáridos del Chaco Árido (Argentina). La metodología se basó en la descomposición de la señal del IVN MODIS en los componentes herbáceo y leñoso (Lu et al. 2003) utilizando técnicas de análisis de series temporales estacionales (Cleveland et al. 1990) y la integración con el modelo de eficiencia en el uso de la radiación (Monteith, 1972). Los modelos desarrollados utilizaron parámetros del capítulo anterior para su calibración y se evaluaron con información de PPNA herbácea y leñosa obtenida a campo mediante cosecha de biomasa.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Sitios de estudio

Se seleccionaron 14 sitios dentro de la región del Chaco Árido (ver descripción regional en el Capítulo 1 de esta tesis), ocupados por comunidades vegetales nativas con cobertura leñosa y herbácea variable, y 5 sitios rolados y sembrados con pasturas de

buffelgrass (3 sitios en 1998 y 2 sitios en 2008), con cobertura leñosa variable (Cuadro 3.1.). Los sitios seleccionados abarcan un amplio rango de variación de cobertura herbácea y leñosa.

Cuadro 3.1. Ubicación geográfica, precipitación media anual (PMA), clasificación taxonómica de suelo y fecha de estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) a campo para 14 sitios con comunidad de vegetación nativa (celdas blancas) y 5 sitios rolados y sembrados con buffelgrass (celda gris).

Sitio	Ubicación geográfica	PMA	Grupo	Fecha estimación
	(grados)	(mm) *	taxonómico	PPNA
			de suelo **	
Corral de Isaac	31.9 S - 66.4 W	336	Torripsamment	Abr 2007
El Hafar	31.0 S - 66.8 W	287	Torriorthent	May 2006
El Quebrachal	30.5 S - 66.2 W	366	Torripsamment	May 2006
La Jarilla	30.4 S - 66.0 W	389	Torriorthent	Abr 2007
La Yesera	31.0 S - 66.9 W	275	Torripsamment	May 2006
Médanos Negros	31.6 S - 66.9 W	275	Torripsamment	May 2007
Pozo de Rosendo	31.1 S - 65.9 W	403	Torriorthent	Abr 2007
San Antonio 1	30.3 S - 66.2 W	357	Torripsamment	Mar 2006
San Antonio 2	30.3 S - 66.2 W	357	Torripsamment	Mar 2006
Balde el tala	31.4 S - 66.0 W	390	Torripsamment	May 2007
Santa Elena	30.0 S - 66.4 W	326	Haplargid	May 2007
Vizcacheras 1	30.5 S - 66,1 W	377	Torripsamment	Feb 2006
Vizcacheras 2	30.5 S - 66,1 W	377	Torripsamment	Feb 2006
Vizcacheras 3	30.5 S - 66.1 W	377	Torripsamment	Feb 2006
Cerrillos	30.0 S - 65.8 W	409	Torripsamment	May 2001
			•	May 2002
El Cebollar	29.2 S – 66.5 W	324	Haplargid	May 2010
Pana	30.6 S - 65.6 W	442	Haplargid	May 2010
Vizcacheras B1	30.5 S - 66.1 W	377	Torripsamment	May 2004
			•	May 2005
				May 2006
				May 2007
				May 2008
				May 2009
Vizcacheras B2	30.5 S – 66.1 W	377	Torripsamment	May 2006
			•	May 2008
				May 2009
				May 2010

^{*} PMA (mm) = -131.03 x Longitud Oeste (grados) + 9037.85 (ver Cabido et al. 1993).

3.2.2. Datos espectrales

Se utilizó el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) obtenido del sensor MODIS, montado sobre la plataforma del satélite TERRA. Este producto

^{**} Grupo taxonómico de suelo obtenido del mapa de suelo y vegetación de Gómez et al. (1993).

(MOD13Q1-h12 v11 and h12 v12) es un compuesto temporal obtenido cada 16 días con una resolución espacial de 250 m (Huete et al. 2002) desde la página de la web de la NASA. Su carcterística de compuesto temporal permite filtrar una parte importante de datos con contaminación de nubes o aerosoloes. Igualmente el proceso de descomposición del IVN aplicado (ver sección siguiente) permite rechazar los datos de IVN anómalos mediante un proceso de suavización local ponderada (LOESS, Cleveland et al. 1990). Se cubrió un total de 10 períodos de crecimiento entre septiembre 2000 – agosto 2010, que representan 230 imágenes (23 fechas x período de crecimiento). Los períodos de crecimiento se ordenaron desde septiembre a agosto, porque el mínimo IVN en las comunidades vegetales de la región ocurre en agosto (Zerda y Tiedemann, 2010).

Se seleccionó el IVN MODIS como índice espectral porque captura un amplio rango de verdor en vegetación dispersa y solamente satura a niveles de precipitación superiores a los observados en nuestra región de estudio (Huete et al. 1997). Las estimaciones de productividad primaria neta aérea (PPNA) derivadas del IVN han mostrado tener una relación lineal para el rango de variación de la precipitación (280 a 500 mm anuales) en nuestra región de estudio (Paruelo y Lauenroth, 1998).

En muchos estudios de vegetación de ecosistemas áridos y semiáridos con sensores remotos satelitales, se utilizan otros índices de vegetación como por ejemplo el SAVI (soil adjusted vegetation index, Huete 1988), el TSAVI (transformed SAVI, Baret y Guyot, 1991) o el GSAVI (generalized SAVI, Gilabert et al. 2002). Los índices tipo SAVI ofrecería ventajas respecto al IVN porque permitiría evitar el efecto de la reflectancia del suelo, de manera tal que niveles de radiación absorbida por la

vegetación sobre diferentes tipos de suelo sean igualmente detectados por el índice de vegetación. En este estudio, el poroceso de descomposición de la señal del IVN utilizado descuenta el aporte del suelo al IVN, el cual se estimó mensualmente a campo durante 3 años (ver sección siguiente).

3.2.3. Descomposición de la señal leñosa y herbácea del IVN

Los componentes leñosos y herbáceos de la vegetación del Chaco Árido se entremezclan espacialmente en espacios de pocos metros, lo que hace muy complejo definir espectralmente coberturas "puras" leñosas y herbáceas, para ser utilizadas en un modelo de mezcla espectral. Por lo tanto se definió descomponer la serie de tiempo de IVN MODIS en los componentes leñosos y herbáceos, aplicando el procedimiento STL ((Seasonal – trend decomposition procedure based on LOESS, Cleveland et al. 1990). STL es un proceso de filtrado para descomponer una señal temporal en 3 componentes: tendencia, estacional y residuos, a través de una secuencia de aplicación del proceso de suavización local ponderada (LOESS: <u>lo</u>cally weighted regression smoother; Cleveland et al. 1990). Luego, para estimar las contribuciones leñosas y herbáceas del IVN, se aplicó el procedimiento propuesto por Lu et al. (2003). Por lo tanto, teniendo en cuenta a Lu et al. (2003), las premisas de nuestro análisis fueron:

Las contribuciones leñosas y herbáceas al IVN total son aditivas: IVN(t) = L(t) + H(t) + d, donde L y H son las contribuciones leñosas y herbáceas al IVN en la fecha t, y d es la contribución del suelo descubierto. Se determinó que d = 0,04 basados sobre el promedio de 3 años de mediciones mensuales del IVN de suelo descubierto con radiómetro manual (Ver capítulo 2).

- La calibración de la relación entre la variable biofísica y la variable espectral obtenida del sensor remoto es lineal. En este estudio se evaluó empíricamente la relación entre la PPNA leñosa y herbácea con los componentes L y H, obtenidos de descomponer la señal del IVN.

Por un lado, la vegetación leñosa presenta una fluctuación fenológica anual suave, sobre impuesta a una línea de base que responde a las variaciones climáticas interanuales (ver Capítulo 2 de esta tesis; Archibald y Scholes, 2007). Por otro lado, la vegetación herbácea presenta un fuerte componente estacional dentro del año, con una amplitud muy variable año a año, debido principalmente a fluctuaciones en las precipitaciones (ver Capítulo 2 de esta tesis; Archibald y Scholes, 2007). Las estimaciones de los componentes L y H del IVN se realizó a través del siguiente procedimiento (para más detalles ver Lu et al. 2003):

$$L(t) = (1 + \lambda S(t)) [x_T - sx_A - d]$$

$$H(t) = S(t) [(1-\lambda s) x_A - \lambda x_T] + \lambda S(t) d$$

Donde:

d es la contribución del suelo descubierto,

S(t) es un factor adimensional que describe la fluctuación fenológica anual,

$$(0 \le S(t) \le 1) = (X_{C(adj)}(t) - X_{C(min)}(t)) / X_A(t)$$
 (ver debajo),

 λ es un multiplicador que especifica la intensidad de la fluctuación fenológica anual suave de la vegetación leñosa en relación a la línea de base = 0,10,

s es el promedio de S(t), típicamente 0,50,

x_T es el valor de tendencia estimado mediante el proceso de suavizado LOESS,

 $x_A = x_{C(max)}(t) - x_{C(min)}(t)$, es la amplitud del componente estacional obtenida mediante el proceso de reducción de "ruido" STL siendo,

$$x_{C(min)}(t) = min [X_{C(adj)}(t), 0.98 x_{C(min)}(t - \Delta t) + 0.0099 X_{C(adj)}(t)],$$

$$x_{C(max)}(t) = max [X_{C(adj)}(t), 0.98 x_{C(max)}(t - \Delta t) + 0.0099 x_{C(adj)}(t)],$$

 $x_{C(min)}(t - \Delta t)$ es el x_C mínimo anual,

 $x_{C(max)}(t - \Delta t)$ es el x_C máximo anual,

 $X_{C(adj)}(t)$ es el componente estacional ajustado = valor máximo entre [componente estacional obtenido por LOESS, (IVN $(t) - x_T$)].

El principio que rige este proceso propuesto por Lu et al. (2003) implica dar diferente peso a los componentes estacionales y al componente de tendencia en las estimaciones de H y L. Así, los componentes estacionales de fluctuación más rápida S, x_A, que dependen del componente estacional X_{C(adj)} del proceso de LOESS, se le otorga mucho peso en la estimación de H. Contrariamente, x_T que es el componente de tendencia (de fluctuación más lenta) del proceso LOESS adquiere el mayor peso en la estimación de L. El proceso STL fue realizado utilizando el software libre (Wessa.net) de estadística y pronósticos (Wessa 2015).

3.2.4. Mediciones de campo

En cada uno de los 19 sitios seleccionados se estimó la PPNA herbácea (PPNAH). En las comunidades vegetales nativas la PPNAH se estimó siguiendo el

procedimiento propuesto por Holm et al. (2003). La biomasa herbácea (pastos perennes y anuales, sub-arbustos y hierbas) fue cortada en 10 parcelas (1 x 1 m) ubicadas cada 5 m a lo largo de una transecta de 50 m, al final del período de crecimiento (entre marzo y mayo 2006 o entre marzo y mayo 2007) según el sitio (ver Cuadro 3.1.). Luego, las muestras cortadas fueron secadas hasta peso constante a 70° C en estufa de aire forzado, y finalmente pesadas. En los sitios rolados y sembrados con buffelgrass la PPNAH se estimó mediante la técnica de doble muestreo (Wilm et al. 1944) al final del período de crecimiento (mayo), variando los años según el sitio (ver Cuadro 3.1.). Así, se estimó visualmente la biomasa herbácea en 50 parcelas (1 x 0,5 m) ubicadas cada 5 m a lo largo de una transecta de 250 m. Luego, 10 de cada 50 muestras fueron cortadas, secadas hasta peso constante a 70° C en estufa de aire forzado, y pesadas para finalmente calibrar la relación "valor estimado visualmente – valor cortado y pesado" mediante regresión lineal simple (r² > 0,85).

La PPNA leñosa (PPNAL) solo se estimó en los 14 sitios ocupados por comunidades de vegetación nativa, en las mismas fechas y lugares en que se estimó PPNAH, siguiendo el procedimiento propuesto por Holm et al. (2003). La PPNAL de arbustos se estimó como la suma de la contribución de material fino del año [hojas, brotes tiernos (diámetro menor a 2 mm), flores y frutos] más el incremento leñoso anual. La proporción de PPNAL de arbustos correspondiente a material fino del año se estimó mediante corte en 10 parcelas (1 x 1 m, las mismas parcelas en que se estimó la PPNAH). Luego, las muestras cortadas fueron secadas hasta peso constante a 70° C en estufa de aire forzado, y finalmente pesadas. La proporción de PPNAL de arbustos correspondiente al incremento leñoso anual se estimó mediante modelos que utilizan variables alométricas (altura de planta, número de ramas, diámetro de ramas y diámetro

de copa). Para los arbustos perennifolios se aplicó el modelo de estimación de incremento leñoso anual de *Larrea divaricata* y para los arbustos caducifolios el modelo de estimación de incremento leñoso *de Mimozyganthus carinatus* (ver Capítulo 2).

La PPNAL de árboles también se estimó como la suma de material fino del año y el incremento leñoso anual, ambos estimados a partir de variables alométricas (diámetro a la altura de pecho, diámetro de copa, altura de tronco, altura total del árbol) y modelos específicos. Las variables alométricas de los árboles se midieron en franjas de 50 m de largo por 4 m de ancho, siguiendo las mismas transectas donde se estimó PPNAH y PPNAL de arbustos. Finalmente, la PPNAL total de cada sitio fue la suma de la aportada por arbustos y árboles.

3.2.5. Generación y evaluación de los modelos de estimación de PPNAH y PPNAL

Siguiendo parcialmente la lógica propuesta por Piñeiro et al. (2006), se generaron dos tipos de modelos para estimar PPNAL y PPNAH (Figura 3.1.). Por un lado, modelos empíricos basados en análisis de regresión lineal simple entre PPNAL y PPNAH con parámetros estacionales del IVN y sus componentes L y H (derivados del proceso de descomposición detallado en 3.2.3.). Por otro lado, un procedimiento más mecanístico, basado en el modelo de eficiencia en el uso de la radiación propuesto por Monteith (1972). Allí, los componentes L y H derivados del IVN son estimadores directos de la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación leñosa (fRFAAL) y herbácea (fRFAAH), y mediante valores de eficiencia en el uso de la radiación para vegetación leñosa (EURL) y herbácea (EURH) se estima PPNAL y PPNAH.

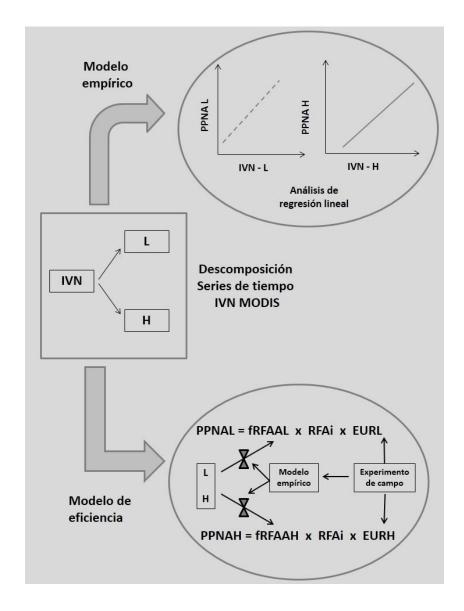


Figura 3.1. Diagrama de representación de dos modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL) y herbácea (PPNAH) a partir de un proceso de desagregación de series de tiempo del índice de vegetación normalizado (IVN) MODIS en sus componentes leñoso (L) y herbáceo (H). El modelo empírico contempla establecer una relación directa entre IVN, L y H con PPNAL y PPNAH, mediante análisis de regresión lineal. El modelo de eficiencia (Monteith, 1972) se basa en estimar PPNAL y PPNAH a partir de la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por ambos componentes de la vegetación (fRFAAL y fRFAAH respectivamente) del total de radiación incidente (RFAi), y de su eficiencia para convertir esta radiación en biomasa aérea (EURL y EURH). Mediante experimentos de campo (Ver capítulo 2) se estimaron EURL, EURH y se establecieron las relaciones empíricas entre Ly H con fRFAAL y fRFAAH respectivamente mediante regresión lineal simple. (Adaptado de Piñeiro et al. 2006).

Modelos empíricos

Se calcularon 3 parámetros basados en la dinámica estacional de las series de tiempo de IVN en general (Paruelo y Lauenroth, 1998; Petorelli et al. 2005) y de la vegetación leñosa y herbácea en particular (ver Capítulo 2): integral anual del IVN (INT-a = sumatoria de la diferencia entre cada valor de IVN y el mínimo IVN anual desde 01 septiembre hasta 31 de agosto), máximo IVN anual (MAX) y la integral del período de crecimiento del IVN (INT-pc = sumatoria de la diferencia entre cada valor de IVN y el mínimo IVN anual desde la fecha de inicio de crecimiento hasta su finalización). El período de crecimiento de la vegetación leñosa fue desde 01 noviembre hasta 31 de mayo y para la vegetación herbácea desde 01 diciembre hasta 30 de abril (ver Capítulo 2). Los mismos parámetros calculados para IVN, se calcularon también para L y H.

Utilizando análisis de regresión lineal se calibraron las relaciones entre las estimaciones de campo de PPNAL y PPNAH con los parámetros estacionales calculados a partir de las series de tiempo de IVN, L y H. Así, se realizaron 9 regresiones lineales para estimar PPNAL, resultantes de combinar los 3 parámetros estacionales (INT-a, MAX y INT-pc) con 3 "niveles" de IVN: IVN total sin discriminar por componente, el componente leñoso absoluto del IVN (L) y la proporción leñosa relativa (IVN x [L/(L+H)]). Siguiendo esta misma lógica, se realizaron 18 regresiones lineales (9 en comunidades con vegetación nativa y 9 en sitios rolados y sembrados con buffelgrass) para estimar PPNAH, resultantes de combinar los 3 parámetros estacionales (INT-a, MAX y INT-pc) con 3 "niveles" de IVN: IVN total sin discriminar por componente, el componente herbáceo absoluto del IVN (H) y la proporción herbácea relativa (IVN x [H/(L+H)]). No se pudo calibrar estas relaciones para PPNAL

en sitios rolados y sembrados con buffelgrass, por no contar con estimaciones de campo de PPNAL en esos sitios.

La consistencia y la capacidad predictiva de los modelos de regresión con mayor nivel de calibración (máximo r²) obtenidos para PPNAL y PPNAH, se evaluaron utilizando el procedimiento "jacknife". Para ello se fue quitando de a uno del conjunto de datos, y estimándolo con un modelo generado con el dato faltante. Luego, se realizó un análisis de regresión lineal entre los valores de PPNAL y PPNAH observados versus los estimados por el procedimiento "jacknife" (Miller, 1974). Finalmente, el valor de r² y los test de pendiente 1 y ordenada al origen 0 de estos análisis de regresión simple, fueron la medida de consistencia y capacidad predictiva de los modelos calibrados.

Modelos de eficiencia

Mediante la aplicación del modelo de Monteith (1972) se estimó PPNAL y PPNAH en sitios ocupados por comunidades de vegetación nativa, y en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass. La expresión del modelo de eficiencia para la vegetación leñosa fue:

PPNAL(t) = EURL x Σ [fRFAAL(t) x RFAi(t)] donde,

PPNAL(t) (g MS m⁻²) es la productividad primaria neta aérea leñosa en la fecha t,

EURL (g MS Mj⁻¹) es la eficiencia en el uso de la radiación de la vegetación leñosa (constante para todas las fechas t del período de crecimiento (01 de noviembre al 31 de mayo). La EURL de cada sitio se estimó como el promedio ponderado por la cobertura

aérea de los siguientes tipos funcionales leñosos: árbol perennifolio (0,62 g MS Mj⁻¹), árbol caducifolio (0,38 g MS Mj⁻¹), arbusto perennifolio (0,14 g MS Mj⁻¹) y arbusto caducifolio (0,10 g MS Mj⁻¹). Las EURL de cada uno de los 4 tipos funcionales fueron extraídas del Capítulo 2, Figura 2.12., correspondiendo a las especies *Aspidosperma quebracho blanco* (**Aspque**), Prosopis flexuosa (**Profle**), Larrea divaricata (**Lardiv**) y Mimozyganthus carinatus (**Mimcar**) respectivamente.

fRFAAL(t) es la fracción de la radiación absorbida por la vegetación leñosa estimada para cada fecha t a partir de L(t) mediante la ecuación de regresión exponencial fRFAAL = 0.191 e $^{(1.926L)}$ (Capítulo 2, Figura 2.10., panel izquierdo),

RFAi(t) (Mj m⁻²) es la radiación fotosintéticamente activa incidente en la fecha t, estimada como 0,48 x radiación global incidente total (Tsubo y Walker 2005, sumatoria de la radiación global incidente diaria de los 16 días correspondiente a la fecha t del compuesto MODIS). Datos extraídos de National Centers for Environmental Prediction (http://globalweather.tamu.edu/home/).

La expresión del modelo de eficiencia para la vegetación herbácea fue:

PPNAH(t) = Σ [EURH(t) x fRFAAH(t) x RFAi(t)] donde,

PPNAH(t) (g MS m⁻²) es la productividad primaria neta aérea herbácea en la fecha t,

EURH(t) (g MS Mj⁻¹) es la eficiencia en el uso de la radiación de la vegetación herbácea (es variable entre las fechas t del período de crecimiento (01 de diciembre al 30 de abril). La EURH(t) de cada comunidad vegetal nativa correspondieron a un ensayo manipulativo bajo corte realizado sobre el pasto nativo *Trichloris crinita* (Namur et al. 2011) en el Chaco Árido. Así, los valores de EURH utilizados en comunidades con

vegetación nativa fueron 1,83 g MS Mj⁻¹ para las t de Diciembre, 0,47 g MS Mj⁻¹ para las t de Enero y Febrero, y 0,23 g MS Mj⁻¹ para las t de Marzo y Abril. La EURH(t) de cada sitio rolado y sembrado con buffelgrass correspondieron a un ensayo manipulativo bajo corte realizado sobre buffelgrass (Avila y Leal, 2015) en el Chaco Árido. Así, los valores de EURH utilizados en sitios rolados y sembrados con buffelgrass fueron 0,92 g MS Mj⁻¹ para las t de Diciembre, 1,09 g MS Mj⁻¹ para las t de Enero, 1,20 g MS Mj⁻¹ para las t de Febrero, 0,90 g MS Mj⁻¹ para las t de Marzo, y 0,75 g MS Mj⁻¹ para las t de Abril.

fRFAAH(t) es la fracción de la radiación absorbida por la vegetación herbácea, estimada para cada fecha t a partir de H(t) mediante la ecuación de regresión lineal fRFAAH = 0.89~H-0.05 para comunidades con vegetación nativa ($r^2=0.74~N$ amur et al. datos no publicados), y fRFAAH = 0.94~H-0.09 para sitios rolados y sembrados con buffelgrass ($r^2=0.63~A$ vila et al. datos no publicados). Los dos modelos de regresión fRFAAH – H fueron extraídos de los mismos ensayos manipulativos mencionados para EURH.

Se decidió utilizar las estimaciones de EURH y los modelos fRFAAH – H correspondientes a los ensayos manipulativos bajo corte de Namur el al. (2013) y Avila et al. (2015) por dos razones. La primera razón es porque el efecto de material senescente en pie es mínimo en estos experimentos manipulativos, en relación al de los resultados obtenidos en el capítulo 2 de esta tesis. De acuerdo a la experiencia personal y de referentes regionales calificados, se supuso que el componente herbáceo de la vegetación nativa y pasturas de buffelgrass, se encuentran mayoritariamente bajo pastoreo continuo en la región. Consecuentemente, la alta presencia de material

senescente en pie es una situación poco frecuente en la región. La otra razón es que en los experimentos de Namur et al. (pastos nativos) y Avila et al. (pasturas de buffel grass) contemplan la variabilidad intra-estacional de la EUR mientras que en esta tesis se obtiene un solo valor de EUR para toda la estación de crecimiento.

Finalmente, se evaluó la consistencia y capacidad predictiva de los modelos, utilizando análisis de regresión simple entre los valores de PPNAH y PPNAL estimados mediante el modelo de eficiencia, versus las estimaciones de campo PPNAH y PPNAL. El valor de r², y los test de pendiente 1 y ordenada al origen 0, fueron la medida de consistencia y capacidad predictiva de las estimaciones de PPNAH y PPNAL con el modelo de eficiencia de Monteith (1972).

3.3. Resultados

3.3.1. Descomposición de la señal de IVN en los componentes leñoso y herbáceo

La Figura 3.2 presenta los valores del IVN, y sus componentes leñoso y herbáceo durante 10 períodos de crecimiento para dos sitios contrastantes de un potrero ocupado por vegetación nativa ("El Jardín"). La dinámica temporal del IVN fue similar entre los sitios ubicados cerca (1000 m) y lejos (9000 m) de la aguada, pero la señal de W fue mayor en el sitio cerca de la aguada y la de H fue mayor en el lejano a la aguada.

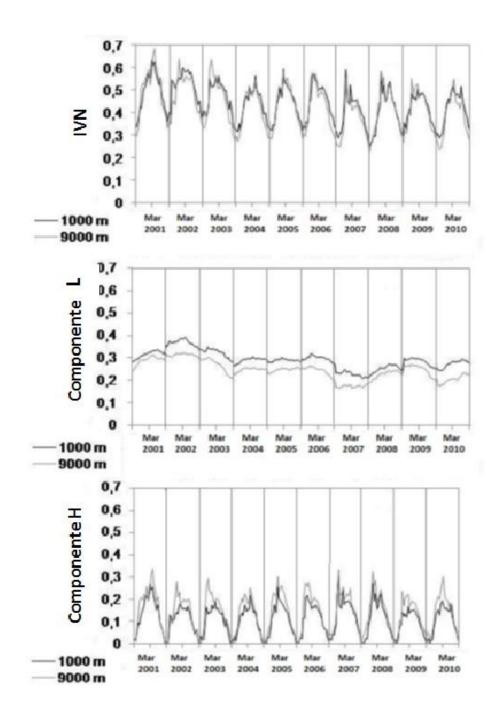


Figura 3.2. Ejemplo del procedimiento para discriminar los componentes leñosos (L, Panel medio) y herbáceos (H, Panel inferior), a partir de la señal del índice de vegetación de diferencia normalizada MODIS (IVN, Panel superior). Se comparan dos pixel contrastantes (a 1000 m y 9000 m de la aguada) de un potrero de vegetación nativa. (Basado sobre la metodología de Lu et al. 2003).

3.3.2. Modelos empíricos de estimación de la productividad primaria neta aérea herbácea y leñosa

Los modelos empíricos obtenidos mediante análisis de regresión lineal para estimar la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL) no fueron significativos. En cambio, se obtuvieron modelos significativos para PPNAH que difirieron entre sitios con vegetación nativa, y sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass (Cuadro 3.2.).

Cuadro 3.2. Parámetros (pendiente, ordenada al origen, r² y valor de p) del análisis de regresión lineal entre producción primaria neta aérea herbácea (PPNAH, g m² año¹), estimado a campo mediante corte (Y) y el índice espectral (X) para comunidades de vegetación nativa (n=14) y sitios rolados y sembrados con buffelgrass (n=14). Solo se incluyeron modelos significativos (p<0.05).

Variable independiente *	PPNAH (g MS m ⁻² año ⁻¹)	PPNAH (g MS m ⁻² year ⁻¹)	
	Comunidades vegetales nativas	Sitios rolados y sembrados con buffelgrass	
IVN _{IA}	$Y = 20.4X - 104.7$ $r^2 = 0.32$ $p = 0.0345$		
H_{IA}	$Y = 69,4X - 112,6 r^2 = 0,72 p = 0,0001$	$Y = 212,6X - 382,3$ $r^2 = 0,61$ $p = 0,0010$	
$IVN_{IA} \times (H_{IA} / (H_{IA} + L_{IA}))$	$Y=229,7X - 311,7 r^2=0,34 p=0,0286$		
IVN _p	Y=444,5X - 162,7 r ² =0,76 p=0,0001		
H_p	$Y=631,6X-83,6$ $r^2=0,88$ $p=0,0001**$	$Y=997.8X-42.0$ $r^2=0.27$ $p=0.0551$	
$IVN_p \times (H_p / (H_p + L_p))$	$Y=601,6X-86,9$ $r^2=0,88$ $p=0,0001$	$Y=1107,0X - 93,4 r^2=0,33 p=0,0324$	
IVN _E	$Y=48.0X - 148.7$ $r^2=0.50$ $p=0.0048$		
H_{E}	$Y=102,3X-121,7 r^2=0,79 p=0,0001$	$Y = 235.8X - 279.5$ $r^2 = 0.68$ $p = 0.0003 **$	
$IVN_E \times (H_E / (H_E + L_E))$	$Y=112.9X - 120.5 r^2=0.80 p=0.0001$	$Y = 220,6X - 214,2$ $r^2 = 0,65$ $p = 0,0005$	

* Acrónimos v sub-índices

IVN: índice de vegetación normalizado.

H: componente herbáceo resultado del proceso de descomposición del IVN.

L: componente leñoso resultado del proceso de descomposición del IVN.

IA: integral anual.

p: máximo valor anual (pico).

E: integral estacional, (desde diciembre a abril para H y desde noviembre a mayo para L)

Mientras en comunidades de vegetación nativa los 9 modelos empíricos para estimar PPNAH fueron significativos (p<0,05), en sitios rolados y sembrados con buffelgrass solo 5 modelos fueron significativos (p<0,05). En todos los casos, los modelos para estimar PPNAH tuvieron mayor ajuste en comunidades con vegetación nativa. También, las pendientes y ordenadas al origen de los modelos para vegetación nativa y pasturas de buffelgrass fueron diferentes entre sí (p<0,05). El proceso de desagregación de la señal de IVN para obtener su componente H mejoró sustancialmente el ajuste de los modelos. Luego, en sitios rolados y sembrados con buffelgrass los modelos basados en IVN no fueron significativos (p>0,05).

^{**} Modelos seleccionados para el proceso de validación

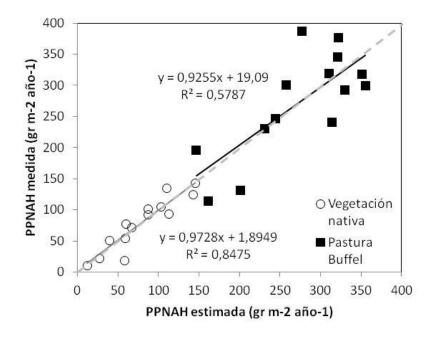


Figura 3.3. Análisis de la predictibilidad de los modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) en comunidades con vegetación nativa, y en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass. PPNAH fue estimada mediante los modelos de regresión lineal seleccionados en la tabla 4, donde el estimador de PPNAH fue H_P en comunidades con vegetación nativa y H_E en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass. H_P es el valor máximo ("pico") que alcanza el componente herbáceo del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) durante un año de crecimiento (01 septiembre hasta 31 de agosto), y H_E es la integral del componente herbáceo del IVN durante el período de crecimiento (desde 01 diciembre hasta 30 de abril). La PPNAH medida se corresponde a los valores obtenidos a campo mediante corte.

Finalmente, el modelo empírico para estimar PPNAH en comunidades con vegetación nativa fue a partir de H_P, en cambio para pasturas de buffelgrass fue a partir de H_E. En la Figura 3.3 puede observarse que ambos modelos presentaron un nivel de predictibilidad aceptable, con mayor nivel de ajuste en comunidades con vegetación nativa que en sitios rolados y sembrados con buffelgrass (r² = 0,8475 vs r² = 0,5787). En ambos casos, las pendientes no fueron diferentes de 1 (p>0,05), ni las ordenadas al origen fueron diferentes de 0 (p>0,05). El rango de variación de los valores de PPNAH fue diferente para comunidades con vegetación nativa (desde 10 a 150 gr m⁻² año⁻¹) que en pasturas de buffelgrass (desde 150 a 400 gr m⁻² año⁻¹).

3.3.3. Modelos de eficiencia para estimar la productividad primaria neta aérea herbácea y leñosa

Se obtuvieron relaciones significativas (p<0.05) entre PPNAH estimada mediante el modelo de eficiencia de Monteith (1972) y la PPNAH medida a campo por corte (Figura 3.4.). Tanto para sitios de vegetación nativa como para pasturas de buffelgrass, los niveles de ajuste de los modelos de regresión fueron aceptables ($r^2 \sim 0,70$) y las pendientes y ordenadas al origen no fueron diferentes de 1 y 0 respectivamente (p>0.05).

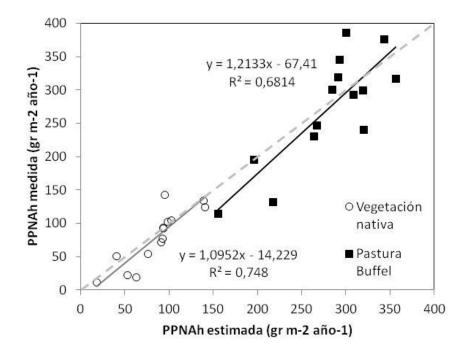


Figura 3.4. Análisis de la predictibilidad de los modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) en comunidades con vegetación nativa, y en sitios rolados y sembrados con pasturas de buffelgrass. PPNAH fue estimada mediante el modelo propuesto por Monteith (1972), PPNAH = fRFAAH x RFAi x EURH, donde fRFAAH es la fracción absorbida de la radiación fotosintéticamente activa por la vegetación herbácea, RFAi es la radiación incidente y EURH es la eficiencia de la vegetación herbácea para convertir energía solar en productividad. Los valores de RFAi fueron integrados para el período de crecimiento de la vegetación herbácea (desde 01 diciembre hasta el 30 de abril). La PPNAH medida se corresponde a los valores obtenidos a campo mediante corte.

La estimación de PPNAL en comunidades con vegetación nativa (Figura 3.5.), mediante el modelo de eficiencia de Monteith (1972) fue significativa (p<0,05), con un nivel de ajuste aceptable pero menor al obtenido para PPNAH (r² = 0,5008 versus r² = 0,7480). Aun cuando los valores de las pendientes y ordenada al origen no fueron diferentes de 1 y 0 respectivamente (p>0.05), se observa una leve tendencia a sobrestimar valores de PPNAL menores a 150 g m² año¹ y subestimar valores de PPNAW superiores a 200 g m² año¹.

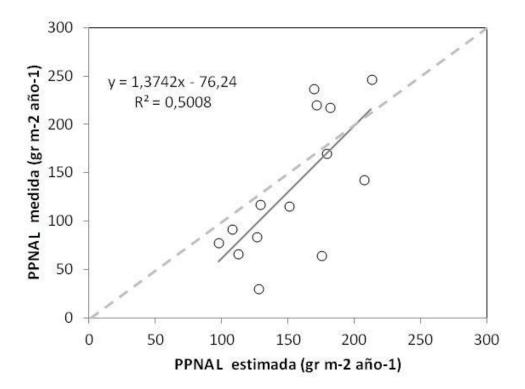


Figura 3.5. Análisis de la predictibilidad de los modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL) en comunidades con vegetación nativa. PPNAL fue estimada mediante el modelo propuesto por Monteith (1972), PPNAL = fRFAAL x RFAi x EURL, donde fRFAAL es la fracción absorbida de la radiación fotosintéticamente activa por la vegetación leñosa, RFAi es la radiación incidente y EURL es la eficiencia de la vegetación leñosa para convertir energía solar en productividad. Los valores de RFAi fueron integrados para el período de crecimiento de la vegetación leñosa (desde 01 noviembre hasta el 31 de mayo). La PPNAL medida se corresponde a los valores obtenidos a campo, mediante corte y el uso de variables alométricas.

3.4. Discusión

Los modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL), basados en datos provenientes de sensores remotos satelitales y algoritmos que descomponen la señal del índice de vegetación normalizado (IVN) en sus componentes herbáceo (H) y leñoso (L), ajustaron aceptablemente con datos obtenidos a campo (ver Cuadro 3.2. y Figuras 3.3., 3.4. y 3.5.). Estos resultados permitirían transformar series históricas de datos de IVN (2000 – 2015) en mapas de PPNAH y PPNAL, para comunidades con vegetación nativa y sitios rolados y sembrados con buffelgrass del Chaco Árido.

Los modelos desarrollados en este capítulo difieren de aproximaciones previas para discriminar componentes herbáceos y leñosos a partir de datos espectrales satelitales (Defries et al. 2000, Scanlon et al. 2002, Roderick et al. 1999, Lu et al. 2003). Estos proveen una estimación directa de PPNAH y PPNAL a mayor resolución espacial. Estudios previos se sustentaron sobre productos de IVN AVHRR con un tamaño de pixel entre 5 y 8 km. En cambio, los modelos presentados en este capítulo se basaron sobre productos IVN MODIS (pixel = 250 m). El poder explicativo de los modelos empíricos se incrementó sustancialmente al estimar las contribuciones H y L del IVN (Cuadro 3.2.). Mientras con datos de IVN es posible estimar la PPNA (Gowards et al. 1985; Tucker et al. 1985; Box et al. 1989; Prince, 1991; Paruelo et al. 1997; Piñeiro et al. 2006), en ecosistemas donde conviven especies herbáceas y leñosas, poder discriminar la contribución de ambos componentes es crítico para definir acciones de manejo y evaluar la eficiencia de sistemas de producción ganadera.

Las pendientes de los modelos empíricos para estimar PPNAH fueron menores en comunidades vegetales nativas que en sitios rolados y sembrados con buffelgrass (Cuadro 3.2.). Tales diferencias podrían atribuirse a una mayor eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de buffelgrass en relación a los pastos nativos. A nivel poblacional, e integrando el período completo de crecimiento (diciembre – abril), Casado (2010) observó que la EUR de buffelgrass varió entre 2.62 g MS MJ⁻¹ and 2.91 g MS MJ⁻¹. También, Avila et al. (2015) estimaron valores de EUR para buffelgrass entre 0,8 g MS MJ⁻¹ y 1,3 g MS MJ⁻¹. Finalmente, Namur et al. (2011) encontró que en *Trichloris crinita* (un pasto perenne nativo dominante en condiciones buenas y regulares de comunidades vegetales nativas del Chaco Árido), la EUR varió entre 0,33 g MS MJ⁻¹ y 0,41 g MS MJ⁻¹.

Los modelos empíricos para estimar PPNAL basados en regresiones lineales, fueron todos no significativos (p>0,05), independientemente del índice espectral utilizado como estimador. Existe un conjunto de factores que incrementan la complejidad, y por ende las fuentes de errores, en el proceso de calibración de modelos para estimar PPNAL respecto a PPNAH. Quizás, gran parte de esos factores estén asociados a la naturaleza del componente leñoso de la vegetación. En principio, las estimaciones a campo de la PPNAL involucran procedimientos más complejos que las estimaciones de PPNAH. La PPNAL integra, tanto el carbono fijado en nuevas estructuras (hojas, ramitas, flores y frutos), como el incremento leñoso de estructuras previas. La PPNAL acumulada como nuevas estructuras fue estimada a campo mediante corte (arbustos), o

mediante ecuaciones alométricas (árboles). El incremento leñoso tanto de arbustos como árboles fue estimado mediante ecuaciones alométricas.

Así, cuando la forma de estimar PPNAL en un sitio determinado es mediante la suma de las PPNAL de cada uno de los individuos, una de las principales fuentes de error está asociada a las ecuaciones alométricas utilizadas (Sala y Austin, 2000). Más aún, las ecuaciones alométricas utilizadas en este capítulo fueron calibradas en diferentes sitios, algunos incluidos en la región de estudio, pero otros correspondientes a regiones vecinas. Otra posible fuente de error de las estimaciones de PPNAL a campo, podría atribuirse a la vida media de las hojas de las especies leñosas perennifolias. Teniendo en cuenta que el estado fenológico de hoja verde en pie es muy variable entre las especies leñosas evaluadas (Martín et al. 1997), es probable que parte de las hojas verdes de algunas especies hayan caído al suelo en el momento de realizar las estimaciones de PPNAL a campo (abril – mayo).

Los modelos de eficiencia en el uso de la radiación fueron significativos (p<0,05), tanto para estimar PPNAH como PPNAL. La relación entre valores estimados por el modelo y medidos a campo no fue diferente de la recta 1:1 para el componente herbáceo (ver Figura 3.4.) y leñoso (ver Figura 3.5.) de la vegetación. Sin embargo, es posible observar un nivel de dispersión importante en las estimaciones del modelo de eficiencia, especialmente para PPNAL. Además de las fuentes de error mencionadas en las estimaciones a campo de PPNAL, también es posible detectar otras fuentes de error relacionadas a las estimaciones de PPNAL mediante el modelo de Monteith (1972). Por ejemplo, la transformación del componente leñoso del IVN (L) en fRFAAL mediante

una ecuación exponencial obtenida a campo (ver Capítulo 2), presenta como fuente de error la contribución de material no fotosintético en la radiación interceptada (Gamon et al. 1995; Jenkins et al. 2007).

También, las estimaciones de EURL podrían tener tres posibles fuentes de error. La estimación de EUR realizada a campo para las cuatro especies leñosas representativas de tipos funcionales (árbol y arbusto perennifolio y caducifolio) encierra limitaciones metodológicas a partir de las mediciones de las dos variables que le dan origen, la PPNA y la RFAA (ver capítulo 2 para más detalles). Otra fuente de error podría atribuirse a la generalización de esos cuatro valores de EUR al resto de las especies involucradas en cada uno de los cuatro tipos funcionales leñosos. Sin embargo, esta generalización de los valores de EUR dentro de cada tipo funcional leñoso, puede ser un supuesto relativamente consistente. Prado y Moraes (1997) detectaron que la relación entre la capacidad fotosintética y la RFAA en especies leñosas de la región de "Cerrado" en Brasil, depende de la fenología foliar.

Otro aspecto discutible, es que la estimación final del EURL de cada sitio fue el promedio de las EUR de cada tipo funcional leñoso, ponderado por su cobertura aérea. Este procedimiento aditivo supuso la no interacción en la absorción de luz de los diferentes individuos leñosos. Sin embargo, los arbustos y árboles de diferentes alturas se entremezclan en espacios de pocos metros, donde la interacción de la luz con el follaje podría contraponerse al supuesto aditivo de las EUR. Por ejemplo, en bosques del centro – norte de EEUU se observó que la interacción de la luz al atravesar canopias heterogéneas y profundas, modifican los valores de EUR como consecuencia del aporte

de luz difusa (Jenkins et al. 2007). Luego, ha sido documentado en diferente tipos de ecosistemas, desde cultivos hasta bosques, las ventajas que proporciona la luz difusa frente a la luz directa, incrementando la EUR (Gu et al. 2002). Por lo tanto, los valores de EUR estimados en individuos relativamente aislados de especies leñosas y herbáceas en el capítulo 2, presentan limitaciones en ser aditivamente considerados en una comunidad vegetal heterogénea, donde los individuos se encuentran entremezclados en espacios de pocos metros.

Podría ser una fuente de error considerar constante la EUR de cada tipo funcional leñoso durante los 7 meses del período de crecimiento de estas especies. En este sentido, se observó en arbustales mediterráneos que el índice de reflectancia fotoquímica (PRI), un estimador espectral de EUR (Gamon et al. 1992; Garbulsky et al. 2011), presentó una marcada variación estacional (Filella et al. 2004). También, Garbulsky et al. (2008) observaron variaciones estacionales de EUR (y también de PRI) en bosques mediterráneos.

Los valores de EURH y las relaciones empíricas H – fRFAAH, utilizadas en las estimaciones de PPNAH mediante modelos de eficiencia, también presentan limitaciones, especialmente en comunidades de vegetación nativa. En efecto, en comunidades nativas se utilizaron valores de EURH y modelos empíricos H – fRFAAH provenientes de un experimento manipulativo realizado con el pasto perenne nativo *Trichloris crinita* (Namur et al. 2011). Sin embargo, en el componente herbáceo de la vegetación de los 14 sitios de vegetación nativa se registraron más de 30 especies (incluyendo pastos perennes, pastos anuales y hierbas anuales). Así, aún cuando todas

las especies herbáceas de la región presentan metabolismo de carbono tipo C4 (Ragonese y Castiglioni, 1970; Morelo et al. 1985) es esperable que presenten valores de EUR y relaciones H – fRFAAH distintas, en función de su estructura vegetativa, y de aspectos funcionales como la partición de recursos a estructuras aéreas y subterráneas (Kiniry et al. 1999).

Otro aspecto a discutir sobre los valores de EURH y las relaciones empíricas H – fRFAAH utilizadas, es que estas fueron construidas en parcelas puras de pastos, sin presencia de especies leñosas. Sin embargo, en los sitios evaluados (comunidades vegetales nativas y pasturas de buffelgrass) los pastos conviven con especies leñosas, las cuales generan proporciones variables de sombra. Así, existen estudios que comprueban que la EUR en sistemas silvopastoriles se incrementa linealmente con la cantidad de luz difusa que el dosel arbóreo permite transmitir (Wall et al. 2010), e incluso exponencialmente en otros casos (Feldhake y Belesky, 2009). Particularmente, para *Trichloris crinita*, se observó que solo a altos niveles de sombreo (65% de reducción de luz directa) se reduce la PPNA, pero a niveles medios de sombreo la PPNA fue similar que sin sombreo (Cavagnaro y Trione, 2007). En pasturas de buffelgrass, se observó que la EUR se incrementa en situaciones de sombreo arbóreo versus situaciones de insolación directa (Ribaski y Menezes, 2002).

No solo factores relacionados directamente con la EUR podrían generar error en las estimaciones de PPNAH y PPNAL con los procedimientos utilizados. Otra fuente de error podría estar asociada con considerar constante el IVN del suelo descubierto. Aun cuando se contempla un valor de IVN para el suelo descubierto (d) en la metodología

utilizada en el proceso de estimación de los componentes herbáceos y leñosos del IVN (H y L respectivamente), este se consideró constante estacionalmente e invariante entre sitios. De acuerdo a las observaciones de IVN de suelo descubierto a campo sus variaciones temporales fueron menores (Capítulo 2, Figura 2.6. panel inferior). Sin embargo podría haber diferencias importantes en el IVN del suelo descubierto según el tipo de suelo. Montandon y Small (2008) detectaron una gran variabilidad (CV = 50%) en casi 3000 observaciones del IVN del suelo descubierto. Los autores observaron que los pastizales y arbustales podrían ser los sitios más afectados en las estimaciones de parámetros de vegetación a partir del IVN si se desconoce el IVN del suelo descubierto. Son multiples los factores que afectan la variabilidad del IVN del suelo, pero quizás el de mayor impacto sea el color del suelo (Huete et al. 1994; Bannari et al. 1995). Una posible solución a este inconveniente sería contar con un catálogo de IVN de suelo descubierto asociado al tipo de suelo, de acuerdo al color de los suelos cartografiados en la región.

A pesar de las limitantes analizadas, puede sintetizarse que los modelos de eficiencia para estimar PPNAH y PPNAL resultaron un avance frente a los modelos empíricos. Mientras la predictibilidad de PPNAH en comunidades vegetales nativas fue relativamente inferior con el modelo de eficiencia que con el modelo empírico, la PPNAH en pasturas de buffelgrass y la PPNAL en comunidades vegetales nativas mejoraron su predictibilidad sustancialmente con el modelo de eficiencia (Figuras 3.3., 3.4. y 3.5.). Las bondades del modelo de eficiencia frente a un modelo empírico no solo deben ser analizadas desde el nivel de ajuste de su predictibilidad. Por ejemplo, modelos de estimación de PPNA basados en EUR podrían ser utilizados a partir de datos de IVN de sensores satelitales diferentes, siempre que se validen las relaciones IVN – fRFAA

(Piñeiro et al. 2006). Además, los modelos empíricos limitan su predictibilidad al rango de valores con los cuales fueron generados.

Futuros estudios deberían apuntar a incrementar los niveles de precisión de las estimaciones de PPNAH y PPNAL, a partir de integrar datos satelitales de IVN con el uso del modelo de eficiencia de Monteith (1972). Así, debería hacerse hincapié en mejorar las estimaciones de EUR en especies leñosas, utilizando instrumental que permita reemplazar las mediciones de PPNA presentadas en el capítulo 2 por mediciones de fijación de carbono, contemplando variaciones estacionales (Sims et al. 2006; Jenkins et al 2007; Garbulsky et al. 2008). Sería oportuno generar estimaciones de EUR en especies herbáceas con diferente estructura de planta (Kiniry et al. 1999), para evitar generalizaciones erróneas en los procesos de escalamiento. Convendría explorar con mayor profundidad la relación IVN – fRFAA, descontando en las especies leñosas el efecto de tejido no fotosintético (Gamon et al. 1995), incluyendo el factor sombra en las especies herbáceas (Ribaski y Menezes, 2002). Finalmente, es necesario explorar el efecto de diferentes controles ambientales y antrópicos sobre la EUR (Piñeiro et al. 2006) de especies leñosas y herbáceas.

3.5. Conclusiones

La desagregación de series de tiempo del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) MODIS en sus componentes leñoso (L) y herbáceo (H) permitió generar modelos de estimación satelital de la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL) y herbácea (PPNAH) con aceptable ajuste.

Los modelos empíricos basados en análisis de regresión lineal entre PPNAH y PPNAL, con IVN y sus componentes H y L, solo fueron significativos para estimar PPNAH pero no PPNAL.

Los modelos mecanísticos basados en la eficiencia de la vegetación para transformar radiación absorbida en PPNA, presentaron niveles de predicción satisfactorios de la PPNAH en comunidades nativas y pasturas de buffelgrass, y de PPNAL en comunidades vegetales nativas.

Estimaciones de eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de especies leñosas y herbáceas en experimentos manipulativos de campo controlados que puedan simular diferentes escenarios ambientales y antrópicos permitirían incrementar el ajuste de las estimaciones de PPNAH y PPNAL a partir de series de IVN MODIS.

Los niveles de ajuste y predictibilidad obtenidos mediante los modelos de estimación de PPNAH y PPNAL a partir de series de tiempo de IVN MODIS abren una ventana de oportunidad metodológica que facilitaría la planificación forrajera de establecimientos ganaderos a escala predial, la evolución de masas boscosas y la evaluación de tendencias de conservación de ecosistemas a escala regional.

CAPÍTULO 4

Patrones espaciales y temporales de la productividad herbácea y leñosa en el Chaco Árido: una aproximación con sensores remotos

4.1. Introducción

La PPNA es muy variable en el espacio y el tiempo a diferentes escalas. Particularmente, en ecosistemas limitados por la disponibilidad de agua, el factor que más influye en esa variabilidad espacio – temporal es la precipitación. Así, la precipitación es el principal control de la variación espacial de la PPNA en pastizales, arbustales y bosque secos a escala regional (Bai et al. 2008; Briggs y Knapp, 1995; Lauenroth, 1979; Le Houérou et al., 1988; Paruelo et al., 1999; Rutherford, 1980; Sala et al., 1988; Walter, 1939). Luego, en diversos estudios se observó que la relación entre PPNA y precipitación para sitios individuales presenta una pendiente diferente que la relación basada sobre la PPNA promedio, de sitios localizados a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (Lauenroth y Sala, 1992; Paruelo et al. 1999; Jobbágy y Sala 2000, Huxman et al. 2004).

Los análisis de la relación PPNA – precipitación se han realizado a diferentes escalas de tiempo, desde análisis interanuales (Lauenroth y Sala, 1992; Silvertown et al. 1994; Briggs y Knapp, 1995; Jobbágy y Sala, 2000; Yahdjian y Sala, 2006), estacionales (Reynolds et al. 1999; Svejcar et al. 1999), e incluso dentro de cada período de crecimiento de la vegetación (Knapp et al. 2002; Fay et al. 2003). Desde un punto de vista espacial, también las relaciones PPNA – precipitación se han analizado desde escalas de menor detalle a otras más detalladas. Desde estudios regionales como los ya mencionados, pasando a situaciones más locales (Reynolds et al. 1999; Svejcar et al. 1999; Yahdjian y Sala, 2006), hasta estudios a escala de parche y tipo funcional de la vegetación (Reynolds et al. 2004).

Las variaciones espaciales y temporales de la PPNA en ecosistemas áridos y semiáridos a diferentes escalas no solo responden a controles ambientales como la precipitación, sino también al régimen de determinados disturbios, tipo de biomas y clases de suelo (Ruppert et al. 2012). En este tipo de ecosistemas los disturbios que tienen importante influencia sobre la PPNA son el fuego, el pastoreo y la deforestación (Briggs y Knapp, 1995; Oesterheld et al. 1999; Baldi y Jobaggy, 2012). En este sentido las variaciones de la PPNA con las precipitaciones varía según la intensidad de disturbios como el pastoreo, dependiendo incluso del tipo de ambiente en el cual ocurre (Ruppert et al. 2012).

Los antecedentes sobre la respuesta de la PPNA al pastoreo a escala regional no son plenamente coincidentes. Mientras algunos estudios basados en meta – análisis indican que el efecto del pastoreo sobre la PPNA es similar a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (Oesterheld et al. 1999), otros con metodología similar observaron que en sitios con menor precipitación media anual el pastoreo tiende a causar reducciones de PPNA (Milchunas y Lauenroth, 1993). Finalmente, estudios acotados a una región semiárida particular, basados en sensores remotos, observaron que los efectos del pastoreo sobre la PPNA tienden a ser mayores y negativos en sitios con menor precipitación, aunque este patrón es menos claro en años húmedos (Blanco et al. 2008).

En regiones áridas y semiáridas, los efectos del pastoreo sobre la PPNA a una escala espacial más local se encuentran regulados por otros controles. La carga animal y la

posibilidad de dar descansos a potreros mediante rotaciones estratégicas permitirían regular la intensidad y frecuencia de defoliación de los herbívoros domésticos sobre las plantas (Holecheck et al. 2001; Briske et al. 2008). En general el pastoreo intenso y continuo remueve área foliar dificultando el rebrote posterior (Caldwell et al. 1981; Briske y Richards 1995) y debilitando las raíces hasta comprometer la supervivencia de las 1977). plantas (Hodgkinson Bass Becking, En general, en estas regiones, el pastoreo de animales domésticos (bovinos, caprinos y ovinos) se desarrolla en potreros de grandes superficies y con escasa distribución de aguadas (sitios naturales o artificiales de abrevado). Esto provoca cambios en la intensidad del pastoreo en relación con la distancia a la aguada (Lange 1969, Graetz y Ludwig 1978, Andrew 1988, Pickup y Chewings 1994, Nash et al. 1999). Frecuentemente se ha observado que la PPNA aumenta con la distancia a la aguada, aunque estos gradientes espaciales de pastoreo son variables entre años dependiendo de las precipitaciones (Pickup y Chewings, 1994; Blanco et al. 2008).

No solo la PPNA total ha sido motivo de atención de científicos, ecólogos y manejadores de ecosistemas áridos y semiáridos, sino también su distribución en tipos funcionales. Particularmente, la distribución de la PPNA en tipos funcionales herbáceos y leñosos, y su relación con controles ambientales y el régimen de disturbios a diferentes escalas temporales y espaciales, es un tema central para la conservación y el manejo en estas regiones. La proporción de especies herbáceas y leñosas tiene una fuerte influencia sobre la PPNA (Van Auken 2000) donde conviven ambos tipos funcionales, y son las más susceptibles a sufrir cambios en las proporciones de bioformas dominantes (Allen y Breshears 1998) en relación a variaciones climáticas, el

régimen de disturbios (pastoreo, fuego y deforestación) y la interacción clima – disturbio.

Algunos modelos de simulación (Williams y Albertson 2006) indican que con mayor intensidad de pastoreo y alta variabilidad interanual de las precipitaciones, incrementarían procesos de incremento leñoso en detrimento de tipos funcionales herbáceos. Por otro lado en regiones de bosques secos como el Chaco seco, la apropiación forestal de la PPNA, la ocurrencia de disturbios como fuegos y deforestación para la agricultura aumentan hacia sitios con mayor régimen pluviométrico (Rueda et al. 2013).

Las interrelaciones entre la PPNA, la variabilidad de las precipitaciones, la proporción de tipos funcionales leñosos y herbáceos y el régimen de pastoreo pueden ser de distinto tipo y magnitud. Más aun, estas interacciones ocurren a diferentes escalas de tiempo y espacio. En diversas oportunidades se planteó entender estas interacciones mediante el análisis de variaciones de la PPNA y de la eficiencia en el uso de las precipitaciones (EUP = PPNA/precipitación) en tiempo y espacio, (Prince et al. 1998; Nicholson et al. 1998).

Sin embargo, mientras existen estimaciones de PPNA y EUP para grandes superficies basadas en el uso de sensores remotos satelitales, no se han realizado estimaciones de PPNA leñosa y herbácea separadamente con esa extensión espacial. En este capítulo se propuso analizar patrones espaciales y temporales de la PPNA herbácea

(PPNAH) y leñosa (PPNAL) utilizando procedimientos metodológicos desarrollados en el capítulo 3. Así, se integraron el uso de series de tiempo del índice de vegetación normalizado (IVN) del sensor MODIS, con estrategias de desagregación de las series de IVN MODIS en sus componentes herbáceos (H) y leñosos (L), y finalmente se incorporaron H y L en el modelo de estimación de la PPNA propuesto por Monteith (1972) para estimar PPNAH y PPNAL. Los estudios se realizaron dentro de la región del Chaco Árido. Específicamente se estudiaron:

- 1) Cambios de PPNAH y PPNAL en comunidades vegetales nativas, a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA). Se espera que la PPNAH y la PPNAL se incrementen linealmente en relación a la precipitación media anual a lo largo del gradiente regional, siendo la tendencia de PPNAH más acentuada que la de PPNAL.
- 2) Relaciones temporales entre PPNAH y PPNAL con las precipitaciones para sitios puntuales, tanto en comunidades con vegetación nativa, como en sitios rolados y sembrados con buffelgrass. La hipótesis planteada fue que PPNAH se comporta diferente a PPNAL en relación a las variaciones de las precipitaciones anuales, debido a que sus sistemas radiculares son distintos. Así, se planteó que el componente herbáceo de la vegetación, cuyo sistema radical es más superficial, presentaría una relación más estrecha con la precipitación que el componente leñoso.
- 3) Patrones espaciales de la PPNAL y la PPNAH a escala de potrero, a lo largo de gradientes de pastoreo desde la aguada. Se hipotetizó que los efectos del pastoreo o sobre PPNAH son diferentes que sobre PPNAL, debido a que dichos componentes de la vegetación son utilizados de manera diferencial por el ganado bovino de hábito

preferentemente pastoreador. Así, se esperaba que PPNAH aumentara con la distancia a la aguada más intensamente que PPNAL.

4) Diferencias de estos gradientes locales de pastoreo a lo largo del gradiente regional de precipitaciones. Se planteó la hipótesis de que los efectos del pastoreo sobre la PPNA serían diferentes en sitios con distinta PMA. Principalmente se esperaba que la los cambios de PPNAH con la distancia a la aguada sean más marcados en sitios con menor PMA, debido a que en estos sitios el proceso de reemplazo de especies herbáceas preferidas por el ganado por otras especies herbáceas menos preferidas es menos evidente que en sitios con mayor PMA. De esta manera en sitios con menor PMA los efectos del pastoreo se manifestarán más directamente sobre la PPNAH.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Datos espectrales

Se utilizó el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) obtenido desde el sensor MODIS, montado sobre la plataforma del satélite TERRA. Este producto (MOD13Q1) es un compuesto temporal obtenido cada 16 días con una resolución espacial de 250 m (Huete et al. 2002). Se cubrió un total de 10 períodos de crecimiento entre septiembre 2000 y agosto 2010, que representan 230 imágenes (23 fechas x período de crecimiento). Los períodos de crecimiento se ordenaron desde septiembre a agosto porque el mínimo IVN en las comunidades vegetales de la región

ocurre en agosto (Zerda y Tiedemann, 2010). El tamaño del recorte del mosaico (h12v11 + h12v12) del IVN MODIS (pixel = 250 m), para cubrir la totalidad de la región del Chaco Árido, fue de 2030 filas y 1150 columnas (límite superior izquierdo: 28° 30′ S - 67° 30′ W, límite inferior derecho: 33° 00′ S - 64° 30′ W).

4.2.2. Procesamiento de imágenes satelitales

Primeramente, a partir de la imagen de IVN MODIS generada (2030 filas, 1150 columnas, 230 fechas), se obtuvieron dos escenas de igual tamaño de los componentes leñosos (L) y herbáceos (H), mediante un "script" generado en R. Este script integró los procedimientos descriptos en el punto 3.2.3 del capítulo 3. Luego, desde las escenas de L y H se generaron las imágenes de PPNAL y PPNAH (2030 filas, 1150 columnas, 230 fechas) aplicando el modelo de Monteith (1972) mediante el módulo "Model Maker" de ERDAS Imagine 9.1. Para ello, se aplicó el mismo procedimiento descripto en el punto 3.2.5 del capítulo 3 (Modelos de eficiencia).

4.2.3. Análisis estadístico

Cambios de PPNAH y PPNAL en un gradiente regional de precipitación

Se analizaron los cambios espaciales de PPNAL y PPNAH a lo largo del gradiente regional de precipitación en comunidades vegetales nativas. Para ello, se ubicó el gradiente regional de precipitaciones similar al estudio de Cabido et al. (1993), desde las cercanías de la población de Marayes (31º 17′ S - 67º 13′ W, Provincia de

San Juan) hasta las cercanías de la población de Chancaní (31º 22' S - 65º 27' W, Provincia de Córdoba; Figura 4.1.).

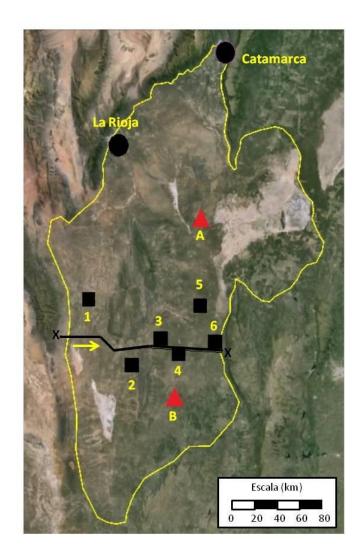


Figura 4.1. Región del Chaco Árido (contorno línea amarilla), vista satelital en Google Earth. Gradiente regional de precipitación media anual (PMA) marcado con línea negra llena entre X, la flecha amarilla indica el sentido de crecimiento de la PMA desde 230 mm hasta 457 mm. Ubicación de sitios de estudio de la relación entre productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH), leñosa (PPNAL) y total (PPNAtot = PPNAH + PPNAL) con la precipitación total (PPT) por período de crecimiento en comunidades con vegetación nativa y pasturas de buffelgrass contiguas (triángulos rojos, A: Los Cerrillos, B: Balde el Tala). Ubicación de sitios de estudio de gradientes de pastoreo (cuadrados negros, 1: San Isidro, 2: Sol de Mayo, 3: San Lorenzo, 4: El Jardín, 5: Miraflores, 6: Pinas).

El gradiente regional fue seleccionado evitando sitios con suelos azonales (Salinas de Mascasín y Sierras de Chepes) a partir de la observación de imágenes Landsat TM5. Se extrajeron todos los valores de PPNAH y PPNAL (promedio del período 2001 – 2010) que atravesó la "línea" del gradiente regional (760 pixel MODIS,

190 km). La precipitación media anual (PMA) de cada pixel, a lo largo del gradiente regional de precipitaciones, se estimó a partir de la ecuación empírica propuesta por Cabido et al (1993) donde PMA = 131,03 x longitud W (grados) – 9037,85. Finalmente, se analizó mediante regresión lineal la relación entre PPNAH, PPNAL y PPNA total (PPNAtot = PPNAH + PPNAL) con la PMA (variable independiente).

Relaciones temporales entre PPNAH y PPNAL con las precipitaciones

Se analizó la relación de PPNAH, PPNAL y PPNAtot con la precipitación total por período de crecimiento (PPT) en comunidades con vegetación nativa y en pasturas de buffelgrass contiguas, en dos sitios ("Los Cerrillos" y "Balde el tala", Tabla 5).

Cuadro 4.1. Descripción de los potreros seleccionados para los análisis de: a) la relación entre productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) con precipitación total por período de crecimiento; y b) gradientes de pastoreo (variación de PPNAH y PPNAL con la distancia a la aguada).

Nombre	Ubicación geográfica	Superficie	Precipitación	Distancia a la
Nombre	Obicación geogranica	(ha)	media anual (mm)	aguada (m)
Los Cerrillos pastura buffel	29° 59′ S - 65° 51′ W	107	377 (a)	
Los Cerrillos vegetación nativa	29° 58′ S - 65° 51′ W	109	377 (a)	
Balde el Tala pastura buffel	31° 48′ S - 66° 04′ W	61	376 (a)	
Balde el tala vegetación nativa	31° 48′ S - 66° 05′ W	61	376 (a)	
San Isidro	30° 54′ S - 66° 59′ W	2569	260 (b)	6300
Sol de Mayo	31° 29′ S - 66° 29′ W	1830	326 (b)	6000
San Lorenzo	31° 15′ S - 66° 08′ W	2505	371 (b)	6100
El Jardín	31° 16′ S - 66° 06′ W	2247	376 (b)	9700
Miraflores	30° 46′ S - 65° 46′ W	1903	420 (b)	8600
Pinas	31° 14′ S - 65° 40′ W	5689	434 (b)	9000

⁽a) Precipitación media anual estimada in situ mediante pluviómetro (período 2001 – 2010).

Ambos sitios se seleccionaron porque las pasturas de buffelgrass se implantaron antes del período de evaluación (1998 en "Los Cerrillos" y 1999 en "Balde el tala"), y

⁽b) Precipitación media anual (PMA) estimada mediante el modelo geográfico propuesto por Cabido et al. (1993), PMA = 9037,85 – [131,03 x longitud W (grados)].

porque de ambos sitios se cuenta con registros de precipitaciones confiables. La relación entre PPNAH. PPNAL y PPNAtot con PPT se evaluó mediante análisis de regresión lineal simple.

Patrones espaciales de la PPNAW y la PPNAH a escala de potrero

Se evaluó el efecto del pastoreo sobre PPNAH y PPNAL a partir del análisis de gradientes de pastoreo. Para ello se seleccionaron 6 potreros (Cuadro 4.1.) que tuvieran distancias a la aguada superiores a 5 km, una sola aguada y larga historia de pastoreo (superior a 50 años) con ganado doméstico (principalmente bovinos) y que no presentaron variaciones azonales de suelo a lo largo del gradiente (salinas, afloramientos rocosos o medanosos, presencia de depresiones topográficas significativas). Para la selección de estos 6 potreros se tuvo en cuenta el análisis visual de imágenes Landsat TM 5, imágenes de Google Earth y observaciones de campo.

Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la PPNAH y la PPNAL, se analizó la relación entre las mismas con la distancia a la aguada mediante análisis de regresión no lineal con uno o dos puntos de quiebre (Robbins et al. 2006). Se optó por este tipo de modelo de análisis porque incrementaría las posibilidades de interpretación ecológica de los resultados, debido al mayor número de parámetros involucrados respecto a un modelo de regresión lineal simple. Los valores de PPNAH y PPNAL de cada distancia a la aguada, se correspondieron a los valores promedios desde el período 2000 – 2001 hasta el período 2009 – 2010 de todos los pixeles de ese potrero con la misma distancia a la aguada. El análisis de regresión no lineal con uno o dos puntos de quiebre se realizó utilizando el procedimiento NLIN de SAS (Robbins et al. 2006).



Figura 4.2. Esquema de un análisis de regresión no lineal con punto de quiebre para evaluar gradientes de pastoreo (variación de la productividad primaria neta aérea herbácea [PPNAH] y leñosa [PPNAL] con la distancia a la aguada). La línea roja quebrada representa el modelo de regresión no lineal con un punto de quiebre. A es PPNA min (g m⁻² año⁻¹), el valor mínimo de PPNA (H o L) en el sector más cercano a la aguada con mayor impacto de pastoreo. B es PPNA max (g m⁻² año⁻¹), el valor máximo de PPNA (H o L), con mínimo efecto del pastoreo. C es DIST inf (H o W en m), corresponde a la distancia a la aguada para la cual el efecto del pastoreo sobre la PPNA se minimiza (punto de inflexión). C´ es DIST inf 2 (solo en L en m), corresponde a la distancia de un eventual segundo punto de inflexión, solo detectado en vegetación leñosa. D es DIST total (m), corresponde a la distancia desde la aguada (O) hasta el fondo del potrero. Pendiente (H o L en g m⁻² año⁻¹ km⁻¹) = [(B – A) / C] x 1000, corresponde a la tasa de variación de la PPNA (H o L) desde la aguada hasta DIST inf.

Se caracterizaron los 6 gradientes de pastoreo a partir de parámetros derivados del análisis de regresión no lineal con uno o dos puntos de quiebre. Los parámetros seleccionados para caracterizar los gradientes fueron (Figura 4.2.):

- PPNAH max: valor de PPNAH máximo en el gradiente de pastoreo (g ${\rm m}^{-2}$ a ${\rm \tilde{n}o}^{-1}$).
- PPNAH min: valor de PPNAH mínimo en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).
- DISTH inf: distancia al punto de inflexión para el cual se alcanza PPNAH max (m).
- Pendiente H: tasa de variación de la PPNAH desde la aguada hasta DISTH inf (g m⁻² año⁻¹ km⁻¹).

- PPNAL max: valor de PPNAL máximo en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).
- PPNAL min: valor de PPNAL mínimo en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).
- DISTL inf: distancia al punto de inflexión para el cual se alcanza PPNAL max (m).
- Pendiente L: tasa de variación de la PPNAL desde la aguada hasta DISTL inf (g m⁻² año⁻¹km⁻¹).
- Pendiente L2: tasa de variación de la PPNAL desde el segundo punto de inflexión (g m⁻² año⁻¹ km⁻¹).

Diferencias de gradientes locales de pastoreo en el gradiente regional de precipitaciones

Se evaluaron los cambios en el efecto del pastoreo (escala local) sobre PPNAH y PPNAL a lo largo del gradiente de PMA (escala regional). Para ello se realizaron dos evaluaciones. Se realizó un análisis de componentes principales a partir de los parámetros extraídos de la regresión no lineal con uno o dos puntos de quiebre para cada gradiente de pastoreo. Luego, se extrajeron los valores del primer componente principal y se relacionaron con la PMA de cada gradiente de pastoreo (potrero) mediante regresión lineal simple. Para el segundo análisis se estimó la pérdida relativa de PPNAH y PPNAL por pastoreo. La pérdida relativa de PPNAH y PPNAL se estimó como una proporción entre la superficie de un triángulo ([AB x OC]/2) en relación a la superficie de un rectángulo (OB x OC) (ver Figura 4.2.):

Pérdida relativa de PPNA (H o L) = [[[[PPNAmax - PPNAmin] x DISTinf] / 2] / [PPNAmax x DISTtotal]] x 100 donde DISTtotal es la distancia total desde a la aguada

al fondo del potrero (m). Finalmente se analizó la relación entre la pérdida relativa de PPNAH y PPNAL con PMA mediante análisis de regresión lineal simple.

4.3. Resultados

4.3.1. Cambios de PPNAH y PPNAL en un gradiente regional de precipitación

La productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH), leñosa (PPNAL) y total (PPNAtot = PPNAH + PPNAL), se incrementaron linealmente (p<0,05) a medida que aumentó la precipitación media anual (PMA) del sitio (Figura 4.3.). La pendiente del modelo espacial de PPNAH en función de PMA fue significativamente superior (p<0,05) al modelo espacial de PPNAL, lo cual indicaría que en este rango de PMA (240 mm – 460 mm) el componente herbáceo de la PPNA es más sensible que el componente leñoso a cambios de PMA. Contrariamente la ordenada al origen del modelo espacial de PPNAH fue significativamente menor (p<0,05) al modelo espacial de PPNAL. Así, en sitios con PMA menores a 240 mm, donde la PPNAH es prácticamente nula, la PPNAL mantendría una base de aproximadamente 150 g m⁻². Así, la hipótesis planteada sobre que las variaciones de PPNAH serían más marcadas que las de PPNAL a lo largo del gradiente regional de PMA, no fue rechazada.

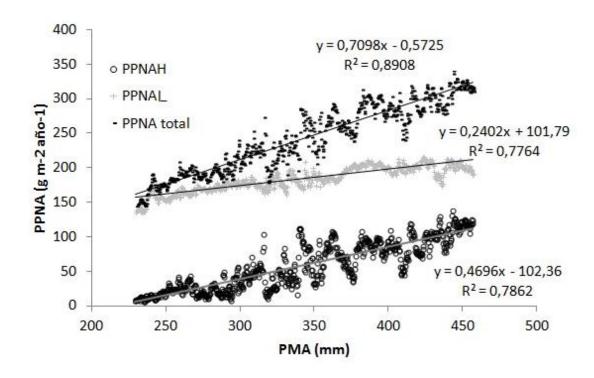


Figura 4.3. Relación entre la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH), leñosa (PPNAL) y total (PPNAtot) con la precipitación media anual (PMA) a lo largo de un gradiente regional de precipitaciones. Los valores de PPNAH, PPNAL y PPNAtot (= PPNAH + PPNAL) son promedio del período (2000 – 2001 al 2009 – 2010). Los valores de PMA fueron estimados a partir del modelo geográfico propuesto por Cabido et al. (1993) donde PMA = 9037,85 – [131,03 x longitud W (grados)]. Los modelos espaciales de regresión lineal simple fueron significativos (p<0,05).

4.3.2. Relaciones temporales entre PPNAH y PPNAW con las precipitaciones

Las variaciones de PPNAH, PPNAL y PPNAtot en relación a la precipitación total de cada período de crecimiento (PPT) fue variable dependiendo del sitio y el tipo de recurso vegetal (vegetación nativa o pastura de buffelgrass). Mientras en el sitio "Los Cerrillos" la PPNAH, la PPNAL y la PPNAtot de la vegetación nativa y las pasturas de buffelgrass variaron significativamente (p<0,05) en relación a la PPT; en "Balde el tala" solo PPNAH y PPNAtot en pasturas de buffelgrass se relacionó significativamente con PPT (Figura 4.4. – Cuadro 4.2.).

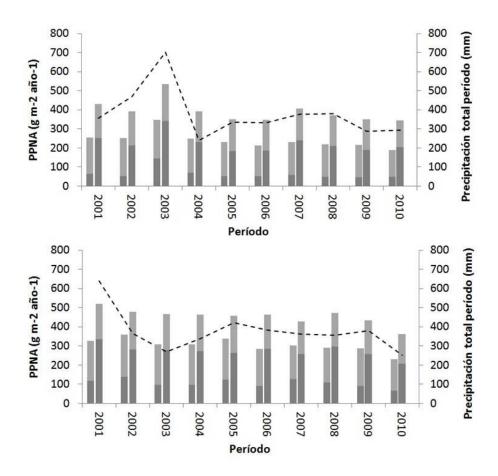


Figura 4.4. Variabilidad interanual de la la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH, gris oscuro) y leñosa (PPNAL, gris claro) en comunidades con vegetación nativa (columnas izquierdas) y pasturas de buffelgrass contiguas (columnas derechas) desde el período 2000 – 2001 hasta el período 2009 – 2010, en los sitios "Los Cerrillos" (panel superior) y "Balde el tala" (panel inferior). La línea a trazos corresponde a la precipitación total (PPT desde 01 de noviembre hasta 30 de abril) durante cada período de crecimiento.

En general, se observó un incremento lineal de PPNAH en relación a la PPT, y una menor o nula relación entre PPNAL y PPT. En el sitio "Los Cerrillos", mientras la pendiente de incremento de la PPNAH con PPT fue un 50% superior (p<0,05) en pasturas de buffelgrass que en vegetación nativa (Cuadro 4.2.), los cambios de PPNAL fueron similares entre tipos de recursos (p>0,05). En este mismo sitio, PPNAL fue menos sensible (menor pendiente) que PPNAH a las variaciones de PPT (p<0,05), tanto en pasturas de buffelgrass como en vegetación nativa. En el sitio "Balde el Tala" solo se observó una relación positiva significativa (p<0,05) entre PPNAH y PPNAtot con PPT

en la pastura de buffelgrass. Finalmente, las variaciones de PPNAH en relación a PPT en pasturas de buffelgrass fueron similares (p>0,05) entre los sitios "Los Cerrillos" y "Balde el tala" (Cuadro 4.2.). Así, la hipótesis planteada se cumplió parcialmente debido a que las relaciones PPNAH / PPT y PPNAL / PPT fueron "sitio dependiente".

Cuadro 4.2. Resultados del análisis de regresión lineal simple entre la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH en g m⁻²), leñosa (PPNAL en g m⁻²) y total (PPNAtot en g m⁻²) con la precipitación total (PPT en mm) del período de crecimiento (noviembre – abril) desde 2000-2001 hasta 2009 – 2010, en comunidades de vegetación nativa y pasturas de buffelgrass de dos sitios del Chaco Árido (Los Cerrillos y Balde el tala). Solo se incluyen aquellos modelos significativos (p<0,05).

Sitio	Tipo de recurso	Modelo		
Los Cerrillos	Vegetación	PPNAH = $-5,61 + 0,1894$ PPT ($r^2 = 0,6855$)		
	nativa	PPNAL = $143,24 + 0,0861$ PPT ($r^2 = 0,4110$)		
		PPNAtot = $137,63 + 0,2755$ PPT ($r^2 = 0,7221$)		
	Pastura	PPNAH = $118,34 + 0,2834$ PPT ($r^2 = 0,6231$)		
	buffelgrass	PPNAL = $132,30 + 0,0920$ PPT ($r^2 = 0,6556$)		
		PPNAtot = $250,65 + 0,3754$ PPT ($r^2 = 0,7099$)		
Balde el tala	Vegetación	PPNAH =		
	nativa	PPNAL =		
		PPNAtot =		
	Pastura	PPNAH = $184,55 + 0,2350$ PPT ($r^2 = 0,5631$)		
	buffelgrass	PPNAL =		
		PPNAtot = $354,46 + 0,2661$ PPT ($r^2 = 0,4764$)		

4.3.3. Patrones espaciales de la PPNAW y la PPNAH a escala de potrero

Los patrones espaciales de PPNAH y PPNAL fueron variables entre períodos de crecimiento, lo cual se evidenció para el sitio "El Jardín" (Figura 4.5.). A pesar de las fluctuaciones existentes entre períodos de crecimiento, tanto PPNAH como PPNAL mostraron un patrón espacial en relación a la aguada. Así, mientras los rangos de PPNAH se incrementaron a mayor distancia de la aguada, los rangos de variación de PPNAL tendieron a disminuir en ese sentido. Sin embargo, el sector más estrechamente cercano a la aguada < 800 m) presentó los menores valores de PPNAH y PPNAL del potrero.

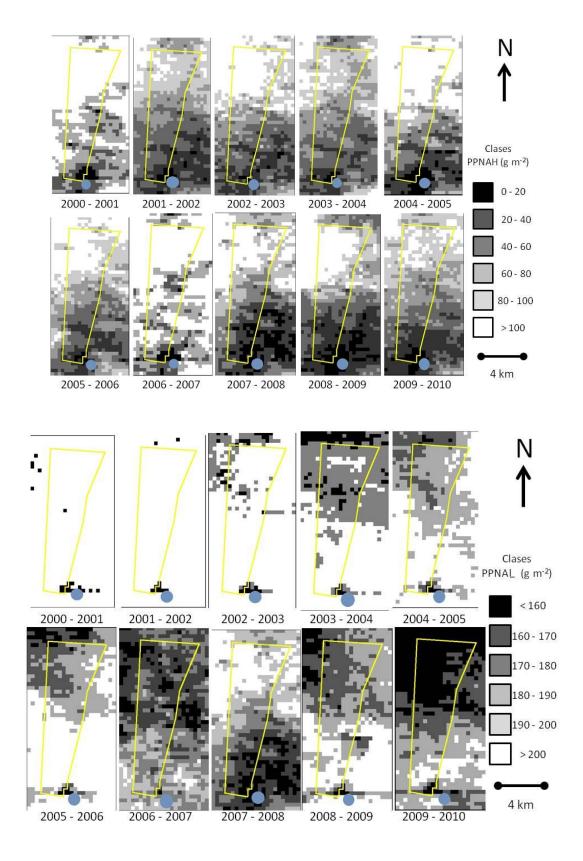


Figura 4.5. Distribución espacial de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH, panel superior) y leñosa (PPNAL, panel inferior) desde el período 2000 – 2001 hasta el período 2009 – 2010 del sitio "El Jardín" (31° 16′ S - 66° 06′ W). Observar las diferencias de escala entre PPNAH y PPNAL. La línea amarilla índica el alambrado perimetral del potrero y el círculo azul la ubicación de la aguada.

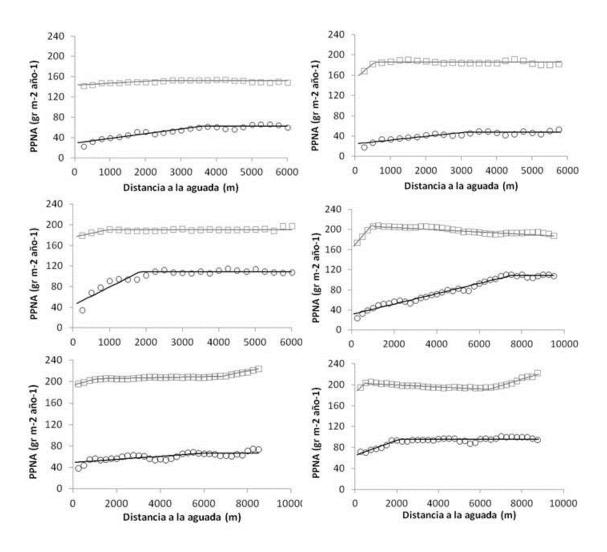


Figura 4.6. Gradientes de pastoreo (variación de la productividad primaria neta aérea herbácea [PPNAH círculos] y leñosa [PPNAL cuadrados] con la distancia a la aguada) para 6 sitios de la región del Chaco Árido. Los valores de PPNAH y PPNAL para cada distancia a la aguada se corresponden al promedio de diez períodos de crecimiento (desde el período 2000 – 2001 hasta el período 2009 – 2010) de todos los pixel MODIS (250 m) ubicados a esa distancia. En cada uno de los sitios se ajustó un modelo lineal con uno o dos puntos de quiebre mediante regresión no lineal (línea llena).

En el caso particular de PPNAH también es posible observar sectores con mayor variabilidad que otros entre períodos de crecimiento. Por ejemplo, mientras sectores del noreste del potrero se mantienen todos los períodos en rangos superiores a 100 g m⁻², sectores del centro – este del potrero varían dentro de varios rangos de PPNAH. La PPNAL (140 g m⁻² a 240 g m⁻²) varió en un rango superior al de PPNAH (0 a 130 g m⁻²)

dentro del potrero. También es posible observar una tendencia de PPNAL a disminuir desde el período 2000 – 2001 al período 2009 – 2010.

Cuadro 4.3. Descripción de gradientes de pastoreo (variación de la productividad primaria neta aérea herbácea [PPNAH] y leñosa [PPNAL] con la distancia a la aguada) para 6 potreros de la región del Chaco Árido. Los parámetros fueron estimados mediante análisis de regresión con uno o dos puntos de quiebre (ver Figuras 23 y 27). La PPNAH y PPNAL se corresponden al valor promedio de todos los sitios con igual distancia a la aguada durante el período 2001 – 2010.

Parámetro	San Isidro	Sol de	San Lorenzo	El Jardín	Miraflores	Pinas
		Mayo				
PPNAH max	62,3	47,5	108,9	108,4	66,8	96,2
PPNAH min	28,8	24,9	43,9	31,3	49,3	65,3
DISTH inf	3600	3045	1835	7484	6012	2161
Pendiente H	9,3	7,4	35,4	10,3	2,9	14,3
PPNAW max	152,1	185,8	190,7	208,3	209,9	203,3
PPNAW min	143,2	153,9	176,0	161,5	193,6	185,3
DISTW inf	2240	556	959	933	1073	488
Pendiente W	3,9	57,3	15,3	50,2	10,9	37,0
Pendiente W2	0	0	0	-2,2	0,8	-1,9

PPNAH max: valor de PPNAH máximo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).

PPNAH min: valor de PPNAH mínimo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).

DISTH inf: distancia a la que ocurre el punto de inflexión para el cual se alcanza PPNAH max (m).

Pendiente H: tasa de variación de la PPNAH desde la aguada hasta DIST inf (g m⁻² año⁻¹ km⁻¹).

PPNAL max: valor de PPNAL máximo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).

PPNAL min: valor de PPNAL mínimo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹).

DISTL inf: distancia a la que ocurre el punto de inflexión para el cual se alcanza PPNAL max (m).

Pendiente L: tasa de variación de PPNAL desde la aguada hasta DIST inf (g m⁻² año⁻¹ km⁻¹).

Pendiente L2: tasa de variación de PPNAL desde el segundo punto de inflexión (g m⁻² año⁻¹ km⁻¹).

Se observó que la PPNAH presentó cambios más evidentes que PPNAL en relación a la distancia a la aguada en los 6 potreros estudiados. La distancia para la cual se alcanza el valor máximo de PPNA fue aparentemente superior para PPNAH que para PPNAL en los 6 potreros (Cuadro 4.3.). En general los parámetros DISTH inf, DISTL inf, PPNAH max, PPNAH min, PPNAL max y PPNAL min (Figura 4.6., Cuadro 4.3.) serían diferentes entre potreros. Finalmente, en 3 de los 6 potreros la PPNAL presentó un segundo punto de inflexión al alejarse de la aguada. Este segundo punto de inflexión

presentó pendiente negativa solo para el sitio "El Jardín" (Figura 4.6., Cuadro 4.3.). Así la hipótesis planteada de menores efectos del pastoreo sobre PPNAH en relación a PPNAL no fue rechazada.

4.3.4. Diferencias de gradientes locales de pastoreo en el gradiente regional de precipitaciones

Los análisis realizados a escala regional y local fueron integrados, observando si los cambios de PPNAH y PPNAL en relación a la distancia a la aguada (gradientes de pastoreo) variaron a lo largo del gradiente regional de PMA. El análisis de componentes principales (Figura 4.7.) también indica que el gradiente de pastoreo de "San Isidro" (PMA = 260 mm) presenta características contrastantes al de "Pinas" (PMA = 434 mm), ambos potreros ubicados en los extremos del gradiente regional de PMA.

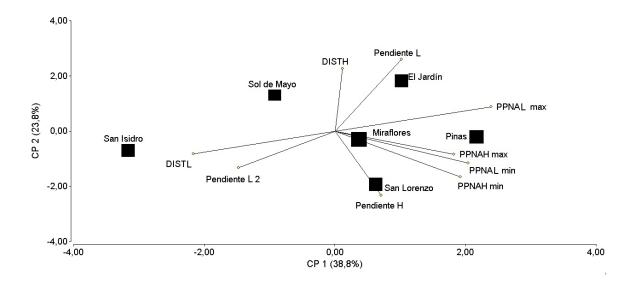


Figura 4.7. Resultados del análisis de componentes principales realizado a partir de los 6 gradientes de pastoreo evaluados (ver Figura 4.6.). El análisis de componentes principales se realizó a partir de los parámetros derivados del procedimiento de regresión no lineal con uno y dos puntos de quiebre (ver Cuadro 4.3.) para cada uno de los seis gradientes de pastoreo evaluados. El gráfico muestra la distribución de los parámetros y los sitios para los dos primeros componentes (CP1 y CP2) que explican el 38,8% y el 23,8% de la variabilidad total de los datos respectivamente.

El primer eje del análisis de componentes principales (explica el 38,8% de la variabilidad total de los gradientes de pastoreo) se correlacionó positivamente (r² = 0,8662; p<0,05) con la PMA de los potreros involucrados en el análisis (Figura 4.8.). Esto indicaría que el efecto del pastoreo sobre la PPNAH y PPNAL podría variar a escala local dependiendo de la PMA del sitio de estudio.

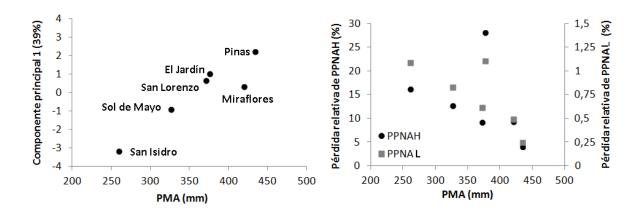


Figura 4.8. Cambios del efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) en un gradiente regional de precipitación media anual. Panel izquierdo: variación del primer eje de un análisis de componente principal realizado a partir de la caracterización de los gradientes de pastoreo de seis potreros (Cuadro 4.3.) distribuidos en un gradiente regional de PMA. Panel derecho: pérdida relativa de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) como consecuencia del efecto del pastoreo, en seis potreros distribuidos en un gradiente regional de PMA. La pérdida relativa de PPNAH y PPNAL se estimó a partir del análisis de regresión no lineal de los gradientes de pastoreo de seis sitios (Figura 4.6. y Cuadro 4.3.) de la siguiente manera: Pérdida relativa de PPNA (H o L) = [[[PPNAmax – PPNAmin] x DISTinf] / 2] / [PPNAmax x DISTtotal] donde, PPNA max: valor de PPNA (H o L) máximo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹), PPNA min: valor de PPNA (H o L) mínimo alcanzado en el gradiente de pastoreo (g m⁻² año⁻¹), DIST inf: distancia a la que ocurre el punto de inflexión para el cual se alcanza PPNA max (H o L) (m) y DISTtotal es la distancia total desde a la aguada al fondo del potrero (m). Apreciar la diferencia de escala entre la pérdida relativa de PPNAH y PPNAL.

Finalmente, la pérdida relativa de PPNAH y PPNAL fue diferente en potreros con distinta PMA. La pérdida relativa de PPNA por pastoreo fue 20 veces mayor para PPNAH que para PPNAL (ver ejes de Figura 4.8. – panel inferior) debido al bajo efecto del pastoreo sobre PPNAL. Aunque se observa una tendencia a disminuir la pérdida relativa de PPNA a medida que se incrementa el gradiente regional de PMA (Figura 4.8.

panel inferior), esta tendencia fue solo marginalmente significativa para PPNAL (r² = 0,5983; p<0,10). Las evidencias observadas en los 6 gradientes de pastoreo estudiados,
 permiten no rechazar la hipótesis de que los efectos del pastoreo sobre la PPNA son mayores en el extremo seco del gradiente regional de PMA.

4.4. Discusión

4.4.1. Relación productividad primaria neta aérea – precipitación

El modelo espacial mostrado en este capítulo es de similar pendiente a los obtenidos por Sala et al. (1988) para un rango de ecosistemas semiáridos y sub-húmedos de la planicie central de EEUU (PMA desde 250 mm a 1300 mm), y por Bai et al. (2008) para un rango de estepas de Mongolia (PMA desde 100 mm a 500 mm). Sin embargo, existen algunas diferencias entre el modelo mostrado en este capítulo y estos modelos publicados. La diferencia más evidente está asociada a que los modelos de Sala et al. (1988) y Bai et al. (2008) abarcan un rango de ecosistemas mayor al modelo espacial obtenido en este capítulo, lo cual se manifiesta en los límites de PMA de los 3 modelos (Figura 4.9.).

Los tipos funcionales de vegetación involucrados en los ecosistemas que abarcan los modelos de Sala y de Bai se limitan a pastos y hierbas (perennes y anuales), y arbustos; en diferentes proporciones según la PMA. El gradiente descripto en este capítulo incluye, además de pastos y hierbas perennes y anuales, una mayor riqueza de

tipos funcionales leñosos, como árboles perennifolios y caducifolios, y arbustos perennifolios, caducifolios y áfilos de variado porte (desde menos de 1 m hasta más de 3 m de altura), que se combinan en diferente proporción a lo largo del gradiente de PMA (Cabido et al. 1993). Esta mayor riqueza de tipos funcionales leñosos podría ser la causa para que el modelo espacial descripto en este capítulo presente una mayor ordenada al origen respecto a los citados modelos de Sala et al. y de Bai et al.

Es conocida la menor dependencia de las especies leñosas de las precipitaciones del año corriente (Walter, 1939; Williamson et al. 2012; Ward et al. 2013), en relación a las especies herbáceas, principalmente por el mayor desarrollo de su sistema radical (Kemp, 1983). Por ejemplo, *Prosopis flexuosa* es un árbol caducifolio con importante presencia a lo largo de todo el gradiente regional de PMA descripto (Cabido et al. 1983), y está bien documentado que parte de su sistema radicular puede absorber agua freática entre 7 y 13 m de profundidad, pero también tiene raíces superficiales que se extienden entre 8 y 13 m desde el tronco del árbol (Villagra et al. 2011). Luego, *Larrea divaricata* es un arbusto perennifolio predominante a lo largo de todo el gradiente regional de PMA, y al igual que *Prosopis flexuosa*, presenta un sistema radical dimórfico, alcanzando profundidades de hasta 3 m que le permite aprovechar agua freática o de percolación profunda, y también un amplio sistema superficial (Villagra et al. 2011).

Otra diferencia importante entre los modelos espaciales citados y el modelo obtenido en este capítulo, es metodológica. Por ejemplo, los datos de PPNA de los estudios de Sala et al. (1988) y Bai et al. (2008) provienen de corte de biomasa en

parcelas cuyo tamaño varía desde menos de 1 m² hasta 100 m² en sitios puntuales con buen estado de conservación (excluidos de situaciones de sobrepastoreo). En este estudio, los datos de PPNA provienen de una transecta continua de información satelital (índice de vegetación de diferencia normalizada) provista por el sensor MODIS (pixel = 250 x 250 m), incluyendo comunidades vegetales con diferente grado de conservación. Así, la información de PPNA utilizada por Sala y por Bai no solo tiene mayor variabilidad por el rango de PMA abarcado, sino también porque la metodología de corte de biomasa en parcelas de escasa superficie presenta mayor variabilidad que datos de origen satelital provenientes de "parcelas" de 6,25 ha (Paruelo et al. 1997).

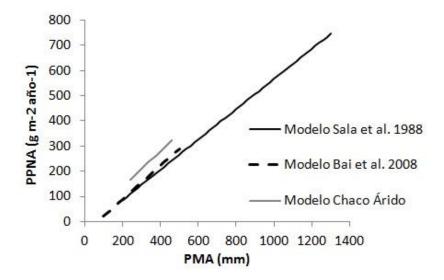


Figura 4.9. Modelos espaciales de la relación entre productividad primaria neta aérea (PPNA) y precipitación media anual (PMA) en comunidades de vegetación nativa del Chaco Árido (este capítulo, PPNA = $0.71 \times PMA - 0.57$, $r^2 = 0.89$), pastizales de la Planicie Central de EEUU (Sala et al. 1988, PPNA = $0.60 \times PMA - 34$, $r^2 = 0.90$), y en estepas de Mongolia (Bai et al. 2008, PPNA = $0.67 \times PMA - 45.13$, $r^2 = 0.76$).

En este capítulo se analizó la relación entre PPNAH, PPNAL y PPNAtot y la precipitación total (PPT) ocurrida en cada período de crecimiento (ver Figura 4.4. y Cuadro 4.2.). Los modelos temporales obtenidos se encuentran en el rango de los presentados en otros estudios (Sala et al. 2012), solo para PPNAH pero no para PPNAL (Figura 4.10.). La PPNAL de "Los Cerrillos" presentó baja variabilidad con las

fluctuaciones interanuales de PPT (pendiente = 0,0861, Cuadro 4.2.) y un nivel de productividad relativamente alto frente a bajos valores de PPT, por lo cual el modelo PPNAL – PPT de "Los Cerrillos" no se ubicó en el rango de variabilidad de los modelos generados en otros ecosistemas semiáridos. La mayor proporción de la PPNA de los modelos generados en otros ecosistemas semiáridos es herbácea (Sala et al. 2012), lo cual limitaría la posibilidad que modelos PPNAL – PPT puedan estar incluidos es ese "espacio predictivo".

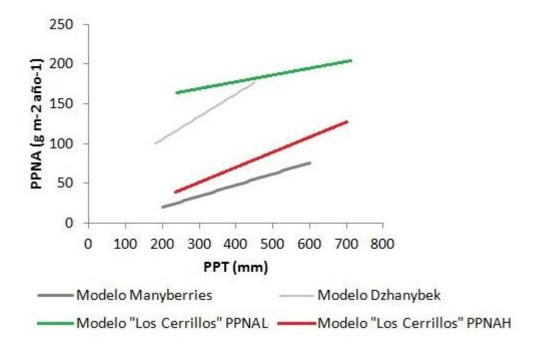


Figura 4.10. Modelos temporales de la relación entre productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) y precipitación total (PPT) del período de crecimiento (01 noviembre – 30 abril) en el sitio "Los Cerrillos" (este capítulo, PPNAH = $0.19 \times PPT - 5.61$, $r^2 = 0.68 \times PPNAL = 0.0861 \times PPT + 143.24$, $r^2 = 0.41$). Se compara con los modelos temporales entre productividad primaria neta aérea (PPNA) y precipitación total anual (PPT) de "Manyberries" en Canada (PPNA = $0.14 \times PPT - 8$, $r^2 = 0.54$) y "Dzhanybek" en Kazakhstan (PPNA = $0.28 \times PPT + 49$, $r^2 = 0.36$). Los modelos temporales de "Manyberries" y "Dzhanybek" se corresponden a los extremos del "espacio predictivo" de modelos temporales publicados en regiones con precipitación media anual menor a 500 mm (Sala et al. 2012).

Los modelos espaciales obtenidos en este capítulo (PPNA – PMA, Figura 4.3) fueron diferentes de los modelos temporales (PPNA – PPT, Cuadro 4.2.). Así, el valor de las pendientes de los modelos espaciales fueron más del doble de las pendientes de

los modelos temporales de comunidades de vegetación nativa de "Los Cerrillos", tanto para PPNAH como para PPNAL y PPNAtot. Esta diferencia entre modelos espaciales y temporales fue bien documentada por Lauenroth y Sala (1992), cuando compararon el modelo espacial obtenido en la Planicie Central de EEUU (Sala et al. 1988) con un modelo PPNA – PPT obtenido para la estepa de pastos cortos (EEUU). Los autores argumentaron esta diferencia de pendientes a favor del modelo espacial, en las restricciones estructurales de la vegetación de un sitio determinado para aprovechar años húmedos, y en posibles tiempos de retardo para recuperarse de años con PPT relativamente baja (Lauenroth y Sala, 1992). Estudios posteriores abordaron esta discusión. Paruelo et al. (1999) observó que las pendientes de los modelos temporales entre PPNA y PPT varía según la PMA del sitio con una respuesta unimodal, alcanzando la pendiente máxima a PMA = 475 mm. Los autores argumentaron este resultado basándose en un balance entre restricciones estructurales - funcionales de la vegetación y restricciones biogeoquímicas. Así, en sitios con baja PMA se presentan especies adaptadas a la sequía con baja tasa de crecimiento, que tienen limitaciones para aprovechar años húmedos. Contrariamente, en sitios con mayor PMA hay especies con mayor tasa de crecimiento capaces de aprovechar años húmedos, pero estas altas tasas de crecimiento demandarían mayor disponibilidad de nutrientes que podrían limitar el aprovechamiento del agua (Paruelo et al. 1999). La PMA de "Los Cerrillos" entre los períodos de crecimiento 2000 - 2001 al 2009 - 2010 fue 377 ± 130 mm, lo cual ubicaría a este sitio en el rango de "pendientes menores" de acuerdo al modelo unimodal propuesto por Paruelo et al. (1999). Ruppert et al. (2012) mediante un estudio utilizando meta-análisis detectó que la relación PPNA – PPT es afectada por factores edáficos y de uso de la tierra.

Estudios más recientes, que analizaron una serie de experimentos manipulativos de "reducción de precipitación", observaron respuestas temporales contrastantes de la PPNA respecto a las variaciones de PPT (Estiarte et al. 2016). Los autores indicaron que la resiliencia y/o la resistencia de cada comunidad vegetal a situaciones de stress hídrico serían determinantes en las diferencias en las diferencias de pendientes entre modelos espaciales y temporales precipitación — PPNA. En este sentido, el efecto de sequías sobre la PPNA en algunos ecosistemas de desierto puede generar mortandad de individuos de algunos tipos funcionales (pastos perennes) generando grandes cambios de compocisión botánica y modificando profundamente la relación PPNA-PPT. Mientras que estos mismos eventos en ecosistemas de praderas graminosas mantienen una fuerte relación lineal entre la PPNA y la PPT del año actual o del año previo (Moran et al. 2014).

Los modelos entre PPNAH y PPT tuvieron mayor pendiente en pasturas de buffelgrass que en sitios contiguos con vegetación nativa ("Los Cerrillos", Cuadro 4.2.). Esta diferencia de pendiente a favor del modelo temporal de PPNAH en pasturas de buffelgrass podría ser atribuida a una mayor eficiencia en el uso de las precipitaciones del buffelgrass (Cenchrus ciliaris var. Texas 4464) sobre los pastos nativos. En efecto, mientras Ferrando et al. (2005) reportó que la eficiencia en el uso de la precipitación de buffelgrass varió entre 0,81 y 1,02 g mm⁻¹, Namur et al. (2011) estimó para un pasto nativo perenne (Trichloris crinita) una eficiencia en el uso de la precipitación entre 0,43 y 0,47 g mm⁻¹. Ambos resultados se corresponden a estudios realizados en el mismo sitio (30°22'S - 66°17'W), dentro del Chaco Árido.

4.4.2. Efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta aérea

La estrategia de gradientes de distancia a la aguada permitió observar los efectos del pastoreo sobre la PPNAH y la PPNAL en los diferentes potreros analizados (Figura 4.6.). Es conocido que la distancia a la aguada representa un gradiente de intensidad histórica de pastoreo (Lange 1969, Graetz y Ludwig 1978, Andrew 1988, Pickup y Chewings 1994, Nash et al. 1999). Existen dos razones por las cuales la intensidad del pastoreo se reduce con la distancia a la aguada (James et al. 1999). Los gradientes de pastoreo presentaron, tanto para PPNAH como para PPNAL, un comportamiento de incremento desde la distancia a la aguada hasta un punto de inflexión, después del cual el valor de PPNAH y PPNAL se mantuvo constante hasta el fondo del potrero (Figura 4.6.). La existencia de un sector del potrero más cercano a la aguada, en el cual la cobertura vegetal se incrementa linealmente con la distancia desde la aguada hasta alcanzar un nivel máximo de cobertura, fue inicialmente descripto por Graetz y Ludwig (1978) en gradientes de pastoreo de Australia. Sin embargo, a diferencia del modelo no lineal con punto de quiebre propuesto en este capítulo para describir este patrón espacial, Graetz y Ludwig (1978) utilizaron una función sigmoide, incluyendo un punto de inflexión previo a alcanzar el "plateau", y la variable de respuesta no fue PPNAH y PPNAL sino cobertura vegetal total.

Algunos indicadores de cambios en la densidad animal en función de la distancia a la aguada han permitido explicar este patrón espacial de la vegetación. Por ejemplo, Ludwig et al. (1999) observaron una disminución exponencial de la densidad de heces bovinas en diferentes gradientes de distancia a la aguada en Australia. La distancia

desde la aguada hasta el punto de inflexión en el cual la vegetación alcanza el valor máximo (en este capítulo DISTH inf y DISTW inf, ver Figura 4.2. y Cuadro 4.3.) se relaciona directamente con la intensidad de pastoreo (carga animal) con la cual un potrero ha sido utilizado por largo tiempo. En tal sentido existen propuestas de planificación y manejo del pastoreo para reducir este efecto espacial del pastoreo en grandes potreros. Por ejemplo Holecheck (1988) propone hacer reducciones por distancia a la aguada a las estimaciones de receptividad. Por otro lado, Martin y Ward (1970) proponen rotar en el tiempo el acceso a las aguadas para evitar la formación de sitios focales cponalto impacto de pastoreo (piósferas).

Bastin y James (2002) categorizaron el nivel de degradación de diferentes tipos de paisaje en función de la distancia del punto de inflexión en gradientes de pastoreo. En ese estudio, los autores argumentaron que el nivel de resiliencia de un ecosistema puede ser determinado por la reducción del punto de inflexión (DISTH inf y DISTL inf) en años con precipitación superior a lo normal (Bastin y James, 2002). Aún cuando en este capítulo no se profundizó sobre las fluctuaciones interanuales de los gradientes de pastoreo, se puede observar a modo de ejemplo como varían los patrones espaciales de PPNAH y PPNAL en diferentes períodos de crecimiento en "El Jardín" (Figura 4.5.).

Los sensores remotos satelitales han sido ampliamente utilizados para monitorear gradientes de pastoreo. Los estudios más difundidos fueron realizados utilizando un índice de vegetación denominado PD54 derivados del sensor MSS de imágenes Landsat (Pickup y Chewings, 1988; Pickup y Chewings, 1994). Otros estudios han utilizado el índice de vegetación normalizado (IVN) derivado del sensor

AVHRR (Hanan et al. 1991; Lind et al. 2003) para analizar gradientes de pastoreo. Particularmente, en la región del Chaco Árido, se analizaron gradientes de pastoreo utilizando el IVN derivado del sensor AVHRR (Blanco et al. 2008).

La metodología utilizada para analizar gradientes de pastoreo en este capítulo presenta avances sustanciales en relación a estudios previos de gradientes de pastoreo con sensores remotos satelitales. En primer lugar, el uso de IVN MODIS implica una mejora en la resolución de la información satelital, espacial respecto a AVHRR (pixel = 250 m vs. pixel = 1100 m), y temporal respecto a Landsat MSS (23 datos anuales libre de nubes vs. uno o dos datos anuales). La mayor resolución espacial permite detectar variaciones menores, como por ejemplo detalles dentro de los primeros 1000 m desde la aguada, sector donde ocurren los mayores cambios de vegetación dentro del gradiente (Graetz y Ludwig, 1978). La mayor resolución temporal permite contemplar toda la variabilidad dentro de un período de crecimiento, evitando posibles sesgos involucrados en una sola fecha particular (por ejemplo, germinación masiva de pastos anuales y dicotiledóneas efímeras en sitios intensamente pastoreados, Lavorel et al. 1994; Bullock et al. 1995) que enmascaren la detección de los patrones espaciales.

Otro aspecto de mejora metodológica, tiene que ver con la transformación del IVN MODIS en PPNAH y PPNAL. La mayoría de los estudios previos se basan en el análisis de los índices espectrales como variable de respuesta (Pickup y Chewings, 1988; Pickup y Chewings, 1994; Lind et al. 2003; Blanco et al. 2008), o sobre la cobertura o productividad de un tipo funcional de la vegetación (Gonnet et al. 2003; Fusco et al. 1995). El modelar el patrón espacial de la PPNAH y PPNAL con la

distancia a la aguada, podría facilitar estrategias metodológicas de ajuste de carga animal que contemplen la distancia a la aguada como factor (Holechek et al. 1999).

Los cambios de PPNAH y PPNAL con la distancia a la aguada serían diferentes entre sí en los potreros analizados (Figura 4.6., Cuadro 4.3.). El efecto del pastoreo sobre PPNAH fue más intenso que sobre PPNAL, lo cual se evidencia en el mayor valor de DISTH inf en relación a DISTL inf (Cuadro 4.3.), y en el mayor valor del efecto relativo del pastoreo sobre PPNAH respecto a PPNAL (Figura 4.8.). Este patrón observado podría estar asociado, a que el principal ganado doméstico en los potreros analizados es el bovino, mientras que el ganado caprino se encontraba en menor proporción. El principal efecto del ganado bovino sobre la vegetación ocurre sobre especies herbáceas, mientras que el ganado caprino lo hace principalmente sobre la vegetación leñosa. Allred et al. (2012) observaron en un estudio de largo plazo (45 años) en Texas (EEUU) con diferentes tratamientos de pastoreo, utilizando bovinos, ovinos y caprinos, que los mayores impactos sobre la vegetación leñosa fue provocado por el hábito de ramoneo de las cabras. El hábito principalmente ramoneador de los caprinos fue observado también en el Chaco Árido (Dayenoff et al. 1997), en comparación a un mayor habito pastoreador bovino (Ferrando et al. 2001). A las diferencias en hábito dietario entre bovinos y caprinos, también se agrega que en general los bovinos podrían recorrer mayores distancias desde la aguada (Hodder y Low, 1978) que los caprinos (Dawson et al. 1975); y que el consumo diario de forraje de un bovino adulto es aproximadamente seis veces mayor al de un caprino adulto (ARC, 1980).

El efecto del pastoreo sobre PPNAH y PPNAL fue diferente a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA). Así, los 6 gradientes de pastoreo analizados mostraron un patrón diferencial según su PMA (Figuras 4.7. y 4.8.), tendiendo a ser más marcados en el extremo seco del gradiente ("San Isidro") que en el extremo más lluvioso ("Pinas"). Este patrón regional, de incremento del efecto del pastoreo sobre la PPNA con la aridez, ya había sido documentado para la región del Chaco Árido (Blanco et al. 2008). Estos resultados también son consistentes con estudios previos realizados en otras regiones del mundo. Por ejemplo, Sims y Singh (1978) en comunidades de pastizal en USA detectaron que las diferencias de PPNA entre sitios pastoreados y no pastoreados no fueron similares en los diferentes sitios analizados. Por un lado, bajo condiciones mésicas, el pastoreo estimuló la PPNA. Contrariamente, en condiciones de aridez la PPNA fue menor bajo pastoreo.

La distancia a la aguada no es el único factor que influye sobre los patrones espacio – temporales del efecto del pastoreo sobre la vegetación. Las variaciones espaciales de composición botánica, disponibilidad de forraje y concentración de nutrientes condicionan la distribución espacial del pastoreo (Bailey et al. 1996). Esto puede evidenciarse en el potrero "El Jardín" cuyos parámetros en el modelo espacial de pastoreo (Figura 4.6.; Figura 4.8. panel derecho y Cuadro 4.3) son mayores a los "esperables" en relación a su posición en el gradiente regional de PMA. En este estudio no se contó con datos de carga animal durante el período de estudio (2000 – 2010), pero es probable que la relación carga animal /disponibilidad de forraje de "El jardín" haya estado por encima del resto de los potreros bajo estudio.

El análisis de gradientes de pastoreo utilizando una metodología de detección de puntos de inflexión en la respuesta de PPNAH y PPNAL con la distancia a la aguada, amplió la interpretación de la hipótesis planteada. Así, la detección de puntos de inflexión en variaciones de la vegetación a lo largo de gradientes de pastoreo, ha sido interpretada como umbrales ecológicos. Los umbrales ecológicos críticos ocurren cuando la respuestas de grupos de especies, tipos funcionales o procesos ecológicos presentan respuestas no lineales con cambios abruptos ante un disturbio (Lindenmayer y Luck, 2005; Briske et al. 2006; Groffman et al. 2006). Los puntos de inflexión detectados en los cambios de PPNAH y PPNAL a lo largo de gradientes de pastoreo podrían ser analizados como posibles umbrales ecológicos, teniendo en cuenta que la PPNA es un atributo que sintetiza la funcionalidad de un ecosistema (McNaugthon et al. 1989). Luego, como los gradientes de pastoreo fueron diferentes a lo largo del gradiente regional de PMA, es posible hipotetizar que los umbrales ecológicos también variaron en ese mismo sentido. Briske et al. (2003) en un artículo de síntesis, manifestaron que en ambientes con PMA menor a 300 mm, restringidos por la escasa cantidad y alta variabilidad de precipitación, la influencia de los eventos pluviométricos sobre la vegetación son más importantes que las interacciones entre plantas y de estas con los herbívoros.

4.4.3. Alcances y limitaciones metodológicas

La estimación de PPNAH y PPNAL integrando IVN MODIS con el modelo de eficiencia en el uso de la radiación de Monteith (1972), abre una posibilidad de analizar detalladamente (grano espacial = 250 m y grano temporal = 16 días) patrones espaciales

y temporales de ambos atributos para grandes superficies. Así, los modelos calibrados en el capítulo 3 de esta tesis permitieron detectar, no solo gradientes regionales de PPNAH y PPNAL, sino también analizar los efectos de un disturbio (pastoreo o deforestación) a escala de potrero. Generar mapas de PPNAH y PPNAL a escala de potrero (Figura 4.5.), sería una herramienta de planificación y monitoreo forrajero de sistemas ganaderos, aspecto fundamental para contribuir a la sustentabilidad de estos sistemas productivos en regiones semiáridas.

Los sensores remotos satelitales también son de amplia aplicación para estudiar procesos de deforestación o detectar cambios de estructura en bosques secos subtropicales. El uso de series temporales de imágenes Landsat TM ha sido muy utilizado para detectar cambios de cobertura en biomas como el Cerrado y las Catingas en Brasil (Beuchle et al. 2015). También en el Chaco seco se utilizó el mismo tipo de información satelital para detectar procesos de fragmentación de bosques en las últimas 3 décadas (Carranza et al. 2014). Particularmente las series temporales podrían brindar algunas ventajas comparativas respecto a Landsat en relación a productos de series temporales de IVN con alta resolución temporal. Así, esta alta resolución temporal permite hacer análisis estacionales y de tendencia que facilitan detectar cambios de cobertura boscosa con aceptable precisión (Grogan et al. 2016). Sin embargo, la precisión obtenida es superior en bosques perennifolios que en caducifolios y mixtos (Grogan et al. 2016). Quizás la posibilidad de estimar separadamente PPNAH y PPNAL permitiría ajustar estas estimaciones.

A escala regional, la vinculación de las estimaciones de PPNAH y PPNAL con datos de precipitación permitiría hacer monitoreo regional de procesos de desertificación en forma precisa y económica. Así, podría profundizarse la propuesta de cuantificar procesos de desertificación (Verón et al. 2006) mediante estimaciones de eficiencia en el uso de la precipitación (EUP = PPNA / PPT) y de la respuesta marginal de las precipitaciones (RMP = pendiente de la regresión lineal simple entre PPNA y PPT).

Estudios futuros deberían ser apuntados a mejorar la precisión en las calibraciones de los modelos de eficiencia para estimar PPNAH y PPNAL. Un aspecto fundamental es ampliar las estimaciones de eficiencia en el uso de la radiación (EUR), incluyendo mayor número de especies herbáceas y leñosas, bajo diferentes niveles de disponibilidad de recursos (principalmente agua). Así, deberían generarse experimentos manipulativos similares a los realizados para Trichloris crinita (Namur et al. 2011) y Cenchrus ciliaris (Avila y Leal, 2015) bajo diferentes escenarios de precipitación, con otras especies herbáceas de la región. En este mismo sentido, deben ampliarse las estimaciones de EUR de especies leñosas (solo se estimó para 4 especies, ver capítulo 2 de esta tesis), utilizando metodologías que integren el uso de radiómetros hiperespectrales con alta frecuencia temporal (diaria o semanal), y el uso de instrumentos que permitan estimar la fijación de C. Finalmente, para mejorar la precisión en la determinación de patrones espaciales de PPNAH y PPNAL, es necesario contar con mapas regionales actualizados de distribución de los tipos funcionales leñosos (árboles y arbustos perennifolios y caducifolios), ya que cada uno de estos tipos funcionales presentan valores de EUR muy diferentes (ver capítulo 2 de esta tesis).

4.5. Conclusiones

Las estimaciones de productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) utilizando el modelo de eficiencia en el uso de la radiación (EUR) propuesto por Monteith (1972), a partir del índice de vegetación normalizado (IVN) extraído de imágenes MODIS, permitió describir satisfactoriamente patrones espacio – temporales de PPNAH y PPNAL a escala regional y predial en la región del Chaco Árido.

Se observó un incremento lineal de PPNAH y PPNAL a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA: desde 230 mm hasta 460 mm); el modelo espacial de PPNAH vs PMA tuvo mayor pendiente que el modelo PPNAL vs PMA.

A escala predial, se detectaron relaciones lineales entre PPNAH y PPNAL con la precipitación total del período de crecimiento (PPT) en sitios con vegetación nativa y en pasturas de buffelgrass. La PPNAH fue más sensible a los cambios anuales de PPT que la PPNAL, y la PPNAH de pasturas de buffelgrass fue más sensible que la de la vegetación nativa.

Se detectaron variaciones de PPNAH y PPNAL a lo largo de gradientes de pastoreo desde la aguada hasta el fondo del potrero (distancias superiores a 5 km). Se observó que tanto PPNAH como PPNAL se incrementaron linealmente desde la aguada hasta una distancia umbral, después de la cual ambas se mantuvieron constantes hasta el

fondo del potrero. La distancia umbral o punto de quiebre fue mayor para PPNAH que para PPNAL, lo cual indica que el componente herbáceo de la vegetación presentó mayor sensibilidad al pastoreo que el componente leñoso.

El impacto del pastoreo sobre PPNAH y PPNAL se incrementó regionalmente con la aridez. Así, sitios con mayor PMA presentaron gradientes de pastoreo menos marcados que sitios con menor PMA.

CAPÍTULO 5

Conclusiones generales

5.1. Introducción

En este capítulo se abordaron dos cuestiones, por un lado una síntesis de los resultados obtenidos en los capítulos 2, 3 y 4; y por otro lado se propusieron aplicaciones metodológicas al monitoreo de la productividad forrajera en establecimientos ganaderos y de la desertificación a escala regional. En la síntesis se analizó la importancia de conocer la marcha estacional de los tipos funcionales leñosos y herbáceos como insumo para distinguir la contribución herbácea y leñosa en series de tiempo del índice de vegetación normalizado (IVN) obtenidos por el sensor MODIS. Luego, se discute sobre los alcances de la metodología descripta para estimar la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) a partir de series de tiempo de IVN MODIS, y los aspectos metodológicos a profundizar en el futuro. Se hizo foco en aspectos metodológicos a revisar en futuros estudios.

En este capítulo además, se proponen posibles aplicaciones de los resultados obtenidos en los capítulos anteriores. Así, la posibilidad de separar mediante series temporales de datos satelitales la contribución leñosa y herbácea (Capítulo 3) de la productividad primaria neta aérea abre un escenario de monitoreo ambiental en ecosistemas donde conviven tipos funcionales leñosos y herbáceos. Por lo tanto, se proponen bases metodológicas para hacer seguimiento y planificación forrajera a escala

predial y valoración de procesos de desertificación a escala regional, en ambientes donde conviven especies herbáceas y leñosas.

La capacidad de transformar series temporales de índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) provistos por el sensor MODIS desde el año 2000 en mapas de PPNAH y PPNAL permitiría describir los patrones espaciales y temporales de la cantidad de forraje a escala de potrero (Capítulo 4) en ambientes donde conviven especies herbáceas y leñosas. Esto permitiría ajustar la carga animal y planificar estrategias de usos y descansos en el manejo del pastoreo en relación a factores determinantes de la variabilidad espacial y temporal de PPNAH y PPNAL.

Por otro lado, la valoración de los procesos de desertificación a escala regional mediante cambios en la PPNA o en su respuesta a las precipitaciones, podría profundizarse a partir de la posibilidad de separar la contribución herbácea y leñosa a la PPNA. Así, procesos de reemplazos entre tipos funcionales leñosos y herbáceos, que hoy se deducen a partir de la respuesta marginal de la precipitación (PMR, Verón et al. 2006; Verón y Paruelo, 2010), podrían ser valorados con mayor precisión. En este caso no solo podrían identificarse casos de desertificación relacionados al sobrepastoreo (reducciones de PPNAH) sino también vinculados a la deforestación (modificaciones en los patrones de PPNAL), proceso con alta presencia en el Chaco seco (Rueda et al. 2013; Baldi y Jobbagy, 2012; Carranza et al. 2014).

5.2. Síntesis de los resultados obtenidos

Esta tesis puede ser comprendida como un flujo de información desde el capítulo 2 hasta el capítulo 4 (Figura 5.1.), en el cual cada etapa alimenta la siguiente. En el capítulo 2, basándose en la diferencia de estructura radicular de los tipos funcionales herbáceos y leñosos, se puso a prueba la hipótesis de que estos presentan diferencias estacionales de crecimiento por un uso presumiblemente diferencial del agua del perfil de suelo. En este capítulo se sustentó la base conceptual y la parametrización del modelo que permite separar la contribución herbácea y leñosa a partir de series de tiempo de IVN MODIS. Luego, en el capítulo 3 se generaron y validaron los modelos de estimación de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) basados en IVN MODIS. Finalmente, en el capítulo 4, a partir del uso de los modelos generados en el Capítulo 3, se analizaron patrones espacio – temporales de PPNAH y PPNAL a escala regional y predial.

Las diferencias en la marcha estacional del IVN entre tipos funcionales leñosos y herbáceos (Capítulo 2), no solo fueron un aporte conceptual a la posibilidad de discriminar dichos tipos funcionales desde satélites sino también aportes directos al modelo. Así, los períodos de integración de los componentes herbáceos y leñosos de las series temporales de IVN MODIS (Capítulo 3) se definieron a partir de las fechas de inicio y final del crecimiento de los tipos funcionales herbáceos y leñosos, detectadas mediante el seguimiento con radiómetro de mano. También el parámetro IVN del suelo, necesario en el modelo de desagregación de series temporales de IVN MODIS, fue obtenido a partir del seguimiento con radiómetro multi-espectral de mano.

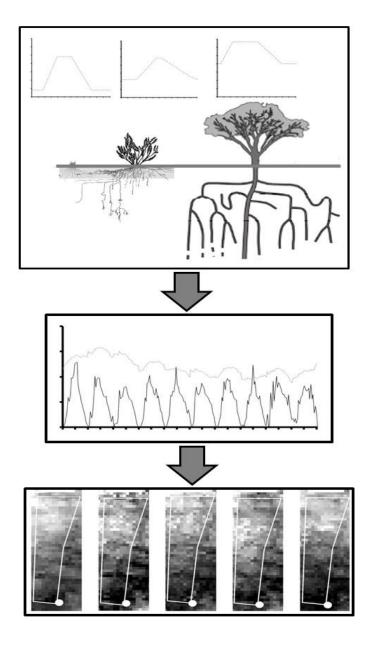


Figura 5.1. Esquema de síntesis del flujo de información de los capítulos 2, 3 y 4 de esta tesis. Panel superior: marcha estacional promedio (agosto a julio) del índice de vegetación normalizado (IVN) de tipos funcionales herbáceos y leñosos (arbustos y árboles) [gráficos x - y de izquierda a derecha respectivamente] descriptos en el Capítulo 2, obtenidos a partir de un seguimiento con radiómetro manual multi espectral. Las diferencias en el crecimiento estacional de estos 3 tipos funcionales responderían a que utilizan diferentes fuentes de agua edáfica por poseer distinta estructura radicular. Panel medio: la información obtenida en el Capítulo 2 permitió alimentar, conceptualmente y en la parametrización, la discriminación de componentes herbáceos (línea negra) y leñosos (línea gris) del IVN en series temporales MODIS (Capítulo 3), utilizando la metodología de Lu et al. (2003). Luego, a partir de los componentes herbáceos y leñosos del IVN, fue posible estimar la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) mediante análisis de regresión o a partir del modelo de eficiencia en el uso de la radiación de Monteith (1972). Panel inferior: finalmente, la transformación de IVN MODIS en PPNAH y PPNAL permitió describir patrones espacio - temporales de ambos componentes de la PPNA, a escala regional y predial (Capítulo 4). Por ejemplo, la generación de mapas anuales de PPNAH a escala de potreros. Puede observarse allí como cambia la PPNAH de valores bajos (gris oscuro) a valores altos (gris claro) tanto en el espacio (en relación a la ubicación de la aguada, círculo blanco) como en el tiempo (un mapa por año desde 2001 al 2005).

Aun cuando fue posible describir la marcha estacional de los diferentes tipos funcionales, la precisión para la estimación de los parámetros aumentaría significativamente incrementando la frecuencia de muestreo (por ejemplo quincenal o semanal). Quizás, un seguimiento con sensores de IVN fijos sobre cada uno de los tipos funcionales, permitiría obtener datos semanales o quincenales libres de nubes.

En el Capítulo 2, además se obtuvieron modelos de regresión entre IVN y la fracción absorbida de la radiación (fRFAA) tanto para especies leñosas como herbáceas, y estimaciones a campo de eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de cada tipo funcional, que fueron insumo para transformar datos IVN MODIS en valores de PPNAH y PPNAL a partir del modelo de eficiencia de Monteith (1972) en el Capítulo 3. Aun cuando estos modelos se encontraron dentro de un rango de variación similar al de estudios previos, se vieron afectados por la presencia de material no fotosintético en pie. En este sentido, estudios futuros podrían mejorar la precisión de las estimaciones realizadas, separando la contribución de tejido no fotosintético a la RFA interceptada de especies leñosas y herbáceas.

La desagregación de series de tiempo del IVN MODIS en sus componentes leñoso (L) y herbáceo (H) permitió generar modelos de estimación satelital de PPNAL y PPNAH con aceptable ajuste. Tanto los modelos empíricos basados en análisis de regresión lineal, como los modelos mecanísticos basados en la eficiencia de la vegetación para transformar radiación absorbida en tejidos vegetales fueron hábiles para estimar PPNAH. Sin embargo, PPNAL solo puede ser estimada con aceptable precisión mediante modelos mecanísticos de eficiencia.

Finalmente, contar con un modelo satelital de estimación de PPNAH y PPNAL permitió realizar análisis de variaciones espacio – temporales de ambas productividades a escala regional y predial. Así, se pusieron a prueba 4 hipótesis relacionadas a las variaciones regionales y locales de PPNAH y PPNAL en relación a las precipitaciones, a los efectos locales del pastoreo (describiendo gradientes de intensidad de pastoreo en relación a la distancia a la aguada), y a la interacción del efecto local del pastoreo dentro del gradiente regional de precipitaciones (Capítulo 4).

5.3. Seguimiento forrajero en sistemas ganaderos de regiones áridas y semiáridas

Mientras existe una tendencia creciente por la demanda de productos cárnicos desde la población humana mundial, la expansión agrícola tiende a concentrar cada vez más la producción ganadera en regiones más secas (De Han, 2001). En este contexto de intensificación de la ganadería en regiones áridas y semiáridas, es cada vez más desafiante compatibilizar la producción ganadera con la conservación de los recursos naturales. La producción ganadera en las regiones áridas y semiáridas se ha realizado frecuentemente sobre potreros de grandes extensiones, con alta variabilidad espacio – temporal de sus recursos forrajeros (Hunt et al. 2003). En este escenario de variabilidad, siempre fue un desafío inventariar y monitorear los recursos forrajeros de los sistemas ganaderos. Las metodologías actualmente utilizadas en forma generalizada para evaluar la capacidad forrajera de un establecimiento ganadero en estas regiones involucran las siguientes etapas (Golluscio et al. 2009):

- Cartografía de unidades de vegetación mediante el uso de sensores remotos (clasificación supervisada de imágenes satelitales / interpretación visual de imágenes satelitales o fotografías aéreas).
- Caracterización fisonómica florística de las unidades de vegetación (relevamientos a campo de la cobertura aérea de las especies vegetales presentes)
- Estimación de la productividad forrajera (cortes de biomasa de las especies forrajeras).
- Cálculo de receptividad por potrero (integrando información de superficie de cada unidad de vegetación, productividad forrajera por unidad de vegetación, factor de uso por unidad de vegetación).

Este proceso necesita elevada cantidad de horas de trabajo de personal técnicamente calificado para poder ser resuelto con un nivel de precisión aceptable (Vallentine, 2001). Así, generalmente no se alcanza niveles de precisión aceptables o se reemplaza este proceso por aproximaciones indirectas basadas en información pre – existente. En otras regiones, de características sub-húmedas, se han generado metodologías más automatizadas, basadas enteramente en el uso de sensores remotos, para hacer seguimiento forrajero en sistemas ganaderos. En pastizales y pasturas del sudoeste de Buenos Aires en Argentina (Grigera et al. 2007) y también en Uruguay (Paruelo et al. 2010), se aplica un sistema de seguimiento forrajero basado en el uso del índice de vegetación normalizado (IVN) extraído de imágenes MODIS, integrado a un modelo de eficiencia en el uso de la radiación (EUR, Monteith, 1972). Este procedimiento permite transformar datos de IVN en radiación absorbida, y luego a partir de valores de EUR

llegar a productividad primaria neta aérea (PPNA). Particularmente, en estos sistemas ganaderos casi la totalidad de la PPNA es forrajera, lo cual facilita la aplicación de esta metodología.

Contrariamente, en la mayoría de los sistemas ganaderos de regiones áridas y semiáridas una proporción variable de la PPNA no es forrajera, con lo cual la aplicación directa del modelo de Monteith (1972) para hacer seguimiento forrajero sería inapropiada. Particularmente en el Chaco Árido, como en otras regiones fitogeográficas áridas y semiáridas de la Argentina (Monte, Patagonia, Espinal, Prepuna y Puna) conviven tipos funcionales leñosos y herbáceos, los cuales presentan un valor forrajero muy diferente, asociado a su vez al tipo de ganadería considerado (por ejemplo bovina, ovina o caprina). Los resultados obtenidos en los capítulos 3 y 4 de esta tesis, abren una oportunidad de integrar un proceso de desagregación de series de IVN MODIS en sus componentes herbáceo (H) y leñoso (L) con el modelo de EUR de Monteith (1972), y hacer un seguimiento espacio – temporal de la PPNA herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) a nivel de potrero. De esta forma el sistema de seguimiento forrajero instalado para algunas regiones sub-húmedas de Argentina y Uruguay podría adaptarse a regiones semiáridas como el Chaco Árido.

El primer paso en un proceso de evaluación forrajera para sistemas de producción ganadera en regiones áridas y semiáridas, implica el mapeo de la vegetación (Holechek et al. 1989). El proceso de mapeo de la vegetación involucra en sus etapas iniciales el uso de sensores remotos. Con el avance en el análisis digital de imágenes satelitales, el proceso de mapeo de comunidades vegetales (sitios y condición del pastizal) fue

ganando en automatización. Las imágenes Landsat TM5, Landsat ETM+7 y Spot han sido las más frecuentemente utilizadas, mediante procesos de clasificación supervisada (Xie et al. 2008, Ejrnaes et al. 2004). Luego de contar con el mapa de vegetación del establecimiento ganadero, se realiza la estimación de productividad forrajera de cada una de las comunidades vegetales mediante alguna metodología de campo.

En las regiones áridas y semiáridas de Argentina existen algunas variantes de este proceso, dependiendo de las características de la vegetación de la región y del tipo de sistema ganadero dominante (Elissalde et al. 2002, Passera et al. 1986, Siffredi et al. 2012, Borreli y Oliva, 2001). Finalmente, en el Chaco Árido, se realiza un mapa de unidades de vegetación mediante clasificación supervisada de imágenes Landsat (Calvar et al. 2008). Luego, en cada unidad de vegetación, la producción de forraje para bovinos se estima mediante doble muestreo (Wilm et al. 1944) en dos transectas lineales de 500 m cada una. Se estima visualmente la biomasa aérea total de pastos perennes y subarbustos en 50 marcos de 0,5 x 1 m por transecta, de los cuales se corta biomasa en 10 marcos (Blanco et al. 2003). La productividad forrajera para caprinos se estima mediante corte de biomasa de hojas y brotes tiernos de arbustos en marcos de 0,5 x 1 m, hasta 1,7 m de altura por transecta (altura máxima de ramoneo de una cabra adulta), para un total de 2 transectas por unidad de vegetación (Ricarte y Biurrun, 2011).

En pastizales y pasturas de la región pampeana en Argentina (Grigera et al. 2007), y también en Uruguay (Paruelo et al. 2010), se ha implementado desde hace casi una década, un sistema de seguimiento forrajero a escala predial a partir del uso del índice de vegetación normalizado (IVN). El funcionamiento de este sistema de seguimiento

forrajero se basa en el modelo conceptual de Monteith (1972), mediante el cual es posible estimar la productividad primaria neta aérea (PPNA) a partir de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) por la vegetación. El modelo requiere conocer la eficiencia de transformación de la RFAA en PPNA denominada eficiencia en el uso de la radiación (EUR). El IVN es un estimador directo de la fracción de radiación absorbida por la vegetación (fRFAA, Baret and Guyot 1991; Sellers et al. 1992, DiBella et al. 2004), mediante modelos empíricos lineales o no lineales (Piñeiro et al. 2006). Por lo tanto, a partir del IVN MODIS (pixel = 250 m) y datos de radiación obtenidos de estaciones meteorológicas, es posible estimar la RFAA de parcelas de 6,25 ha (250 m x 250 m) cada 16 días. Multiplicando la RFAA por la EUR, se obtiene la PPNA.

Así, el seguimiento forrajero (Figura 5.2.) consta de un sistema de información geográfica (SIG) que contiene:

- Archivo vectorial de contornos de potreros
- Archivo vectorial de contornos de ambientes o unidades de vegetación dentro de cada potrero.

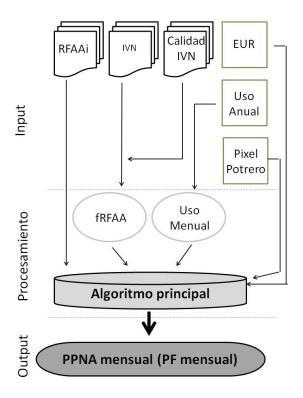


Figura 5.2. Diagrama de flujo de los principales procesos de cálculo del sistema de seguimiento de la productividad forrajera (PF). El algoritmo principal está basado en la lógica de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Algunas entradas son actualizadas mensualmente (ícono de varias capas) y otros con menor frecuencia (íconos de una sola capa), por ejemplo el uso es modificado anualmente y los coeficientes de EUR son actualizados solo si se genera nueva información al respecto. Radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi, adquirida de estaciones meteorológicas), índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), calidad IVN (información de calidad de las imágenes satelitales relacionado a presencia de aerosoles y/o nubosidad), fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fRFAA). Tomado de Paruelo et al. (2010) con leves modificaciones.

A cada uno de estos polígonos se le puede asociar información sobre forma de uso, caracterización fisonómica – florística, tipo de suelo, pendiente, etc., a partir de datos obtenidos en terreno (relevamiento propio, información brindada por el asesor o por el productor). El sistema incorpora además, datos de radiación incidente (RFAi), IVN y EUR. Luego con todos estos datos disponibles, una serie de cálculos permiten obtener la PPNA mensual para cada potrero. Finalmente la estimación de la PPNA se corresponde a la producción forrajera (PF), y mediante un factor de uso (o índice de cosecha) se puede establecer la receptividad de cada potrero.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en los capítulos 3 y 4 de esta tesis, es posible adaptar el sistema de seguimiento forrajero de pastizales y pasturas pampeanas (ver Figura 5.2.), para la región del Chaco Árido. Esta adaptación implica desagregar el índice de vegetación normalizado (IVN) obtenido de imágenes MODIS en los componentes herbáceos (H) y leñoso (L). Luego a partir de H y L estimar, mediante modelos empíricos de regresión, la fracción de radiación absorbida por el componente herbáceo (fRFAAH) y leñoso (fRFAAL) de la vegetación. Finalmente, teniendo en cuenta la eficiencia en el uso de la radiación del componente herbáceo (EURH) y leñoso (EURL) se estima la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL). La PPNAH sería un estimador de la productividad forrajera (PF) para bovinos y ovinos, y la PPNAL un estimador de la PF para caprinos, aunque en esta última solo la PPNAL ubicada hasta 1,70 m desde el suelo (altura de ramoneo de caprinos) es considerada forrajera (Ricarte y Biurrun, 2011; Figura 5.3.).

La frecuencia temporal de la estimación podría ser mensual, desde 01 de diciembre hasta 30 de abril de cada período de crecimiento para PPNAH, y desde 01 de noviembre hasta 31 de mayo de cada período de crecimiento para PPNAL (ver capítulos 2 y 3 de esta tesis). Con la información disponible, solo se podría estimar la PPNA de lotes con uso anual de comunidades de vegetación nativa o pasturas de buffelgrass, lo cual influiría sobre la relación H – fRFAAH y también sobre EURH (ver capítulo 3). Sin embargo, con parameterizaciones adicionales se podría extender a otros usos.

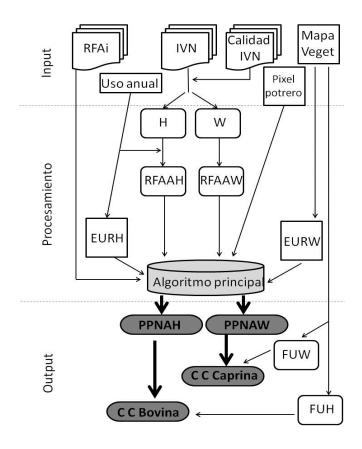


Figura 5.3. Diagrama de flujo modificado para estimar producción forrajera del componente herbáceo (PPNAH) y leñoso (PPNAL) de la vegetación en la región del Chaco Árido. Luego, aplicándole a PPNAH y PPNAL el factor de uso herbáceo (FUH) y leñoso (FUL), es posible estimar la capacidad de carga (CC) bovina y caprina. Las entradas (input) del modelo son la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi, obtenida de estaciones meteorológicas), el índice de vegetación normalizado (IVN de imágenes MODIS), calidad IVN (información de calidad de las imágenes satelitales relacionado a presencia de aerosoles y/o nubosidad) y el mapa de unidades de vegetación (Mapa Veget, obtenido mediante clasificación supervisada de imágenes Landsat y censos fisonónomicos - florísticos). Durante la etapa de procesamiento, el IVN se descompone mediante el procedimiento de desagregación de series de tiempo (Lu et al. 2003) en los componentes herbáceo (H) y leñoso (L) para luego calcular las fracciones absorbidas de radiación de ambos componentes de vegetación (fRFAAH y fRFAAL) mediante modelos empíricos. El algoritmo principal se basa en el modelo de Monteith (1972) para transformar la radiación absorbida por H y W en PPNAH y PPNAL, teniendo en cuenta la eficiencia en el uso de la radiación de ambos componentes (EURH y EURL). Observar como Mapa Veget. Afecta a EURL, FUH y FUL, y como Uso anual (comunidad de vegetación nativa o pastura de buffelgrass) afecta la relación H fRFAAH y el valor de EURH.

La caracterización de la heterogeneidad espacial de la vegetación (Mapa Veget. en la Figura 5.3.), que integra un mapa de unidades de vegetación obtenido mediante clasificación supervisada de imágenes Landsat y censos fisonómicos – florísticos describiendo cada unidad de vegetación (Calvar et al. 2008; Blanco et al. 2003), debe incluirse en el sistema de seguimiento del Chaco Árido como un paso fundamental en el

proceso. El mapa de unidades de vegetación del establecimiento ganadero, y la caracterización fisonómica – florística, definirían la EURL y el factor de uso (bovino y caprino) de cada unidad de vegetación. En primer lugar, la EURL es altamente dependiente de la proporción de cobertura aérea de los tipos funcionales leñosos (árboles o arbustos). En segundo lugar el factor de uso (o índice de cosecha) que se propondría para cada unidad de vegetación sería altamente dependiente de la composición botánica de esa unidad de vegetación (Anderson et al. 1980).

Es posible detectar diferencias entre la metodología actual (punto 5.3.1. de este capítulo) y la metodología propuesta (punto 5.3.4. de este capítulo), para estimar la capacidad de carga (CC) bovina y caprina de un establecimiento ganadero del Chaco Árido. Las principales diferencias pueden observarse en los costos operativos para aplicarlas, la representatividad espacial y temporal de la información obtenida (volumen de información cuantitativa en espacio y tiempo), las fuentes de error en la estimación y los supuestos del modelo conceptual subyacente.

Para analizar los costos se establecieron 4 etapas comunes para ambas metodologías:

- Etapa A: Generación del mapa de unidades de vegetación.
- Etapa B: Caracterización fisonómica florística de las unidades de vegetación.
- Etapa C: Estimación de PPNAH y PPNAL.
- Etapa D: Estimación de CC bovina y caprina.

Se considera que las etapas A, B y D son idénticas en su desarrollo para ambas metodologías, siendo C la única etapa diferente. Para la metodología actual, la etapa C implica estimar PPNAH mediante la técnica de doble muestreo (Wilm et al. 1944), y PPNAL mediante corte (Ricarte y Biurrun, 2011). En cambio la etapa C para la metodología propuesta considera aplicar el proceso descripto en la Figura 5.3. La comparación se realizó para un hipotético establecimiento ganadero de 5000 ha ubicado a 200 km de distancia del lugar cotidiano de trabajo. También se consideró que el grupo de trabajo cuenta con operarios altamente calificados tanto en estimar PPNAH y PPNAL a campo (metodología actual) como mediante la metodología alternativa propuesta. Así, para estimar PPNAH y PPNAL anualmente mediante la metodología actual se necesita: 4 operarios x 2 días x 8 hs/día para la actividad de campo, 1 operario x 1 día x 8 hs/día para la actividad de gabinete, 500 km de recorrido total en camioneta (200 ida + 100 recorrido interno + 200 regreso). De acuerdo a los valores propuestos por el Colegio de Ingenieros Agrónomos de Córdoba (1 día de campo = 160 Agros, 1 día de gabinete = 120 Agros, 1 Agro = \$ 18,0, movilidad (por cada km) = 0,3 x precio nafta Premium [litro nafta premium YPF = \$ 16,62], viático diario INTA = \$ 1060,0, información actualizada al 10/01/2016), la etapa C tiene un costo de \$ 31993 para la metodología actual. Para la metodología propuesta la etapa C solo implicaría 1 día de gabinete, lo cual implica un costo total de \$ 2160.

Las fuentes de error para estimar PPNAH y PPNAL son de naturaleza diferente según se utilice la metodología actual o la metodología propuesta. De acuerdo a la propuesta de Sala y Austin (2000), el uso de la estrategia de corte para estimar PPNAH

en sitios con marcada estacionalidad (por ejemplo el Chaco Árido), es conveniente realizarla mediante un solo corte en el "pico" de biomasa. Aún así, las principales fuentes de error relacionadas con la estrategia del corte en el pico de biomasa, están asociadas a la naturaleza de crecimiento en pulsos (después de cada evento de lluvia) típico de las regiones áridas y semiáridas (Noy Meir, 1973), bajo las cuales normalmente se generan etapas de crecimiento y senescencia que no se detectan con esta metodología. Como en la metodología actual para estimar PPNAH, se propone la variante del doble muestreo (Wilm et al. 1944), se agrega otra fuente importante de error que está relacionada a la precisión del estimador (r² de la relación de regresión lineal simple entre los valores cortados y pesados con los valores estimados visualmente de PPNAH). Se ha observado que la precisión de la estimación de PPNAH mediante doble muestreo, en comunidades de vegetación nativa y pasturas de buffelgrass del Chaco Árido, depende del tipo de recurso forrajero (comunidad vegetal nativa o pastura de buffelgrass), del estado fenológico (reposo vegetativo o crecimiento) y se incrementa con el tiempo de entrenamiento del estimador (Blanco y Ferrando, 2000).

En la metodología propuesta, las principales fuente de error están asociadas a la precisión en la estimación de los parámetros del modelo de eficiencia de Monteith (1972) y a los supuestos que subyacen en el proceso de desagregación del IVN en H y L (Lu et al. 2003). Los parámetros del modelo de eficiencia de Monteith (1972), tanto la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), como la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación herbácea (fRFAAH) involucran errores en el proceso de estimación. La EUR utilizada para estimar PPNAH (ver capítulo 3) se correspondió al valor de una sola especie (*Trichloris crinita* en comunidades de vegetación nativa y *Cenchrus ciliaris* en pasturas de buffelgrass). Sin

embargo, en ambos tipos de vegetación se presenta más de una especie herbácea, principalmente en las comunidades con vegetación nativa. La descomposición del IVN en H y L se supone aditivo (Lu et al. 2003), lo cual implica que no debería haber sombreo entre ambos componentes. Sin embargo, existen situaciones variadas en la región del Chaco Árido, algunas de las cuales podrían considerarse cercanas al supuesto de aditividad (comunidades con muy baja densidad de especies leñosas y comunidades con muy alta densidad de leñosas), pero hay otras situaciones donde los componentes leñosos sombrean parcialmente a los herbáceos.

En el caso de PPNAL, la metodología actual más que PPNAL, estima disponibilidad de material ramoneable para caprinos. Por lo tanto, cuando se estime PPNAL mediante la metodología propuesta será necesario incluir un protocolo que relacione el factor de uso de la PPNAL a la composición botánica del componente leñoso.

El concepto de productividad primaria está relacionado al flujo de energía en los ecosistemas (Odum, 1971). Tanto la metodología actual como la propuesta se desprenden de esa idea. Aún así, presentan diferencias conceptuales esenciales. Por un lado la metodología de cosecha de biomasa se basa en la diferencia de biomasa acumulada por la vegetación en un período de tiempo dado, como indicador del flujo de fijación de carbono durante ese período (Sala y Austin, 2000). El supuesto de esta metodología, es que durante el período de crecimiento las pérdidas por senescencia, defoliación, caída de broza y descomposición es prácticamente nula, lo cual es erróneo (Oesterheld et al. 2010). Sin embargo, es conocido que ambos procesos (incremento de biomasa y senescencia) ocurren simultáneamente.

Por otro lado, la metodología propuesta se basa en el proceso de absorción de energía luminosa por las plantas, y en la eficiencia de estas para transformarla en biomasa. Las estimaciones de PPNA mediante el modelo de eficiencia en el uso de la radiación son una simplificación del complejo proceso de fijación de carbono en los tejidos vegetales. En esta tesis el modelo de eficencia en el uso de la radiación solo se vincula a la PPNA, sin contemplar la fijación de fotosintatos en tejidos subterráneos y los costos de respiración ocurridos durante el proceso de transformación de radiación en componentes orgánicos.

La idea original de estimar PPNA mediante este modelo conceptual de eficiencia fue desarrollado para cultivos anuales con alta disponibilidad de agua y nutrientes (Monteith, 1972). Sin embargo, la mayoría de los otros tipos de vegetación (pastizales perennes, arbustales y bosques) presentan mayores costos de respiración que afectan la EUR (Field et al. 1995; Ruimy et al. 1994; Prince y Goward, 1995; Running y Hunt, 1993; Hunt, 1994). Además, en general, las condiciones climáticas y nutritivas de la vegetación son sub-óptimas, afectándose el valor de EUR. Para ecosistemas áridos y semiáridos es fundamental analizar los efectos del estrés hídrico sobre la EUR. En este sentido, se ha observado que la EUR relacionado a PPNA es más variable estacionalmente y no por condiciones hídricos contrastantes entre períodos de crecimiento (Nouvellon et al. 2000; Namur et al. 2011; Avila y Leal, 2015).

5.4. Monitoreo de procesos de desertificación a escala regional

La degradación de ecosistemas áridos y semiáridos por factores antrópicos y climáticos es conocida como desertificación (United Nations 1994, Reynolds and Stafford Smith 2002). El concepto de desertificación ha presentado desde siempre algunas ambigüedades, como así también los métodos para cuantificarla (Verón et al 2006). Verón et al. (2006) resaltan dos problemas centrales en la mayoría de los análisis cuantitativos del estado de desertificación de una región. Por un lado, la falta de situaciones de referencia con las cuales comparar el nivel actual de desertificación de un sitio determinado. Por el otro, un número importante de estudios de desertificación se basaron en estimar su status en base a aspectos estructurales de la vegetación, más que en atributos funcionales del ecosistema, lo cual dificulta la cuantificación.

La productividad primaria neta aérea (PPNA) es un atributo unificador del funcionamiento ecosistémico (McNaugthon et al. 1989). Luego, la respuesta de la PPNA a la precipitación (PPT), denominada eficiencia en el uso de las precipitaciones (EUP), sugerido por Le Houérou (1984), se adoptó para representar el estado y la dinámica de la desertificación (Prince et al 1998, Nicholson et al 1998). Verón et al (2006) ampliaron la propuesta de la EUP como estimador de la desertificación, y propusieron tres escenarios hipotéticos posibles de desertificación. Estos escenarios hipotéticos se basaron en comparar la relación entre la EUP y la respuesta marginal de la PPNA a la precipitación (RMP = pendiente de una regresión lineal simple entre PPNA y PPT) de un sitio determinado con la situación de referencia. Los tres

escenarios hipotéticos descriptos por Verón et al. (2006) fueron cuando en un sitio determinado ocurre:

- disminución general de cobertura vegetal sin reemplazo de tipos funcionales
 (EUP promedio menor al sitio de referencia y PMR igual),
- reemplazo de vegetación herbácea perenne por arbustos (PMR menor al sitio de referencia y EUP promedio igual)
- reemplazo de vegetación herbácea perenne por hierbas anuales (PMR y EUP menores al sitio de referencia).

Luego, Verón y Paruelo (2010) aplicaron esta metodología en una región de la Patagonia argentina, basando las estimaciones de PPNA en datos de IVN MODIS. La desagregación del IVN MODIS en los componentes herbáceo (H) y leñoso (L), para luego estimar la PPNA herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL), podría complementar la metodología propuesta por Verón et al. (2006) para evaluar el grado de desertificación de un sitio dado. La propuesta estaría sustentada en estimar PPNAH y PPNAL en base al IVN MODIS. Es posible hipotetizar, que la estimación de PPNAH y PPNAL en forma separada, podría facilitar la detección de los escenarios hipotéticos de desertificación (pérdida de cobertura y reemplazo de tipos funcionales de la vegetación).

La metodología propuesta en esta tesis se basa en estimar la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) y leñosa (PPNAL) a partir de desagregar el índice de vegetación normalizado (IVN) MODIS en el componente herbáceo (H) y leñoso (L). Luego de obtener los valores de H y L, estimar la fracción de radiación

fotosintéticamente activa absorbida por el componente herbáceo (fRFAAH) y leñoso (fRFAAL). Después, utilizando los valores de eficiencia en el uso de la radiación del componente herbáceo (EURH) y leñoso (EURL), aplicando el modelo de Monteith (1972) estimar PPNAH y PPNAL.

La metodología propuesta permitiría observar tendencias temporales de los componentes herbáceo y leñoso de la PPNA (serie temporal IVN MODIS, desde el 2000 al 2015). Teniendo en cuenta que los cambios interanuales de PPNAH, son más sensibles a las fluctuaciones de precipitación entre períodos de crecimiento (PPT) que PPNAL (Kemp, 1983), se propone estimar la eficiencia en el uso de la precipitación anualmente solo para el componente herbáceo de la vegetación (EUPH = PPNAH/PPT). Luego, observar la tendencia temporal de EUPH y PPNAL. La tendencia temporal de EUPH y PPNAL generarían 9 posibles escenarios hipotéticos de desertificación (Figura 5.4.), producto de la interacción de EUPH y PPNAL.

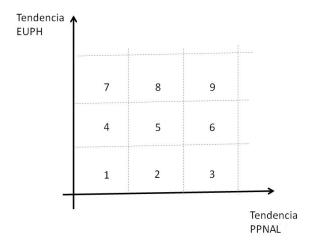


Figura 5.4. Escenarios hipotéticos de desertificación basados en la tendencia temporal de la eficiencia en el uso de la precipitación de la vegetación herbácea (EUPH = PPNAH/PPT), y de la tendencia temporal de la productividad primaria neta aérea leñosa (PPNAL), donde PPNAH es la productividad primaria neta aérea herbácea y PPT es la precipitación total de cada período de crecimiento. Los escenarios hipotéticos de desertificación serían:

- 1. Pérdida de cobertura vegetal total, incremento de suelo descubierto.
- 2. Pérdida de cobertura herbácea (o reemplazo por especies H de menor EUPH).
- 3. Pérdida de cobertura herbácea (o reemplazo por especies H de menor EUPH) + arbustización.
- 4. Pérdida de cobertura leñosa.
- 5. Estabilidad
- 6. Arbustización.
- 7. Aumento de cobertura herbácea (o reemplazo por especies H de mayor EUPH) + pérdida de cobertura leñosa.
- 8. Aumento de cobertura herbácea.
- 9. Aumento de cobertura herbácea (o reemplazo por especies H de mayor EUPH) + arbustización.

Es posible analizar la pertenencia regional de los escenarios hipotéticos propuestos (Figura 5.4.), en relación a situaciones de manejo observadas con frecuencia en sistemas ganaderos del Chaco Árido. Así, los escenarios hipotéticos 1, 2, 3 y 6 se corresponderían a situaciones de degradación por sobrepastoreo bovino o caprino. Está bien documentada, en sistemas ganaderos del Chaco Árido, la pérdida de PPNA en sectores sobre pastoreados, cercanos a las aguadas (Blanco et al. 2008). Luego, es posible observar en gradientes de pastoreo la pérdida de PPNAH y PPNAL en los

sectores cercanos a las aguadas, siendo este proceso más intenso sobre PPNAH (Capítulo 4). Los gradientes de pastoreo observados en el capítulo 4 se corresponden al escenario hipotético 1 de desertificación (sectores más cercanos a las aguadas), al escenario hipotético 2 (distancias superiores al punto de inflexión de PPNAL pero antes del punto de inflexión de PPNAH y al escenario 3 (solo en el potrero "El Jardín" luego del punto de inflexión en PPNAL). El escenario 6 podría corresponderse a sitios donde se implantaron pasturas exóticas (por ejemplo buffelgrass), con tratamiento mecánico simultáneo para control de la vegetación leñosa (por ejemplo rolado o topado). En algunas comunidades vegetales dominadas por ciertas especies leñosas, y dependiendo de la severidad del tratamiento mecánico, es esperable que la tendencia temporal posterior a su control mecánico sea la de un rápido incremento de la cobertura leñosa (Kunst et al. 2014). Los escenarios hipotéticos 4 y 7, podrían corresponderse a etapas sucesionales iniciales posteriores a la aplicación de un tratamiento de control leñoso, especialmente en sitios dominados por especies leñosas de crecimiento lento (Kunst et al. 2014). También podrían atribuirse los escenarios hipotéticos 4 y 7, a sitios alejados de las aguadas (más de 5 km), en los cuales hay bajo impacto de pastoreo pero se hace aprovechamiento de especies arbóreas maderables. Finalmente, los escenarios hipotéticos 4 y 7 podrían responder a pasturas o pastizales tradicionalmente utilizados solo con bovinos, en procesos de arbustización, que comienzan a ser tratados con ramoneo caprino (Ferrando y Biurrun, 2009; Dayenoff et al. 2003). El escenario hipotético 8 podría estar asociado a sitios que responden positivamente a manejos de pastoreo combinado bovino - caprino con carga adecuada y descansos oportunos (Ferrando y Biurrun, 2009; Dayenoff et al. 2003). El escenario hipotético 9 podría observarse en sitios que responden positivamente al pastoreo bovino con carga adecuada y descansos oportunos, pero sin ramoneo caprino. Finalmente, el escenario 5

indicaría la ausencia de cambios temporales de la vegetación. Esta situación puede observarse en estados estables. Estos estados estables podrían corresponderse a sitios con grado de desertificación relativamente severo, con baja probabilidad de transiciones sin perturbaciones severas (fuego o tratamiento mecánico) y umbrales ecológicos significativos (Friedel, 1991; Laykock, 1991; Briske el al. 2003; Bestelmeyer et al. 2003). También puede corresponderse a sitios muy alejados de las aguadas (posibles sitios de referencia), que no son sometidos a ningún régimen de disturbio antrópico (Blanco et al. 2008).

Las tendencias temporales positivas o negativas de EUPH y PPNAL no solo podrían estar asociadas a cambios en la cobertura herbácea (Figura 5.5., panel superior) o leñosa, sino también a reemplazos de especies dentro de estos tipos funcionales de la vegetación. Por ejemplo, una tendencia positiva de EUPH podría responder a reemplazo de especies herbáceas por otras de mayor EUP en años húmedos (Figura 5.5., panel medio). Contrariamente, una tendencia temporal negativa en EUPH podría estar asociada a un reemplazo de especies herbáceas por otras de EUPH más alta en años secos (Figura 5.5., panel inferior). En este sentido, O'Connor et al. (2001) analizaron cambios temporales (18 años) en la composición botánica y la PPNA de un pastizal semiárido en África, y observaron que fluctuaciones de PPNA fueron "suavizadas" por reemplazos entre especies de EUP diferente según la PPT de un año dado. Teniendo en cuenta la menor sensibilidad a las fluctuaciones en PPT de las especies leñosas respecto de las herbáceas, el modelo conceptual de reemplazo entre especies leñosas no podría plantearse en términos de EUP. El reemplazo entre especies leñosas podrían involucrar bioformas diferentes (por ejemplo árboles y arbustos), las cuales tienen EURL distinta (ver Capítulo 2). Sin embargo, no es sencillo detectar mediante esta metodología propuesta, áreas donde existan reemplazos entre especies leñosas de diferente EURL, porque es un parámetro determinístico en el modelo de eficiencia de Monteith (1972).

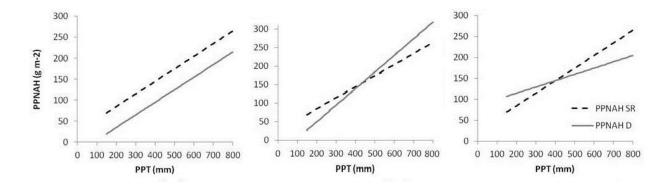


Figura 5.5. Detalles de escenarios hipotéticos de desertificación en relación a cambios de la productividad primaria neta aérea herbácea (PPNAH) en función de la precipitación total del período de crecimiento (01 de noviembre al 30 de abril) de un sitio desertificado (D) y de un sitio de referencia (SR, no desertificado). La PPT promedio de SR y D es 420 mm. El cociente entre la PPNAH obtenida bajo la PPT promedio y la PPT promedio es la EUPH promedio. La pendiente de la recta PPNAH: PPT representa la respuesta marginal herbácea a la precipitación (RMPH). Panel izquierdo: la EUPH promedio es mayor en SR que en D, representa un escenario de pérdida de cobertura herbácea en D. Panel medio: la EUPH promedio es igual entre SR y D pero PMRH es mayor en D, representa un escenario de reemplazo por especies herbáceas de mayor EUPH durante años relativamente húmedos en D. Panel derecho: la EUPH promedio es igual entre SR y D pero PMRH es menor en D, representa un escenario de reemplazo por especies herbáceas de mayor EUPH durante años relativamente secos en D.

Uno de los aspectos metodológicos centrales para cuantificar procesos de degradación es contar con sitios de referencia (Veron et al. 2006), que representen situaciones no degradadas. La detección de sitios de referencia requiere de un conjunto de evidencias empíricas, obtenidas a partir de estudios detallados de campo que incluyan datos fisonómicos – florísticos, descripciones de suelo y detalles sobre el historial de uso (Verón y Paruelo, 2010). Luego esta información debe ser integrada a un esquema conceptual que permita entender la dinámica del funcionamiento ecosistémico en un contexto regional, tal como un modelo de estados y transiciones (Westoby et al. 1989) o un modelo sucesional (Clementes, 1916; Dyksterhuis, 1949). Integrar las descripciones de los sitios a modelos conceptuales de dinámica de ecosistemas, permite valorar su estatus como potencial sitio de referencia, en un

contexto regional. En general los sitios de referencia son aquellos con un escaso o nulo historial de impacto de actividades humanas (pastoreo por animales domésticos, extracción de productos maderables, agricultura, etc.). Los sitios de referencia se pueden corresponder a áreas protegidas (Garbulsky y Paruelo, 2004; Alcaraz-Segura et al. 2009; Fernandez et al. 2010) o también a sitios no protegidos con bajo o nulo nivel de degradación descriptos a campo (Holm et al. 2003; Verón and Paruelo, 2010) o mediante indicadores de reflectancia (Wessels et al. 2007).

Cuantificar procesos de desertificación mediante tendencias temporales de atributos funcionales tales como PPNA o EUP, podría prescindir de situaciones de referencia para desarrollar el estudio. Conceptualmente, las tendencias temporales describen principalmente un proceso más que un estado, y quizás no necesitan comparar contra un sitio de referencia. Así, algunos estudios de desertificación que utilizaron como metodología el análisis de tendencias temporales de atributos funcionales ecosistémicos no incluyeron sitios de referencia (Prince et al. 1998; Ibrahim et al. 2015). Particularmente, la propuesta metodológica realizada en este capítulo (escenarios hipotéticos de tendencias temporales de EUPH y PPNAL, Figura 5.4.) podría prescindir de incorporar sitios de referencia en el análisis. Sin embargo, incorporar sitios de referencia a la propuesta metodológica podría fortalecerla. Por un lado, permitiría detectar mecanismos subyacentes a los escenarios hipotéticos observados, tales como pérdidas de cobertura herbácea o leñosa, o reemplazo de especies dentro del mismo grupo funcional (Figura 5.5.). Luego, analizando las tendencias temporales de EUPH y PPNAL sería posible detectar procesos ocurridos durante el período evaluado (por ejemplo 2000 – 2015 para la serie IVN MODIS disponible) pero no se cuantifica el estado actual de desertificación. Por ejemplo, el escenario 5 "estabilidad" (Figura 5.4.) podría corresponder tanto a un sitio de referencia como a un estado de alta degradación, con umbrales ecológicos significativos.

La tendencia temporal de EUP, fue utilizada previamente por Prince et al. (1998) para analizar procesos de desertificación en la región del Sahel (África). La idea de los autores sobre analizar tendencias temporales de EUP para cuantificar procesos de desertificación, radica en que la EUP es una medida de la conversión de PPT en PPNA. Consecuentemente, una menor EUP indicaría una mayor proporción de la PPT involucrada en escorrentía y evaporación que en infiltración y transpiración, evidenciando un proceso de desertificación. En este mismo sentido, Archer (2004) analizó el impacto de pastoreo sobre la vegetación mediante el análisis de tendencias temporales del IVN en una región de Sudáfrica. En este trabajo, previamente se sustrajo el componente del IVN que variaba con la precipitación, para luego analizar las tendencias temporales, y relacionarlas con estrategias de manejo de pastoreo. También en Sudáfrica, Wessels et al. (2007) analizaron tanto las tendencias temporales de EUP como del IVN corregido por la PPT (RESTREND = residuos de la regresión IVN -PPT), concluyendo que la tendencia temporal de RESTREND fue mejor indicador de la desertificación que la tendencia temporal de EUP. Los autores detectaron que la EUP se veía seriamente afectada por PPT, y por lo tanto enmascaraba procesos de desertificación (por ejemplo efectos del sobrepastoreo sobre la vegetación). Ibrahim et al. (2015) analizaron la tendencia temporal (1982 – 2012) de RESTREND en el oeste del continente africano. Los autores utilizaron dos estrategias de cálculo de RESTREND, residuos de la regresión lineal IVN-PPT y residuos de la regresión lineal IVN-humedad del suelo, concluyendo que este último es mejor indicador de la

degradación que el primero. Por lo tanto, la propuesta metodológica sintetizada en la Figura 5.4 podría analizar como alternativa de EUPH a RESTREND herbácea.

Un aspecto que podría restringir el desarrollo de la propuesta metodológica para evaluar desertificación en el Chaco Árido, es la disponibilidad de información pluviométrica. Esta región abarca aproximadamente 10.000 km² (Morello et al. 1985) y cuenta con una red pluviométrica muy limitada, con series de tiempo cortas y eventualmente incompletas (Lasso, 1997). Así, una alternativa sería utilizar datos TRMM (Tropical Rainfall Measuring Mission), que utilizan información radar proveniente de satélites combinadas con algoritmos específicos (TRMM Manual V7, 2011). Se ha observado fuerte correlación entre datos de precipitación mensual TRMM y datos de pluviómetros (r = 0,91) en otras regiones, tales como los andes en Perú y Bolivia (Scheel et al. 2011). Sin embargo, dichas correlaciones no han sido aun exploradas en la región del Chaco Árido.

Otro aspecto a tener en cuenta para implementar la metodología propuesta, es la estrategia de selección de los sitios de referencia. Así, sitios alejados significativamente de las aguadas (más de 6 km) podrían representar potenciales sitios de referencia. Se ha observado que a esa distancia de la aguada tanto PPNAH como PPNAL se estabilizan (Capítulo 4). Sin embargo, no solo el pastoreo es un importante disturbio dentro de la región del Chaco Árido, sino también la extracción de productos maderables tales como leña, carbón y postes (Adámoli et al. 1990; Natenzón y Olivera, 1994; Rueda et al. 2013). Por lo tanto, para la selección de los sitios de referencia no solo es necesario detectar zonas alejadas de las aguadas sino luego evaluar su historial de uso.

5.5. Otras aplicaciones

En este capítulo se focalizó la posibilidad de usos de la metodología satelital desarrollada para el seguimiento forrajero de campos ganaderos (Figura 5.3.) y para el monitoreo regional de procesos de desertificación (Figuras 5.4. y 5.5.). Sin embargo, los procedimientos desarrollados en esta tesis podrían aplicarse además para estudiar procesos de deforestación o detectar cambios de estructura en bosques secos subtropicales. Así, esta alta resolución temporal permite hacer análisis estacionales y de tendencia que facilitan detectar cambios de cobertura boscosa con aceptable precisión (Grogan et al. 2016).

La posibilidad de cuantificar separadamente PPNAH y PPNAL podría ser una estrategia para monitorear el estado y productividad de bosques secos. En efecto, entre los escenarios de desertificación propuestos (Figura 5.4.) algunos implican reducciones de PPNAL en el tiempo podrían asociarse a procesos de deforestación, por ejemplo el escenario 4.

Sin embargo, para ampliar la utilidad de esta metodología en el monitoreo de bosques sería importante "separar" la señal del IVN en tres componentes y no en dos, componentes herbáceos, arbustivos y arbóreos. Los resultados mostrados en el capítulo 2 indicarían que es posible discriminar dentro del componente leñoso los árboles de los arbustos (ver Figuras 2.7. y 2.8.). En tal sentido, se podrían estimar anualmente

parámetros como el IVN mínimo anual y el coeficiente de variación intra anual del IVN para cada pixel MODIS y en función de estos valores "sintéticos" mapear tendencias de las masas boscosas del Chaco Árido. Para ello sería necesario aplicar técnicas de mezcla espectral a partir de "endmembers temporales" (Scanlon et al. 2002) como los sintetizados en la figura 2.7 u otros derivados del cuadro 2.1.

6. Bibliografía

Adamoli, J., Sennhauser, E., Acero, J. M., & Rescia, A. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. Journal of biogeography 1: 491-500.

Adams, J. B., Sabol, D. E., Kapos, V., Almeida Filho, R., Roberts, D. A., Smith, M. O., & Gillespie, A. R. 1995. Classification of multispectral images based on fractions of endmembers: Application to land-cover change in the Brazilian Amazon. Remote sensing of Environment, 52(2): 137-154.

Aguiar, M. R., & Sala, O. E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. Trends in Ecology & Evolution 14(7): 273-277.

Albalawi, E. K., & Kumar, L. 2013. Using remote sensing technology to detect, model and map desertification: A review. Journal of Food, Agriculture and Environment 11: 791-797.

Alcaraz-Segura, D., Cabello, J., Paruelo, J. M., & Delibes, M. 2009. Use of descriptors of ecosystem functioning for monitoring a national park network: a remote sensing approach. Environmental Management. 43(1): 38-48.

Allen, C. D., & Breshears, D. D. 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 95(25): 14839-14842.

Allred, B. W., Fuhlendorf, S. D., Smeins, F. E., & Taylor, C. A. .2012. Herbivore species and grazing intensity regulate community composition and an encroaching woody plant in semi-arid rangeland. Basic and Applied Ecology, 13(2): 149-158.

Anderson, D. L., J. A. Del Aguila, A. Marchi, J. C. Vera, E. L. Orionte y A. Bernardón, 1980. Manejo racional de un campo en la región árida de los Llanos de La Rioja, Parte I, INTA, Bs. As., 1-61 pp.

Andrew, M. H. 1988. Grazing impact in relation to livestock watering points. Trends in Ecology & Evolution, 3(12): 336-339.

Araujo, P., Juárez de Galíndez, M., & Iturre, M. 2007. Crecimiento de las especies principales de un bosque en regeneración del Chaco Santiagueño. Quebracho 14: 36-46.

ARC 1980. Nutrient requirements of ruminant livestock. Technical review by an Agricultural Research Council working party. Farnham Royal, Slough, Commonwealth Agricultural Bureau. 1-351 pp.

Archer, E. R. 2004. Beyond the "climate versus grazing" impasse: using remote sensing to investigate the effects of grazing system choice on vegetation cover in the eastern Karoo. Journal of Arid Environments, 57(3): 381-408.

Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. Ecoscience: 83-99.

Archibald, S., & Scholes, R. J. 2007. Leaf green-up in a semi-arid African savanna-separating tree and grass responses to environmental cues. Journal of Vegetation Science, 18(4): 583-594.

Asrar, G., Fuchs, M., Kanemasu, E. T., & Hatfield, J. L. 1984. Estimating absorbed photosynthetic radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat. Agronomy journal, 76(2): 300-306.

Avila, R.E. & Leal, K.V. 2015. Efecto de la disponibilidad hídrica sobre la eficiencia de uso de la radiación de *Cenchrus ciliaris* durante la estación estivo-otoñal. Revista Argentina de Producción Animal 35 (1): 197.

Bai, Y., Wu, J., Xing, Q., Pan, Q., Huang, J., Yang, D., & Han, X. 2008. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. Ecology, 89(8): 2140-2153.

Bailey, D. W., Gross, J. E., Laca, E. A., Rittenhouse, L. R., Coughenour, M. B., Swift, D. M., & Sims, P. L. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. Journal of Range Management, 49(5): 386-400.

Baldi, G., & Jobbágy, E. G. 2012. Land use in the dry subtropics: Vegetation composition and production across contrasting human contexts. Journal of arid environments, 76: 115-127.

Bannari, A., Morin, D., Bonn, F., & Huete, A. R. (1995). A review of vegetation indices. Remote sensing reviews, 13(1-2): 95-120.

Barbour, M. G., Diaz, D. V., & Breidenbach, R. W. 1974. Contributions to the biology of *Larrea* species. Ecology: 1199-1215.

Baret, F., & Guyot, G. 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. Remote sensing of environment, 35(2): 161-173.

Bastin, G., & James, C. 2002. Bastin G N and James C 2002 Assessment of Biodiversity Condition in a Rangelands Environment Using Remote Sensing. Centre for Arid Zone Research. CSIRO (Australia). Conberg. http://www.environment.gov.au/land/publications/pubs/monitor-rangelands.pdf.

Beuchle, R., Grecchi, R. C., Shimabukuro, Y. E., Seliger, R., Eva, H. D., Sano, E., & Achard, F. (2015). Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. Applied Geography 58: 116-127.

Biurrun, F. N., Ferrando, C. A., Blanco, L. J. & Namur, P. 2005. Dinámica de gramíneas después de un incendio accidental en un ecosistema de los llanos de La Rioja. Resúmenes III Congreso Nacional sobre Manejo de Pastizales Naturales, Paraná (Argentina): 66.

Blanco, L. J., Ferrando, C. A., Biurrun, F. N., Orionte, E. L., Namur, P., Recalde, D. J., & Berone, G. D. 2005. Vegetation responses to roller chopping and buffelgrass seeding in Argentina. Rangeland ecology & management 58(3): 219-224.

Blanco, L. J., Aguilera, M. O., Paruelo, J. M., & Biurrun, F. N. 2008. Grazing effect on NDVI across an aridity gradient in Argentina. Journal of Arid Environments, 72(5): 764-776.

Blanco, L.J., Ferrando, C.A, Recalde D., Berone, G., Namur, P. & Orionte, E.L. 2003. Utilización de la imagen satelital para la estimación de la receptividad de establecimientos ganaderos de La Rioja. Resúmenes II Congreso Nacional sobre Manejo de Pastizales Naturales: 86.

Blanco, L. & Ferrando, C. 2000. Evaluación de la técnica de estimación visual de la disponibilidad forrajera en pasturas de buffel grass y pastizales del Chaco Árido. Revista Argentina de Producción Animal 20(1): 124-125.

Borreli, P & Oliva, G., INTA. 2001. Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral: Tecnología de manejo extensivo. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 1-281 pp.

Box, E. O., Holben, B. N., & Kalb, V. 1989. Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO2 flux. Vegetatio, 80(2): 71-89.

Brandt, M., Hiernaux, P., Rasmussen, K., Mbow, C., Kergoat, L., Tagesson, T., ... & Fensholt, R. 2016. Assessing woody vegetation trends in Sahelian drylands using MODIS based seasonal metrics. Remote Sensing of Environment 183: 215-225.

Bravo, S., Giménez, A., & Moglia, J. 2006. Caracterización anatómica del leño y evolución del crecimiento en ejemplares de *Acacia aroma* y *Acacia furcatispina* en la Región Chaqueña, Argentina. Bosque (Valdivia) 27(2): 146-154.

Breshears, D. D. 2006. The grassland-forest continuum: trends in ecosystem properties for woody plant mosaics? Frontiers in Ecology and the Environment 4(2): 96-104.

Briggs, J. M. & Knapp, A. K. 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie: climate, soil moisture, topographic position, and fire as determinants of aboveground biomass. American Journal of Botany 82: 1024-1030.

Briggs, J. M., Knapp, A. K., Blair, J. M., Heisler, J. L., Hoch, G. A., Lett, M. S., & McCarron, J. K. 2005. An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. BioScience 55(3): 243-254.

Briske, D. D., Fuhlendorf, S. D., & Smeins, F. E. 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. Journal of Applied Ecology 40(4): 601-614.

Briske, D. D., Fuhlendorf, S. D., & Smeins, F. E. (2006). A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. Rangeland Ecology & Management 59(3): 225-236.

Briske, D. D., Derner, J. D., Brown, J. R., Fuhlendorf, S. D., Teague, W. R., Havstad, K. M., ... & Willms, W. D. (2008). Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. Rangeland Ecology & Management 61(1): 3-17.

Briske, D. D., & Richards, J. H. (1995). Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology. Society for Range Management, Denver, CO, 635-710.

Bullock, J. M., Hill, B. C., Silvertown, J., & Sutton, M. 1995. Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. Oikos 72 (2): 273-282.

Burk, J. H., & Dick-Peddie, W. A. 1973. Comparative production of *Larrea divaricata Cav*. on three geomorphic surfaces in southern New Mexico. Ecology 54 (5): 1094-1102.

Búrquez, A., Martínez-Yrízar, A., Felger, R. S., & Yetman, D. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. Ecology of Sonoran Desert plants and plant communities, RH Robichaux (ed.). University of Arizona Press, Tucson: 36-67.

Cabido, M., González, C., Acosta, A., & Díaz, S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. Vegetatio 109(1): 5-14.

Cabido, M., Zak, M. R. & Biurrun, F. N. Vegetación de la provincia de La Rioja. En prensa.

Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería (Segunda edición). Tomo II, Fase I. Editorial Acme. Buenos Aires. 1-85 pp.

Caldwell, M. M., Richards, J. H., Johnson, D. A., Nowak, R. S., & Dzurec, R. S. (1981). Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid Agropyron bunchgrasses. Oecologia 50(1): 14-24.

Calella, H. F., & Corzo, R. R. F. 2006. El Chaco Arido de la Rioja. Vegetación y Suelos. Pastizales Naturales. Ediciones INTA Buenos. Aires. 1-192 pp.

Calvar, A., Blanco, L.J. & Romera, N. 2008. Detección de patrones espaciales de recursos forrajeros en campos ganaderos de La Rioja mediante imágenes satelitales. Revista Argentina de Producción Animal 28 (1): 479-480.

Carranza, M. L., Frate, L., Acosta, A. T., Hoyos, L., Ricotta, C., & Cabido, M. (2014). Measuring forest fragmentation using multitemporal remotely sensed data: three decades of change in the dry Chaco. European Journal of Remote Sensing 47(1): 793-804.

Casado, M.V. 2010. Crecimiento estivo-otonal de *Cenchrus ciliaris* bajo distintos niveles de disponibilidad hıdrica y nitrogenada. Tesis Maestría Producción Animal. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce. 1-57 pp.

Cavagnaro J B & Trione S O. 2007. Physiological and biochemical responses to shade of *Trichloris crinita*, a forage grass from the arid zone of Argentina. Journal of Arid Environments 68: 337-347.

Cavagnaro, J.B. y C.B. Passera. 1993. Relaciones hídricas de Prosopis flexuosa (algarrobo dulce) en el Monte, Argentina. En: IADIZA (Eds). 1993. Conservación y mejoramiento de especies del género Prosopis, 73-78. Mendoza, Argentina. 1-153 pp.

Cesa, A. & J. Paruelo. 2011. Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). Journal of Arid Environments 75: 1129-1135.

Chesson, P., Gebauer, R. L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. Oecologia 141(2): 236-253.

Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. D. Chambers, J. R. Thomlinson & J. Ni. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. Ecological Applications 11 (2): 356-370.

Clements, F.E. 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication 242, Washington, D.C., USA: 140-143.

Cleveland, R.B., Cleveland, W.S., McRae, J.E. & Terpenning, I. 1990. A seasonal-trend decomposition procedure based on Loess (with discussion). Journal of Official Statistics 6: 3-73.

Dalmasso, A. D. 1994. Fenología de cinco gramíneas nativas. Multequina, 3(3): 9-34.

Dardel, C., Kergoat, L., Hiernaux, P., Mougin, E., Grippa, M., & Tucker, C. J. (2014). Re-greening Sahel: 30years of remote sensing data and field observations (Mali, Niger). Remote Sensing of Environment 140: 350-364.

Davison, J. E., Breshears, D. D., Van Leeuwen, W. J. D., & Casady, G. M. 2011. Remotely sensed vegetation phenology and productivity along a climatic gradient: On the value of incorporating the dimension of woody plant cover. Global Ecology and Biogeography 20(1): 101–113

Dawson, T. J., Denny, M. J. S., Russell, E. M., & Ellis, B. 1975. Water usage and diet preferences of free ranging kangaroos, sheep and feral goats in the Australian arid zone during summer. Journal of Zoology 177(1): 1-23.

Dayenoff, P., Rosati, V., Aguirre, E., & Bolaño, M. 1997. Variación de la composición botánica de la dieta caprina según el estado fenológico del pastizal natural. Revista Argentina de Producción Animal. Vol 17 (1): 11.

Dayenoff, P., Teruel, A. M., Gallego, J. A., Aguirre, E., Bolaño, M., & Giovanardi, F. 2003. Dinámica de la vegetación del Chaco-Árido bajo pastoreo caprino con carga animal conocida. Archivos Zootecnia 52: 293-304.

Defries, R.S., Hansen, M.C., Townshend, J.R., Janetos, A.C., & Loveland, T.R. 2000. A new global 1-km dataset of percentage tree cover derived from remote sensing. Global Change Biology 6:247-254.

De Haan, C. 2001. Livestock Development: Implications for Rural Poverty, the Environment, and Global Food Security. World Bank Publications editors. ISBN: 0821349880, 9780821349885. 1-75 pp.

De La Maza, M., Lima, M., Meserve, P. L., Gutierrez, J. R., & Jaksic, F. M. (2009). Primary production dynamics and climate variability: ecological consequences in semiarid Chile. Global Change Biology 15(5): 1116-1126.

Di Bella CM, Paruelo JM, Becerra JE, 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 Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. 2008. InfoStat, versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 1-336 pp.

Duggin, M. J. & W. R. Philipson 1982. Field measurement of reflectance: some major considerations. Applied Optics 21: 2833-2840.

Dyksterhuis, E. J. 1949. Condition and management of range land upon quantitative ecology. Journal of Range Management 2: 104-115.

Ejrnæs, R., Bruun, H. H., Aude, E., & Buchwald, E. 2004. Developing a classifier for the Habitats Directive grassland types in Denmark using species lists for prediction. Applied Vegetation Science 7(1): 71-80.

Eklundh, L., & Jönsson, P. 2015. TIMESAT: A Software Package for Time-Series Processing and Assessment of Vegetation Dynamics. In Remote Sensing Time Series: 141-158. Springer International Publishing.

Elissalde, N., Escobar, J., & Nakamatsu, V. 2002. Inventario y evaluación de pastizales naturales de la zona árida y semiárida de la Patagonia. Trelew: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Centro Regional Patagonia sur. EEA Chubut. 1-41 pp.

Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., & Burke, I. C. 1997. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the US Great Plains. Ecology: 78 (8): 2628-2631.

Estiarte, M., Vicca, S., Peñuelas, J., Bahn, M., Beier, C., Emmett, B. A., ... & Kröel-Dulay, G. (2016). Few multiyear precipitation—reduction experiments find a shift in the productivity—precipitation relationship. Global change biology 22(7): 2570-2581.

Fay, P. A., Carlisle, J. D., Knapp, A. K., Blair, J. M., & Collins, S. L. 2003. Productivity responses to altered rainfall patterns in a C4-dominated grassland. Oecologia 137 (2): 245-251.

Fearnside, P. M. (2000). Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. Climatic change 46(1-2): 115-158.

Feldhake, C. M., & Belesky, D. P. 2009. Photosynthetically active radiation use efficiency of *Dactylis glomerata* and *Schedonorus phoenix* along a hardwood tree-induced light gradient. Agroforestry systems 75 (2): 189-196.

Fensham, R. J., Fairfax, R. J., & Archer, S. R. 2005. Rainfall, land use and woody vegetation cover change in semi-arid Australian savanna. Journal of Ecology 93(3): 596-606.

Fensholt, R. 2004. Earth observation of vegetation status in the Sahelian and Sudanian West Africa: comparison of Terra MODIS and NOAA AVHRR satellite data. International Journal of Remote Sensing 25(9): 1641-1659.

Fensholt, R., Sandholt, I., & Rasmussen, M. S. 2004. Evaluation of MODIS LAI, fAPAR and the relation between fAPAR and NDVI in a semi-arid environment using in situ measurements. Remote Sensing of Environment 91(3): 490-507.

Fensholt, R., Rasmussen, K., Kaspersen, P., Huber, S., Horion, S., & Swinnen, E. (2013). Assessing land degradation/recovery in the African Sahel from long-term earth observation based primary productivity and precipitation relationships. Remote Sensing 5(2): 664-686.

Fernández, N., Paruelo, J. M., & Delibes, M. 2010. Ecosystem functioning of protected and altered Mediterranean environments: A remote sensing classification in Doñana, Spain. Remote Sensing of Environment, 114(1): 211-220.

Ferrando, C.A., Berone, G.D. & Namur, P. 2005. Producción forrajera de 4 especies megatérmicas sometidas a distintas intensidades y frecuencias de defoliación. Revista Argentina de Producción Animal 25 (1): .207-208.

Ferrando, C., Blanco, L., Orionte, E., Biurrun, F., Recalde, D. & Namur, P. 2001. Utilización de especies nativas por el ganado bovino en un ecosistema de los llanos de La Rioja. Resúmenes I Congreso Nacional sobre Manejo de Pastizales Naturales, San Cristobal (Santa Fe): 76-77.

Ferrando, C. & Biurrun, F.N. 2009. Cambios en la vegetación en pasturas arbustizadas de buffel pastoreadas con bovinos y distintas cargas caprinas. Revista Argentina de Producción Animal 29 (1): .521-522.

Field, C. B., Randerson, J. T., & Malmström, C. M. 1995. Global net primary production: combining ecology and remote sensing. Remote sensing of Environment 51(1): 74-88.

Filella, I., Penuelas, J., Llorens, L., & Estiarte, M. 2004. Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO 2 uptake of a Mediterranean shrubland

submitted to experimental warming and drought.Remote Sensing of Environment 90(3): 308-318.

Friedel, M. H. 1991. Range condition assessment and the concept of thresholds: a viewpoint. Journal of range management: 422-426.

Fusco, M., Holechek, J., Tembo, A., Daniel, A., & Cardenas, M. 1995. Grazing influences on watering point vegetation in the Chihuahuan desert. Journal of Range Management 48 (1): 32-38.

Gaillard de Benítez, C.; M. Pece; M. Juárez de Galíndez; A. Maldonado; V. Acosta & Gómez. A. 2002. "Biomasa aérea de ejemplares de quebracho blanco (*Apidosperma quebracho-blanco*) en dos localidades del Parque Chaqueño Seco". Quebracho 9: 115-127.

Gamon, J. A., Penuelas, J., & Field, C. B. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. Remote Sensing of environment 41(1): 35-44.

Gamon, J. A., Field, C. B., Goulden, M. L., Griffin, K. L., Hartley, A. E., Joel, G., Peñuelas, J. & Valentini, R. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. Ecological Applications 5 (1): 28-41.

Garbulsky, M. F., & Paruelo, J. M. 2004. Remote sensing of protected areas to derive baseline vegetation functioning characteristics. Journal of Vegetation Science 15(5): 711-720.

Garbulsky, M. F., Peñuelas, J., Ourcival, J. M., & Filella, I. 2008. Estimación de la eficiencia del uso de la radiación en bosques mediterráneos a partir de datos MODIS. Uso del Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI). Revista Ecosistemas 17(3): 89-97.

Garbulsky, M. F., Peñuelas, J., Gamon, J., Inoue, Y., & Filella, I. 2011. The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies: A review and meta-analysis. Remote Sensing of Environment 115(2): 281-297.

Garbulsky, M. F., & Paruelo, J. M. (2004). Remote sensing of protected areas to derive baseline vegetation functioning characteristics. Journal of Vegetation Science 15(5): 711-720.

Gausman, H. W., & Allen, W. A. 1973. Optical parameters of leaves of 30 plant species. Plant Physiology 52(1): 57-62.

Gilabert, M. A., González-Piqueras, J., Garcia-Haro, F. J., & Meliá, J. (2002). A generalized soil-adjusted vegetation index. Remote Sensing of environment 82(2): 303-310.

Gitelson, A. A., Peng, Y., & Huemmrich, K. F. 2014. Relationship between fraction of radiation absorbed by photosynthesizing maize and soybean canopies and NDVI from remotely sensed data taken at close range and from MODIS 250m resolution data. Remote Sensing of Environment 147: 108-120.

Golluscio, R. A., Bottaro, H., Rodano, D., Garbulsky, M. F., Bobadilla, S., Buratovich, O., & Villa, M. (2009). Divergencias en la estimación de receptividad ganadera en el noroeste de la Patagonia: diferencias conceptuales y consecuencias prácticas. Ecología austral 19(1): 3-18.

Gómez, J. C.; Calella, H. F.; Corzo, R. R. & Reynoso, A. D. 1993. Mapa de las subregiones de vegetación y suelo del Chaco Árido de La Rioja. CFI, Gobierno de La Rioja, UNLaR. Publicado por GTZ. 1-162 pp.

Gonnet, J.M., J.C. Guevara & O.R Estevez. 2003. Perennial grass abundance along a grazing gradient in Mendoza, Argentina. Journal of Range Management 56: 364-369.

Goward, S. N., & Huemmrich, K. F. 1992. Vegetation canopy PAR absorptance and the normalized difference vegetation index: an assessment using the SAIL model. Remote sensing of environment 39(2): 119-140.

Goward, S. N., Tucker, C. J., & Dye, D. G. 1985. North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. Vegetatio 64(1): 3-14.

Graetz, R. D., & Ludwig, J. A. 1978. A method for the analysis of piosphere data applicable to range assessment. The Rangeland Journal 1(2): 126-136.

Grau, H. R., Gasparri, N. I., & Aide, T. M. 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. Environmental Conservation 32(02): 140-148.

Grigera, G., Oesterheld, M., & Pacín, F. 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. Agricultural Systems 94(3): 637-648.

Groffman, P. M., Baron, J. S., Blett, T., Gold, A. J., Goodman, I., Gunderson, L. H., Levinson, B. M., Palmer, M. A., Paerl, H. W., Peterson, G. D., Poff, N. L., Rejeski, D. W., Reynolds, J. F., Turner, M. G., Weathers, K. C. & Wiens, J. 2006. Ecological thresholds: the key to successful environmental management or an important concept with no practical application?. Ecosystems 9(1): 1-13.

Grogan, K., Pflugmacher, D., Hostert, P., Verbesselt, J., & Fensholt, R. (2016). Mapping Clearances in Tropical Dry Forests Using Breakpoints, Trend, and Seasonal Components from MODIS Time Series: Does Forest Type Matter? Remote Sensing 8(8): 657-673.

Gu, L., Baldocchi, D., Verma, S. B., Black, T. A., Vesala, T., Falge, E. M., & Dowty, P. R. 2002. Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 107(D6): 2-23.

Hanan, N. P., Prevost, Y., Diouf, A., & Diallo, O. 1991. Assessment of desertification around deep wells in the Sahel using satellite imagery. Journal of Applied Ecology 28 (1): 173-186.

Hatfield, J. L., Asrar, G., & Kanemasu, E. T. 1984. Intercepted photosynthetically active radiation estimated by spectral reflectance. Remote Sensing of Environment 14(1): 65-75.

Helman, D., Lensky, I. M., Tessler, N., & Osem, Y. (2015). A phenology-based method for monitoring woody and herbaceous vegetation in Mediterranean forests from NDVI time series. Remote Sensing 7(9): 12314-12335.

Heumann, B. W., Seaquist, J. W., Eklundh, L., & Jönsson, P. 2007. AVHRR derived phenological change in the Sahel and Soudan, Africa, 1982–2005. Remote Sensing of Environment 108(4): 385-392.

Hill, M. J., G. E. Donald, M. W. Hyder, & Smith. R, C. 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.

Hodder, R. M., & Low, W. A. 1978. Grazing distribution of free-ranging cattle at three sites in the Alice Springs District, Central Australia. The Rangeland Journal 1(2): 95-105.

Hodgkinson, K.C. & H.G. Baas-Becking. 1977. Effect of defoliation on root growth of some arid zone perennial plants. Australian Journal of Agricultural Research 29:3142.

Holechek, J. L. 1988. An approach for setting the stocking rate. Rangelands 10 (1): 10-14.

Holechek, J. L., Gomez, H., Molinar, F., & Galt, D. 1999. Grazing studies: what we've learned. Rangelands 21(2): 12-16.

Holechek, J. L., Pieper, R. D., & Herbel, C. H. (1989). Range management. Principles and practices. Prentice-Hall.

Holm, A. M., Cridland, S. W., & Roderick, M. L. 2003. The use of time-integrated NOAA NDVI data and rainfall to assess landscape degradation in the arid shrubland of Western Australia. Remote Sensing of Environment 85(2): 145-158.

Holmgren, M., Lopez, B. C., Gutierrez, J. R., & Squeo, F. A. (2006). Herbivory and plant growth rate determine the success of El Niño Southern Oscillation-driven tree establishment in semiarid South America. Global Change Biology 12(12): 2263-2271.

Huemmrich, K. F., Privette, J. L., Mukelabai, M., Myneni, R. B., & Knyazikhin, Y. 2005. Time-series validation of MODIS land biophysical products in a Kalahari woodland, Africa. International Journal of Remote Sensing 26(19): 4381-4398.

Huete, A. R. 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). Remote sensing of environment 25(3): 295-309.

Huete, A. R., & Jackson, R. D. 1987. Suitability of spectral indices for evaluating vegetation characteristics on arid rangelands. Remote sensing of environment, 23(2): 213-232.

Huete, A., Justice, C., & Liu, H. (1994). Development of vegetation and soil indices for MODIS-EOS. Remote Sensing of Environment 49(3): 224-234.

Huete, A. R., Liu, H. Q., Batchily, K. V., & Van Leeuwen, W. J. D. A. 1997. A comparison of vegetation indices over a global set of TM images for EOS-MODIS. Remote sensing of environment 59(3): 440-451.

Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E. P., Gao, X., & Ferreira, L. G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. Remote sensing of environment 83(1): 195-213.

Hunt, E. R., & Miyake, B. A. 2006. Comparison of stocking rates from remote sensing and geospatial data. Rangeland Ecology & Management 59(1): 11-18.

Hunt, Jr., E. R., Everitt, J., Ritchie, J., Moran, M., Booth, D., Anderson, G., Clark, P. & Seyfried, M. 2003. Applications and research using remote sensing for rangeland management. Photogrammetric Engineering & Remote Sensing 69(6): 675-693.

Hunt JR, E. R. 1994. Relationship between woody biomass and PAR conversion efficiency for estimating net primary production from NDVI. International Journal of Remote Sensing 15 (8): 1725-1729.

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. & Williams D. G.

2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. Nature 429: 651-654.

Ibrahim, Y. Z., Balzter, H., Kaduk, J., & Tucker, C. J. 2015. Land degradation assessment using residual trend analysis of GIMMS NDVI3g, soil moisture and rainfall in Sub-Saharan west Africa from 1982 to 2012. Remote Sensing 7(5): 5471-5494.

Iglesias, M. D. R., & Barchuk, A. H. 2010. Estimación de la biomasa aérea de seis leguminosas leñosas del Chaco Árido (Argentina). Ecología austral 20(1): 71-79.

Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., & Schulze, E.D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. Oecologia 108(3): 389-411.

James, C. D., Landsberg, J., & Morton, S. R. 1999. Provision of watering points in the Australian arid zone: a review of effects on biota. Journal of arid environments 41(1): 87-121.

Jenkins, J. P., Richardson, A. D., Braswell, B. H., Ollinger, S. V., Hollinger, D. Y., & Smith, M. L. 2007. Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. Agricultural and Forest Meteorology 143(1): 64-79.

Johnson, P. E., Smith, M. O., Taylor-George, S., & Adams, J. B. 1983. A semiempirical method for analysis of the reflectance spectra of binary mineral mixtures. Journal of Geophysical Research: Solid Earth 88(B4): 3557-3561.

Jobbágy, E. G., & Sala, O. E. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. Ecological Applications 10(2): 541-549.

Jobbágy, E. G., Sala, O. E., & Paruelo, J. M. 2002. Patterns and controls of primary production in the patagonian steppe: a remote sensing approach. Ecology 83(2): 307-319.

Justice, C. O., Townshend, J. R. G., Holben, B. N., & Tucker, E. C. 1985. Analysis of the phenology of global vegetation using meteorological satellite data. International Journal of Remote Sensing 6(8): 1271-1318.

Kemp, P. R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan Desert plants in relation to the timing of water availability. The Journal of Ecology 71 (2): 427-436.

Kiniry, J. R., Tischler, C. R., & Van Esbroeck, G. A. 1999. Radiation use efficiency and leaf CO2 exchange for diverse C 4 grasses. Biomass and Bioenergy 17(2): 95-112.

Knapp, A. K., Fay, P. A., Blair, J. M., Collins, S. L., Smith, M. D., Carlisle, J. D., Harper, C., Danner, B., Lett, M. & McCarron, J. K. 2002. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. Science 298 (5601): 2202-2205.

Knapp, A. K., J. M. Briggs, D. L. Childers, and O. E. Sala. 2007. Estimating aboveground net primary production in grassland and herbaceous dominated ecosystems. In Principles and standards for measuring net primary production, eds. T. J. Fahey and A. K. Knapp: 27–48. New York: Oxford University Press.

Knapp, A. K., & Smith, M. D. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. Science 291(5503): 481-484.

Kunst, C., Monti, E., Pérez, H., & Godoy, J. 2006. Assessment of the rangelands of southwestern Santiago del Estero, Argentina, for grazing management and research. Journal of Environmental Management 80(3): 248-265.

Kunst, C., Bravo, S., Ledesma, R., Navall, M., Anríquez, A., Coria, D., Silberman, J., Gómez. A. & Albanesi, A. 2014. Ecology and Management of the Dry Forests and Savannas of the western Chaco region, Argentina. In: Dry Forests (Francis Elliot Editor): 133-187.

Lange, R. T. 1969. The piosphere: sheep track and dung patterns. Journal of Range Management 22: 396-400.

Lara, B., & Gandini, M. 2013. Subdivisión de paisajes basada en aspectos funcionales de la Pampa Deprimida. Revista Facultad Agronomía UNLP 22(2): 93-98.

Lasso, R.H., 1997. Pluviometría de Los Llanos de La Rioja. Informe Final. Proyecto de Investigación 27/CO15. Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina.

Lauenroth, W. K., & Sala, O. E. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. Ecological Applications 2(4): 397-403.

Lauenroth, W. K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. In Perspectives in grassland ecology (Springer New York): 3-24.

Lavorel, S., O'Neill, R. V., & Gardner, R. H. 1994. Spatio-temporal dispersal strategies and annual plant species coexistence in a structured landscape. Oikos 71: 75-88.

Law, B. E., & Waring, R. H. 1994. Remote sensing of leaf area index and radiation intercepted by understory vegetation. Ecological Applications 4 (2): 272-279.

Laycock, W. A. 1991. Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. Journal of Range Management 44 (5): 427-433.

Le Houerou, H. N. 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. Journal of Arid Environments 7(3): 213-247.

Le Houerou, H. N., Bingham, R. L., & Skerbek, W. 1988. Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. Journal of arid Environments 15(1): 1-18.

Lind, M., Rasmussen, K., Adriansen, H., & Ka, A. 2003. Estimating vegetative productivity gradients around watering points in the rangelands of Northern Senegal based on NOAA AVHRR data. Geografisk Tidsskrift-Danish Journal of Geography 103(1): 1-15.

Lindenmayer, D. B., & Luck, G. 2005. Synthesis: thresholds in conservation and management. Biological Conservation 124(3): 351-354.

Lobell, D. B., & Asner, G. P. (2004). Cropland distributions from temporal unmixing of MODIS data. Remote Sensing of Environment 93(3): 412-422.

Lu, H., Raupach, M. R., McVicar, T. R., & Barrett, D. J. 2003. Decomposition of vegetation cover into woody and herbaceous components using AVHRR NDVI time series. Remote Sensing of Environment 86(1): 1-18.

Ludwig, J. A., Eager, R. W., Williams, R. J., & Lowe, L. M. 1999. Declines in vegetation patches, plant diversity, and grasshopper diversity near cattle watering-points in the Victoria River District, Northern Australia. The Rangeland Journal 21(1): 135-149.

Marshall, V. M., Lewis, M. M., & Ostendorf, B. 2012. Buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) as an invader and threat to biodiversity in arid environments: a review. Journal of Arid Environments 78: 1-12.

Martín, G. O. (h.), Nicosia, M. G. & Lagomarsino, E. D. 1997. Fenología foliar en leñosas nativas del Chaco Semiárido de Tucumán y algunas consideraciones para su aprovechamiento forrajero. Revista Agronómica del Noroeste Argentino 29(1-2): 65-81.

Martin, S. C., & Ward, D. E. 1970. Rotating access to water to improve semidesert cattle range near water. Journal of Range Management 23: 22-26.

McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A., & Williams, K. J. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. Nature 341: 142-144.

Milchunas, D. G., & Lauenroth, W. K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. Ecological monographs 63(4): 327-366.

Miller, R. G. (1974). The jackknife-a review. Biometrika 61(1): 1-15.

Monteith, J. L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. Journal of applied ecology 9(3): 747-766.

Monteith, J. L. 1977, Climate and the efficiency of crop production in Britain, Phil. Trans. Roy. Soc. B 281: 277-294.

Moran, M. S., Ponce-Campos, G. E., Huete, A., McClaran, M. P., Zhang, Y., Hamerlynck, E. P. & Starks, P. J. 2014. Functional response of US grasslands to the early 21st-century drought. Ecology 95(8): 2121-2133.

Morello, J., Protomastro, C., Sancholuz, L. & Blanco, C. 1985. Estudio Macroecológico de Los Llanos de la Rioja. Serie del cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales 5: 1-53.

Myneni, R. B., & Williams, D. L. 1994. On the relationship between FAPAR and NDVI. Remote Sensing of Environment 49(3): 200-211.

Myneni, R. B., Hoffman, S., Knyazikhin, Y., Privette, J. L., Glassy, J., Tian, Y., Wang, Y., Song, X., Zhang, Y., Smith, G., Lotsch, A., Friedl, M., Morisette J.T., Votava, P., Nemani, R.R. & Running, S.W. 2002. Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. Remote sensing of environment 83(1): 214-231.

Nakano, T., Nemoto, M., & Shinoda, M. 2008. Environmental controls on photosynthetic production and ecosystem respiration in semi-arid grasslands of Mongolia. Agricultural and Forest Meteorology 148(10): 1456-1466.

Namur, P. R., Blanco, L. J., & Sancho, A. R. 2011. Respuesta forrajera de *Trichloris crinita* a la disponibilidad hídrica. Revista Argentina de Produccion Animal 31: 540.

Nash, M. S., Whitford, W. G., de Soyza, A. G., Van Zee, J. W., & Havstad, K. M. 1999. Livestock activity and chihuahuan desert annual-plant communities: boundary analysis of disturbance gradients. Ecological Applications 9(3): 814-823.

Natenzon, C. E., & Olivera, G. 1994. La tala del bosque en los llanos de La Rioja (1900-1960). Desarrollo Económico 34 (134): 263-284.

Nicholson, S. E., Davenport, M. L., & Malo, A. R. 1990. A comparison of the vegetation response to rainfall in the Sahel and East Africa, using normalized difference vegetation index from NOAA AVHRR. Climatic change 17(2-3): 209-241.

Nicholson, S. E., Tucker, C. J., & Ba, M. B. 1998. Desertification, drought, and surface vegetation: An example from the West African Sahel. Bulletin of the American Meteorological Society 79(5): 815.

Nobel, P. S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. New phytologist 119 (2): 183-205.

Nouvellon, Y., Seen, D. L., Rambal, S., Bégué, A., Moran, M. S., Kerr, Y., & Qi, J. 2000. Time course of radiation use efficiency in a shortgrass ecosystem: consequences for remotely sensed estimation of primary production. Remote Sensing of Environment 71(1): 43-55.

Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. Annual review of ecology and systematics 4: 25-51.

O'connor, T. G., Haines, L. M., & Snyman, H. A. 2001. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. Journal of Ecology 89(5): 850-860.

Odum, E. P. 1971. Fundamentals of ecology (Vol. 3). Philadelphia: Saunders. 1-624 pp.

Oesterheld, M., Sala, O. E., & McNaughton, S. J. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. Nature 356: 234 – 236.

Oesterheld, M., DiBella, C. M., & Kerdiles, H. 1998. Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. Ecological applications 8 (1): 207-212.

Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M., & Paruelo, J. M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. Ecosystems of the world: 287-306.

Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M., & 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(1): 137-142.

Oesterheld, M., Paruelo, M. & Oyarzabal, M. 2010. Estimación de la productividad primaria neta aérea a partir de diferencias de biomasa y de integración de la radiación absorbida. En: "Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales". A. Altesor, W. Ayala y J. M. Paruelo Eds. 111 – 117.

Okin, G. S. 2010. The contribution of brown vegetation to vegetation dynamics. Ecology 91(3): 743-755.

Oldeman, L. R., Hakkeling, R. T. A., & Sombroek, W. G. 1991. World map of the status of human-induced soil degradation: an explanatory note, 2nd. rev (p. 34). ISRIC [etc.].

Paruelo, J. M. & Lauenroth, W. K. 1998. Interannual variability of NDVI and its relationship to climate for North American shrublands and grasslands. Journal of Biogeography 25(4): 721-733.

Paruelo, J. M., Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., & Burke, I. C. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. Ecology 78(3): 953-958.

Paruelo, J. M., Jobbágy, E. G., Sala, O. E., Lauenroth, W. K., & Burke, I. C. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. Ecological Applications 8(1): 194-206.

Paruelo, J. M., Lauenroth, W. K., Burke, I. C., & Sala, O. E. 1999. Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. Ecosystems 2(1): 64-68.

Paruelo, J. M., Jobbágy, E. G., & Sala, O. E. (2001). Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. Ecosystems 4(7): 683-698.

Paruelo, J., Oyarzabal, M. & Oesterheld, M. 2010. El seguimiento de los recursos forrajeros mediante sensores remotos: bases y aplicaciones. En: "Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales". A. Altesor, W. Ayala y J. M. Paruelo Eds. 133 – 143.

Passera, C. B., A. D. Dalmasso & , O. Borsetto, 1986. Método de "Point Quadrat Modificado". Actas del Taller de Arbustos Forrajeros. Grupo Regional FAO-IADIZA, Mendoza: 71-80.

Pech, R. P., Graetz, R. D., & Davis, A. W. 1986. Reflectance modeling and the derivation of vegetation indices for an Australian semi-arid shrubland. International Journal of Remote Sensing 7: 389–403.

Perpiñal, E., Balzarini, M., Catalán, L., Pietrarelli, L., & Karlin, U. 1995. Edad de culminación del crecimiento en *Prosopis flexuosa DC* en el Chaco Árido argentino. Forest Systems 4(1): 46-55.

Pettorelli, N., Vik, J. O., Mysterud, A., Gaillard, J. M., Tucker, C. J., & Stenseth, N. C. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. Trends in ecology & evolution 20(9): 503-510.

Pickup, G., & Chewings, V. H. 1994. A grazing gradient approach to land degradation assessment in arid areas from remotely-sensed data. Remote Sensing 15(3): 597-617.

Pickup, G., & Chewings, V. H. 1988. Forecasting patterns of soil erosion in arid lands from Landsat MSS data. International Journal of Remote Sensing 9(1): 69-84.

Piñeiro, G., Oesterheld, M. & Paruelo, J.M. 2006. Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. Ecosystems 9: 357–373.

Polley, H. W., Mayeux, H. S., Johnson, H. B., & Tischler, C. R. 1997. Viewpoint: atmospheric CO2, soil water, and shrub/grass ratios on rangelands. Journal of Range Management 50 (3): 278-284.

Prado, C. D. A., & De Moraes, J. A. P. V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. Photosynthetica 33(1): 103-112.

Prince, S. D. 1991. A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data. International Journal of Remote Sensing 12(6): 1313-1330.

Prince, S. D., & Goward, S. N. 1995. Global primary production: a remote sensing approach. Journal of biogeography 22 (4-5): 815-835.

Prince, S. D., Colstoun, D., Brown, E., & Kravitz, L. L. 1998. Evidence from rain-use efficiencies does not indicate extensive Sahelian desertification. Global Change Biology 4 (4): 359-374.

Ragonese, A. & J. C. Castiglioni. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 11: 133-160.

Reynolds, J.F., Kemp, P.R., Ogle, K. & Fernández, R.J. 2004. Modifying the "pulse-reserve" paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. Oecologia 141: 194–210.

Reynolds, J.F., Stafford Smith, D.M. 2002. Global Desertification: Do Humans Cause Deserts? vol. 88. Dahlem University Press, Berlin.

Reynolds, J.F., Virginia, R.A., Kemp, P.R., de Soyza, A.G. & Tremmel, D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. Ecological Monographs 69: 69–106.

Ribaski, J. & Manezes, E. A. 2002. Disponibilidad y calidade Del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris L.*) en un sistema silvopastoril con algarrobo (*Prosopis juliflora*) en La región semiárida brasileña. Agroforestería en las Américas 9: 33-34.

Robbins, K. R., Saxton, A. M., & Southern, L. L. 2006. Estimation of nutrient requirements using broken-line regression analysis. Journal of animal science 84 (13): 155-165.

Roberts, D. A., Smith, M. O., & Adams, J. B. (1993). Green vegetation, nonphotosynthetic vegetation, and soil in AVIRIS data. Remote Sensing of Environment 44: 255 – 269.

Roderick, M. L., Noble, I. R., & Cridland, S. W. 1999. Estimating woody and herbaceous vegetation cover from time series satellite observations. Global Ecology and Biogeography 8(6): 501-508.

Rogel, T. G., & Aldúncin, R. F. 2016. Pequeños productores del Chaco Árido del oeste argentino: sus perspectivas socioeconómicas. UNLaR Ciencia, 14(1): 19-26.

Rueda, C. V., Baldi, G., Verón, S. R., & Jobbágy, E. G. 2013. Apropiación humana de la producción primaria en el Chaco Seco. Ecología Austral 23: 44-54.

Ruimy, A., Saugier, B., & Dedieu, G. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 99 (D3): 5263-5283.

Running, S.W. & Hunt, E.R. 1993. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BGC, and an application for global-scale models. Scaling ecological pro- cesses leaf to globe (ed. by J.R. Ehleringer and C.B. Field): 141-158. Academic Press, San Diego.

Running, S. W., Thornton, P. E., Nemani, R., & Glassy, J. M. 2000. Global terrestrial gross and net primary productivity from the Earth Observing System. In Methods in ecosystem science: 44-57. Springer New York.

Ruppert, J. C., Holm, A., Miehe, S., Muldavin, E., Snyman, H. A., Wesche, K., & Linstädter, A. 2012. Meta-analysis of ANPP and rain-use efficiency confirms indicative value for degradation and supports non-linear response along precipitation gradients in drylands. Journal of Vegetation Science 23(6): 1035-1050.

Rutherford, M. C. 1980. Annual plant production-precipitation relations in arid and semi-arid regions. South African Journal of Science 76(2): 53 – 56.

Sala, O. E., & Austin, A. T. 2000. Methods of estimating aboveground net primary productivity. In Methods in ecosystem science: 31-43. Springer New York.

Sala, O. E., Golluscio, R., Lauenroth, W. K., & Soriano, A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. Oecologia 81 (4): 501-505.

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L., Jackson, R., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., Mooney,

H., Oesterheld, M., Poff, L., Sykes, M., Walker, B., Walker, M. & Wall, D. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287 (5459): 1770-1774.

Sala, O. E., Gherardi, L. A., Reichmann, L., Jobbagy, E., & Peters, D. 2012. Legacies of precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 367(1606): 3135-3144.

Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A., & Lauenroth, W. K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. Ecology 69(1): 40-45.

SAS Institute. (2011). Sas/Iml 9.3 User's Guide. Sas Institute. 1-1108 pp.

Scanlon, T. M., Albertson, J. D., Caylor, K. K., & Williams, C. A. 2002. Determining land surface fractional cover from NDVI and rainfall time series for a savanna ecosystem. Remote Sensing of Environment 82(2): 376-388.

Scheel, M. L. M., Rohrer, M., Huggel, C., Santos Villar, D., Silvestre, E., & Huffman, G. J. 2011. Evaluation of TRMM Multi-satellite Precipitation Analysis (TMPA) performance in the Central Andes region and its dependency on spatial and temporal resolution. Hydrology and Earth System Sciences 15 (8): 2649-2663.

Seligman, N.G., Cavagnaro, J.B., Horno, M.E. 1992. Simulation of defoliation effects on primary production of warm-season, semiarid perennial-species grassland. Ecological Modelling 60: 45–61.

Sellers, P. J., Berry, J. A., Collatz, G. J., Field, C. B., & Hall, F. G. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. Remote sensing of environment 42(3): 187-216.

Shipman, H., & Adams, J. B. 1987. Detectability of minerals on desert alluvial fans using reflectance spectra. Journal of Geophysical Research: Solid Earth 92 (B10): 10391-10402.

Siffredi, G. L. 2012. Guía de evaluación del pastoreo de cuadros. Ediciones INTA. ISBN 978-987-679-087-1. 33p.

Silvertown, J., Dodd, M. E., McConway, K., Potts, J., & Crawley, M. 1994. Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Grass Experiment. Ecology 75(8): 2430-2437.

Sims, P. L., & Singh, J. S. (1978). The structure and function of ten western North American grasslands: III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. The Journal of Ecology 66: 573-597.

Sims, D.A., Luo, H., Hastings, S., Oechel, W.C., Rahman, A.F. & Gamon, J.A. 2006 Parallel adjustments in vegetation greenness and ecosystem CO2 exchange in response to drought in a southern California chaparral ecosystem. Remote Sensing of Environment 103: 289–303.

Soudani, K., Hmimina, G., Delpierre, N., Pontailler, J. Y., Aubinet, M., Bonal, D. Caquet B., Grandcourt A., Burban B., Flechard C., Guyon D., Granier A., Gross P., Heinesh B., Longdoz B., Loustau D., Moureaux C., Ourcival J.-M., Rambal S., Saint André L., E. & Dufrêne, P. 2012. Ground-based Network of NDVI measurements for tracking temporal dynamics of canopy structure and vegetation phenology in different biomes. Remote Sensing of Environment 123: 234-245.

Svejcar, T., Angell, R., & Miller, R. 1999. Fixed location rain shelters for studying precipitation effects on rangelands. Journal of Arid environments 42(3): 187-193.

Tan, K., Ciais, P., Piao, S., Wu, X., Tang, Y., Vuichard, N., Liang, S. & Fang, J. 2010. Application of the ORCHIDEE global vegetation model to evaluate biomass and soil carbon stocks of Qinghai-Tibetan grasslands. Global Biogeochemical Cycles 24(1): 1-12.

TRMM Precipitation Radar Team, "Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) Precipitation Radar Algorithm Instruction Manual For Version 7," 2011. Available online at http://www.eorc.jaxa.jp/ TRMM/documents/PR algorithm product information/pr manual/PR Instruction Manual V7 L1.pdf

Tsubo, M., & Walker, S. 2005. Relationships between photosynthetically active radiation and clearness index at Bloemfontein, South Africa. Theoretical and Applied Climatology 80(1): 17-25.

Tucker, C. J., Townshend, J. R. G., and Goff, T. E. 1985. African land-cover classification using satellite data. Science 227: 369-375.

Tucker, C. J., Slayback, D. A., Pinzon, J. E., Los, S. O., Myneni, R. B., & Taylor, M. G. 2001. Higher northern latitude normalized difference vegetation index and growing season trends from 1982 to 1999. International journal of biometeorology 45(4): 184-190.

UN (United Nations), 1994. UN Earth Summit. Convention on Desertification. UN Conference in Environment and Development, Rio de Janeiro, Brazil, June 3–14, 1992. DPI/SD/1576. United Nations, New York. 1-143 pp.

Vallentine, J. F. 2001. Grazing management, 2nd edn. Academic, San Diego, CA. 411–444 pp.

Van Auken, O. W. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. Annual Review of Ecology and Systematic 31: 197-215.

Veron, S. R., Paruelo, J. M., & Oesterheld, M. 2006. Assessing desertification. Journal of Arid Environments 66 (4): 751-763.

Verón, S. R., & Paruelo, J. M. 2010. Desertification alters the response of vegetation to changes in precipitation. Journal of Applied Ecology 47 (6): 1233-1241.

Villagra, P. E., Giordano, C., Alvarez, J. A., Cavagnaro, J. B., Guevara, A., Sartor, C., Passera, C. & Greco, S. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. Ecología Austral 21(1): 29-42.

Wall, A. J., Kemp, P. D., Mackay, A. D., & Power, I. L. 2010. Evaluation of easily measured stand inventory parameters as predictors of PAR transmittance for use in poplar silvopastoral management. Agriculture, ecosystems & environment 139(4): 665-674.

Walter H. 1939. Grasland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. Jahrb Wiss Bot. 87: 750–860.

Wessa, P. 2015, Free statistics software, Office for Research Development and Education, v 1.1.23-r7. Available at http://www.wessa.net/

Wessels, K. J., Prince, S. D., Malherbe, J., Small, J., Frost, P. E., & VanZyl, D. 2007. Can human-induced land degradation be distinguished from the effects of rainfall variability? A case study in South Africa. Journal of Arid Environments 68 (2): 271-297.

Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management 42 (4): 266-274.

Wiegand T, Snyman H. A., Kellner K., Paruelo, J. M. 2004. Do grasslands have a memory: modeling phytomass production of a semiarid South African grassland. Ecosystems 7: 243–258.

Williams, C. A., & Albertson, J. D. 2006. Dynamical effects of the statistical structure of annual rainfall on dryland vegetation. Global Change Biology 12 (5): 777-792.

Williamson, J.C., Bestelmeyer, B.T. & Peters, D.P.C. 2012. Spatio temporal patterns of production can be used to detect state change across an arid landscape. Ecosystems, 15: 34–47.

Wilm, H.G., Costello, D.F. & Klipple, G.E. 1944. Estimating for- age yield by the double-sampling method. Journal of the American Society of Agronomy 36: 194–203.

Xie, Y., Sha, Z., & Yu, M. 2008. Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. Journal of Plant Ecology 1(1): 9-23.

Yahdjian, L., & Sala, O. E. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. Ecology 87 (4): 952-962.

Zerda, H. R., & Tiedemann, J. L. 2010. Dinámica temporal del NDVI del bosque y pastizal natural en el Chaco Seco de la Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Ambiencia 6: 13-24.

Zhang, B., Valentine, I., Kemp, P. & Lambert, G. 2006. Predictive modeling of hill-pasture productivity: integration of a decision tree and a geographical information system. Agricultural Systems 87: 1–17.