

Variación espacial y temporal de la productividad primaria neta
aérea y forrajera de estepas áridas y semiáridas del noroeste de
Chubut

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Recursos Naturales*

Cecilia Alejandra Caruso
Ing. Agrónoma - Universidad Nacional de Rosario - 2012

Lugar de trabajo: EEAF INTA Esquel



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



Comité Consejero

Consejero Principal

Lisandro Blanco

Ing. Recursos Naturales Renovables para Zonas Áridas – Universidad Nacional de la
Rioja.

Dr. en Ciencias Agropecuarias - Universidad Nacional de Buenos Aires.

Consejero

Martín Oesterheld

Ing. Agrónomo – Universidad Nacional de Buenos Aires.

Ph. D. Syracuse University. EEUU

Jurado de Tesis

Miembro: Alejandro J. Bisigato

Ingeniero Agrónomo

Ph. Dr.

Miembro: Juan J. Gaitan

Ingeniero Agrónomo

MSc. Ph D.

Miembro: Gastón R. Oñatibia

Ingeniero Agrónomo

MSc. Ph D.

Fecha de aprobación 31 de julio de 2019

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.

Agradecimientos

A Amadeo, mi amor más puro, gracias por elegirme como mamá,

A mis papás, por la vida, el amor, el ejemplo y la paciencia,

A mis hermanos, por enseñarme que el amor trasciende tiempos y espacios,

A Guille, mi compañero de vida por estar, siempre,

A mi abuela, ejemplo de lucha y empuje sin perder la sonrisa,

A los soles que iluminan mis días de tía. A mis tíos y primos, por las risas con mates,

A los Pino y a los amigos, la familia que elegí,

A todos los compas de INTA EEA Esquel y las Agencias de Extensión, especialmente a: Geo, Walter, Nico, Jime, Mati C., Nati L., Trini, Mati V., grupo ganadería, grupo forestal, grupo agropecuario, grupo valor agregado. Y a los compas de INTA EEA Chubut – Trelew: Iva, Vale, Dani, Ani, Alfon, Estefi, Mechi, Vir, por el aguante y el codo a codo en esta hermosa tarea que nos llena las manos de tierra y el corazón de alegría,

A Santi Berh y Guille García M. por la gran ayuda y los aportes fundamentales en la tesis,

A los productores, por abrirnos las tranqueras y compartir su experiencia y aprendizaje,

A los jurados, por los importantes aportes realizados para mejorar este trabajo,

Y especialmente a Viviana Nakamatsu, Lisandro Blanco y Martín Oesterheld, guías imprescindibles en este viaje.

Dedicatoria

“Impuesto” remite a los pagos que se imponían a los pueblos conquistados. Pero si creemos en la capacidad del estado para transformarlo en bienestar colectivo, podemos percibirlo como un acto democrático y solidario más que como una imposición. Quiero dedicar entonces esta tesis a todos y cada uno de los contribuyentes que con su esfuerzo y trabajo hicieron posible mi educación.

ÍNDICE GENERAL

	1 Capítulo I: Introducción general	1
1.1.	Introducción	2
1.2.	Objetivos y organización de la tesis	5
1.3.	Descripción del sitio en estudio	6
1.4.	Importancia agropecuaria de la región y estructura agraria	8
1.5.	Anexo estaciones meteorológicas	10
	 Capítulo II: Variación espacio-temporal de la PPNA y la PF total y por grupo funcional y la RMP en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.	 11
2.1.	Introducción	12
2.2.	Objetivos	14
2.3.	Materiales y método	15
2.3.1.	Descripción de los sitios de estudio	15
2.3.2.	Mediciones de campo	18
2.3.3.	Análisis de datos	19
2.4.	Resultados	20
2.4.1.	Variación espacial de la PPNA, PF y RMP	20
2.4.2.	Variación temporal de la PPNA y PF	22
2.4.3.	Variación espacial de la PPNA y PF por grupo funcional	26
2.5.	Discusión	31
2.6.1.	Anexo registro fotográfico	37
2.6.2.	Anexo análisis estadístico	39
	 Capítulo III: Calibrar modelos de estimación de PPNA basados en el uso de sensores remotos y caracterizar la variación espacio-temporal de la EUR en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.	 41
3.1.	Introducción	42
3.2.	Objetivos	43
3.3.	Materiales y método	43
3.3.1.	Calibración de modelos de estimación de la PPNA	44

3.3.2.	Variación de la EUR	45
3.3.3.	Análisis de la información	45
3.3.3.1.	Calibración de modelos de estimación de la PPNA	45
3.4.	Resultados	46
3.4.1.	Calibración de modelos de estimación de la PPNA	46
3.4.2.	Evaluación de los modelos	51
3.4.3.	Variación espacio temporal de la EUR	53
3.5.	Discusión	54
	4 Capítulo IV: Discusión general	58
4.1.	Variación espacio-temporal de la productividad primaria neta aérea y forrajera y la eficiencia en el uso de recursos ambientales en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.	59
4.2.	Modelos de estimación de PPNA mediante información satelital y caracterización de la variación espacio temporal en la eficiencia en el uso de la radiación.	64
4.3.	Implicancias generales	67
4.4.	Implicancias de este trabajo y futuras líneas	67
4.5.	Bibliografía	71

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Datos geográficos, ppales especies con (I.E), cobertura vegetal total (CVT) y por grupo funcional: arbustos, pastos y hierbas (CVarb, CVpas y CVhie) para año inicial y final de la serie analizada y precipitación media anual (PMA) de los sitios en estudio (S), contemplando áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (Buena y Pobre). 17
- Tabla 2.** Relación entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la precipitación acumulada en diferentes periodos para cada grupo funcional (pastos, hierbas y arbustos). Se presentan las ecuaciones de regresión lineal, el coeficiente de determinación (R^2) y el nivel de significancia (p), para cada sitio y área con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). 24
- Tabla 3.** Relación entre la productividad forrajera (PF) y la precipitación acumulada en diferentes periodos para cada grupo funcional (pastos, hierbas y arbustos). Se presentan las ecuaciones de regresión lineal, el coeficiente de determinación (R^2) y el nivel de significancia (p), para cada sitio y área con impacto de pastoreo contrastante (PI: pastoreo intenso – PM: pastoreo moderado). 26
- Tabla 4.** Variaciones de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y de productividad forrajera (PF) para cada grupo funcional (pastos, hierbas y arbustos) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA). Se presentan las ecuaciones de regresión lineal, el coeficiente de determinación (R^2) y el nivel de significancia (p), contemplando todo el sitio (modelos generales) y para cada área con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). 26
- Tabla 5.** Modelos temporales entre PPNA y NDVI para cada sitio (1-6) con condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años). 47
- Tabla 6.** Modelos temporales entre PPNA y EVI para cada sitio (1-6) con condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años). 47
- Tabla 7.** Modelos temporales entre PPNA y fRFAANDVI lineal para cada sitio (1-6) con condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años). 48
- Tabla 8.** Modelos temporales entre PPNA y fRFAANDVI no lineal para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años). 49
- Tabla 9.** Modelos temporales entre PPNA y fRFAAEVI lineal para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años). 49

Tabla 10. Modelos temporales entre PPNA y RFAA (fRFAA-NDVI lineal) para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).	50
Tabla 11. Modelos temporales entre PPNA y RFAAfRFAA-NDVI no lineal para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).	51
Tabla 12. Modelos temporales entre PPNA y RFAAfRFAA-EVI lineal para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).	51
Tabla 13. Errores de predicción (E.P. en gr MS/(m ² .día)) obtenidos para cada una de las aproximaciones (NDVI, EVI, fRFAA, RFAA) para los modelos espaciales (E.P. mod esp).	52
Tabla 14. Errores de predicción (E.P. en gr MS/(m ² .día)) por área con condición del pastizal contrastante (CB y CP) obtenidos para cada una de las aproximaciones (NDVI, EVI, fRFAA, RFAA) para los modelos espaciales (E.P. mod esp).	52
Tabla 15: Evaluación de los modelos espaciales de estimación de PPNA por área con condición del pastizal contrastante (CB y CP). Coeficiente de determinación (R^2) y significancia (p-valor).	53

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Ubicación de los sitios experimentales y sus áreas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena y CP: condición pobre), en los departamentos del NO de Chubut, las estaciones meteorológicas y las isohietas de la región (mm). Ver anexo estaciones meteorológicas. 6
- Figura 2 A y B.** Variación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) promedio anual (A) y de la productividad forrajera (PF) promedio anual (B) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena y CP: condición pobre). Valores promedios (símbolos) y desvíos estándar (barras verticales) para el período 2007/2008 al 2014/2015. 20
- Figura 3.** Cambios en la proporción forrajera de la productividad primaria neta aérea (PF/PPNA) a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). 21
- Figura 4 A y B.** Variabilidad interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (A) y de la productividad forrajera (PF) (B) a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). La variabilidad interanual de la PPNA y la PF se representa mediante el coeficiente de variación (CV). 21
- Figura 5 A y B.** Respuesta marginal a la precipitación (RMPPPNA) (A) y Respuesta marginal a la precipitación (RMPPF) (B) a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). Los símbolos acompañados con números, indican que la RMP (PPNA y PF) deriva de relaciones marginalmente significativas entre la PPNA o PF y precipitación anual (PA) ($p < 0.1$). 22
- Figura 6 A-F.** Respuesta de la productividad primaria neta aérea (PPNA) a las fluctuaciones de la precipitación anual (PA) en 6 sitios ubicados a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA). En cada sitio se ubican dos áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). Relaciones marginalmente significativas ($p < 0.1$) para CB del sitio 1 ($418.28 + 1.27 * PA$), CB del sitio 3 ($106.22 + 1.24 * PA$) y CP del sitio 6 ($15.35 + 3.46 * PA$). 23
- Figura 7 A-F.** Respuesta de la productividad forrajera (PF) a las fluctuaciones de la precipitación anual (PA) en 6 sitios ubicados a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA). En cada sitio se ubican dos áreas apareadas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena y CP: condición pobre). 25

Relaciones significativas ($p < 0.05$) para la CB del sitio 1 ($254.67 + 1.43 * PA$) y CP del sitio 6 ($-136.82 + 2.6 * PA$) y marginalmente significativa para la CB del sitio 3 ($-52.14 + 1.5 * PA$).

Figura 8 A-F. Variabilidad interanual de la productividad primaria neta aérea de hierbas (A), pastos (C) y arbustos (E) y la productividad forrajera de hierbas (B), pastos (D) y arbustos (F) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) para cada área con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). La variabilidad interanual de la PPNA y la PF se estimó mediante el coeficiente de variación interanual (CV). 27

Figura 9 A-C. Cambios en la proporción de hierbas en la productividad primaria neta aérea (PPNA hierbas/PPNA – Panel A), de pastos en la productividad primaria neta aérea (PPNA pastos/PPNA – Panel B) y de arbustos en la productividad primaria neta aérea (PPNA arbustos/PPNA – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). 28

Figura 10 A-C. Cambios en la proporción de hierbas forrajeras en la productividad forrajera (PF hierbas/PF – Panel A), de pastos forrajeros en la productividad forrajera (PF pastos/PF – Panel B) y de arbustos forrajeros en la productividad forrajera (PF arbustos/PF – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). 29

Figura 11 A-C. Cambios en la proporción de hierbas en la productividad primaria neta aérea (PF hierbas/PPNA – Panel A), de pastos forrajeros en la productividad primaria neta aérea (PF pastos/PPNA – Panel B) y de arbustos forrajeros en la productividad primaria neta aérea (PF arbustos/PPNA – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). 30

Figura 12 A-C. Cambios en la proporción de hierbas forrajeras en la productividad primaria neta aérea (PF hierbas/PPNA – Panel A), de pastos forrajeros en la productividad primaria neta aérea (PF pastos/PPNA – Panel B) y de arbustos forrajeros en la productividad primaria neta aérea (PF arbustos/PPNA – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). 31

Figura 13. Relación lineal entre PPNA e índices de vegetación (NDVI y EVI) para ambas áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: 46

condición pobre), modelo espacial, n=6.

Figura 14. Relación lineal entre PPNA y fRFAA obtenida a partir de modelos lineales y no lineales con NDVI (fRFAAnL y fRFAAnNL, respectivamente) y a partir de modelos lineales con EVI (fRFAAe) para ambas áreas con condición del pastizal (CB: condición buena – CP: condición pobre) (modelo espacial). 48

Figura 15. Relación lineal entre PPNA y RFAA obtenida a partir de fRFAANDVI lineal y fRFAANDVI no lineal (RFAAnL y RFAAnNL, respectivamente) y a partir de fRFAAEVI lineal (RFAAe) para ambas condiciones del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre), modelo espacial, n=6. 50

Figura 16. Valores de EUR a partir de modelo RFAANDVI lineal a lo largo del gradiente espacial de PMA y por área con condición contrastante del pastizal (CB y CP). 54

Figura 17. Modelo conceptual: efecto relativo del pastoreo (%) sobre la PPNA y PF a lo largo del gradiente de PMA. 60

ABREVIATURAS

AG	Área geográfica
CB	Condición buena
CP	Condición pobre
CV PA	Coefficiente de variación de la precipitación anual
CV PF	Coefficiente de variación de la productividad forrajera
CV PPNA	Coefficiente de variación de la productividad primaria neta aérea
EP	Error de predicción
EUR	Eficiencia de uso de la radiación
EVI	Enhanced Vegetation Index
fRFAA	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida
fRFAA _{evi} lineal	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida obtenida de la regresión lineal con EVI
fRFAA _{ndvi} lineal	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida obtenida de la regresión lineal con NDVI
fRFAA _{ndvi no} lineal	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida obtenida de la regresión no lineal con NDVI
I.E	Índice de calidad específica
IVs	Índices de Vegetación
MODIS	Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer
NASA	National Aeronautics and Space Administration
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index
NO	Noroeste
PA	Precipitación anual
PACD	Plan de Acción Social para Combatir la Desertificación
PF	Productividad primaria neta aérea forrajera
PMA	Precipitación media anual
PPNA	Productividad primaria neta
PPNA	Productividad primaria neta aérea
PRODESAR	Proyecto de Desarrollo Sustentable de la Patagonia
RFAA	Radiación fotosintéticamente activa absorbida
RFAA _{fRFAA} EVI lineal	Radiación fotosintéticamente activa absorbida obtenida a partir de la regresión lineal con EVI
RFAA	Radiación fotosintéticamente activa absorbida
RFAA _{fRFAA} NDVI lineal	Radiación fotosintéticamente activa absorbida obtenida a partir de la regresión lineal con NDVI
RFAA _{fRFAA} NDVI no lineal	Radiación fotosintéticamente activa absorbida obtenida a partir de la regresión no lineal con NDVI
RFA inc	Radiación fotosintéticamente activa incidente
RMP	Respuesta marginal a la precipitación

RMP_{PF}	Respuesta marginal a la precipitación obtenida como la pendiente de la relación lineal entre PF y PA
RMP	Respuesta marginal a la precipitación
RMP_{PPNA}	Respuesta marginal a la precipitación obtenida como la pendiente de la relación lineal entre PPNA y PA
SAVI	Soil Adjusted Vegetation Index

Resumen

En la Patagonia el pastoreo con ganado doméstico, continuo y con cargas fijas sumado a la baja productividad y alta variabilidad de los pastizales naturales de zonas áridas y semiáridas condujo a su degradación. Conocer las variaciones de la productividad primaria y sus principales controles es fundamental para realizar un manejo sustentable. Los objetivos fueron (1) caracterizar la variación espacio-temporal de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y productividad forrajera (PF) total y por grupo funcional y la respuesta marginal a la precipitación (RMP) en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut; (2) calibrar modelos de estimación de PPNA basados en el uso de sensores remotos y caracterizar la variación espacio-temporal de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (CB y CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut. En seis sitios ubicados en un gradiente pluviométrico se cosechó la biomasa desde 2006/2007 hasta 2014/2015 y se separó en pastos, hierbas y arbustos, forrajeros y no forrajeros. Se analizaron los patrones de variación de las variables respuesta en función de la PMA y condición del pastizal. Se evaluaron modelos de estimación de la PPNA y la PF a partir de sensores remotos. La PPNA y la PF aumentaron con la PMA siendo su aumento mayor en CB que en CP. Las diferencias entre condiciones en la PF aumentaron a lo largo del gradiente de PMA. La PPNA y la PF de pastos y hierbas aumentaron con la PMA siendo su aumento mayor en CB respecto a CP. Los modelos temporales no mostraron resultados significativos mejorando su ajuste al realizar el análisis por condición del pastizal, grupo funcional y diferentes periodos de acumulación de lluvias. Las relaciones con los índices de vegetación (IVs) solo explicaron parte de la variabilidad de la PPNA a lo largo del gradiente espacial.

Palabras clave: estepa, PPNA, grupos funcionales, condición del pastizal, índices de vegetación.

CAPÍTULO I

Introducción General

1.1. Introducción

Las tierras secas se extienden sobre casi la mitad de la superficie terrestre y en ellas residen más de 2 mil millones de personas. Un uso de los recursos que no acompañe su dinámica, altamente variable entre años y dentro de un mismo año, disminuye la capacidad de recuperación de estos sistemas, pudiendo entrar en una espiral de degradación que conduce a la desertificación (Abraham et al. 2011).

La desertificación es la degradación de la tierra en zonas áridas, semiáridas y subhúmedas, resultante de varios factores, que incluyen variaciones climáticas y actividades humanas (CNUMAD 1992). Este proceso provoca la pérdida de suministro de bienes y servicios a las poblaciones humanas, afectando de este modo a millones de personas en todo el mundo. El mayor impacto se observa sobre las poblaciones más pobres, con elevada inestabilidad alimentaria, agravando las condiciones de pobreza. Pero su impacto ambiental, político y social trasciende a las tierras secas (Abraham et al. 2011).

En las regiones áridas cualquier modificación en una comunidad vegetal tiene consecuencias más acentuadas que en otras regiones. El crecimiento más lento de la vegetación, el porcentaje de suelo desnudo, la eliminación de la cobertura vegetal, los vientos o las lluvias en manga, que ven favorecida su acción al eliminar el escaso o nulo suelo que pueda haberse formado, la fuerte insolación, las catástrofes geológicas, y además, la presencia del hombre, hacen que los equilibrios sean más inestables y las posibilidades de alcanzar el clímax más remotas (Roig 1973).

La tecnología aplicada para la recuperación de tierras degradadas es costosa, con resultados a veces limitados que generalmente demandan un periodo prolongado de tiempo: construcción de diques o tajamares para la acumulación de sedimentos con cerramiento e implantación de especies arbóreas que favorezcan la contención del suelo, redistribución de agua, cerramiento y manejo de mallines, intersiembras con *Elymus sabulosus* para la contención de médanos, revegetación con especies nativas, entre otras. De este modo la prevención es el método más eficaz para combatir la desertificación, por ello es fundamental un profundo conocimiento de las características y la dinámica de estos ecosistemas (PACD-México 1993).

Argentina es el país de América latina con mayor proporción de superficie árida, semiárida y subhúmeda seca (75% del territorio nacional). De los 276 millones de has de territorio continental, 60 millones presentan diferentes grados de degradación. Por su parte las tierras áridas de Argentina contribuyen con el 50% del valor de la producción agrícola, con el 47% del valor de la ganadería y concentran el 30% de la población nacional (Abraham et al. 2011).

Así, resulta prioritario el desarrollo de políticas nacionales adecuadas que permitan la prevención, recuperación y conservación de las tierras degradadas, mejorando la calidad de vida de las personas que se ven directa o indirectamente afectadas. Para ello es fundamental considerar las causas sociales, culturales, políticas y económicas de la utilización excesiva de los recursos y las manifestaciones físicas del proceso de desertificación (PACD-México 1993).

Si bien la situación actual requiere medidas urgentes para frenar la desertificación, la situación a futuro no es muy alentadora. Los modelos actuales indican, para la mayoría de las regiones áridas, una transición hacia un clima más árido y altamente variable (Sala et al. 2012). Una mayor variabilidad en las precipitaciones muestra efectos contrastantes en los sitios con más (o menos) de 370 mm de PMA. En los primeros reduce el agua del suelo, mientras que en los sitios con menos de 370 mm de PMA aumenta el contenido de agua en el suelo ya que lluvias más grandes conducen a menos pérdidas por evaporación (Sala et al. 2015). Agregado a ello, actualmente resulta difícil determinar el grado de avance de la desertificación y el área afectada, además no hay un claro consenso sobre la forma correcta para su evaluación por la falta de medidas objetivas y de estados de referencia para comparar las situaciones con desertificación (Verón et al. 2006).

La productividad primaria neta aérea (PPNA) se ha utilizado como indicador de la desertificación dada su correlación con aspectos clave del funcionamiento de los ecosistemas. La PPNA es la tasa de acumulación neta de carbono por los órganos aéreos de la vegetación, altamente variable tanto en el espacio como en el tiempo. Constituye el atributo funcional más importante de un ecosistema ya que representa la totalidad de la energía realmente disponible para los consumidores, estableciendo así el límite superior a la producción secundaria (McNaughton et al. 1989, Fernández et al. 1991).

Variaciones a través del tiempo en la PPNA de los pastizales brindan información sobre su tendencia. A su vez, ciertos trabajos mostraron que variables como la respuesta marginal a las precipitaciones (RMP) y la eficiencia en el uso de los recursos podrían complementarse y brindar información más precisa de su estado y tendencia (Verón et al. 2005 y 2010).

De esta forma, conocer las variaciones espacio-temporales de la PPNA y sus componentes, además de los principales controles ambientales, constituye una herramienta necesaria que permite determinar la capacidad de carga de estos ambientes y realizar un manejo adecuado de los sistemas productivos, evitando su degradación y contribuyendo a mantener su capacidad productiva.

Sin embargo, en general se desconocen los valores de PPNA promedio y su dinámica debido principalmente a la gran inversión de tiempo y dinero que requieren los métodos actuales de estimación. Generalmente la estimación de la PPNA requiere cortes sucesivos de biomasa y la calibración modelos (Sala y Austin 2000). Debido a ello, a pesar de que la PPNA constituye la tasa de generación de alimento para el ganado y por lo tanto se relaciona con la carga animal (Oesterheld et al. 1992 y 1998 a), en general se desconoce su valor promedio y su dinámica.

Una herramienta alternativa es la información satelital, la cual puede traducirse en estimaciones de productividad en tiempo real, a bajo costo y con una amplia cobertura espacial. Actualmente existen distintas aproximaciones para estimar la PPNA, las cuales presentan diferente grado de complejidad. Desde modelos simples que relacionan directamente un índice con la PPNA, hasta modelos más complejos relacionados a procesos biológicos como la transformación de radiación absorbida en productividad primaria, con

una determinada eficiencia en el uso de la radiación (EUR) (Monteith 1972, Paruelo et al 1997, Piñeiro et al. 2006, Grigera et al. 2007).

Esta tesis pretende generar información respecto a la dinámica de la PPNA y sus componentes a lo largo de un gradiente de precipitación y en áreas apareadas con pastoreo histórico contrastante, en relación a los principales controles ambientales en las estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut (Patagonia Argentina). La región Patagónica ocupa el 27% de la superficie nacional. Presenta un clima semiárido a árido, frío y con fuertes vientos del oeste. La actividad dominante es la ganadería ovina extensiva sobre pastizal natural. En general el pastoreo es continuo y la carga animal supera la receptividad de los campos con la consecuente degradación de las estepas y los mallines, disminuyendo la cobertura y productividad de las especies forrajeras (Oliva et al. 2017).

El pastoreo modula la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos a través de cambios en el suelo y la vegetación y su efecto varía en función del gradiente de aridez y de productividad primaria (Milchunas et al. 1988, Milchunas y Lauenroth 1993, Aguiar et al. 1996, Bertiller y Bisigato 1998, Golluscio et al. 2009, Cingolani et al. 2005, Lezama et al. 2014, Oñatibia et al. 2018). Particularmente en Patagonia, los pastizales naturales han sufrido procesos de deterioro a lo largo de su historia (Escobar 1997). Se atribuye al sobrepastoreo la mayor parte de este deterioro (Soriano 1956, León y Aguiar 1985, Oñatibia y Aguiar 2016). Como resultado de factores antrópicos y climáticos el 90% de la superficie presenta signos de deterioro (León y Aguiar 1995, Golluscio et al. 1998, Gaitán et al. 2009, Mazzoni et al. 2010, <http://sipas.inta.gob.ar/modulos/info-estrategica/Informaci%C3%B3n%20Sectorial/Recursos%20Naturales/Desertificaci%C3%B3n.pdf>).

La región Patagónica extra andina en el NO de Chubut presenta precipitaciones de régimen invernal que van desde 120 a 200 y desde 250 a 500 mm, respectivamente. Este gradiente ambiental de precipitaciones está estrechamente relacionado con el gradiente ambiental de vegetación. El extremo este del gradiente, más xérico, está ocupado por estepas arbustivas bajas con un elevado porcentaje de suelo desnudo, mientras que el extremo más húmedo del mismo está ocupado por estepas gramíneas. En la parte media del gradiente se observan áreas de transición con estepas arbustivas-gramíneas y gramíneas-arbustivas (Soriano 1956, Golluscio et al. 1982, Paruelo et al. 1998 a y b y 2000, León et al. 1998).

Así, la región seleccionada para el estudio permite generar una estrategia experimental que contempla los cambios en la composición de grupos funcionales de la vegetación (pastos y arbustos) como consecuencia de un gradiente climático relacionado a las precipitaciones. A su vez, es posible detectar a lo largo de este gradiente climático comunidades apareadas con diferente condición. Este “arreglo espacial” de comunidades vegetales permitirá analizar el efecto combinado precipitaciones – condición sobre atributos funcionales de ecosistemas áridos como la PPNA y sus componentes, la EUR, la RMP, entre otros.

1.2. Objetivos y organización de la tesis

La tesis se divide en cuatro capítulos:

Capítulo I: Introducción general. En ella se presenta el problema, los antecedentes más relevantes, los objetivos generales, las hipótesis y la descripción del sitio en estudio.

Capítulo II: El objetivo general de este capítulo fue caracterizar la variación espacio-temporal de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y productividad forrajera (PF) total y por grupo funcional y la respuesta marginal a la precipitación (RMP) en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

La hipótesis fue que la PPNA, la PF y la RMP son mayores en sitios con mayor precipitación respecto a sitios más xéricos, siendo mayor la diferencia de PPNA y PF entre áreas de condición buena respecto a las de condición pobre en ambientes con mayor disponibilidad hídrica. Se espera este patrón de variación de la PPNA, la PF y la RMP, debido a que ambientes con mayor disponibilidad de recursos favorecen a grupos funcionales y especies con tasas de crecimiento rápido y menor resistentes al pastoreo, mientras que ambientes de baja precipitación favorecen a grupos funcionales y especies más xerofíticas, de crecimiento lento y mayor resistencia al pastoreo (Coughenour 1985, Milchunas y Lauenroth 1993).

Las predicciones fueron:

- 1) La PPNA y la PF se incrementan linealmente a lo largo del gradiente regional de precipitaciones, siendo mayores las pendientes en la condición buena respecto a la condición pobre.
- 2) La RMP se incrementa linealmente a lo largo del gradiente regional de precipitaciones.

Capítulo III: Los objetivos generales de este capítulo fueron: por un lado calibrar modelos de estimación de PPNA basados en el uso de sensores remotos y, por el otro, caracterizar la variación espacio-temporal de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

Las hipótesis principales fueron:

- Los modelos más complejos estiman la PPNA y su variación espacio-temporal con mayor precisión respecto a los modelos más simples.
- Aun cuando la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) puede tener solo variaciones menores entre sitios de mayor y menor precipitación y entre áreas de condición buena y pobre, debido a que los cambios en las proporciones de los grupos funcionales son mayores que los cambios de cobertura total, la eficiencia de conversión de energía en biomasa (EUR) es menor en el extremo árido del gradiente respecto al extremo húmedo del mismo y es mayor en las áreas de condición buena que en las pobres. Se espera

este patrón en la EUR debido al compromiso que existe entre la tolerancia a la sequía y la tasa de crecimiento por MJ de energía absorbida en los diferentes grupos funcionales de la vegetación (Herms y Mattson 1992, Garbulsky et al. 2010).

Las predicciones fueron:

- 1) Las estimaciones de PPNA son más precisas utilizando la radiación absorbida (RFAA) como estimador que mediante el uso directo de índices de vegetación satelitales.
- 2) La EUR aumenta linealmente a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA).

Capítulo IV: Discusión general. Se realiza una síntesis de la tesis efectuando un juicio de valor de los resultados, vinculados con el conocimiento existente.

1.3. Descripción del sitio en estudio

El estudio se llevó a cabo en seis sitios ubicados al NO de Chubut, distribuidos en los departamentos de Cushamen, Futaleufú, Languineo y Tehuelches, correspondientes a los distritos Subandino, Occidental y Central (Soriano 1956, León et al. 1998). Cada sitio presenta dos áreas apareadas con condiciones contrastantes del pastizal (CB y CP). (Figura 1).

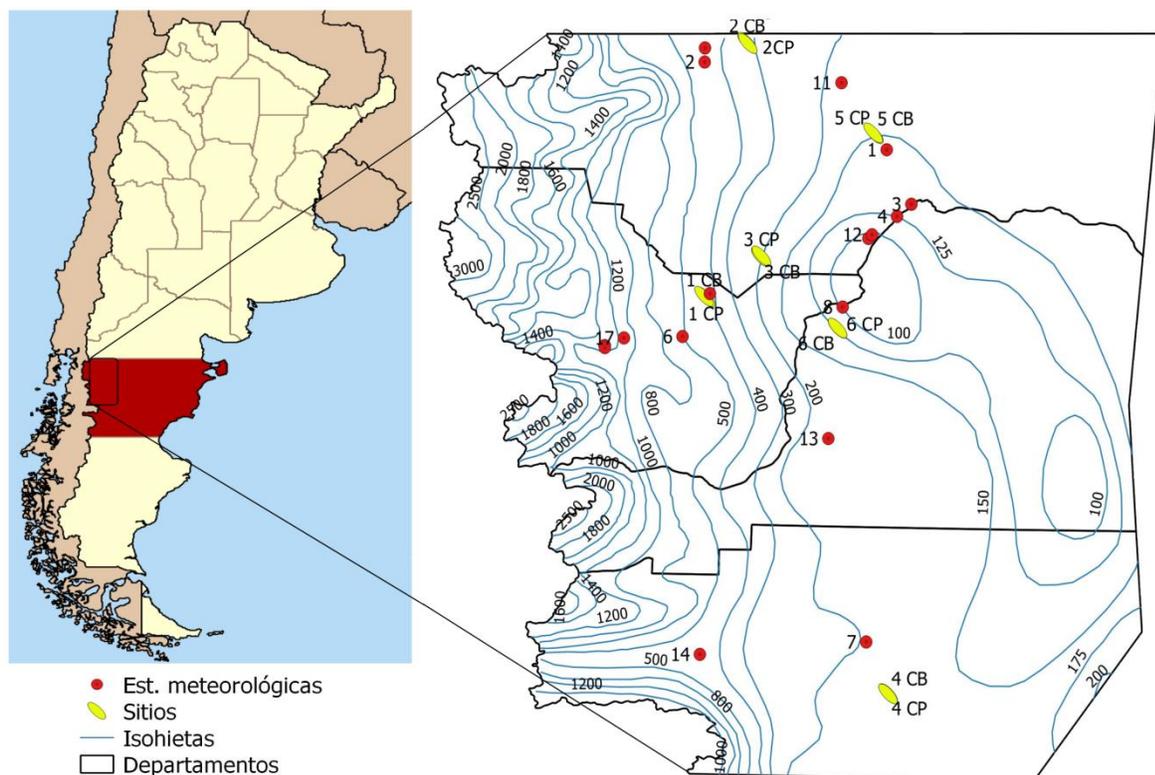


Figura 1. Ubicación de los sitios experimentales y sus áreas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena y CP: condición pobre), en los departamentos del NO de Chubut, las estaciones meteorológicas y las isohietas de la región (mm). Ver anexo estaciones meteorológicas.

Las precipitaciones de la región extra andina varían de 120 mm en el este (extremo seco del gradiente) a 600 mm en el oeste (extremo húmedo del gradiente) y se concentran en los meses más fríos del año determinando un fuerte déficit hídrico estival (Paruelo et al. 1998 b y 2000). El coeficiente de variación anual es de 50% en la porción más seca del gradiente disminuyendo hasta 15% en el extremo húmedo (Jobbágy et al. 1995). A su vez, la mayoría de los eventos son menores a 5 mm los cuales permanecen constantes a lo largo de los años, siendo los eventos de más de 10 mm los que determinan un año húmedo (Golluscio et al. 1998 a).

Las temperaturas medias varían entre 12 y 3°C (Paruelo et al. 2006), con mínimas medias de 0°C y absolutas por debajo de los -20°C. Los fuertes vientos del oeste reducen la sensación térmica en 4,2 ° C en promedio. Alcanzan su máxima velocidad entre septiembre y enero y su mínimo en invierno (Paruelo et al. 1998 b), y constituyen uno de los rasgos climáticos característicos de la región.

Los detritos glaciales y los materiales volcánicos son los materiales parentales más importantes de los suelos patagónicos. En las porciones occidentales más húmedas y frías pueden desarrollarse suelos Molisoles. Hacia el este, y con el aumento de la aridez, los Aridisoles y los Entisoles dominan el paisaje. Estos suelen presentar una gruesa capa calcárea cementada entre los 40 y 50 cm de profundidad (del Valle 1998).

El relieve, la circulación general de la atmósfera y la influencia de la masa polar marítima del Pacífico determinan un fuerte gradiente de precipitaciones oeste-este (Barros et al. 1979), que genera cambios en los tipos de vegetación desde bosques hasta semidesiertos, atravesando la estepa gramínea, arbustiva-gramínea y arbustiva (Soriano 1956).

La relación entre precipitación media anual y evapotranspiración potencial para la estepa varía entre 0,46 para áreas dominadas por estepas gramíneas y 0,11 para los semidesiertos del centro de la región. Debido a que solo un 9% de la región corresponde a la categoría húmeda o subhúmeda mientras que el resto corresponde a la categoría árida (86,8%) o hiperárida (4,2%), la mayor parte del área extra andina presenta una vegetación con caracteres adaptativos a la aridez (Paruelo et al. 1998 b).

Los pastos y los arbustos son los grupos funcionales dominantes de la estepa. Los pastos (gramíneas y graminoides) presentan estructuras vegetativas activas durante todo el año y junto con los arbustos perennifolios constituyen el grupo de oportunistas. La mayoría de los arbustos muestran un periodo de dormición bien definido, conformando de este modo el grupo de especies periódicas (Soriano y Sala 1983).

Fitogeográficamente, la región de estudio incluye tres distritos de la provincia fitogeográfica Patagónica, Central, Occidental y Subandino. El distrito Central está ocupado por diferentes tipos de estepas arbustivas, que ocupan los suelos más profundos y/o arenosos. Están dominadas por *Chuquiraga avellanadae*, *Nardophyllum obtusifolium*, *Nassauvia glomerulosa* y *Junellia tridens* (León et al. 1998). Las estepas arbustivo-gramíneas se ubican al este del distrito Subandino y en las Sierras y Mesetas occidentales. Dominan los arbustos *Azorella prolifera*, *Senecio filaginoides*, *Nassauvia* sp. y *Adesmia*

volckmanni junto con las gramíneas *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis* y *Poa ligularis* (Golluscio et al. 1982). Las estepas gramíneas caracterizan el distrito Subandino donde la especie dominante es *Festuca pallescens*.

1.4. Importancia agropecuaria de la región y estructura agraria

La región en estudio se subdivide en tres áreas geográficas (AG): andes, sur y meseta.

AG Sur: Incluye al departamento Tehuelches y la parte centro sur de Languiño. La actividad principal es la ganadería extensiva ovina y bovina. Cuenta con 189 explotaciones agropecuarias de las cuales 67 son de explotación bovina, concentradas en el centro oeste del AG, 87 presentan sistemas mixtos ovino - bovino y las restantes 35, ubicadas hacia el este, son explotaciones ovinas puras. En 2006/2007 la producción promedio de lana era de 4,12 Kg por animal pero debido a la sequía la producción disminuyó a menos de 4 Kg por animal. El principal producto es la lana y como subproducto la carne. El 21,6% de las explotaciones poseen más de 5001 lanares (grandes productores) y suman el 66,1% del total de hacienda. El 14,2% tienen de 3001 a 5000 ovinos (productores medios) y poseen el 16% de la hacienda. El 24% tienen entre 1000 y 3000 animales (productores chicos) con el 14% del stock; y el 40% restante poseen menos de 1000 animales (minifundistas) con un 4% del stock. Los sistemas bovinos se ubican fundamentalmente en la región cordillerana, en el ecotono estepa bosque y en la zona de valles y hacia el este las explotaciones son mixtas bovino-ovino (<https://inta.gob.ar/proyectos/PATSU-1291204>).

AG Andes: Comprende la parte oeste de los departamentos de Cushamen, Futaleufú y Languiño. Se subdivide en la Comarca Andina y el Valle 16 de Octubre. En la Comarca Andina la actividad principal es la producción de frutas finas, complementada con horticultura, apicultura, porcicultura y ganadería ovina y bovina a pequeña escala. Los emprendimientos son familiares y mixtos, y sus productos son comercializados básicamente en la región cordillerana. En el Valle 16 de Octubre la actividad principal es la ganadería bovina de cría y engorde, ganadería ovina de engorde y la agricultura forrajera. Además se desarrollan la porcicultura, la apicultura, la fruticultura y, a menor escala, la horticultura. La actividad forestal se basa en la silvopastura en bosques de ñire y lenga de los que se extrae leña y, en forma muy incipiente, madera. La producción de lana promedio es de 4.68 Kg/cabeza. El 81.7% de las explotaciones tienen menos de 1.000 lanares y concentran el 46.5% del stock (36.773 cabezas) y el 1,2% (2 productores) tienen 84.911 cabezas (38,1% del stock). Los sistemas bovinos puros se encuentran en precordillera, pero en general forman parte de un sistema mixto. De los 213 productores con bovinos, 115 tienen menos de 100 cabezas y participan del 10,2% del stock. Ochenta productores tienen entre 100 y 500 cabezas (35.4% del stock) y 18 productores cuentan con más de 500 cabezas (54,4% del stock). La población caprina es muy pequeña y está relacionada con productores minifundistas (<https://inta.gob.ar/proyectos/PATSU-1291205>).

AG Meseta: Comprende parte de los departamentos de Futaleufú, Languiño y Cushamen. Se diferencian 2 ambientes: los valles (4%), correspondientes a la cuenca del río Chubut y el área de meseta (96%). La producción es fundamentalmente ovina extensiva, siendo el principal producto la lana. La producción caprina para obtención de mohair y

carne está vinculada a la estructura parcelaria de una gran proporción de productores minifundistas. La producción bovina integra sistemas mixtos con ovinos y se han desarrollado en los últimos años emprendimientos ganaderos intensivos. La producción agrícola se orienta principalmente a pasturas y en menor medida a plantines de frutilla y horticultura, circunscripta a las áreas de valles irrigados. En cuanto a la producción forestal existen cortinas de protección a cultivos agrícolas e infraestructura, y una importante superficie de plantaciones jóvenes de pino que impulsarán el sector en el mediano plazo. En general los sistemas se caracterizan por la falta de previsibilidad, el escaso agregado de valor a los productos primarios y las dificultades para el acceso a los mercados. El 88.1% de los productores tienen menos de 1000 cabezas (de subsistencia), 9.8% tienen entre 1001 y 4000 cabezas (pequeños y medianos) y 2,1% son conglomerados empresariales y productores grandes (<https://inta.gob.ar/proyectos/PATSU-1291206>).

1.5. Anexo estaciones meteorológicas

Estaciones meteorológicas	Latitud	Longitud	Nº figura
Chico - Fofocahuel	-42,414	-70,478	1
Chubut - El Maitén	-42,100	-71,170	2
Chubut - Gualjaina	-42,610	-70,384	3
Gualjaina	-42,653	-70,439	4
Lepá - Gualjaina	-42,732	-70,548	5
Boquete Nahuelpan	-43,084	-71,254	6
Inta Gob.Costa	-44,179	-70,556	7
Inta Arroyo Pescado	-42,978	-70,646	8
Inta Trevelin	-43,117	-71,550	9
Corfo-Inta El Maitén	-42,049	-71,169	10
Inta Cushamen	-42,174	-70,650	11
Gualjaina	-42,653	-70,439	12
Languiño	-43,450	-70,700	13
Rio Pico (Vazquez)	-44,224	-71,188	14
Trevelin INTA 1970-2011	-43,117	-71,550	15
Trevelin INTA 2011-actualidad	-43,124	-71,549	16
Trevelin (Bosques)	-43,089	-71,477	17
Aeropuerto Esquel	-42,930	-71,150	18

Capítulo II

Variación espacio-temporal de la PPNA y la PF total y por grupo funcional y la RMP en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

2.1. Introducción

La producción primaria neta (PPN) es la ganancia neta de carbono por la vegetación. Se estima como la diferencia entre el carbono ganado por la productividad primaria bruta y el carbono perdido debido a las actividades metabólicas, principalmente respiración (Chapin III et al. 2002). Constituye el atributo funcional más importante de un ecosistema ya que representa la totalidad de la energía disponible para los consumidores y, por lo tanto, el límite superior a la producción secundaria (McNaughton et al. 1989, Fernández et al. 1991).

Para muchas cuestiones, la PPN es discriminada en sus porciones aérea y subterránea. La subterránea es difícil de medir y en ciertos casos se ha supuesto que es una proporción constante de la aérea (Chapin III et al. 2002). La productividad primaria neta aérea (PPNA) representa el principal determinante de la capacidad de carga en sistemas de pastoreo extensivo (Oesterheld et al. 1992). Por lo tanto, a los fines prácticos, muchos estudios realizados a campo sólo consideran la PPNA.

La PPNA varía en función de diversos factores naturales y antrópicos, los cuales ejercen su influencia a diferentes escalas espaciales y temporales. A escala global es mayor en ambientes cálidos y húmedos, tales como bosques tropicales, y menor en ecosistemas fríos o secos, como la tundra y los desiertos (Chapin III et al. 2002). A escala regional el promedio de PPNA incrementa con el aumento de las precipitaciones (Sala et al. 1988, Lauenroth y Sala 1992). A nivel de paisaje, la disponibilidad de agua y los disturbios son los principales factores que controlan las variaciones en la PPNA (Chapin III et al. 2002). Finalmente la producción a nivel de sitio se explica por la precipitación anual, la capacidad de retención de agua del suelo y un término de interacción (Sala et al. 1988).

Los patrones temporales de PPNA varían regionalmente. Es de esperar que ambientes con alta variabilidad en las precipitaciones, uno de los principales controles climáticos, muestren una mayor variabilidad de la PPNA. Sin embargo, los resultados encontrados al momento son diversos. Paruelo y Lauenroth (1998 c) observaron que la precipitación anual varía más que la PPNA, mientras que Lauenroth y Sala (1992) encontraron el patrón inverso. Luego, Knapp y Smith (2001) mostraron que la variabilidad de la PPNA no estaba asociada con la variabilidad de la precipitación a lo largo de un amplio gradiente regional. A su vez, otros estudios demostraron que el grado de correlación entre las precipitaciones y la PPNA de distintos años varía en función del periodo previo acumulado y que tales resultados dependen de la escala temporal de observación (Oesterheld et al. 2001, Fabricante et al. 2009).

La pendiente de la relación entre la precipitación anual y la PPNA se asoció a la eficiencia en el uso las precipitaciones (Le Houerou 1984). Trabajos recientes demostraron que la pendiente de una función de producción no siempre es una medida de la eficiencia en el uso de los recursos. Conceptualmente la pendiente representa el cambio en la variable dependiente (PPNA) por unidad de cambio en la variable predictora (precipitación), y brinda información sobre la sensibilidad de la vegetación a los cambios en la precipitación y se denomina respuesta marginal a la precipitación (RMP) (Verón et al. 2005). La RMP aumenta en forma directa con la precipitación (Milchunas y Lauenroth 1993, Verón y

Paruelo 2010) y disturbios como el pastoreo modifican la capacidad de respuesta de la vegetación a las precipitaciones. Por ejemplo, Paruelo et al. (2008) mostraron que la RMP fue menor en pastizales de *Festuca pallescens* con mayor grado de pastoreo.

Los resultados encontrados sobre el efecto del pastoreo sobre la PPNA para sitios con diferente PMA fueron variables. Algunos trabajos concluyeron que el pastoreo tiene un efecto neutral o negativo según las condiciones particulares del año y la posición del sitio en el gradiente regional de PMA. Para años normales su efecto fue significativamente mayor en el extremo seco del gradiente mientras que en años con precipitaciones superiores al promedio el efecto fue menos evidente (Blanco 2004). En otros el efecto del pastoreo fue positivo o negativo según la carga animal (moderada e intensa o clausura, respectivamente) (Oñatibia 2013). Otros trabajos mostraron que los efectos del pastoreo sobre la PPNA fueron similares en pastizales ubicados en un amplio rango de PMA (Oosterheld et al. 1999). En cambio, un estudio realizado en los pastizales del oeste de América del Norte mostró que en sitios de menor PMA las parcelas pastoreadas presentaron menor PPNA que las no pastoreadas, mientras que en sitios más húmedos las parcelas pastoreadas presentaron mayor PPNA que aquellas no pastoreadas (Sims y Singh 1978).

Conocer la PPNA promedio, su variación espacio-temporal, la dinámica de la RMP y el efecto de disturbios como el pastoreo sobre la PPNA y la RMP es particularmente relevante en Patagonia. Allí, como en todas las regiones áridas y semiáridas, la productividad baja y variable (Lauenroth y Sala 1992, Paruelo 1998 a y b, Elissalde et al. 2002, Jobbágy et al. 2002) complejiza el manejo adecuado de los pastizales naturales, principal recurso forrajero de la ganadería ovina extensiva, actividad productiva más importante de la región.

El pastoreo con herbívoros domésticos modula la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas áridos y semiáridos a través de cambios en el suelo y la vegetación (Milchunas et al. 1988, Milchunas y Lauenroth 1993, Aguiar et al. 1996, Bertiller y Bisigato 1998, Golluscio et al. 2009). El pastoreo puede desencadenar un proceso de retrogradación que involucra cambios en la composición florística, estructura, productividad y en la persistencia del sistema (León y Aguiar 1985). Particularmente en Patagonia, los pastizales naturales han sufrido procesos de deterioro a lo largo de su historia (Escobar 1997). Se atribuye al sobrepastoreo la mayor parte de este deterioro (Soriano 1956, León y Aguiar 1985, Oñatibia y Aguiar 2016).

La variación estacional de la PPNA es menos marcada en las estepas arbustivas y subarbustivas, las cuales presentan el pico de crecimiento en noviembre. Las estepas gramíneas presentan un patrón de crecimiento más estacional, con un mínimo en junio y su pico de crecimiento en diciembre. Las biozonas de transición entre ambas presentan valores intermedios de PPNA y en su dinámica temporal. La variación relativa de la PPNA entre años es mayor en el extremo seco del gradiente que en el húmedo (Paruelo et al. 1998 a y b, Jobbágy et al. 2002, Fabricante et al. 2009).

Esta variación en la proporción pastos/arbustos a lo largo del gradiente de PMA no solo tiene implicancias ecológicas para el aprovechamiento de los recursos (Soriano et al. 1983, Fernández y Paruelo 1988) y de adaptación a la sequía, sino también en el manejo de

los recursos forrajeros. Es conocido que ambientes con baja disponibilidad de recursos sostienen especies con un mayor número de defensas anti herbívoro y menor tasa de crecimiento, mientras que en ambientes donde la disponibilidad de recursos es mayor las plantas se encuentran menos defendidas y su estrategia frente al pastoreo es la tolerancia (Coley et al. 1985). Esto indica que la sequía y el pastoreo constituyen presiones de selección convergentes y, debido a ello, las características que otorgan ventajas en ambientes áridos resultan también beneficiosas ante el pastoreo (Milchunas et al. 1988). Por lo tanto, la susceptibilidad de las comunidades al pastoreo es menor en las estepas arbustivas que en las gramíneas (Golluscio et al. 1998 b) en las cuales los pastos palatables son un componente importante de la comunidad.

En este contexto, es posible que las diferencias en la distribución de la PPNA por grupos funcionales y su grado de palatabilidad entre sitios con condición contrastante del pastizal varíe a lo largo del gradiente regional de PMA. Debido a esto, el desarrollo de estrategias de manejo que permitan realizar un aprovechamiento sustentable de los recursos forrajeros implica además conocer la productividad forrajera (PF) de los principales grupos funcionales, y su dinámica espacio-temporal.

La PPNA se refiere a la cantidad de material vegetal aéreo producido por unidad de tiempo, mientras que la PF considera solo al material vegetal forrajero por unidad de tiempo, dejando de lado las especies no palatables. El concepto de palatabilidad ha ido modificándose con el tiempo, pasando de ser una característica inherente del alimento (Pelliza et al. 2004) a estar influenciada por factores externos que modifican el grado de palatabilidad de la dieta. El grado de palatabilidad de una especie vegetal puede variar en función de diversos factores. La presión de pastoreo, el uso de suplementos, la especie animal e incluso la categoría y el estado fisiológico son solo algunos de los factores que pueden modificar la palatabilidad del alimento (Montbrau y Solá-Oriol 2015). En este estudio se consideraron las especies palatables para el ganado ovino criado en forma extensiva sobre el pastizal natural.

A través de este estudio se espera contar con información actualizada y precisa que caracterice la PPNA y PF de los principales grupos funcionales en pastizales áridos y semiáridos del NO de Chubut y sus variaciones espacio-temporales. El trabajo se realizará a lo largo de un gradiente de precipitaciones y contemplando manejos de pastoreo contrastantes en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

2.2. Objetivos

Caracterizar la variación espacio-temporal de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y productividad forrajera (PF) total y por grupo funcional y la respuesta marginal a la precipitación (RMP) en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

2.3. Materiales y método

2.3.1. Descripción de los sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en seis sitios ubicados al NO de Chubut, distribuidos en los departamentos de Cushamen, Futaleufú, Languineo y Tehuelches, correspondientes a los distritos Central (1 sitio), Occidental (3 sitios) y Subandino (2 sitios). Los Distritos Central, Occidental y Subandino (León et al. 1998) abarcan un gradiente espacial de PMA desde 125 mm al este hasta 600 mm al oeste en la región fitogeográfica Patagónica. Siguiendo este marcado gradiente de PMA, la PPNA de los pastizales naturales varía desde 500 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ en el extremo más árido hasta 2500 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ en el extremo más húmedo (Golluscio et al. 1998 b, Paruelo et al. 1998 b).

La vegetación está dominada por dos grupos funcionales, pastos y arbustos (Golluscio y Sala 1993, Aguiar et al. 1996, Jobbágy y Sala 2000). A lo largo del gradiente de este a oeste de PMA la proporción de pastos aumenta y la de arbustos disminuye (Golluscio et al. 1982). El extremo más árido del gradiente está representado por estepas de arbustos medianos - bajos con una cobertura total cercana al 40% (León et al. 1998). Las áreas intermedias del gradiente tienen estepas arbustivo-graminosas y graminoso-arbustivas y la cobertura total es de 50%. Finalmente, las estepas graminosas se ubican en el extremo húmedo del gradiente (oeste) y tienen más de 60% de cobertura, de la cual el 80% es un estrato herbáceo dominado por *Festuca pallelescens*.

Cada sitio incluyó dos áreas apareadas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena versus CP: condición pobre). Los sitios de estudio donde se determinaron las áreas con condiciones contrastantes del pastizal son ambientes relativamente homogéneos en cuanto a clima, relieve, suelo y vegetación. Para la determinación de las condiciones del pastizal en cada sitio se eligieron gradientes de situaciones para un tipo de comunidad específico y en función de la cobertura de especies preferidas por el ganado ovino y la disponibilidad de forraje, se determinó la receptividad del pastizal y la condición del mismo (Bottaro et al. 2011).

Para confeccionar las guías de condición, las cuales reflejan el estado de salud del pastizal, se estimó la cobertura de vegetación y de los principales grupos de especies forrajeras: pastos de buena calidad forrajera, pastos de calidad forrajera media, pastos no forrajeros para ovinos, leñosas forrajeras y hierbas forrajeras. A su vez se determinó para cada condición del pastizal su disponibilidad de forraje en Kg de MS/ha⁻¹.año⁻¹. Teniendo en cuenta el % de cobertura vegetal, el % de gramíneas de buena calidad forrajera, el % de gramíneas de calidad media forrajera, el % de leñosas forrajeras, el % de hierbas forrajeras y la disponibilidad de forraje, se determinó a qué condición del pastizal corresponde cada área (buena o pobre) (León y Aguiar 1985, Bonvissuto y Somlo 1998, Bottaro et al. 2007 y 2009, Nakamatsu et al. 2008, Bonvissuto 2008).

En la tabla 1 se indica entre paréntesis el índice de calidad específica (I.E) de las principales especies y la cobertura vegetal total y por grupo funcional del año inicial y final. El I.E es un índice de calidad específica que se asigna a cada especie como resultado de la evaluación de su grado de aceptabilidad por el ganado (en este caso ovino), período en el

que es utilizado y valor nutritivo. Su valor varía desde 0 (especies no forrajeras) hasta 5 (especies forrajeras muy preferidas durante un lapso prolongado y de alto valor nutritivo) (Elissalde et al. 2002).

Tabla 1. Datos geográficos, ppales especies con (I.E), cobertura vegetal total (CVT) y por grupo funcional: arbustos, pastos y hierbas (CVarb, CVpas y CVhie) para año inicial y final de la serie analizada y precipitación media anual (PMA) de los sitios en estudio (S), contemplando áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (Buena y Pobre).

Sitio	Condición del pastizal	Ubicación Geográfica		Provincia y Distrito fitogeográfico	Ppales especies	Tipo de campo	PMA (mm)	CV PMA (%)	PPNA(Kg MS/ha.año)	CV PPNA (%)	PF(Kg MS/ha.año)	CV PF (%)	Cobertura Inicial (%)				Cobertura Final (%)			
		Latitud	Longitud										CVT	CVarb	CVpas	CVhie	CVT	CVarb	CVpas	CVhie
S1	Buena	42,9399	71,1724	Patagónica, Subandino	Fp, Bs, Pl, Sf, Ap	Pampa arenosa suavemente ondulada con estepa de Fp.	642	37,43	1234,26	42,14	1170,89	44,49	36	13	21	2	22	2	18	2
	Pobre	42,9427	71,1657	Patagónica, Subandino	Fp, Bs, Pl, Sf, Ap	Pampa arenosa suavemente ondulada con estepa de Fp	642	37,43	999,33	46,24	687,48	72,96	27	17	8	2	21	6	13	2
S2	Buena	42,0290	71,0087	Patagónica, Subandino	Fp, Hc, Ng, Ap	Sierras, en media loma arenosa con estepa de Fp y Ng	615	17,06	1164,87	18,13	1115,95	18,16	42	24	15	3	37	20	15	2
	Pobre	42,0332	71,00652	Patagónica, Subandino	Fp, Hc, Ng, Ap	Sierras, en media loma arenosa con estepa de Fp y Ng	615	17,06	781,78	27,47	678,88	23,56	41	27	10	4	38	30	7	1
S3	Buena	42,7983	70,9569	Patagónica, Subandino	Pl, Pss, Ng, Ap	Pampa plana areno arcillosa con estepa de Ng	355	27,19	546,27	32,11	481,21	44,08	18	12	5	1	17	4,5	12	0,5
	Pobre	42,7950	70,9542	Patagónica, Subandino	Bs, Pl, Ng	Pampa plana areno arcillosa con estepa de Ng	355	27,19	335,51	34,56	261,43	44,52	21	14	7,5	0,5	11	5,5	5	0,5
S4	Buena	44,3653	70,4733	Patagónica, Occidental	Ap, Lch, Ng, Ps, Pm, Ph	Pampa plana arenosa con estepa de Ap, Lch, Verbena y coirones	234	14,23	709,60	36,90	413,32	47,99	45	29	15,5	0,5	20	4	16	0
	Pobre	44,3643	70,4725	Patagónica, Occidental	Cha, Ng, Sss	Pampa plana arenosa con estepa de Ap, Lch, Verbena y coirones	234	14,23	508,68	34,01	324,36	38,26	21	16	1	4	20	11	9	0
S5	Buena	42,3566	70,5268	Patagónica, Central	Cha, Ng, Ps	Pampa plana arcillosa con estepa de Cha y coirones	220	52,85	712,07	27,80	585,76	39,44	22	13	9	0	22	18	4	0
	Pobre	42,3535	70,5296	Patagónica, Central	Cha, Ng, Ps	Pampa plana arcillosa con estepa de Cha y coirones	220	52,85	455,43	23,73	389,52	22,12	31	26	5	0	27	26,5	0,5	0
S6	Buena	43,0630	70,6627	Patagónica, Occidental	Ap, Sf, Pla, Hc, Ps, Pm, Ph	Pampa plana areno arcillosa con estepa de Ap, Sf y coirones	134	18,90	669,17	31,46	343,69	42,15	40	25,5	14	0,5	21	12	9	0
	Pobre	43,0633	70,6688	Patagónica, Occidental	Ap, Sf, Ps, Pm, Ph	Pampa plana areno arcillosa con estepa de Ap y Sf	134	18,90	478,78	28,23	210,87	41,49	23	13	9,5	0,5	20	11	9	0

Ap: Azorella prolifera (2), Bs: Bromus setifolius (3), Cha: Chuquiraga avellanadae (2), Fp: Festuca pallescens (2), Hc: Hordeum comosum (3), Lch: Lycium chilense (5), Ng: Nassauvia glomerulosa (1), Ph: Pappostipa humilis (0), Pl: Poa ligularis (5), Pla: Poa lanuginosa (2), Pm: Pappostipa major (0), Ps: Pappostipa speciosa (2), Sf: Senecio filaginoides (1).

Nota: las coberturas vegetales (total y por grupo funcional) se estimaron mediante el método Daubenmire R. 1959.

2.3.2. Mediciones de campo

Desde la temporada 2006/2007 hasta 2014/2015, a mediados de enero, se cosechó la biomasa vegetal para usarla como un estimador de la productividad anual (Matteucci y Colma 1982, Sala y Austin 2000, Knapp et al. 2007). La estrategia de medición de PPNA y PF fue diferente entre sitios. En los sitios 1, 2, 4, 5 y 6 se instalaron 5 jaulas móviles de 1 m² por condición, las mismas eran rotadas aleatoriamente a lugares contiguos una vez al año después del corte. En cada jaula móvil se cosecharon 2 marcos rectangulares de 0,2 m². En el sitio 3 se instaló, en el año 2006, una clausura fija de 2500 m² por condición, y en cada clausura fija se cosecharon 12 marcos rectangulares de 0,2 m². Por lo tanto la superficie total muestreada fue de 2 m² por condición en los sitios con jaulas móviles (Sitios 1, 2, 4, 5 y 6) y fue de 2,4 m² por condición en el sitio con clausuras fijas (sitio 3). En el sitio 3, dentro de las clausuras, las cosechas de biomasa se hicieron en diferentes lugares cada año, para evitar el efecto “cosecha” sobre la productividad.

Para estimar la PPNA de pastos y hierbas, se cosechó toda la biomasa por encima de 2 cm de altura aproximadamente, descartando la biomasa senescente producida en años anteriores (indicado por su color gris). En el caso de los arbustos y subarbustos se cosecharon los brotes verdes y/o tiernos que, a simple vista, indican el crecimiento del año. En ciertos casos se proyectó la superficie del marco hacia la base de la planta cosechando todo el crecimiento del año. En el laboratorio se separaron las especies forrajeras de las no forrajeras. Luego la biomasa por grupo funcional forrajero y no forrajero se obtuvo como la sumatoria de las especies que pertenecen a un mismo grupo funcional. Las categorías obtenidas fueron 6: hierbas, pastos (gramíneas + graminoides) y arbustos (arbustos + subarbustos), forrajeros y no forrajeros.

El material forrajero se seleccionó en función del atlas dietario (Prodesar-INTA-GTZ 1997. Atlas Dietario de Herbívoros Patagónicos) y del índice de calidad específica (I.E.) de las principales especies presentes en la provincia de Chubut (Inventario y evaluación de Pastizales Naturales de la zona árida y semiárida de la Patagonia. INTA 2002 e INTA 2010). En el atlas dietario se encuentran los principales géneros o especies forrajeras por provincia, dominio fisonómico-florístico y estación climática de la dieta de los herbívoros en Patagonia y en el inventario de Pastizales Naturales se puede encontrar el Índice Específico de las especies, que se asigna a cada una como resultado de la evaluación de su grado de aceptabilidad por el ganado ovino, periodo en el que es utilizado y valor nutritivo. El mismo varía entre 0 (especies no forrajeras) y 5 (especies forrajeras muy preferidas en un periodo de tiempo prolongado y de alto valor nutritivo). En nuestro estudio se consideró material no forrajero aquellas especies que tienen un I.E igual a 0, el resto se consideraron como especies forrajeras.

Las muestras de biomasa cosechada se colocaron en estufa a 56°C por 48 horas o hasta peso constante. La PPNA fue estimada como la biomasa total y la PF como la biomasa de las especies forrajeras. La estimación de la PPNA y PF por grupo funcional se basó en la biomasa total y forrajera de los 3 grupos funcionales.

En cada sitio se registraron la precipitación y la temperatura mediante estaciones meteorológicas automáticas ubicadas en las cercanías (Figura 1). La variable climática que se utilizó como principal control ambiental fue precipitación. La PMA para cada

sitio (y condición) se determinó como el promedio de la PA para la serie temporal analizada en este estudio. La PA para cada sitio (y condición) se obtuvo como la sumatoria de las precipitaciones mensuales. La RMP (Verón y Paruelo 2010) se estimó como la pendiente de la regresión lineal entre la PPNA o PF y la precipitación anual (RMP_{PPNA} y RMP_{PF} , respectivamente). La precipitación anual se calculó como la sumatoria de las precipitaciones mensuales durante el periodo enero-diciembre de cada año desde el 2006 hasta el 2014 para cada uno de los sitios y áreas con condición contrastante del pastizal (CB y CP).

2.3.3. Análisis de datos

Mediante análisis de correlación se observó que precipitación y temperatura están asociadas. A su vez mediante el análisis de senderos se observó que la precipitación fue la variable que mejor explicó las relaciones con la variable respuesta y que incorporar la temperatura al modelo no mejoraba su ajuste. Por ello, aplicando el principio de parsimonia, se decidió utilizar a la precipitación como único control climático de las variables de respuesta. Ver anexo 2.6.2.

Para cada una de las variables de respuesta analizadas en este estudio se realizó un análisis de regresión lineal simple a lo largo del gradiente de PMA. El análisis se llevó a cabo en cada sitio y dentro del sitio en ambas áreas con condición contrastante del pastizal. Se compararon las pendientes de las rectas de regresión y las ordenadas entre áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) mediante test t-student, por comparación de intervalos de confianza y mediante un análisis de covarianza en Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

Para analizar las variaciones de PPNA y PF a lo largo del gradiente regional de PMA, se realizó regresión lineal simple entre la PPNA (o la PF) y la PMA. Se compararon las pendientes de las rectas de regresión y las ordenadas entre áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP). Luego, se analizó la relación entre el coeficiente de variación interanual (CV) de la PPNA y la PF con la PMA para cada área con condición contrastante del pastizal y la relación entre ambos CV y el CV de la precipitación anual. Se analizaron las variaciones de RMP_{PPNA} y RMP_{PF} a lo largo del gradiente regional de PMA mediante regresión lineal simple. Se compararon las pendientes de las rectas de regresión y las ordenadas entre las áreas con condición contrastante del pastizal.

Se analizó la variación temporal de la PPNA y de la PF por grupo funcional mediante regresión lineal simple con la precipitación anual (PA) en cada sitio. Se compararon las pendientes y ordenadas de las ecuaciones de regresión entre áreas con condición contrastante del pastizal dentro de cada sitio. A su vez se analizó, mediante regresión lineal simple, la relación entre la PPNA y PF por grupo funcional para diferentes períodos de acumulación de precipitación por sitio y área con condición contrastante del pastizal. Los períodos de acumulación de precipitaciones analizados fueron: 1 mes previo al inicio de crecimiento (agosto), 3 meses previos al inicio del crecimiento (junio – agosto), 7 meses previos y durante la estación de crecimiento (junio – diciembre), año de la estación de crecimiento actual (enero – diciembre), un año previo a la estación de crecimiento actual (enero – diciembre (-1)) y 2 años previos a la estación de crecimiento actual (enero – diciembre (-2)).

2.4. Resultados

2.4.1. Variación espacial de la PPNA, PF y RMP

En general, la PPNA aumentó significativamente con la PMA ($PPNA=326,57+1,06*PMA$; $P < 0,05$; $R^2=0,57$). Luego, en el análisis separado por áreas con condición contrastante del pastizal, la PPNA también aumentó significativamente con la PMA y mejoró el coeficiente de determinación siendo significativamente mayor la PPNA bajo CB respecto a CP. Por su parte no se encontró efecto de la interacción entre condición del pastizal y PMA, por lo tanto las pendientes no fueron estadísticamente diferentes. (Figura 2A: $PPNA\ CP=238,21+0,96*PMA$; $p < 0,05$; $R^2=0,69$; $PPNA\ CB=412,75+1,16*PMA$; $p < 0,05$; $R^2=0,76$).

Al igual que la PPNA, la PF aumentó significativamente con la PMA, tanto en el análisis general de sitios ($PF=90,76+1,26*PMA$; $p < 0,05$; $R^2=0,68$) como en el análisis individual por áreas con condición contrastante del pastizal. El análisis de la interacción entre condición del pastizal y PMA fue marginalmente significativo ($p=0,053$), por lo tanto las pendientes son marginalmente diferentes observándose que el efecto de la condición del pastizal sobre la PF aumenta con la PMA. (Figura 2B: $PF\ CP=95,17+0,90*PMA$; $p < 0,05$; $R^2=0,85$; $PF\ CB=86,36+1,63*PMA$; $p < 0,05$; $R^2=0,92$).

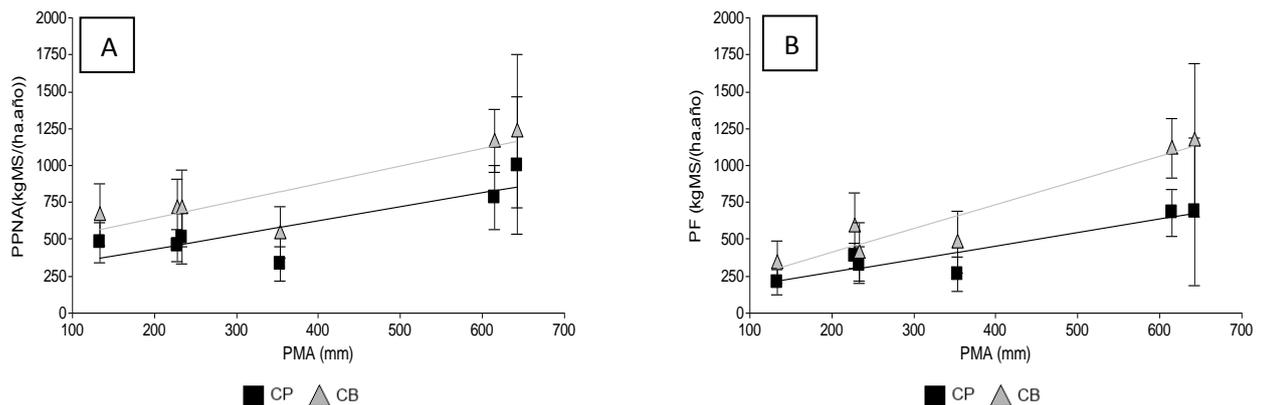


Figura 2 A y B. Variación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) promedio anual (A) y de la productividad forrajera (PF) promedio anual (B) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena y CP: condición pobre). Valores promedios (símbolos) y desvíos estándar (barras verticales) para el período 2007/2008 al 2014/2015.

La proporción $PF/PPNA$ aumentó significativamente a lo largo del gradiente espacial de PMA ($PF/PPNA=0,141+0,003*PMA-3,2E-06*PMA^2$; $P < 0,05$; $R^2=0,62$). Así mientras la PF representa un 50% de la PPNA en el extremo seco del gradiente de PMA, en el extremo húmedo alcanza el 90% aproximadamente. El análisis por áreas con condición contrastante del pastizal mostró aumentos marginalmente significativos solo para CB ($PF/PPNA\ CB=0,189+0,003*PMA-2,6E-06*PMA^2$; $P=0,08$; $R^2=0,8$ y $PF/PPNA\ CP=0,093+0,004*PMA-3,9E-06*PMA^2$; $P=0,27$; $R^2=0,6$). Figura 3.

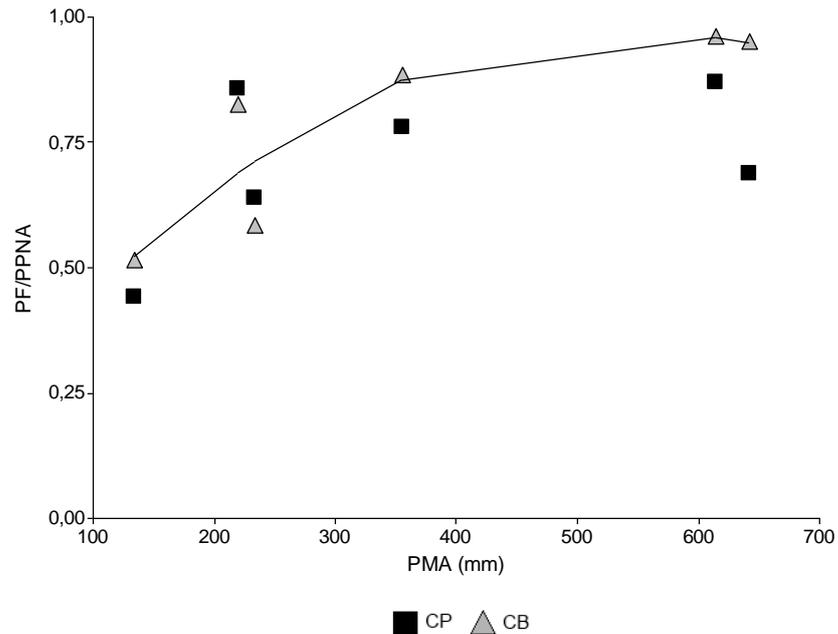


Figura 3. Cambios en la proporción forrajera de la productividad primaria neta aérea (PF/PPNA) a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre).

La variabilidad interanual de la PPNA y la PF, medida como el coeficiente de variación (CV) de la PPNA y de la PF para el intervalo de tiempo analizado, no varió a lo largo del gradiente regional de PMA. Del mismo modo, el análisis en función de las áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) no arrojó resultados significativos. Pendientes y ordenadas entre CB y CP no fueron estadísticamente diferentes (Figura 4 A y B).

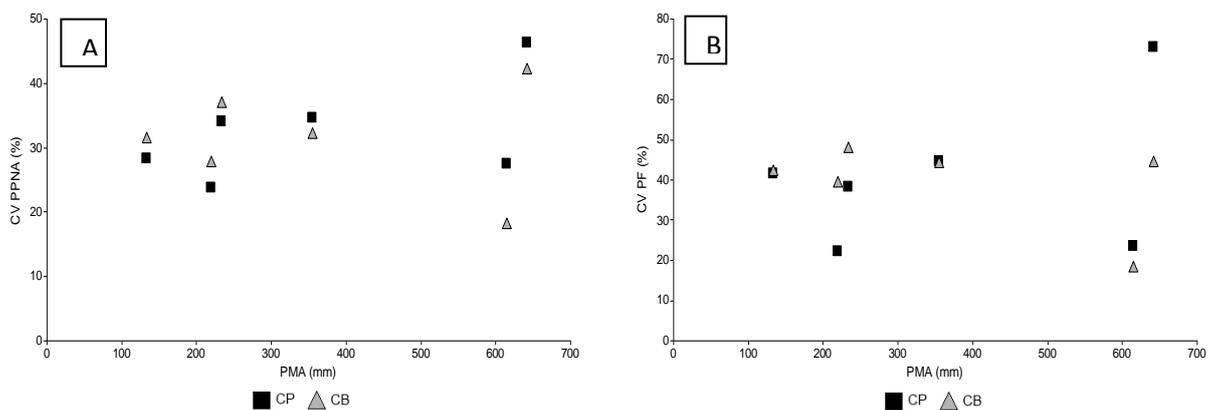


Figura 4 A y B. Variabilidad interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA) (A) y de la productividad forrajera (PF) (B) a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). La variabilidad interanual de la PPNA y la PF se representa mediante el coeficiente de variación (CV).

Por su parte se observó que la variabilidad interanual de la PF fue mayor a la variabilidad interanual de la PPNA ($p < 0,05$). Y el análisis particionado por condición contrastante del pastizal arrojó diferencias significativas en CB ($p < 0,05$) mientras que no hubo diferencias en la CP ($p = 0,13$).

La RMP_{PPNA} para cada sitio y por áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) no varió en función de la PMA. Pendientes y ordenadas no fueron estadísticamente diferentes (Figura 5 A). La RMP_{PF} para cada sitio y por áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) tampoco varió en función de la PMA. Pendientes y ordenadas no fueron estadísticamente diferentes (Figura 5 B).

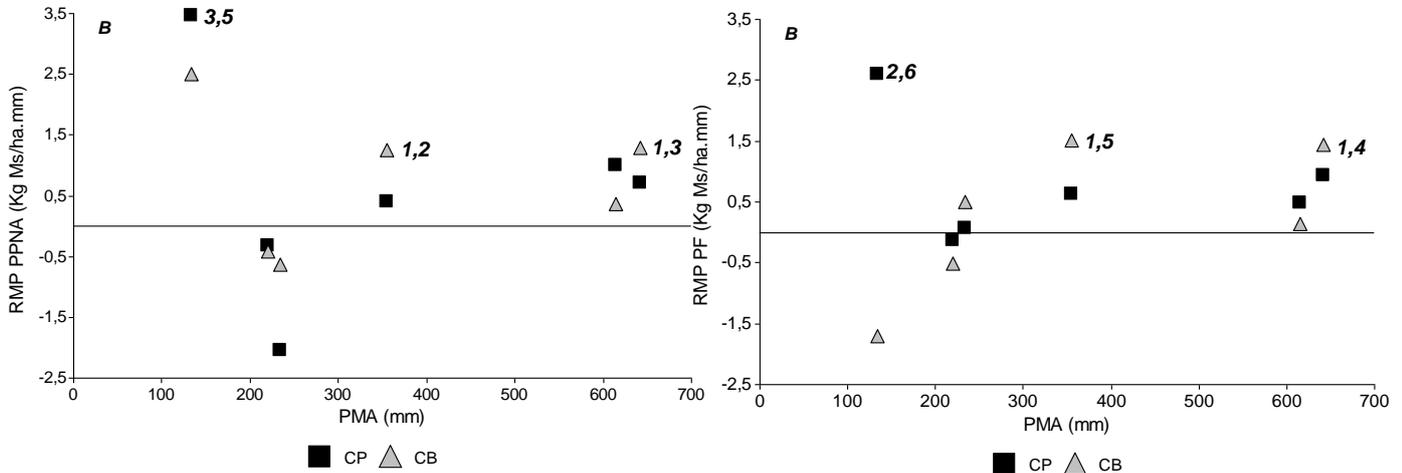


Figura 5 A y B. Respuesta marginal a la precipitación (RMP_{PPNA}) (A) y Respuesta marginal a la precipitación (RMP_{PF}) (B) a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA), en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). Los número que acompañan a los símbolos son las pendientes que se obtuvieron de relaciones marginalmente significativas entre la PPNA o PF y precipitación anual (PA) ($p < 0,1$).

2.4.2. Variación temporal de la PPNA y PF

En general la PPNA de cada sitio y área con condición del pastizal contrastante (CB y CP) no varió con la precipitación anual (PA). Resultados marginalmente significativos se encontraron en la CB del sitio 1 y 3 y en la CP del sitio 6 (Figura 6 de A a F).

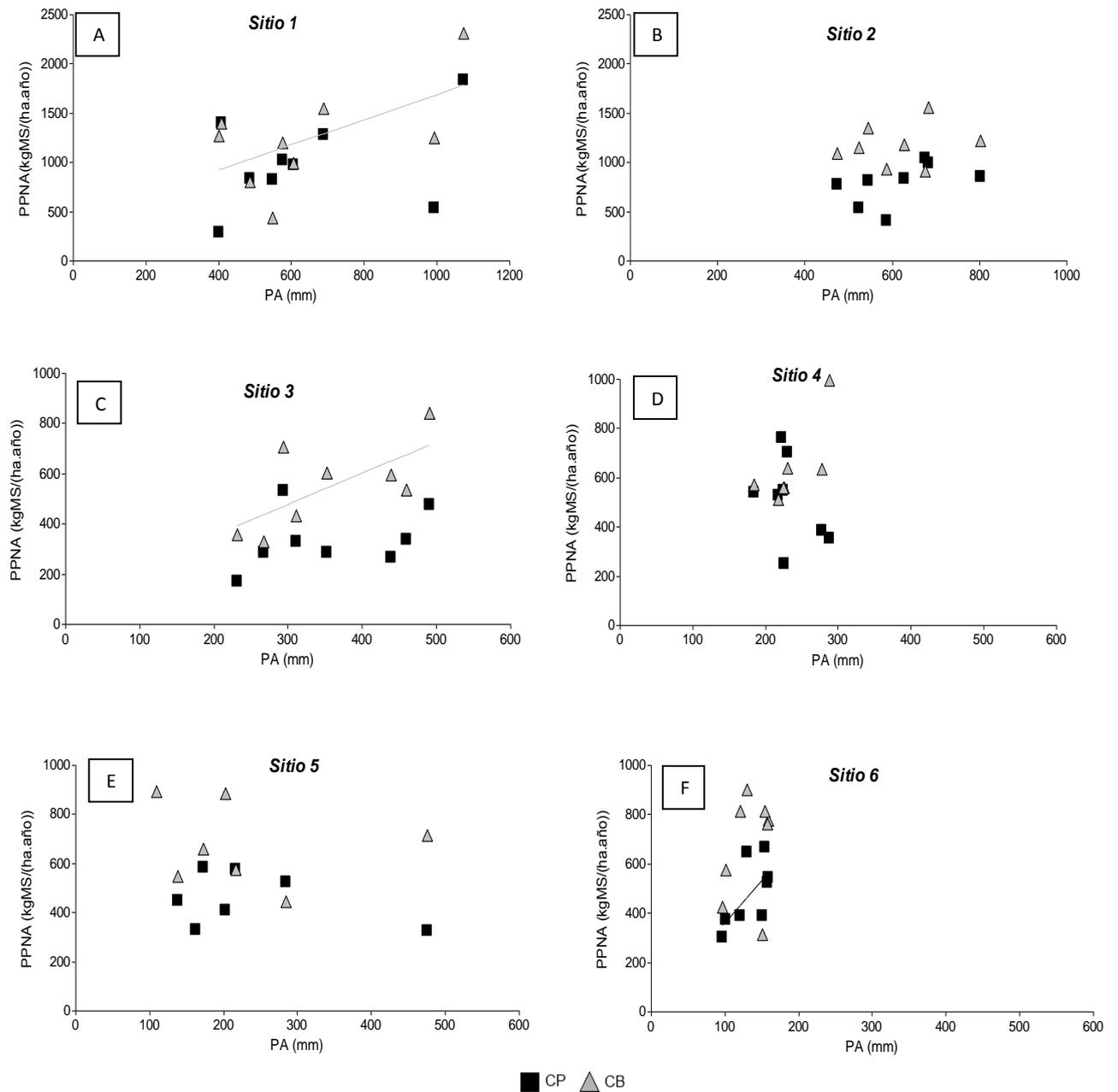


Figura 6 A-F. Respuesta de la productividad primaria neta aérea (PPNA) a las fluctuaciones de la precipitación anual (PA) en 6 sitios ubicados a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA). En cada sitio se ubican dos áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). Relaciones marginalmente significativas ($p < 0,1$) para CB del sitio 1 ($418,28 + 1,27 * PA$), CB del sitio 3 ($106,22 + 1,24 * PA$) y CP del sitio 6 ($15,35 + 3,46 * PA$).

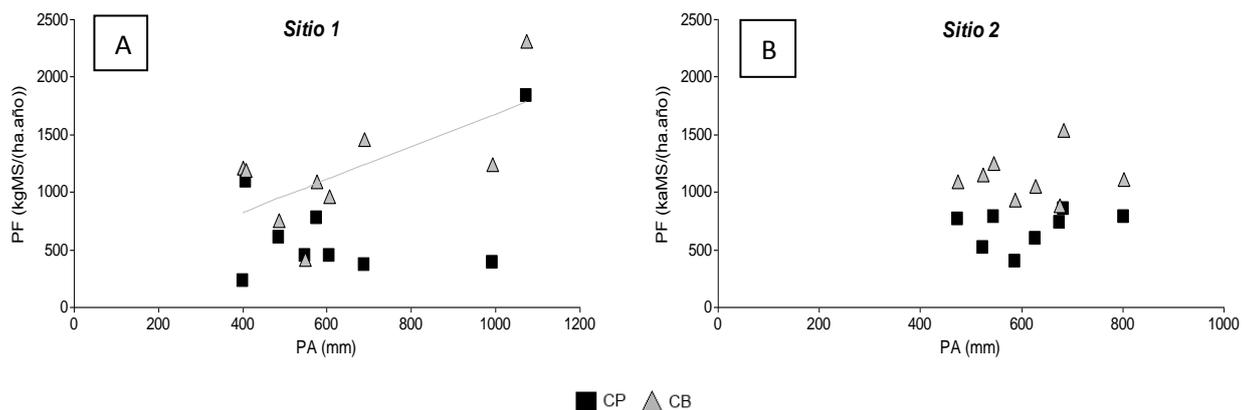
Si bien se analizaron las relaciones entre los diferentes periodos de acumulación de precipitaciones y los grupos funcionales para cada sitio y condición del pastizal, solo se presentan los periodos que más relaciones significativas mostraron por grupo funcional. La PPNA de los pastos mostró la mayor cantidad de relaciones significativas para los periodos de acumulación de precipitaciones de 3 meses. La PPNA de hierbas

mostró relaciones significativas con la precipitación en solamente 2 situaciones para los diferentes periodos de acumulación de precipitaciones analizados, sin embargo, los ajustes más altos se obtuvieron con la precipitación anual del año actual. Finalmente la PPNA de los arbustos mostró los mayores ajustes con la precipitación acumulada durante el periodo de 7 meses y, si bien en general la PPNA aumentó con la precipitación, en el sitio 4 en CP y en el sitio 6 en CB, la PPNA disminuyó (Tabla 2).

Tabla 2. Relación entre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la precipitación acumulada en diferentes periodos para cada grupo funcional (pastos, hierbas y arbustos). Se presentan las ecuaciones de regresión lineal, el coeficiente de determinación (R^2) y el nivel de significancia (p), para cada sitio y área con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre).

Sitio	Condición	Pastos (jun-ago, año actual)	Hierbas (ene-dic, año actual)	Arbustos (jun-dic, año actual)
1	CP	ns	ns	ns
	CB	ns	ns	ns
2	CP	ns	$-108,51+0,25*PA$; $R^2=0,71$; $p<0,05$	$-508,96+2,59*PA(J-D)$; $R^2=0,49$; $p=0,05$
	CB	ns	ns	ns
3	CP	$25,27+1,11*PA(J-A)$; $R^2=0,54$; $p<0,05$	$-9,44+0,05*PA$; $R^2=0,52$; $p<0,05$	ns
	CB	$31,55+1,89*PA(J-A)$; $R^2=0,52$; $p<0,05$	ns	$-109,66+1,16*PA(J-D)$; $R^2=0,38$; $p=0,1$
4	CP	ns	ns	$350,81-1,53*PA(J-D)$; $R^2=0,45$; $p=0,07$
	CB	ns	ns	$-36,34+2,82*PA(J-D)$; $R^2=0,42$; $p=0,08$
5	CP	ns	ns	ns
	CB	$47,7+0,54*PA(J-A)$; $R^2=0,44$; $p=0,07$	ns	ns
6	CP	$97,2+4,35*PA(J-A)$; $R^2=0,4$; $p=0,09$	ns	ns
	CB	$50,09+9,67*PA(J-A)$; $R^2=0,53$; $p<0,05$	ns	$602,01-5,44*PA(J-D)$; $R^2=0,55$; $p<0,05$

Resultados similares a la PPNA se encontraron para la PF, la cual en general no mostró variaciones con la precipitación anual (PA) para los sitios y áreas con condición contrastante del pastizal (CB y CP). Resultados marginalmente significativos se encontraron en la CB del sitio 1 y 3 y sólo fueron significativos para la CP del sitio 6 (Figura 7 de A a F).



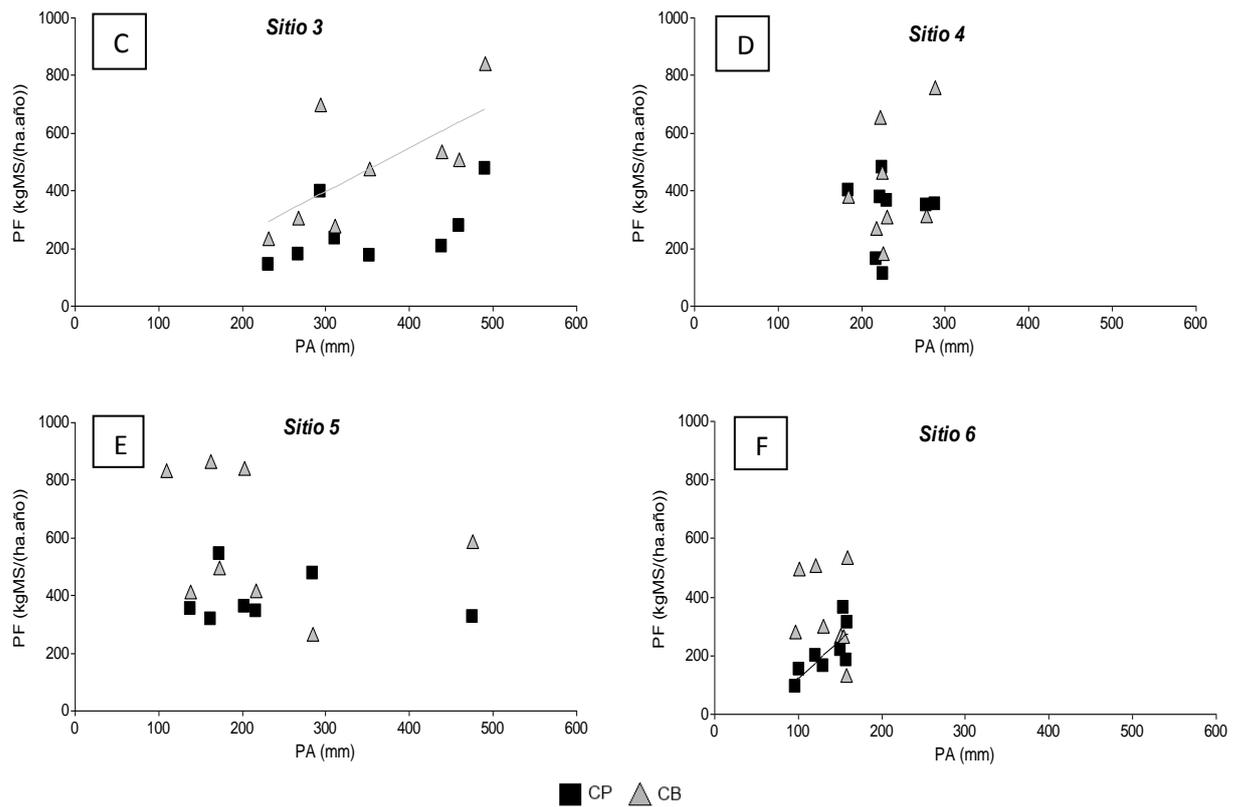


Figura 7 A-F. Respuesta de la productividad forrajera (PF) a las fluctuaciones de la precipitación anual (PA) en 6 sitios ubicados a lo largo del gradiente regional de precipitación media anual (PMA). En cada sitio se ubican dos áreas apareadas con condición contrastante del pastizal (CB: condición buena y CP: condición pobre). Relaciones significativas ($p < 0,05$) para la CB del sitio 1 ($254,67 + 1,43 \cdot PA$) y CP del sitio 6 ($-136,82 + 2,6 \cdot PA$) y marginalmente significativa para la CB del sitio 3 ($-52,14 + 1,5 \cdot PA$).

A su vez se analizó la relación entre la PF por grupo funcional para diferentes períodos de acumulación de precipitación por sitio y para cada área condición contrastante del pastizal (condición buena y pobre). La PF de pastos, al igual que su PPNA, mostró la mayor cantidad de relaciones significativas para los períodos de acumulación de precipitaciones de 3 meses. La PF de hierbas mostró en general un bajo ajuste con la precipitación y la mayor cantidad de relaciones significativas se obtuvieron con la precipitación anual acumulada 2 años previos al año actual. Finalmente la PF de los arbustos mostró los mayores ajustes con la precipitación anual del año actual (Tabla 3).

Tabla 3. Relación entre la productividad forrajera (PF) y la precipitación acumulada en diferentes periodos para cada grupo funcional (pastos, hierbas y arbustos). Se presentan las ecuaciones de regresión lineal, el coeficiente de determinación (R^2) y el nivel de significancia (p), para cada sitio y área con impacto de pastoreo contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre).

Sitio	Pastoreo	Pastos (jun-ago, año actual)	Hierbas (ene-dic, 2 años previos)	Arbustos (ene-dic, año actual)
1	CP	ns	ns	-278,16+0,95*PA; $R^2=0,45$; $p<0,05$
	CB	-173,47+4,65*PA(J-A); $R^2=0,37$; $p=0,08$	ns	-102,31+0,69*PA; $R^2=0,48$; $p<0,05$
2	CP	ns	110,3-0,12*PA(-2); $R^2=0,43$; $p=0,07$	ns
	CB	ns	ns	ns
3	CP	-66,74+1,32*PA(J-A); $R^2=0,5$; $p<0,05$	ns	-16,5+0,28*PA; $R^2=0,51$; $p<0,05$
	CB	-40,25+1,98*PA(J-A); $R^2=0,5$; $p=0,05$	ns	-305,71+1,29*PA; $R^2=0,76$; $p<0,05$
4	CP	ns	-29,83+0,18*PA(-2); $R^2=0,37$; $p=0,1$	ns
	CB	ns	ns	ns
5	CP	-0,93+0,02*PA(J-A); $R^2=0,74$; $p<0,05$	ns	ns
	CB	-6,54+0,17*PA(J-A); $R^2=0,75$; $p<0,05$	ns	ns
6	CP	ns	-38,27+0,29*PA(-2); $R^2=0,74$; $p<0,05$	-166,16+2,39*PA; $R^2=0,33$; $p=0,1$
	CB	ns	ns	ns

2.4.3. Variación espacial de la PPNA y PF por grupo funcional

La PPNA de pastos y de hierbas aumentó significativamente con la PMA (Tabla 4). Más allá de la significancia estadística de los modelos, todas las pendientes fueron positivas. El análisis por áreas con condición contrastante del pastizal (CB y CP) arrojó pendientes más elevadas para pastos y hierbas en CB respecto a CP, mientras que un patrón no tan claro se encontró para los arbustos. Pendientes y ordenadas entre CB y CP no difieren estadísticamente.

La PF de pastos y de hierbas aumentó con la PMA. El análisis por áreas con condición contrastante del pastizal (CB y CP) arrojó pendientes más elevadas para pastos y hierbas en CB respecto a CP, mientras que para los arbustos no se encontró un patrón claro. Pendientes y ordenadas entre CB y CP no difieren estadísticamente (Tabla 4).

Tabla 4. Variaciones de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y de productividad forrajera (PF) para cada grupo funcional (pastos, hierbas y arbustos) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA). Se presentan las ecuaciones de regresión lineal, el coeficiente de determinación (R^2) y el nivel de significancia (p), contemplando todo el sitio (modelos generales) y para cada área con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre).

	Modelo General	Modelo CP	Modelo CB
Hierbas	PPNA=-15,35+0,12*PMA; $R^2=0,72$; $p<0,05$	PPNA=-6,78+0,08*PMA; $R^2=0,82$; $p<0,05$	PPNA=-23,93+0,16*PMA; $R^2=0,84$; $p<0,05$
	PF=-10,06+0,09*PMA; $R^2=0,58$; $p<0,05$	PF=-0,74+0,04*PMA; $R^2=0,62$; $p<0,1$	PF=-19,39+0,13*PMA; $R^2=0,84$; $p<0,05$
Pastos	PPNA=128,49+0,62*PMA; $R^2=0,31$; $p=0,06$	PPNA=109,59+0,43*PMA; $R^2=0,21$; $p=0,36$	PPNA=147,39+0,81*PMA; $R^2=0,56$; $p=0,08$
	PF=-91,09+0,86*PMA; $R^2=0,56$; $p<0,05$	PF=-12,68+0,4*PMA; $R^2=0,54$; $p<0,1$	PF=-169,5+1,31*PMA; $R^2=0,91$; $p<0,05$
Arbustos	PPNA=212,48+0,33*PMA; $R^2=0,15$; $p=0,21$	PPNA=141,78+0,44*PMA; $R^2=0,28$; $p=0,28$	PPNA=283,18+0,22*PMA; $R^2=0$; $p=0,61$
	PF=192,29+0,33*PMA; $R^2=0,17$; ns	PF=112,48+0,45*PMA; $R^2=0,34$; ns	PF=272,09+0,22*PMA; $R^2=0$; ns

La variabilidad de la PPNA y PF por grupo funcional disminuyó a lo largo del gradiente regional de PMA para las hierbas y los pastos, mientras que la variabilidad de los arbustos no se modificó con la PMA. La variabilidad en la PPNA y PF de hierbas disminuyó con la PMA en áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP). Aunque las pendientes y ordenadas no fueron diferentes estadísticamente, la pendiente negativa tendió a ser más marcada en la CP respecto a la CB (Figura 8 A y B). Por su parte el CV de la PPNA y PF para pastos disminuyó significativamente ($p<0,05$) solo en

aquellas áreas de CB (Figura 8 C y D) y los arbustos no mostraron una variación a lo largo del gradiente espacial de PMA (Figura 8 E y F).

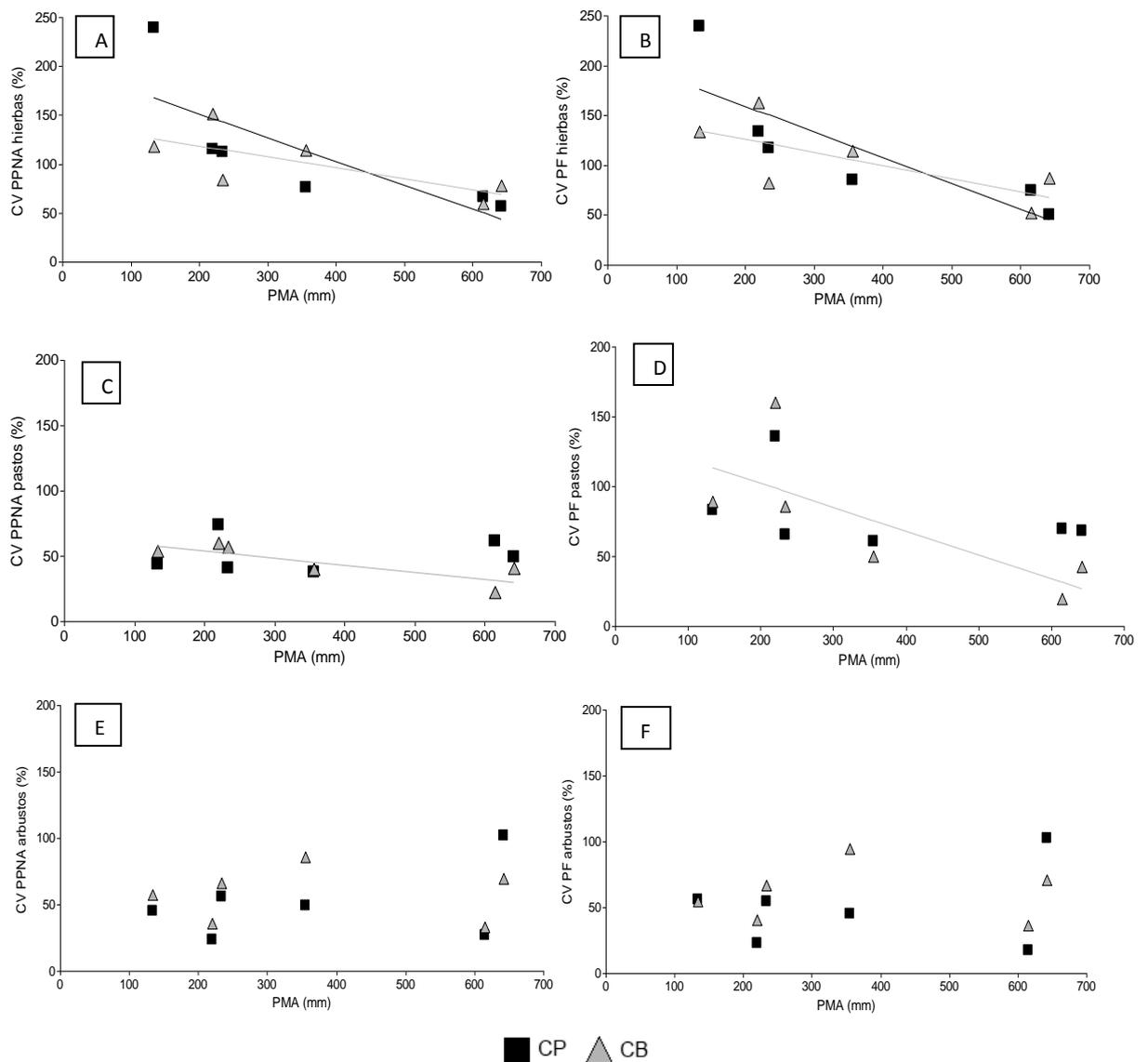


Figura 8 A-F. Variabilidad interanual de la productividad primaria neta aérea de hierbas (A), pastos (C) y arbustos (E) y la productividad forrajera de hierbas (B), pastos (D) y arbustos (F) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) para cada área con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre). La variabilidad interanual de la PPNA y la PF se estimó mediante el coeficiente de variación interanual (CV).

Aun cuando la proporción de hierbas en la PPNA no supera el 10% en ningún sitio, aumentó significativamente con la PMA ($PPNA_{hierbas}/PPNA = -0,001 + 0,0001 * PMA$; $R^2 = 0,69$; $p < 0,05$). Las hierbas representaron una proporción de la PPNA cada vez mayor a lo largo del gradiente espacial de PMA en la CB $= -0,0096 + 0,00012 * PMA$; $R^2 = 0,8$; $p < 0,05$; y en la CP $= 0,0075 + 0,00007 * PMA$; $R^2 = 0,61$; $p = 0,06$. Las pendientes y ordenadas no fueron diferentes estadísticamente entre CB y CP (Figura 9 A). La proporción de pastos y arbustos en la PPNA no varió con la PMA.

Del mismo modo, el análisis para cada área con condición del pastizal contrastante (CB y CP) no arrojó resultados significativos (Figura 9 B y C).

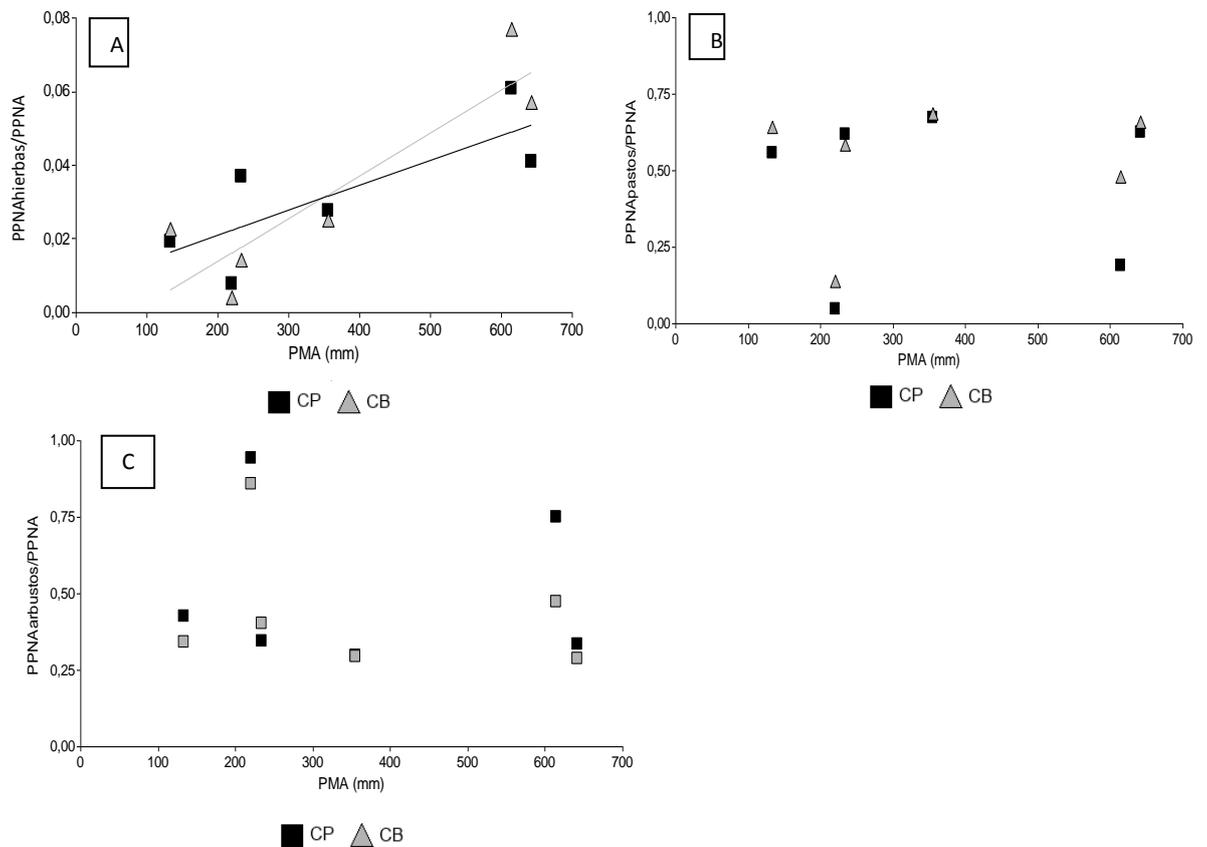


Figura 9 A-C. Cambios en la proporción de hierbas en la productividad primaria neta aérea (PPNA hierbas/PPNA – Panel A), de pastos en la productividad primaria neta aérea (PPNA pastos/PPNA – Panel B) y de arbustos en la productividad primaria neta aérea (PPNA arbustos/PPNA – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre).

La proporción de hierbas forrajeras en la PF aumentó marginalmente con la PMA ($PF \text{ hierbas}/PF=0,018+0,000047*PMA$; $p=0,09$; $R^2=0.27$) mientras que la proporción de pastos y arbustos forrajeros no se modificó ($p>0,05$). En las áreas con CB las hierbas forrajeras representaron una proporción cada vez mayor de la PF a lo largo del gradiente espacial de PMA ($p=0,05$) mientras que los pastos y arbustos forrajeros no mostraron un patrón claro con la PMA ($p>0,05$). En áreas con CP los resultados no fueron significativos (Figura 10 A - C).

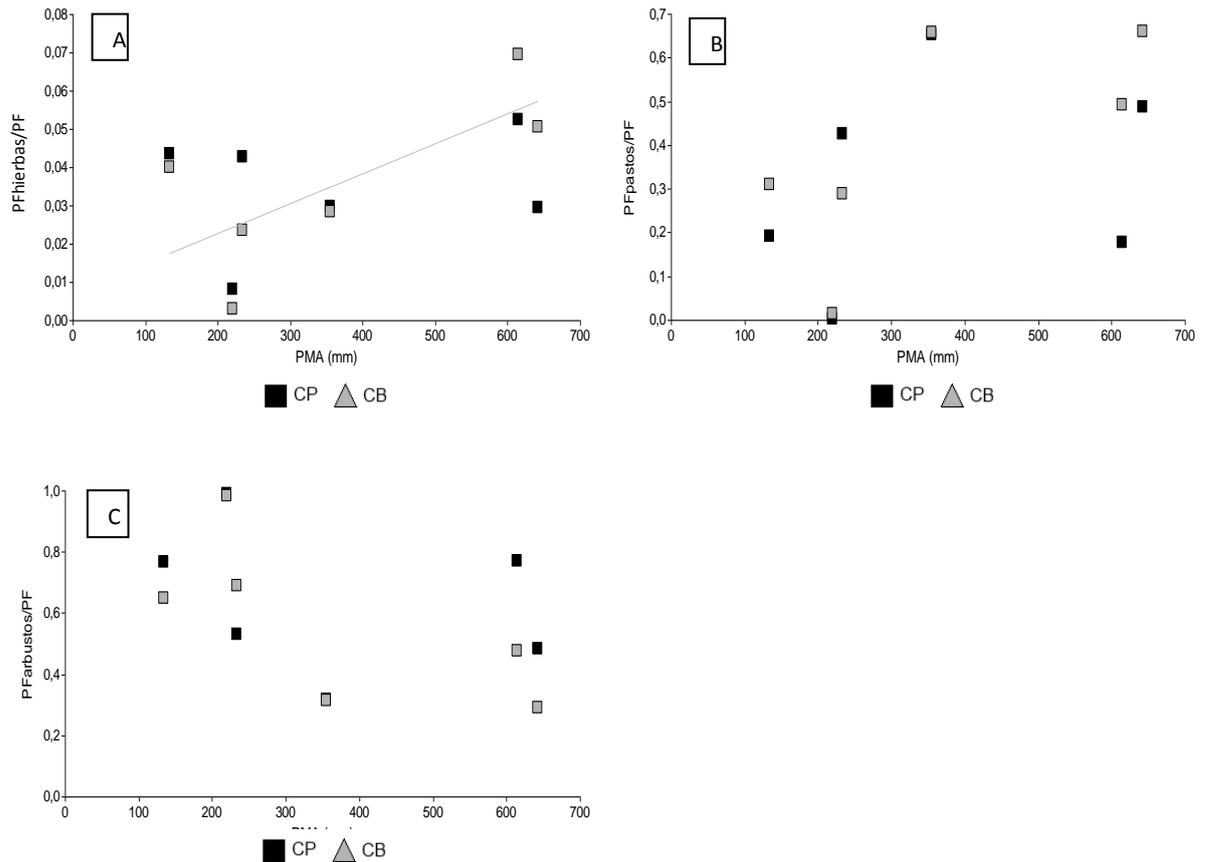


Figura 10 A-C. Cambios en la proporción de hierbas forrajeras en la productividad forrajera (PF hierbas/PF – Panel A), de pastos forrajeros en la productividad forrajera (PF pastos/PF – Panel B) y de arbustos forrajeros en la productividad forrajera (PF arbustos/PF – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre).

La proporción de hierbas y pastos forrajeros en la PPNA aumentó con la PMA ($p < 0,05$) mientras que la proporción de arbustos forrajeros no varió con la PMA. El análisis para áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) mostró resultados significativos para hierbas y pastos en la CB= (PF hierbas/PPNA = $-0,0063 + 0,0001 * PMA$; $R^2 = 0,78$; $p < 0,05$; PF pastos/PPNA = $-0,0158 + 0,00096 * PMA$; $R^2 = 0,65$; $p = 0,05$) mientras que los arbustos no mostraron un patrón claro con la PMA (Figura 11 A - C).

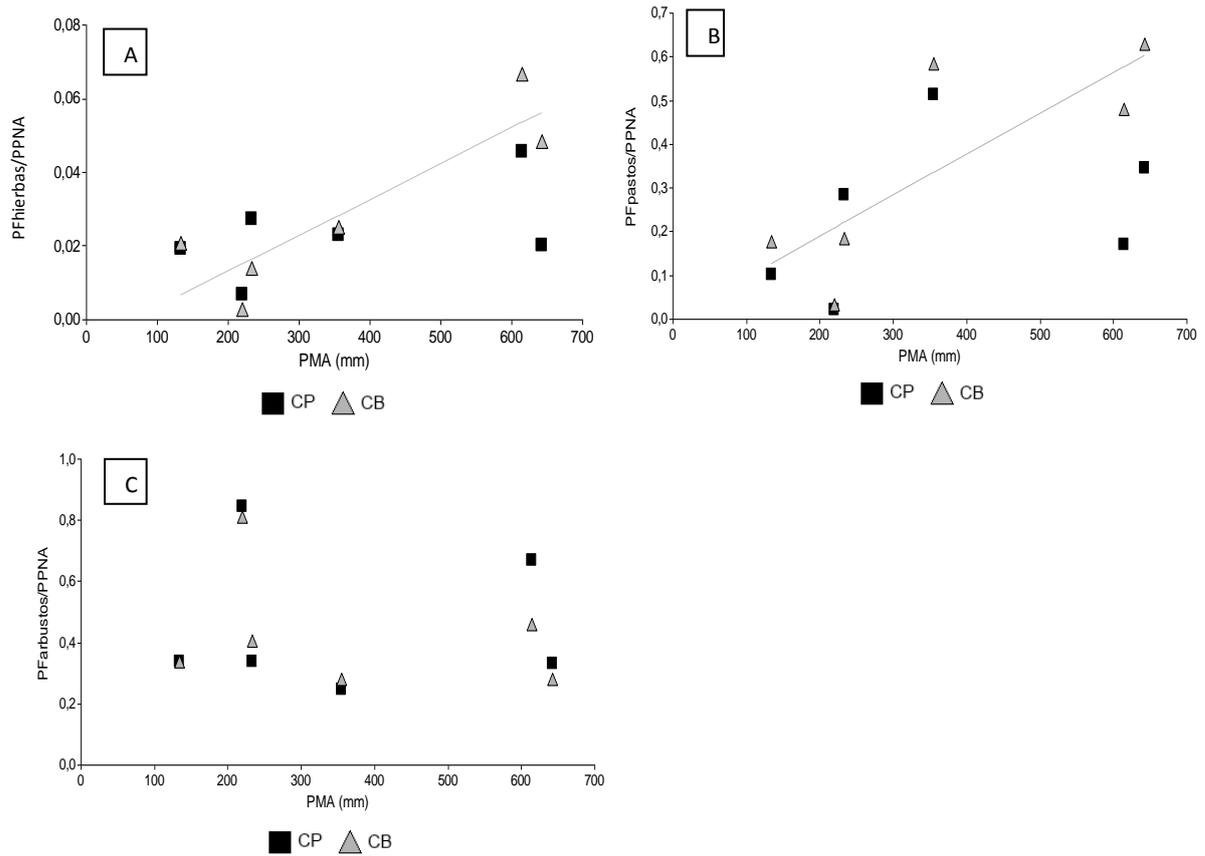


Figura 11 A-C. Cambios en la proporción de hierbas forrajeras en la productividad primaria neta aérea (PF hierbas/PPNA – Panel A), de pastos forrajeros en la productividad primaria neta aérea (PF pastos/PPNA – Panel B) y de arbustos forrajeros en la productividad primaria neta aérea (PF arbustos/PPNA – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre).

La proporción PF/PPNA por grupo funcional aumentó significativamente con la PMA para los pastos. Esto significa que la PF de los pastos representa una proporción cada vez mayor de la PPNA de pastos a lo largo del gradiente espacial de PMA ($PF_{\text{pastos}}/PPNA_{\text{pastos}} = 0,015 + 0,001 * PMA$; $R^2 = 0,64$; $p < 0,05$). Para las hierbas y arbustos los resultados no fueron estadísticamente significativos. La proporción de PF/PPNA por áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) para los distintos grupos funcionales mostró una disminución en CP para hierbas ($PF_{\text{hierbas}}/PPNA_{\text{hierbas}} = 1,019 - 0,001 * PMA$; $R^2 = 0,64$; $p = 0,05$), aumentó significativamente en CB para pastos ($PF_{\text{pastos}}/PPNA_{\text{pastos}} = -0,049 + 0,002 * PMA$; $R^2 = 0,79$; $p < 0,05$), y no se modificó para los arbustos (Figura 12 A - C).

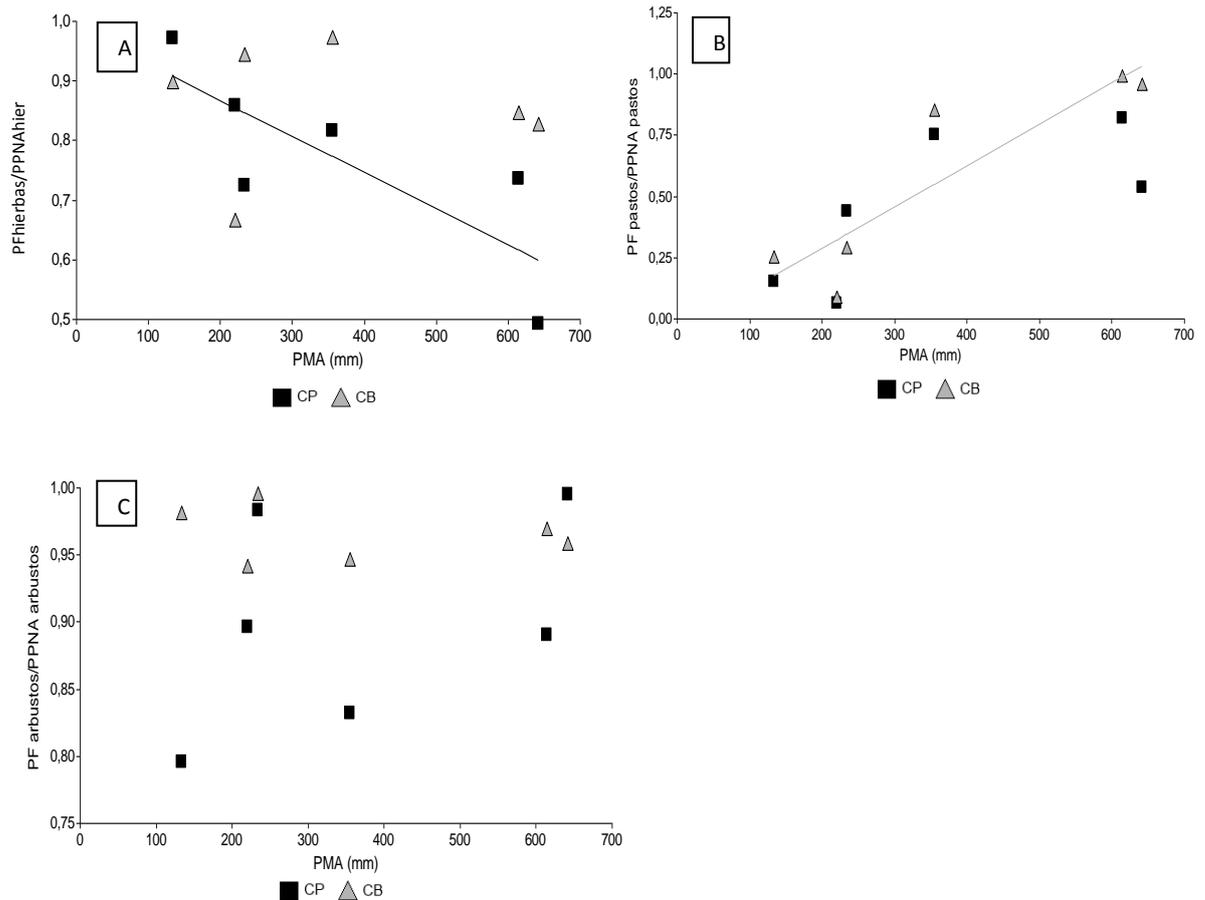


Figura 12 A-C. Cambios en la proporción de hierbas forrajeras en la productividad primaria neta aérea de hierbas (PF hierbas/PPNAhierbas – Panel A), de pastos forrajeros en la productividad primaria neta aérea de pastos (PF pastos/PPNApastos – Panel B) y de arbustos forrajeros en la productividad primaria neta aérea de arbustos (PF arbustos/PPNAarbustos – Panel C) a lo largo de un gradiente regional de precipitación media anual (PMA) en áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena – CP: condición pobre).

2.5 Discusión

Variación espacial de la productividad primaria neta aérea y forrajera:

En la hipótesis general de este capítulo se plantea que la PPNA es mayor en los sitios con mayor precipitación respecto a los sitios más secos del gradiente analizado. Esta hipótesis se verificó. En línea con los resultados encontrados en trabajos previos, la PPNA aumentó con la PMA (Lauenroth 1979, Sala et al. 1988). Si bien en este estudio la pendiente de la relación fue menor a los valores encontrados en la bibliografía (Noy-Meir 1973, Lauenroth 1979, Sala et al. 1988, Sala et al. 2012). Posiblemente la explicación radique en el rango de datos utilizados para este análisis dado que en este estudio los mismos no superaron los $125 \text{ gr MS. (m}^2 \cdot \text{Año)}^{-1}$ y los 700 mm de PMA.

A diferencia de los modelos espaciales mencionados anteriormente, en este estudio la ordenada al origen fue positiva. Esto podría deberse a la presencia de grupos funcionales que presentan cierta inercia en su capacidad de respuesta, estrategias de

crecimiento para poder desarrollarse en ambientes con condiciones de aridez e incluso independizarse en parte de las precipitaciones actuales debido a la profundidad que alcanza su sistema radical (Coughenour 1985, Coley et al. 1985, Milchunas et al. 1988, Fernández y Paruelo 1988, Sala et al. 1989, Lauenroth y Sala 1992, León et al. 1998, Golluscio et al. 1998 y Golluscio et al. 2005).

A su vez la hipótesis general plantea que la PF es mayor en los sitios con mayor precipitación respecto a los sitios más secos del gradiente analizado. Esta hipótesis se cumplió. La PF aumentó en forma directa con la PMA y la pendiente del modelo fue ligeramente superior a la encontrada para PPNA. Esto indicaría que las especies palatables aumentan su abundancia a lo largo del gradiente de PMA. Si analizamos los mecanismos de defensa que la vegetación muestra frente al pastoreo: resistencia, tolerancia o escape fenológico (Agrawal 2000), se observa en general que las especies menos defendidas muestran estrategias de tolerancia al pastoreo, con un crecimiento rápido y una mayor capacidad de respuesta en la utilización de los recursos (Coley et al. 1985).

De igual modo, la relación de la PF con la PMA muestra una ordenada al origen positiva. Esto podría deberse, como se mencionara anteriormente, al importante aporte que los arbustos realizan a la PPNA y a la PF en estos ambientes especialmente en el extremo más árido del gradiente analizado. Este grupo funcional, además de poder explorar estratos de suelo de mayor profundidad, presenta una estrategia ecológica de crecimiento periódica y un uso conservativo de los recursos mostrando una menor capacidad de respuesta a los recursos (Soriano y Sala 1983, Fernández y Paruelo 1988).

La PF representó una proporción cada vez mayor de la PPNA a lo largo del gradiente espacial de PMA. Coley et al. (1985) predicen que en ambientes con baja disponibilidad de recursos la selección favorece a las plantas de crecimiento lento, con mayor nivel de defensas y por ende menos preferidas por el ganado, mientras que en ambientes con alta disponibilidad de recursos la selección favorece a plantas de rápido crecimiento y pobremente defendidas las cuales en general presentan mayor palatabilidad. Esta teoría se basa en un compromiso para la planta en la distribución de recursos entre crecimiento y defensa y explicaría al aumento de especies forrajeras con la PMA.

Se puede observar entonces que la hipótesis general planteada para este capítulo se cumplió parcialmente dado que si bien se encontró efecto de la condición para la PPNA este no varió a lo largo del gradiente de PMA mientras que los cambios en la PF fueron diferentes entre condiciones del pastizal a lo largo del gradiente de PMA (las diferencias entre condiciones aumentaron con la PMA para la PF).

Variación temporal de la productividad primaria neta aérea y forrajera:

La variabilidad interanual de la PF fue mayor a la variabilidad interanual de la PPNA y el análisis particionado por condición contrastante del pastizal arrojó diferencias significativas en CB mientras que no hubo diferencias en la CP. Esto puede deberse a la capacidad de respuesta a los diferentes recursos que presentan ciertos grupos funcionales que integran este componente de la PPNA respecto al componente

no forrajero, el cual presenta un comportamiento más conservativo del uso de los recursos y cierta inercia en su capacidad de respuesta.

En línea con diversos resultados encontrados en la bibliografía, las relaciones temporales entre productividad primaria (neta aérea y forrajera) y precipitación anual (PA) en los sitios con diferente PMA analizados en general no mostraron resultados significativos. Sala et al. (2012) observaron que más de la mitad de los modelos temporales construidos entre PPNA y PA en diversas partes del mundo mostraron ajustes cercanos a 0 y no significativos.

Una de las posibles causas de la falta de ajuste en los modelos temporales podría deberse al tamaño muestral utilizado en este estudio. El hecho de contar con una superficie de muestreo de 2 a 2,4 m² por condición pudo resultar insuficiente en relación a la heterogeneidad espacial de la PPNA de estos sitios, más aún cuando el lugar de la cosecha de biomasa variaba entre años (tanto por el movimiento de las jaulas como en el interior de las clausuras fijas). Estudios previos de PPNA en las estepas patagónicas utilizaron generalmente tamaños muestrales superiores a los de esta tesis (Fernández et al. 1991).

Otra de las posibles causas podría ser la variable explicativa utilizada en esta tesis. Dado que en la respuesta de las plantas a los controles ambientales no solo influye la cantidad de agua precipitada en el año sino también el momento de ocurrencia, su intensidad y el contenido inicial de agua en el suelo, es posible que otras variables como el balance hídrico o el contenido de agua efectiva en el suelo logren explicar un mayor % de la variabilidad temporal en la PPNA y PF de las estepas áridas y semiáridas. Trabajos previos mostraron un mayor poder explicativo de la variabilidad temporal encontrada en la PPNA de las estepas al utilizar como variable explicativa al contenido hídrico del suelo (Bisigato et al. 2013).

Teniendo en cuenta que la PPNA de estos ambientes está constituida por diversos grupos funcionales entre ellos los arbustos, y dada la menor capacidad de respuesta que este grupo presenta frente a cambios en las precipitaciones, la presencia de este grupo funcional podría explicar en parte la falta de correlación entre la PPNA y la PA encontrada en este estudio para los modelos temporales. La menor pendiente de los modelos temporales respecto a los modelos espaciales (Lauenroth y Sala 1992, Knapp et al. 2017) indica una menor capacidad de respuesta a las fluctuaciones en las precipitaciones explicada por las características de las comunidades vegetales que se desarrollan en esos ambientes. Esto implica por un lado que la vegetación presenta limitaciones para responder ante incrementos en la PA, pero por el otro lado significa que tiene la capacidad de mantener PPNA elevada cuando la PA es menor. Por su parte, la contribución de años previos, con precipitaciones por encima o por debajo de la media, podrían actuar como amortiguadores de la respuesta de la vegetación.

Se conoce que existe un desfase en la respuesta de la PPNA y PF a los cambios en la PA en un amplio rango de pastizales naturales (Knapp y Smith 2001 y Knapp et al. 2017, Fabricante et al. 2009, Sala et al. 2012). Teniendo en cuenta los aportes realizados por diversos trabajos los cuales mencionan que la importancia relativa de la precipitación actual versus la precipitación de años previos varía con la PMA y con los grupos funcionales de la vegetación dado que el grado de desfase encontrado en los modelos temporales varía con los grupos (Jobbágy y Sala 2000, Oesterheld et. al. 2001),

se decidió analizar relaciones temporales entre PPNA (y PF) y PA para diferentes periodos de acumulación previa de precipitaciones.

El análisis temporal entre los grupos funcionales y los diferentes periodos de acumulación de precipitaciones mejoró el grado de ajuste y la significancia de los modelos. La PPNA y PF de pastos en general aumentó significativamente con la precipitación acumulada en los meses de junio, julio y agosto mientras que la PPNA y la PF de hierbas no mostraron un patrón tan claro (Jobbágy y Sala 2000), observándose pocas relaciones significativas y contrariamente a lo esperado, la mayor significancia se encontró con las precipitaciones anuales acumuladas 2 años previos al año actual. Finalmente, a diferencia de otros trabajos (Fabricante et al. 2009), los arbustos mostraron relaciones significativas con las precipitaciones acumuladas de junio a diciembre (PPNA) y precipitación anual del año actual (PF).

Variación espacial de la respuesta marginal a la precipitación:

Finalmente, la hipótesis general la cual planteaba que la RMP es mayor en los sitios con mayor precipitación respecto a los sitios más xéricos, no se cumplió. La RMP_{PPNA} y la RMP_{PF} no variaron a lo largo del gradiente de PMA y si bien se observa cierto patrón espacial entre condiciones, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre pendientes ni entre ordenadas. Hacia el extremo húmedo del gradiente la pendiente de la relación (PPNA – PA y PF – PA) es mayor en las áreas con condición buena respecto a las áreas con condición pobre, mientras que el patrón inverso se encontró hacia el extremo árido del gradiente. Los resultados encontrados en el extremo húmedo (aunque estadísticamente no significativos) podrían vincularse a la capacidad de respuesta de los principales grupos funcionales analizados. El ramoneo o pastoreo de ciertas partes de los arbustos mayormente encontrados en el extremo árido del gradiente podría mejorar la capacidad de respuesta a las precipitaciones de las especies mientras que un posible reemplazo entre grupos funcionales con una menor capacidad de respuesta a las precipitaciones en las áreas de condición más empobrecidas del extremo húmedo podrían explicar la menor pendiente encontrada. Paruelo et al. (2005) encontraron, para el sureste de España donde compararon la RMP entre zonas protegidas y zonas fuera del área de protección, que la RMP era un 25% menor fuera de las áreas protegidas respecto a la RMP encontrada en las áreas protegidas. Y que la diferencia se acentuaba cuando incorporaban en el análisis periodos previos de precipitación.

Esto nos lleva a analizar la variación en la PPNA y PF total y por grupo funcional en función de las áreas con condiciones del pastizal contrastantes (CB: condición buena y CP: condición pobre) a lo largo del gradiente de PMA. Si bien la PPNA y la PF aumentaron en forma directa con la PMA, el análisis por áreas con condición del pastizal contrastante indicó una menor capacidad de respuesta en las áreas con CP respecto a las áreas con CB. Esto podría ser en parte explicado por un reemplazo de especies forrajeras en la CP (con altas tasas de crecimiento y estrategia de uso de los recursos menos conservativa) por otras menos forrajeras (con menores tasas de crecimiento y estrategias de uso más conservativas).

Si bien la PPNA y PF de pastos y hierbas aumentaron con la PMA y para ambos grupos funcionales la pendiente de la relación fue mayor en la CB respecto a la CP, los

arbustos no mostraron un patrón claro. A su vez, la proporción de hierbas en la PPNA y en la PF aumentó con la PMA y la pendiente fue mayor en la CB respecto a la CP mientras que la proporción de pastos y arbustos en la PPNA y en la PF no varió con la PMA.

Si bien la variabilidad interanual de la PPNA y de la PF no se modificó con la PMA, el análisis de las variaciones interanuales a lo largo del gradiente de PMA para los diferentes grupos funcionales mostró una disminución para hierbas y pastos. Esto indicaría que en el extremo más árido del gradiente ambos grupos funcionales estarían desfasados en el tiempo, años favorables para pastos serían desfavorables para hierbas y viceversa.

Al analizar las diferentes variables a lo largo del gradiente espacial de PMA y para áreas apareadas con condiciones del pastizal contrastantes (CB: condición buena y CP: condición pobre) se observó en general una menor respuesta a las precipitaciones para los sectores de CP respecto a los sectores, del mismo sitio, de mejor condición (CB). Si bien las pendientes y ordenadas entre la CB y la CP no fueron estadísticamente diferentes para las variables analizadas, estos resultados nos brindarían una idea inicial del efecto que el pastoreo a largo plazo podría ejercer sobre las comunidades vegetales de estos ambientes.

El desarrollo sustentable de los sistemas productivos en estos ambientes requiere de un gran conocimiento de su estructura y funcionamiento y un profundo análisis y entendimiento de las respuestas que muestran frente a variaciones del ambiente y a disturbios antrópicos entre ellos el pastoreo. El desajuste entre la oferta y la demanda de forraje en el tiempo y en el espacio es uno de los factores determinantes en el proceso de deterioro de sistemas áridos y semiáridos. Conocer el efecto que el pastoreo, medido como la diferencia en la PPNA y la PF de los principales grupos funcionales y en la eficiencia de uso de los recursos entre ambas condiciones del pastizal, ejerce sobre las estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut contribuye a un mejor entendimiento del funcionamiento de estos sistemas, factor clave para su utilización sustentable a largo plazo.

Conclusiones

- La PPNA y la PF aumentaron con la PMA.
- Se encontró efecto de la condición del pastizal para PPNA y dicho efecto aumentó a lo largo del gradiente de PMA para PF.
- El índice PF/PPNA aumentó con la PMA, representado la PF el 50% de la PPNA en el extremo seco del gradiente mientras que alcanzó el 90% en el extremo más húmedo del mismo.
- Los modelos temporales entre PPNA (o PF) y la PA para cada sitio no fueron significativos.
- Los modelos temporales por grupo funcional en función a diferentes periodos de acumulación de precipitaciones mejoraron los resultados obtenidos.

2.6.1 Anexo registro fotográfico

SITIO 1: jaulas móviles



Condición Buena



Condición Pobre

SITIO 2: jaulas móviles



Condición Buena



Condición Pobre

SITIO 3 – clausura fija



Condición Buena



Condición Pobre

SITIO 4: jaulas móviles



Condición Buena



Condición Pobre

SITIO 5: jaulas móviles



Condición Buena



Condición Pobre

SITIO 6: Jaulas móviles



Condición Buena



Condición Pobre

2.6.2. Anexo análisis estadístico

Se realizó un análisis de correlación entre las variables precipitación anual y la temperatura anual para cada sitio y condición contrastante del pastizal para la serie temporal analizada.

Correlación de Pearson: Coeficientes\probabilidades

	Prec anual	T anual
Prec anual	1,00000	1,4E-09
T anual	-0,56688	1,00000

Conclusión: ambas variables están negativamente correlacionadas.

Se realizó un análisis de senderos general (sin particionar por sitio y/o condición del pastizal):

Variable dependiente: PPNA_Kg; n=97

Efecto	Vía	Coeficientes	p-valor
pp_anu	Directa	0,61	
pp_anu	Tmed	1,8E-03	
r total		0,61	<0,0001
Tmed	Directa	-0,02	
Tmed	pp_anu	-0,06	
r total		-0,08	0,4409

Conclusión: la precipitación anual explica la mayor parte de la variabilidad encontrada en la PPNA.

A su vez se realizó un análisis de senderos particionado por la condición del pastizal:

Cond: Bueno

Variable dependiente: PPNA_Kg; n=49

Efecto	Vía	Coeficientes	p-valor
pp_anu	Directa	0,68	
pp_anu	Tmed	-1,0E-03	
r total		0,68	<0,0001
Tmed	Directa	0,01	
Tmed	pp_anu	-0,08	
r total		-0,07	0,6241

Cond: Pobre

Variable dependiente: PPNA_Kg; n=48

Efecto	Vía	Coeficientes	p-valor
pp_anu	Directa	0,61	
pp_anu	Tmed	0,01	
r total		0,62	<0,0001
Tmed	Directa	-0,06	
Tmed	pp_anu	-0,05	

<u>r total</u>	<u>-0,11</u>	<u>0,4495</u>
----------------	--------------	---------------

Conclusión: la precipitación anual explica la mayor parte de la variabilidad encontrada en la PPNA en ambas condiciones contrastantes del pastizal (buena y pobre).

Capítulo III

Calibrar modelos de estimación de PPNA basados en el uso de sensores remotos y caracterizar la variación espacio-temporal de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

3.1. Introducción

Debido a las condiciones ambientales, los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia son de baja productividad y alta variabilidad, lo cual determina una elevada inestabilidad productiva. Sumado a ello, los pastizales naturales históricamente han sufrido procesos de deterioro (Escobar 1997) debido principalmente a una excesiva carga animal (Soriano 1956, Oñatibia y Aguiar 2016). Por lo tanto conocer el componente forrajero de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y su dinámica, principal determinante de la carga ganadera (Oesterheld et al. 1998 a y b), es relevante en estos ambientes.

La marcada variabilidad y la dificultad de los métodos de estimación de PPNA (Sala y Austin 2000, Knapp et al. 2007) determinan que en la mayoría de los casos se desconozcan los valores de PPNA promedio y su dinámica. Esto dificulta el manejo sustentable de los pastizales naturales y puede conducir a una menor capacidad productiva y un mayor deterioro. Actualmente, la información satelital puede traducirse en estimaciones de PPNA en tiempo real, a bajo costo y con una amplia cobertura espacial. Sin duda, esta herramienta facilita el conocimiento de la PPNA y otras variables fundamentales para el manejo sostenible de los pastizales naturales, principal base forrajera de estos sistemas productivos.

Estudios previos realizados en la región NO, sur y oeste de Chubut estimaron la PPNA y su variación espacio-temporal a partir de información satelital y meteorológica en áreas de mallines (Irisarri 2008, Buono et al. 2010, Irisarri et al. 2012) o aplicando modelos simples que relacionan los índices espectrales con la PPNA en estepas áridas y semiáridas (Paruelo et al. 1997, Jouve 2004, Piñeiro et al. 2006).

La calibración de modelos para estimar la PPNA y sus variaciones espacio-temporales muestra diferente grado de complejidad (Piñeiro et al. 2006). La aproximación más simple relaciona directamente la integral de los índices de vegetación con la PPNA obtenida de cosechas a campo (Paruelo et al. 1997, Jobágyy et al. 2002, Jouve 2004). Aproximaciones de complejidad intermedia relacionan la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA) con la PPNA obtenida a campo (Piñeiro et al. 2006). Finalmente, aproximaciones de mayor complejidad requieren la calibración de modelos en los que la PPNA es proporcional a la cantidad de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAinc), a la fracción de la radiación que es interceptada por los tejidos verdes (fRFAA) y a la eficiencia de conversión de energía en biomasa (EUR) (Monteith 1972).

Para aplicar los modelos de mayor complejidad mencionados anteriormente es necesario conocer la EUR y su variación en el espacio y el tiempo. La EUR varía entre tipos de vegetación, entre años y entre estaciones (Nouvellon et al. 2000, Turner et al. 2002, Bradford et al. 2005, Oyarzabal et al. 2011, Bat-Oyun et al. 2012). La variabilidad espacial e interanual de la EUR está mayormente explicada y positivamente correlacionada con la precipitación media anual (PMA), mientras que la variación estacional está vinculada principalmente al balance energético y a la disponibilidad de agua (Garbulsky et al. 2010). Sin embargo, la información disponible del efecto del pastoreo sobre la EUR de pastizales áridos y semiáridos es escasa.

El pastoreo es uno de los factores que modula la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos al generar cambios en el suelo, en la vegetación y en los procesos ecosistémicos (León y Aguiar 1985, Milchunas et al. 1988, Milchunas y Lauenroth 1993, Bertiller y Bisigato 1998, Irisarri et al. 2016). Los cambios inducidos por pastoreo se observan a diferentes escalas espacio-temporales y modifican, entre otros, la eficiencia en la utilización de los recursos, entre ellas la eficiencia de utilización de la radiación (EUR), determinante fisiológico de la productividad.

El efecto del pastoreo sobre la EUR puede ser directo a partir de la remoción de biomasa senescente con el consecuente aumento de hojas jóvenes con mayor EUR (Boggiano 2013) o indirecto a través de la modificación entre grupos funcionales y dentro de un mismo grupo funcional con diferentes EUR. Trabajos previos analizaron las variaciones espaciales en la EUR en función del tipo de vegetación (Grower et al. 1999, Bradford et al. 2005, Nabinger et al. 2009, Garbulsky et al. 2010) y las variaciones a nivel de sitio (Nouvellon et al. 2000).

Estimaciones de EUR a lo largo de un gradiente de PMA y en pastizales con distinta condición constituirán un producto en sí mismo y facilitarán la calibración de los modelos para estimar con mayor precisión las variaciones de PPNA en el tiempo y el espacio. A través de este estudio se espera contar con información actualizada y precisa que permita aumentar la precisión en la estimación de la PPNA reduciendo los costos y el tiempo invertido. El trabajo se realizará a lo largo de un gradiente regional de precipitaciones y contemplando condiciones del pastizal contrastantes en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

3.2. Objetivos

3.2.1. Calibrar modelos de estimación de PPNA basados en el uso de sensores remotos.

3.2.2. Caracterizar la variación espacial y temporal de la EUR en áreas apareadas con condición contrastante del pastizal (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.

3.3. Materiales y método

El estudio se llevó a cabo en seis sitios ubicados al NO de Chubut, distribuidos en los departamentos de Cushamen, Futaleufú, Languineo y Tehuelches, correspondientes a los distritos Subandino, Occidental y Central. Cada sitio presentó dos áreas apareadas con condiciones del pastizal contrastantes (CB: condición buena y CP: condición pobre). Ver sección 1.3 “Descripción del sitio en estudio” en el capítulo I.

3.3.1. Calibración de modelos de estimación de la PPNA

Para este estudio se utilizaron los índices Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) y el Enhanced Vegetation Index (EVI) obtenidos del sensor Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) a bordo de la plataforma Earth Observing System-Terra. La resolución espacial es moderada (píxel de 230 x 230 metros) y la resolución temporal cada 16 días. Los datos están corregidos geométrica y atmosféricamente e incluyen el dato de calidad del píxel basado en las condiciones ambientales al momento en que el dato fue registrado. El producto MODIS seleccionado para este estudio fue el MOD13Q1, el cual consiste en 23 fechas de datos por año.

El NDVI se calculó como $((NIR - R) / (NIR + R))$, donde R e NIR son las reflectancias en las bandas del rojo y del infrarrojo cercano del espectro electromagnético, respectivamente. El EVI $((2.5 \times NIR - R) / (NIR + C1 \times R - C2 \times B + L))$ es una versión mejorada del NDVI que tiene en cuenta los efectos que produce el suelo desnudo y los aerosoles atmosféricos, donde $L=1$, $C1=6$ y $C2=7.5$ (Huete et al. 2002; Gaitán et al. 2013).

Para cada sitio y área con condición del pastizal contrastante se seleccionó el píxel (5,3 ha) que contiene a las exclusiones dentro de las cuales se realizan las estimaciones de PPNA. Se extrajeron los valores de EVI y NDVI desde marzo de 2000 hasta diciembre de 2015 y se eliminaron los valores erróneos de las series temporales completando los datos faltantes con el promedio entre la fecha anterior y posterior. Se calculó el valor de NDVI y EVI acumulado para cada período de 16 días desde el 1 de abril al 31 de marzo de cada año. Finalmente se obtuvieron los valores diarios de los valores anuales acumulados.

Para estimar la PPNA se aplicó el modelo de Monteith (1972) el cual plantea que la PPNA es proporcional a la RFAA y la EUR. La PPNA se estimó para cada sitio mediante la cosecha en el pico de biomasa desde la temporada 2006/2007 hasta la temporada 2014/2015 inclusive (ver punto 2.3.2. “Mediciones de campo” pág. 28, capítulo II). La RFAA se calculó como el producto entre la RFA incidente y la fRFAA.

La RFA incidente se obtuvo a partir de datos de radiación global aportados por la NASA (<https://eosweb.larc.nasa.gov/cgi-bin/sse/interann.cgi?email=skip@larc.nasa.gov>) multiplicados por el coeficiente 0,48 que cuantifica la proporción fotosintéticamente activa de la radiación global (McCree 1972, Tsubo y Walker 2005). La fRFAA se estimó a partir de regresiones lineales y no lineales con el NDVI y el EVI.

Para las relaciones lineales se consideró que el mínimo y máximo valor de NDVI y EVI representan el 0% y 95% de radiación absorbida respectivamente. Para las relaciones no lineales se utilizó la ecuación propuesta por Potter et al. (1993) calibrada con parámetros locales, utilizando como valor máximo de NDVI (máximos valores de absorción de la radiación) a los propuestos por Irisarri 2008 para mallines y como valor mínimo de NDVI (nula absorción de luz) a los correspondientes a sectores desprovistos de vegetación. El total de datos utilizados fue 98 (8 años en general, 6 sitios y 2 áreas con condición del pastizal contrastante).

3.3.2. Variación de la EUR

La EUR resultó del cociente entre PPNA y RFAA derivados de la sección anterior. Para caracterizar la variación de la EUR se utilizó el modelo de estimación de la PPNA que mejores resultados arrojó en la etapa de calibración y evaluación. Se utilizó la aproximación en la cual la RFAA es resultado del producto entre la RFA incidente y la fRFAA obtenida de la regresión lineal con el NDVI ($fRFAA_{NDVI \text{ lineal}}$).

Se analizó la variación espacial de la EUR a lo largo del gradiente de PMA (entre 125 a 600 mm) y la variación temporal en cada sitio en función de la precipitación anual y para áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre). Ambos análisis se realizaron mediante regresión lineal simple.

3.3.3. Análisis de la información

3.3.3.1. Calibración de modelos de estimación de la PPNA

En un orden creciente de complejidad (Piñeiro et al. 2006) se evaluó, mediante regresiones lineales, cuánto de la variabilidad en la PPNA fue explicada por los índices de vegetación, la fRFAA y la RFAA. La aproximación más sencilla relaciona directamente la PPNA con los índices de vegetación. La aproximación de complejidad intermedia relaciona la PPNA con la fRFAA (estimada a partir de relaciones lineales y no lineales con los índices de vegetación). Y finalmente, en la aproximación más compleja, se relacionó a la PPNA con la RFAA obtenida como el producto entre la fRFAA y la RFA incidente.

Los modelos espaciales se construyeron a partir de regresiones simples entre el promedio de la serie temporal de cada sitio para cada una de las variables predictoras y la PPNA, obteniéndose 2 modelos espaciales (2 condiciones del pastizal, n=6 sitios). Los modelos temporales se construyeron a partir de regresiones simples entre cada una de las variables predictoras anteriormente mencionadas y la PPNA, obteniéndose 12 modelos temporales (6 sitios y 2 condiciones del pastizal, n=9 u 8 años).

Para evaluar la capacidad predictiva de los modelos analizados se utilizó el paquete DAAG: Data Analysis and Graphics Data and Functions del programa estadístico R <https://www.R-project.org/> y se aplicó la técnica de remuestreo “Leave-one-out Cross Validation” la cual permite, con el mismo set de datos, calibrar y evaluar los modelos analizados. El procedimiento de este método se basa en quitar un dato del conjunto y predecirlo con un nuevo modelo basado en los datos remanentes (Miller 1974). Finalmente, a partir de las diferencias entre los valores observados y predichos por los modelos, calcula el error de predicción (E.P. raíz cuadrada del error cuadrático medio).

3.4. Resultados

3.4.1. Calibración de modelos de estimación de la PPNA

- Primera aproximación: PPNA - índices de vegetación (NDVI y EVI).

Los modelos espaciales de la relación lineal entre PPNA - índices de vegetación (NDVI y EVI) explicaron el 48% de la variación de PPNA ($p < 0,05$) ($PPNA = -0,02 + 1,05 * NDVI$ y $PPNA = -0,04 + 2,99 * EVI$ respectivamente). El análisis en función de la condición contrastante del pastizal (CB y CP) mostró que en los sitios de CB la variabilidad explicada por NDVI fue del 59% ($PPNA = -0,03 + 1,21 * NDVI$; $R^2 = 0,59$; $p = 0,07$) y por EVI fue del 55% ($PPNA = -0,04 + 3,43 * EVI$; $R^2 = 0,55$; $p = 0,09$) mientras que en los sitios de CP la variabilidad de PPNA explicada por NDVI fue del 57% ($PPNA = -0,04 + 0,94 * NDVI$; $R^2 = 0,57$; $p = 0,08$) y por EVI fue del 64% ($PPNA = -0,1 + 3,22 * EVI$; $R^2 = 0,64$; $p = 0,05$). En las 3 primeras relaciones los resultados fueron marginalmente significativos mientras que la última relación mostró resultados estadísticamente significativos. En el análisis con NDVI y con EVI no se encontraron diferencias significativas en las pendientes, pero las ordenadas entre CB y CP fueron estadísticamente significativas ($p < 0,05$) (Figura 13).

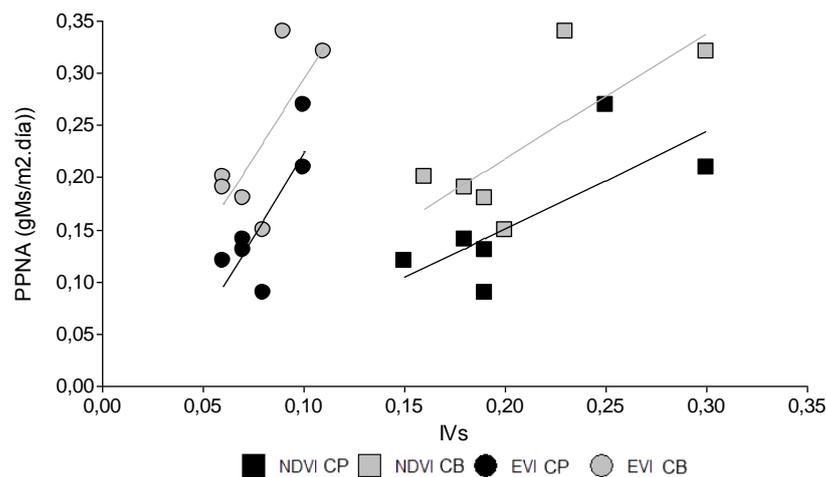


Figura 13. Relación lineal entre PPNA e índices de vegetación (NDVI y EVI) para ambas áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre), modelo espacial, $n=6$.

Los modelos temporales de la relación lineal entre PPNA - índices de vegetación (NDVI y EVI) mostraron en general ajustes cercanos a cero y estadísticamente no significativos, tanto en los modelos generales como en los modelos que diferencian la condición del pastizal (CB y CP). Las pendientes para CB y CP en cada sitio no fueron estadísticamente diferentes, mientras que las ordenadas fueron significativas ($p < 0,05$) para los sitios 2, 3, 5 y 6 y marginalmente significativa para el sitio 4 ($p = 0,09$). (Tablas 5 y 6).

Tabla 5. Modelos temporales entre PPNA y NDVI para cada sitio (1-6) con condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$0,11+1*NDVI$; $R^2=0,01$; $p=0,79$; $n=9$	$-0,72+3,96*NDVI$; $R^2=0,23$; $p=0,19$; $n=9$
2	$0,01+1,05*NDVI$; $R^2=0,11$; $p=0,42$; $n=8$	$-0,04+0,84*NDVI$; $R^2=0,09$; $p=0,48$; $n=8$
3	$0,07+0,42*NDVI$; $R^2=0,01$; $p=0,86$; $n=8$	$0,02+0,39*NDVI$; $R^2=0,01$; $p=0,78$; $n=8$
4	$-1,2+7,68*NDVI$; $R^2=0,4$; $p=0,09$; $n=8$	$-0,05+1,01*NDVI$; $R^2=0,04$; $p=0,64$; $n=8$
5	$0,24-0,26*NDVI$; $R^2=0,01$; $p=0,83$; $n=8$	$0,48-2,4*NDVI$; $R^2=0,22$; $p=0,28$; $n=8$
6	$0,31-0,67*NDVI$; $R^2=0,02$; $p=0,71$; $n=8$	$-0,2+1,72*NDVI$; $R^2=0,44$; $p=0,07$; $n=8$

Tabla 6. Modelos temporales entre PPNA y EVI para cada sitio (1-6) con condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$-0,28+7,02*EVI$; $R^2=0,13$; $p=0,33$; $n=9$	$-0,04+3,16*EVI$; $R^2=0,09$; $p=0,43$; $n=9$
2	$0,17+1,36*EVI$; $R^2=0,03$; $p=0,7$; $n=8$	$0,31+0,99*EVI$; $R^2=0,02$; $p=0,74$; $n=8$
3	$-0,11+3,22*EVI$; $R^2=0,11$; $p=0,41$; $n=8$	$0,11-0,22*EVI$; $R^2=0$; $p=0,94$; $n=8$
4	$-0,38+8,86*EVI$; $R^2=0,26$; $p=0,19$; $n=8$	$-0,03+2,47*EVI$; $R^2=0,03$; $p=0,65$; $n=8$
5	$0,26-0,99*EVI$; $R^2=0,02$; $p=0,74$; $n=8$	$0,07+0,93*EVI$; $R^2=0,07$; $p=0,56$; $n=8$
6	$0,36-2,59*EVI$; $R^2=0,11$; $p=0,42$; $n=8$	$-0,06+2,66*EVI$; $R^2=0,27$; $p=0,18$; $n=8$

- Segunda aproximación: PPNA – fRFAA (NDVI y EVI).

Con respecto a la primera aproximación (PPNA-NDVI), el análisis espacial de la relación lineal entre PPNA y $fRFAA_{NDVI \text{ lineal}}$ prácticamente mostró iguales resultados (el coeficiente de determinación fue 1% superior respecto a los resultados obtenidos anteriormente). Las relaciones fueron estadísticamente significativas ($p<0,05$) y la variabilidad de PPNA explicada fue del 49%. El análisis en función de áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) mostró que en los sitios de CB la variabilidad explicada fue del 60% ($p=0,07$) mientras que en los sitios de CP la variabilidad de PPNA explicada fue del 57% ($p=0,08$). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes entre CB y CP, mientras que las ordenadas fueron estadísticamente significativas ($p<0,05$). $PPNACB=-0,01+1,03*fRFAA_{NDVI \text{ lineal}}$; $R^2=0,6$; $p=0,07$; $n=6$ y $PPNACP=-0,03+0,8*fRFAA_{NDVI \text{ lineal}}$; $R^2=0,57$; $p=0,08$; $n=6$ (Figura 14).

El análisis espacial de las relaciones lineales entre PPNA y $fRFAA_{NDVI \text{ no lineal}}$ arrojó valores ligeramente inferiores a los encontrados en el análisis anterior ($PPNA-fRFAA_{NDVI \text{ lineal}}$). En el análisis general la $fRFAA_{NDVI \text{ no lineal}}$ explicó un 48% de la variabilidad en PPNA ($p<0,05$) y el análisis por áreas con condición del pastizal contrastante (CB y CP) mostró un ajuste de 0,59 ($p=0,07$) para CB y 0,56 ($p=0,08$) para CP. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes entre CB y CP, mientras que las ordenadas fueron estadísticamente significativas ($p=0,05$). $PPNACB=-0,31+3,58*fRFAA_{NDVI \text{ no lineal}}$; $R^2=0,59$; $p=0,07$; $n=6$ y $PPNACP=-0,25+2,73*fRFAA_{NDVI \text{ no lineal}}$; $R^2=0,56$; $p=0,08$; $n=6$ (Figura 14).

El análisis espacial de las relaciones lineales entre PPNA y $fRFAA_{EVI \text{ lineal}}$ fue significativo ($p<0,05$) y la variabilidad de PPNA explicada fue del 47%. El análisis por área con condición contrastante del pastizal (CB y CP) mostró que en los sitios en CB la

variabilidad explicada fue del 55% ($p=0,09$) mientras que en los sitios en CP la variabilidad de PPNA explicada fue del 63% ($p=0,05$). Estos resultados fueron ligeramente inferiores a los encontrados durante la primera aproximación (PPNA-EVI). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes entre CB y CP, mientras que las ordenadas fueron estadísticamente significativas ($p<0,05$). $PPNACB=-0,01+2,24*frFAA_{EVI\ lineal}$; $R^2=0,55$; $p=0,09$; $n=6$. $PPNACP=-0,07+2,07*frFAA_{EVI\ lineal}$; $R^2=0,63$; $p=0,05$; $n=6$ (Figura 14).

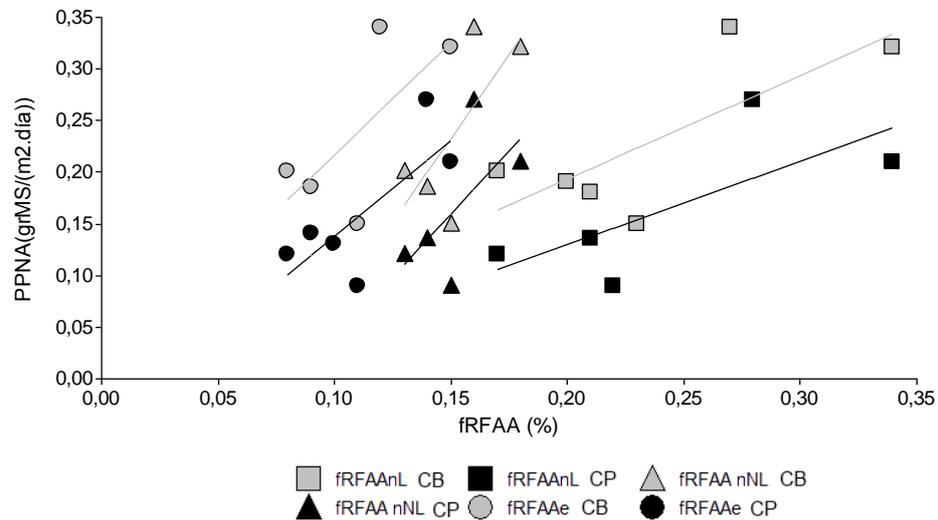


Figura 14. Relación lineal entre PPNA y fRFAA obtenida a partir de modelos lineales y no lineales con NDVI ($fRFAA_{nL}$ y $fRFAA_{nNL}$, respectivamente) y a partir de modelos lineales con EVI ($fRFAA_e$) para ambas áreas con condición del pastizal (CB: condición buena – CP: condición pobre) (modelo espacial).

El análisis temporal de la relación lineal entre PPNA y $fRFAA_{NDVI\ lineal}$, la PPNA y $fRFAA_{NDVI\ no\ lineal}$ y la PPNA y $fRFAA_{EVI\ lineal}$ mostraron en general ajustes cercanos a cero y estadísticamente no significativos. Resultados similares se encontraron al particionar el análisis en función de la condición del pastizal contrastante (CB y CP) para cada una de las relaciones lineales mencionadas. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes, mientras que las ordenadas entre CB y CP fueron estadísticamente diferentes. Tablas 7, 8 y 9.

Tabla 7. Modelos temporales entre PPNA y $fRFAA_{NDVI\ lineal}$ para cada sitio (1-6) con condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$0,05+1,07*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,74$; $n=9$	$-0,70+3,41*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0,23$; $p=0,19$; $n=9$
2	$0,0004+0,94*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0,12$; $p=0,4$; $n=8$	$-0,03+0,71*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,48$; $n=8$
3	$0,06+0,42*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,84$; $n=8$	$0,02+0,32*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,79$; $n=8$
4	$-1,09+6,31*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0,35$; $p=0,12$; $n=8$	$-0,04+0,89*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,63$; $n=8$
5	$0,23-0,20*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,85$; $n=8$	$0,44-1,91*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0,2$; $p=0,31$; $n=8$
6	$0,3-0,56*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,71$; $n=8$	$-0,18+1,48*frFAA_{ndviL}$; $R^2=0,45$; $p=0,06$; $n=8$

Tabla 8. Modelos temporales entre PPNA y $fRFAA_{NDVI \text{ no lineal}}$ para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$-0,21+3,48*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,76$; $n=9$	$-1,47+10,63*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,22$; $p=0,2$; $n=9$
2	$-0,17+2,69*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,11$; $p=0,4$; $n=8$	$-0,15+1,96*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,5$; $n=8$
3	$-0,08+1,54*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,84$; $n=8$	$-0,07+1,11*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,8$; $n=8$
4	$-3,37+25,1*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,37$; $p=0,1$; $n=8$	$-0,33+3,31*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,64$; $n=8$
5	$0,32-0,9*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,84$; $n=8$	$1,25-8,48*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,21$; $p=0,3$; $n=8$
6	$0,48-2,03*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,74$; $n=8$	$-0,71+5,78*fRFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,45$; $p=0,06$; $n=8$

Tabla 9. Modelos temporales entre PPNA y $fRFAA_{EVI \text{ lineal}}$ para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$-0,22+4,53*fRFAA_{evi}$; $R^2=0,13$; $p=0,33$; $n=9$	$-0,01+2,04*fRFAA_{evi}$; $R^2=0,22$; $p=0,2$; $n=9$
2	$0,20+0,75*fRFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,74$; $n=8$	$0,31-0,68*fRFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,72$; $n=8$
3	$-0,11+2,34*fRFAA_{evi}$; $R^2=0,14$; $p=0,36$; $n=8$	$0,11-0,17*fRFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,8$; $n=8$
4	$-0,29+5,51*fRFAA_{evi}$; $R^2=0,24$; $p=0,22$; $n=8$	$-0,03+1,89*fRFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,59$; $n=8$
5	$-0,6+0,24*fRFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,76$; $n=8$	$0,08+0,58*fRFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,58$; $n=8$
6	$0,35-1,71*fRFAA_{evi}$; $R^2=0,12$; $p=0,4$; $n=8$	$-0,04+1,72*fRFAA_{evi}$; $R^2=0,28$; $p=0,17$; $n=8$

- Tercera aproximación: PPNA – RFAA (NDVI y EVI)

El análisis espacial de la relación lineal entre PPNA y $RFAA_{fRFAA-NDVI \text{ lineal}}$ fue estadísticamente significativo ($p<0,05$) y el coeficiente de determinación fue 0,34 ($PPNA=-0,04+ RFAA_{fRFAA-NDVI \text{ lineal}}*0,15$). El análisis en función de la condición del pastizal contrastante (CB y CP) no fue significativo. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes, mientras que las ordenadas entre CB y CP fueron marginalmente diferentes ($p=0,07$). $PPNA \text{ CB}=-0,04+0,17*RFAA_{fRFAA-NDVI \text{ lineal}}$; $R^2=0,34$; $p=0,18$; $n=6$. $PPNA \text{ CP}=-0,06+0,14*RFAA_{fRFAA-NDVI \text{ lineal}}$; $R^2=0,42$; $p=0,16$, $n=6$. Figura 15. El análisis espacial de la relación lineal entre PPNA y $RFAA_{fRFAA-NDVI \text{ no lineal}}$ mostró ajustes muy bajos y no significativos. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes ni en las ordenadas entre CB y CP. Figura 15.

El análisis espacial de la relación lineal entre PPNA y $RFAA_{fRFAA-EVI \text{ lineal}}$ fue estadísticamente marginalmente significativo ($p=0,1$) y el porcentaje de la variación en PPNA explicada por la RFAA fue del 28% ($PPNA=-0,03+ RFAA_{fRFAA-EVI \text{ lineal}}*0,3$).

El análisis en función de la condición del pastizal contrastante (CB y CP) no fue estadísticamente significativo. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las pendientes, mientras que las ordenadas entre CB y CP fueron marginalmente diferentes ($p=0,06$). $PPNA \text{ CB}=-0,003+0,32*RFAA_{fRFAA-EVI \text{ lineal}}$; $R^2=0,31$; $p=0,25$; $n=6$ y $PPNA \text{ CP}=-0,097 + 0,35*RFAA_{fRFAA-EVI \text{ lineal}}$; $R^2=0,43$ y $p=0,15$; $n=6$. Figura 15.

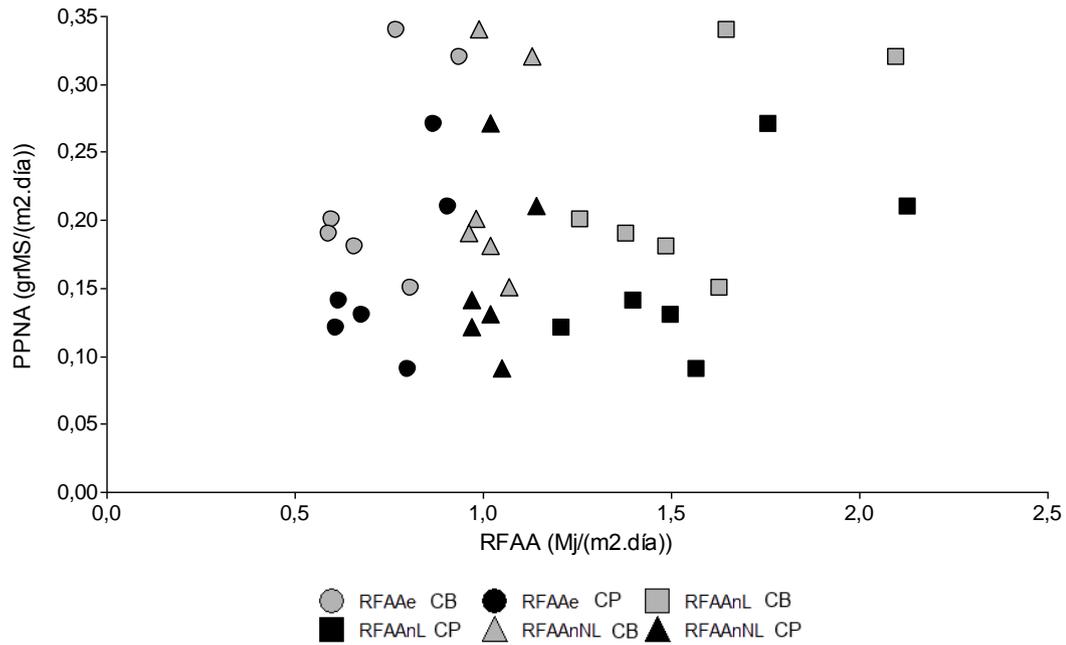


Figura 15. Relación lineal entre PPNA y RFAA obtenida a partir de $fRFAA_{NDVI}$ lineal y $fRFAA_{NDVI}$ no lineal (RFAAnL y RFAAnNL, respectivamente) y a partir de $fRFAA_{EVI}$ lineal (RFAAe) para ambas condiciones del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre), modelo espacial, $n=6$.

El análisis temporal de la relación lineal entre PPNA – $RFAA_{fRFAA-NDVI}$ lineal mostró en general ajustes muy bajos y estadísticamente no significativos. Resultados similares se encontraron al particionar el análisis en función de la condición del pastizal contrastante (CB y CP). No se encontraron diferencias significativas para las pendientes mientras que las ordenadas entre CB y CP fueron estadísticamente diferentes (Tabla 10).

Tabla 10. Modelos temporales entre PPNA y RFAA ($fRFAA-NDVI$ lineal) para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$0,08+0,15*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,76$; $n=9$	$-0,68+0,54*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0,22$; $p=0,19$; $n=9$
2	$0,01+0,15*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0,12$; $p=0,41$; $n=8$	$-0,03+0,11*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,48$; $n=8$
3	$0,06+0,06*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,84$; $n=8$	$0,03+0,04*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,8$; $n=8$
4	$-1,1+0,94*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0,37$; $p=0,1$; $n=8$	$-0,04+0,13*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,63$; $n=8$
5	$0,23-0,03*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,85$; $n=8$	$0,45-0,27*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0,2$; $p=0,3$; $n=8$
6	$0,3-0,08*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0$; $p=0,72$; $n=8$	$-0,18+0,21*RFAA_{ndviL}$; $R^2=0,45$; $p=0,07$; $n=8$

Las relaciones temporales entre la PPNA y $RFAA_{fRFAA-NDVI}$ no lineal al igual que las relaciones temporales entre PPNA y $RFAA_{fRFAA-EVI}$ lineal mostraron ajustes cercanos a 0 y estadísticamente no significativos. No se encontraron diferencias significativas para las pendientes mientras que las ordenadas entre CB y CP fueron estadísticamente diferentes para ambas relaciones. Tablas 11 y 12.

Tabla 11. Modelos temporales entre PPNA y $RFAA_{fRFAA-NDVI}$ no lineal para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$-0,22+0,56*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,75$; $n=9$	$-1,49+1,73*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,22$; $p=0,2$; $n=9$
2	$-0,17+0,43*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,11$; $p=0,4$; $n=8$	$-0,15+0,31*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,5$; $n=8$
3	$-0,09+0,22*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,84$; $n=8$	$-0,06+0,15*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,81$; $n=8$
4	$-3,31+3,64*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,36$; $p=0,1$; $n=8$	$-0,32+0,48*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,65$; $n=8$
5	$0,32-0,13*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,84$; $n=8$	$1,26-1,18*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,21$; $p=0,3$; $n=8$
6	$0,48-0,29*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0$; $p=0,74$; $n=8$	$-0,71+0,83*RFAA_{ndviNL}$; $R^2=0,46$; $p=0,06$; $n=8$

Tabla 12. Modelos temporales entre PPNA y $RFAA_{fRFAA-EVI}$ lineal para cada sitio (1-6) con Condición buena (CB) y pobre (CP), coeficiente de determinación (R^2), significancia (p-valor) y n (años).

Sitio	Condición Buena	Condición Pobre
1	$-0,22+0,72*RFAA_{evi}$; $R^2=0,13$; $p=0,33$; $n=9$	$-0,01+0,33*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,43$; $n=9$
2	$0,20+0,13*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,74$; $n=8$	$0,32-0,12*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,72$; $n=8$
3	$-0,1+0,31*RFAA_{evi}$; $R^2=0,12$; $p=0,39$; $n=8$	$0,11-0,02*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,92$; $n=8$
4	$-0,29+0,82*RFAA_{evi}$; $R^2=0,24$; $p=0,21$; $n=8$	$-0,02+0,26*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,62$; $n=8$
5	$0,24-0,07*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,79$; $n=8$	$0,07+0,08*RFAA_{evi}$; $R^2=0$; $p=0,57$; $n=8$
6	$0,34-0,24*RFAA_{evi}$; $R^2=0,11$; $p=0,41$; $n=8$	$-0,04+0,25*RFAA_{evi}$; $R^2=0,28$; $p=0,17$; $n=8$

En síntesis se observa por un lado que los modelos espaciales, respecto a los modelos temporales, en general mostraron los mejores resultados explicando, en algunos casos, más del 60% de la variabilidad encontrada en la PPNA. Por otro lado se observa que los modelos espaciales basados en las aproximaciones más simples, los cuales relacionan directamente la PPNA con los índices de vegetación (NDVI y EVI), mostraron los mejores resultados. Finalmente, al complejizar el análisis en función de las áreas con condición contrastante del pastizal (CB y CP) se logró explicar una mayor proporción de la variabilidad encontrada en la PPNA (resultados en general marginalmente significativos $p<0,1$).

3.4.2 Evaluación de los modelos

Los errores de predicción (E.P.) utilizados para comparar los modelos y analizar la capacidad predictiva fueron muy similares para las diferentes aproximaciones analizadas.

Los valores más bajos se obtuvieron a partir de la primera aproximación en los modelos espaciales. Tabla 13.

Tabla 13. Errores de predicción (E.P. en gr MS/(m².día)) obtenidos para cada una de las aproximaciones (NDVI/EVI, fRFAA, RFAA) para los modelos espaciales (E.P. mod esp).

	E.P. mod esp
NDVI	0,066
EVI	0,057
fRFAA ndvi L	0,057
fRFAA ndvi NL	0,066
fRFAA evi	0,070
RFAA ndvi L	0,069
RFAA ndvi NL	0,065
RFAA evi	0,098

El análisis en función de las áreas con condición contrastante del pastizal en general arrojó valores de E.P. más bajos en CP respecto a CB. Tabla 14.

Tabla 14. Errores de predicción (E.P. en gr MS/(m².día)) por área con condición del pastizal contrastante (CB y CP) obtenidos para cada una de las aproximaciones (NDVI, EVI, fRFAA, RFAA) para los modelos espaciales (E.P. mod esp).

	E.P. mod espaciales	
	PM	PI
NDVI	0,065	0,068
EVI	0,061	0,054
fRFAA ndvi L	0,061	0,054
fRFAA ndvi NL	0,065	0,068
fRFAA evi	0,071	0,074
RFAA ndvi L	0,079	0,064
RFAA ndvi NL	0,068	0,067
RFAA evi	0,12	0,075

Las aproximaciones más simples, que relacionaron directamente la PPNA con los IVs en estudio (NDVI y EVI), generaron modelos con una mayor capacidad predictiva. Así, para el gradiente de precipitaciones en estudio, los modelos espaciales calibrados con el índice EVI mostraron en general E.P. más bajos.

En los modelos espaciales obtenidos a partir de la primera aproximación las relaciones que vincularon los valores predichos con los valores observados a campo no fueron estadísticamente significativas y los coeficientes de determinación fueron 0,25 en la CP y 0,39 en la CB para NDVI, mientras que los resultados con EVI mostraron coeficientes de 0,33 para ambas condiciones del pastizal.

En los modelos espaciales obtenidos a partir de la segunda aproximación con fRFAA_{NDVI lineal} las relaciones que vincularon los valores predichos con los valores observados a campo no fueron estadísticamente significativas y el coeficiente de determinación fue 0,25 y 0,38 para CP y CB, respectivamente. De igual modo el análisis con fRFAA_{NDVI no lineal} no fue estadísticamente significativo y el coeficiente de determinación fue 0,38 y 0,24 para CB y CP, respectivamente. Finalmente los

resultados con $fRFAA_{EVI\ lineal}$ no fueron significativos y el coeficiente de determinación fue 0,33 tanto para CP como para CB.

En los modelos espaciales obtenidos a partir de la tercera aproximación las relaciones que vincularon los valores predichos por la técnica de remuestreo “Leave-one-out Cross Validation” con los valores observados a campo no fueron estadísticamente significativas con $RFAA_{NDVI\ lineal}$ y con $RFAA_{EVI\ lineal}$ y los coeficientes de determinación fueron 0,17 en la CP y 0,15 en la CB para $RFAA_{NDVI\ lineal}$ y 0,1 en la CP y 0 en la CB para $RFAA_{EVI\ lineal}$. Tabla 15.

Tabla 15: Evaluación de los modelos espaciales de estimación de PPNA por área con condición del pastizal contrastante (CB y CP). Coeficiente de determinación (R^2) y significancia (p-valor).

Condición Buena	Condición Pobre
$0,09+0,58*PPNA_{cvNDVI}$; $R^2=0,39$; $p=0,18$	$0,09+0,43*PPNA_{cvNDVI}$; $R^2=0,25$; $p=0,31$
$0,07+0,69*PPNA_{cvEVI}$; $R^2=0,33$; $p=0,23$	$0,06+0,65*PPNA_{cvEVI}$; $R^2=0,33$; $p=0,23$
$0,09+0,58*PPNA_{cvRFAAndviL}$; $R^2=0,38$; $p=0,19$	$0,09+0,42*PPNA_{cvRFAAndviL}$; $R^2=0,25$; $p=0,31$
$0,11+0,51*PPNA_{cvRFAAndviNL}$; $R^2=0,38$; $p=0,19$	$0,1+0,38*PPNA_{cvRFAAndviNL}$; $R^2=0,24$; $p=0,32$
$0,07+0,69*PPNA_{cvRFAAeviL}$; $R^2=0,33$; $p=0,23$	$0,06+0,65*PPNA_{cvRFAAeviL}$; $R^2=0,32$; $p=0,24$
$PPNA_{cvRFAAndviL}$, $R^2=0,15$, $p=0,44$	$PPNA_{cvRFAAndviL}$, $R^2=0,17$, $p=0,42$
$PPNA_{cvRFAAeviL}$, $R^2=0$, $p=0,91$	$PPNA_{cvRFAAeviL}$, $R^2=0,1$, $p=0,55$

No se evaluó la capacidad predictiva de los modelos temporales dado el bajo grado de ajuste y su no significancia estadística.

3.4.3 Variación espacio temporal de la EUR

La EUR promedio fue $0,125\text{ gr MS.MJ}^{-1}$ (desvío estándar $0,055$). El análisis en función de las áreas con condición del pastizal contrastante (CB: condición buena y CP: condición pobre) mostró que los valores más elevados se encontraron en la CB ($0,15\text{ gr MS.MJ}^{-1}$ y desvío estándar $0,06$), mientras que los valores más bajos se encontraron en la CP ($0,10\text{ gr MS.MJ}^{-1}$ y desvío estándar $0,05$) $p<0,05$. El análisis por sitio mostró que el 1 arrojó los valores más altos y el 3, los valores más bajos. Ambos sitios se encuentran ubicados en el distrito Subandino, pero la condición deteriorada del sitio 3 sumado al menor régimen anual de precipitaciones entre otros, condujo a valores más bajos de EUR. Figura 16.

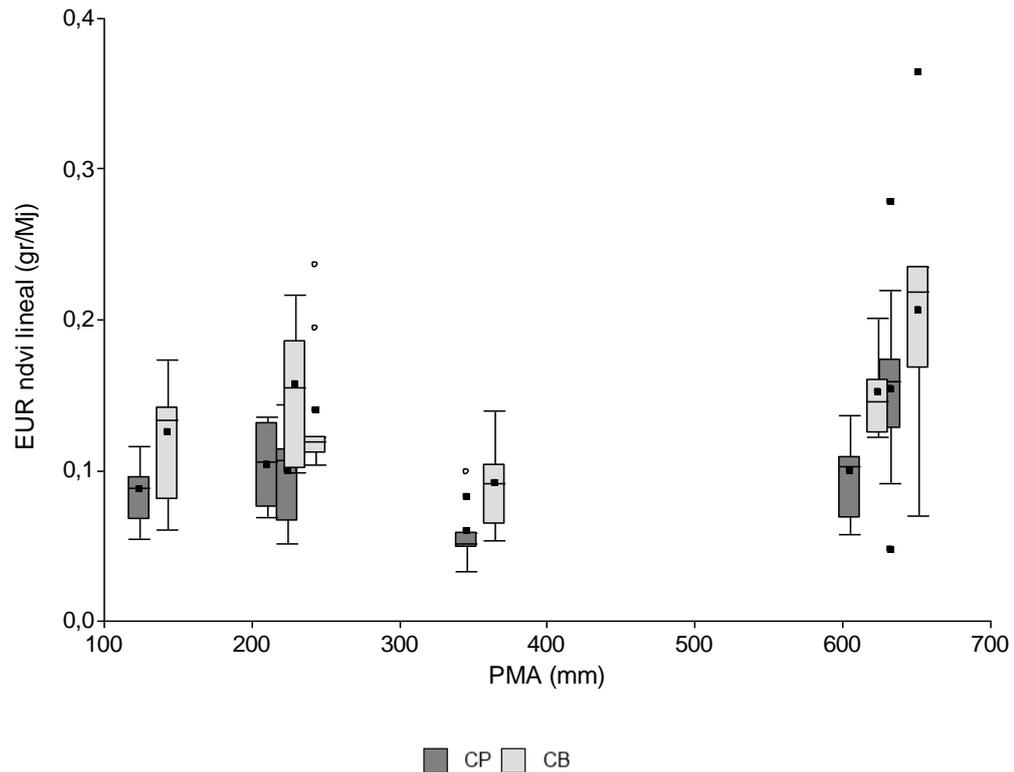


Figura 16. Valores de EUR a partir de modelo $RFAA_{NDVI\ lineal}$ a lo largo del gradiente espacial de PMA y por área con condición contrastante del pastizal (CB y CP).

La EUR no varió espacialmente a lo largo del gradiente de PMA en sitios con condición del pastizal contratante CB y CP ($p > 0,05$). De igual modo, el análisis temporal de la EUR en función de la precipitación anual (PA) para cada sitio y condición del pastizal (CB y CP) no arrojó resultados significativos ($p > 0,05$).

3.5 Discusión

La primera hipótesis propuesta en este capítulo, la cual plantea que los modelos más complejos mejoran la estimación de la PPNA, no se cumplió. Si bien los modelos propuestos a partir de la información satelital permitieron estimar la PPNA de estepas a escala espacial con buen nivel de precisión, a diferencia de trabajos previos (Piñeiro et al. 2006, Irisarri et al. 2012) la estimación de la PPNA prácticamente no mejoró al aumentar su complejidad. Esta complejidad implica incorporar variables al modelo de Monteith (1972), las cuales en ciertos casos permiten lograr un mayor entendimiento de los procesos que están detrás de los patrones observados en las variaciones de la PPNA.

Por su parte, los modelos espaciales obtenidos a partir de la segunda aproximación con $fRFAA_{NDVI\ lineal}$ fueron los que mostraron los mejores resultados. Sin embargo, éstos son prácticamente similares a los resultados obtenidos a través de la primera aproximación. La aproximación más simple, que relaciona directamente la PPNA estimada a campo con los índices de vegetación utilizados en este estudio (NDVI y EVI), mostró buenos ajustes y en general los resultados fueron marginalmente significativos llegando a explicar hasta el 64% de la variación encontrada en la PPNA. Esto puede deberse a una alta correlación entre el área foliar verde, la radiación

fotosintéticamente activa interceptada (y por lo tanto la radiación fotosintéticamente activa absorbida) y la eficiencia en el uso de la radiación (Piñeiro et al. 2006).

Se observó que el análisis de los modelos espaciales realizados en función de áreas con condición del pastizal contrastante aumentó el grado de ajuste marginalmente significativo. Esto nos indicaría que complejizar el análisis teniendo en cuenta la heterogeneidad de la vegetación debida al manejo histórico realizado se puede traducir en una mayor precisión en la estimación de la PPNA en estos sistemas. En línea con trabajos previos se encontró efecto del pastoreo en las relaciones entre PPNA e índices de vegetación (Fan et al. 2011), o sobre la biomasa aérea (Kawamura et al. 2005, Li et al. 2016).

A diferencia de los resultados obtenidos a escala espacial, el bajo grado de ajuste y la no significancia estadística obtenidos en los modelos temporales, resultados que se repitieron en las diferentes aproximaciones analizadas con un orden creciente de complejidad, estarían indicando que la variabilidad interanual en la PPNA no se correlaciona con la variabilidad en los índices de vegetación. Estos resultados encontrados pueden tener diferentes causas. Una de ellas podría ser la no inclusión de las especies anuales en la PPNA estimada a campo debido a que la fecha de corte de biomasa es posterior a su senescencia (Paruelo et al. 1998 a, Golluscio et al. 2005). Esta situación produce una subestimación de la PPNA mediante cosecha de biomasa a campo que podría, dependiendo del momento de ocurrencia de precipitaciones, afectar negativamente la variación de la PPNA que es explicada por los índices de vegetación.

Otra causa podría atribuirse al tamaño de la superficie muestreada. Un tamaño insuficiente afectaría en mayor medida los resultados encontrados en los modelos temporales respecto a los modelos espaciales. Esto se debe a que en los modelos espaciales los errores de muestro de diferentes años podrían verse compensados. De hecho esto podría explicar en parte los resultados encontrados en este estudio dado que los modelos espaciales mostraron mejores ajustes respecto a los modelos temporales.

Otra explicación podría radicar en la interferencia causada por el suelo desnudo. Sería importante incluir en futuros análisis índices de vegetación como el SAVI (Soil Adjusted Vegetation Index) el cual minimiza las variaciones producidas por la reflectividad del suelo en ambientes como estos, donde el porcentaje de suelo desnudo es elevado y por lo tanto el brillo que produce puede modificar la señal que recibe el sensor (Huete 1988, Gaitán et al. 2013).

A su vez podría esperarse que un análisis teniendo en cuenta la heterogeneidad de la vegetación mejore los resultados en las aproximaciones más complejas que introducen nuevos componentes a los modelos de estimación de la PPNA a partir de imágenes satelitales. El material muerto puede aumentar la reflectividad en el dosel (Chuvienco y Martin 2004). Teniendo en cuenta que el material muerto no se considera en las estimaciones de la PPNA, ello puede haber sido una de las posibles causas de la baja correlación temporal encontrada en este estudio.

En las aproximaciones más complejas que introducen nuevos componentes a los modelos de estimación de la PPNA a partir de imágenes satelitales, podría esperarse que un análisis realizado teniendo en cuenta la heterogeneidad de la vegetación mejore los resultados encontrados. En un futuro se espera contar con calibraciones in situ de los

modelos de estimación de fRFAA a partir de los índices de vegetación para los diferentes grupos funcionales que componen la comunidad de estos ambientes. Del mismo modo contar con estimaciones de EUR por grupo funcional podría aumentar la precisión de los resultados obtenidos.

A diferencia de otros trabajos realizados en mallines de la región (Irisarri et al. 2012), no se observaron diferencias entre estimaciones de PPNA obtenidas a partir de modelos basados en los índices de vegetación NDVI y EVI. Esto podría deberse a que EVI se desarrolló para mejorar, entre otros aspectos, la saturación a valores altos de índice de área foliar lo cual estaría indicando que para estos sistemas no se alcanzaron valores de cobertura que pudieran saturar los índices de vegetación (Huete et al. 2002, Glenn et al. 2008, Gaitán et al. 2013).

Los valores de EUR promedio encontrados en este estudio ($0,125 \pm 0,055$ g MS.MJ⁻¹) son inferiores a los encontrados en la bibliografía para diferentes tipos de vegetación, año y estación: 0,8 g MS.MJ⁻¹ en la tundra, 2,6 g MS.MJ⁻¹ en selvas tropicales, 0,68 g MS.MJ⁻¹ en los arbustales y 4,02 g MS.MJ⁻¹ en pastizales (Garbulsky et al. 2010), 0,27 g MS.MJ⁻¹ en desiertos, 0,71 g MS.MJ⁻¹ en selvas tropicales (Ruimy et al. 1994, Field et al. 1995), 0,24 g MS.MJ⁻¹ en pastizales naturales de Uruguay (Baeza et al. 2011), variaciones estacionales entre 0,2 y 1,2 g MS.MJ⁻¹ en pastizales templados de Argentina (Piñeiro et al. 2006) y entre 0,3 g MS.MJ⁻¹ hasta 1,3 g MS.MJ⁻¹ en pastizales naturales de la región Cuesta basáltica (Oyarzabal et al. 2011), variaciones interanuales entre 0,27 g MS.MJ⁻¹ y 0,35 g MS.MJ⁻¹ en pastizales semiáridos (Nouvellon et al. 2000) y valores promedio de 0,48 g MS.MJ⁻¹, 0,72 g MS.MJ⁻¹ y 1,46 g MS.MJ⁻¹ en mallines del NO de la Patagonia (Irisarri 2008). Por su parte la EUR en los pastizales de buena condición fue un 50% mayor que en los pastizales de condición pobre (0,15 y 0,10 g MS.MJ⁻¹, respectivamente). Esto podría deberse al efecto que el pastoreo ejerce sobre los grupos funcionales e incluso sobre especies que pertenecen a un mismo grupo funcional, modificando la eficiencia en la utilización de los recursos.

A diferencia de la hipótesis planteada en esta tesis, la EUR no varió a lo largo del gradiente de PMA. Si bien trabajos previos encontraron que la EUR varía entre tipos de vegetación, entre años y entre estaciones (Nouvellon et al. 2000, Turner et al. 2002, Bradford et al. 2005, Oyarzabal et al. 2011, Bat-Oyun et al. 2012), otros autores indicaron un comportamiento conservativo de la EUR entre estaciones, años y sitios (Chapin et al. 2002, Oesterheld et al. 2011).

A su vez las relaciones temporales entre la EUR y la PA para cada sitio y área con condición del pastizal contrastante (CB y CP) no arrojaron resultados significativos. Debido a que la EUR se obtiene del cociente entre PPNA y radiación fotosintéticamente activa absorbida y teniendo en cuenta que para un sitio dado la radiación incidente no cambia entre años mientras que la PPNA y la fRFAA si, podríamos entonces explicar en parte el comportamiento conservativo de la eficiencia de uso de la radiación entre años para los sitios analizados.

Si bien es posible que a nivel de planta individual la EUR se modifique ante cambios en el ambiente que puedan ocurrir entre años, a escala de ecosistemas estos cambios pueden estar enmascarados por la coexistencia de diferentes especies y grupos funcionales. A largo del gradiente de PMA evaluado en este estudio conviven grupos

funcionales con patrones disímiles en la estrategia de uso de los recursos y en la dinámica de su productividad, frente a cambios en la PA.

Como se mencionó en el capítulo anterior mientras que los arbustos presentan cierta inercia en su respuesta a los cambios en la PA, los pastos y las hierbas responden más rápidamente frente a modificaciones en la disponibilidad de este recurso. En estos ecosistemas los cambios en la PPNA requieren a su vez modificaciones en los atributos estructurales de la vegetación (por ejemplo densidad de macollos, tamaño de parche, densidad de plantas, entre otros) (Paruelo et al. 2008) que se dan en períodos más prolongados de tiempo que el analizado en este estudio.

Debido a que en estos ambientes la PPNA se compone de diferentes grupos funcionales, se espera en un futuro contar con información que permita la construcción de los modelos para los principales grupos funcionales de los pastizales áridos y semiáridos y de esta manera conocer la PPNA de los principales grupos funcionales de estos ambientes y su dinámica espacio-temporal. En este sentido se espera que dicha información contribuya a generar estrategias de manejo que permitan realizar un aprovechamiento sustentable de los recursos, anticipándose a escenarios cada vez más complejos.

Conclusiones:

- Las relaciones espaciales entre PPNA y sus estimadores (IVs, fRFAA y RFAA) mostraron ajustes aceptables mientras que las relaciones encontradas para cada sitio (modelos temporales) fueron prácticamente nulas.
- La EUR en las estepas patagónicas fue más afectada por la condición del pastizal que por la PMA.

Capítulo IV
Discusión general

En este capítulo se plantean los principales resultados encontrados, se discuten los aportes más importantes de los conceptos incorporados en cada capítulo y se describen algunas implicancias prácticas y posibles futuras líneas de trabajo.

4.1. *Variación espacio-temporal de la PPNA y la PF total y por grupo funcional y la RMP en áreas apareadas con condición del pastizal contrastante (condición buena: CB y condición pobre: CP), a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones en estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut.*

- Variación espacial de la PPNA y la PF en relación con la precipitación y con la condición del pastizal

En línea con la bibliografía (Noy Meir 1973, Sala et al. 1988, Lauenroth y Sala 1992, Oesterheld et al. 1998 b) la PPNA de las estepas áridas y semiáridas bajo estudio aumentó en forma directa con la PMA (Figura 2 A). Esto refuerza el concepto de la disponibilidad hídrica como el principal control de la PPNA, lo cual se manifiesta a escala regional a partir de la estrecha relación entre PPNA y PMA (Lauenroth 1979, Sala et. al. 1988, McNaughton et al. 1993, Paruelo et. al 1998 b).

En coincidencia con trabajos previos encontrados en la bibliografía (Oesterheld et al. 1999) el efecto del pastoreo estimado como la diferencia en PPNA entre ambas condiciones del pastizal (CB y CP) no cambió a lo largo del gradiente de PMA (Figura 2 A y B). Es posible que modificaciones en atributos estructurales como la composición de especies entre ambas condiciones del pastizal pueda enmascarar los efectos del pastoreo sobre la PPNA, constituyendo de este modo un mecanismo de compensación que le brinda estabilidad al ecosistema (Morgan y Brown 2001). Por su parte áreas con mejores condiciones del pastizal mostraron mayores valores de PPNA que las áreas con condición pobre (Figura 2 A). Estos resultados confirman la hipótesis inicial donde se planteó que el efecto del pastoreo es mayor en el extremo húmedo del gradiente respecto al extremo más árido.

Del mismo modo que con la PPNA, la PF aumentó a lo largo del gradiente de PMA. Sin embargo, a diferencia de los resultados encontrados para la PPNA, la PF se relacionó con la PMA de manera diferente en áreas de condición buena del pastizal respecto a las áreas de condición pobre (Figura 2 B). En estudios previos se observó que el efecto del pastoreo sobre la PPNA varía según el año y la posición en el gradiente regional de precipitaciones (Sims y Singh 1978, Milchunas y Lauenroth 1993, Blanco 2004). A mayor PMA, mayores fueron las diferencias encontradas en PF entre áreas con buena condición del pastizal respecto a las áreas con pobre condición del pastizal. Así, el efecto del pastoreo sobre la PF aumentó a lo largo del gradiente de PMA (Bertiller y Bisigato 1998).

Los patrones mencionados anteriormente podrían explicarse en parte porque la PF en el extremo árido del gradiente está constituida en su mayoría por grupos funcionales que muestran estrategias de resistencia al pastoreo y de utilización de recursos conservativas. De este modo el efecto del pastoreo sobre la composición y la estructura sería menor en el extremo árido (Coughenour 1985) y por lo tanto la PF variaría menos. En cambio, el reemplazo de especies palatables por especies de menor palatabilidad en el extremo húmedo, las cuales actuarían como cicatrizantes del sistema

(Soriano 1956 b, León y Aguiar 1985), reducirían el efecto del pastoreo sobre la PPNA, pero no sobre la PF (Milchunas et al. 1988, Golluscio et al. 1998 b).

Algunas decisiones metodológicas de esta tesis podrían tener implicancias sobre estos resultados. Por ejemplo, la preferencia de las especies por el ganado ovino en pastoreo extensivo se determinó asignándole a cada una un valor de I.E. En este sentido, es probable que una especie con I.E. igual a 1 en el extremo árido del gradiente no sea consumida de igual modo que en el extremo húmedo del mismo, dado que en éste encontramos especies con mayor índice específico. Sin embargo, considerar el mismo valor de I.E. para las mismas especies a lo largo del gradiente espacial de PMA permite realizar comparaciones de los sitios entre sí. De todos modos, sería interesante comparar las variaciones de PF a lo largo del gradiente regional de PMA en cada condición del pastizal, modificando los valores de I.E. de las especies según el sitio. Posiblemente, las diferencias en la PF entre condiciones del pastizal a lo largo del gradiente de PMA hubieran sido mayores a las encontradas.

Trabajos previos indican que el sobrepastoreo en la región patagónica produce cambios en la vegetación disminuyendo la cobertura total de especies de alta palatabilidad e incrementando la cobertura de especies de menor palatabilidad (León y Aguiar 1985, Oliva et al. 1998, Borrelli y Oliva 2001, García-Martínez 2005). Además, en el extremo árido del gradiente, las interacciones facilitativas que protegen a las plantas de la herbivoría pueden ocasionar una menor modificación en la composición de especies respecto a los ambientes más húmedos (Oesterheld y Semmartin 2011).

En la figura 17 se observa un modelo conceptual que permite graficar el efecto del pastoreo a lo largo del gradiente de PMA. El efecto se observa sobre el componente forrajero de la PPNA, mientras que el efecto sobre la PPNA no se modifica con la PMA. A su vez se observa que el efecto relativo del pastoreo es, para ambas variables, negativo.

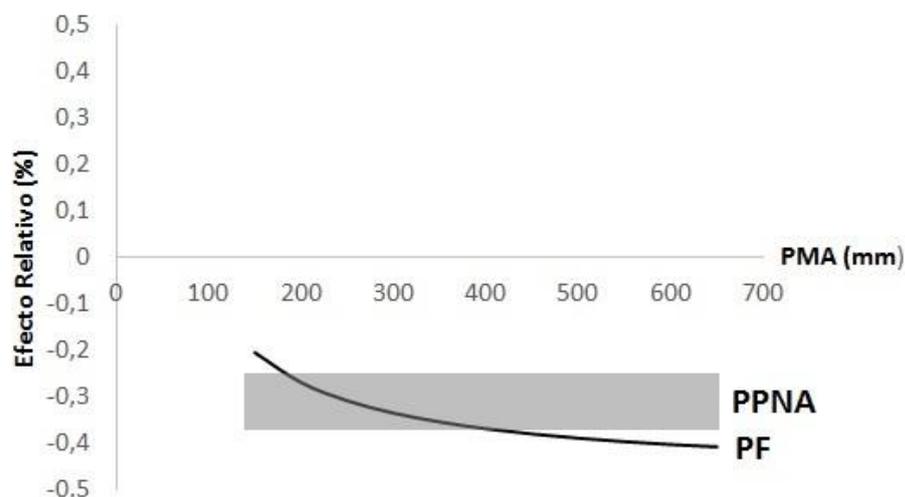


Figura 17. Modelo conceptual: efecto relativo del pastoreo (%) sobre la PPNA y PF a lo largo del gradiente de PMA.

Al analizar la relación entre PF y PPNA a lo largo del gradiente de PMA, la PF representó una proporción cada vez mayor de la PPNA (Figura 3). Esto podría explicar el aumento exponencial de carga de herbívoros con la PPNA encontrado en diferentes trabajos (Milchunas et al. 1988, McNaughton et al. 1989, Oesterheld et al. 1992 y

1999). Si bien no se encontró efecto de la condición del pastizal sobre la relación PF/PPNA a lo largo del gradiente espacial de PMA, el análisis en función de áreas con condición contrastante mostró resultados significativos para la condición buena (Figura 3). Esto indicaría en principio que la PF representa una menor proporción de la PPNA en la CP respecto a la CB.

- Variación espacial de la PPNA y PF por grupos funcionales en relación con la precipitación y la condición del pastizal

La teoría de la jerarquía propone que respuestas observadas en un nivel pueden no ser indicativas de respuestas en otro nivel (Camus 1992). Por lo tanto, la PPNA no necesariamente cambia cuando cambia la PF, pudiendo aumentar o disminuir dependiendo del reemplazo de especies, el ciclo de vida, la fenología y la manera en la cual la presión del pastoreo o el estrés afecta los recursos agua y luz y las tasas de ciclado de nutrientes (Milchunas y Lauenroth 1993).

De este modo el análisis de la variación de PPNA y PF por grupo funcional podría explicar el efecto neutral de la condición del pastizal sobre la PPNA total a lo largo del gradiente de PMA y el efecto que la misma tuvo sobre la PF. La contribución relativa de los distintos grupos funcionales a la PPNA y PF y la diferente respuesta de los mismos frente al pastoreo a lo largo del gradiente de PMA explicarían el efecto significativo que la condición del pastizal ejerce sobre la PF y no sobre la PPNA. Las diferencias en productividad primaria entre condiciones contrastantes del pastizal CB y CP aumentan hacia el extremo húmedo del gradiente de PMA y las mismas se deben fundamentalmente a pastos y hierbas forrajeras para la diferencia entre CB y CP de pastos forrajeros para la diferencia entre CB y CP de hierbas forrajeras (Tabla 4). Esto se debe por un lado a un reemplazo, dentro del mismo grupo funcional, de pastos forrajeros por pastos menos preferidos por el ganado ovino dado que la diferencia entre CB y CP en la variable $PPNA_{\text{pastos}}/PPNA$ no varió con la PMA mientras que la diferencia entre CB y CP en las variables $PF_{\text{pastos}}/PPNA$ y $PF_{\text{pastos}}/PPNA_{\text{pastos}}$ aumentaron con la PMA respectivamente (Figuras 9 y 10). Esto indica que mientras que el pastoreo no modificó la proporción de pastos totales en la PPNA a lo largo del gradiente, si afectó la proporción de pastos forrajeros tanto en la PPNA como en la PPNA de pastos (Bertiller et al. 1998).

Por otro lado, los resultados también indican un posible reemplazo entre grupos funcionales en el caso de las hierbas debido al pastoreo dado que la diferencia entre CB y CP en la variable $PPNA_{\text{hierbas}}/PPNA$ aumentó marginalmente con la PMA (Figura 9 A) mientras que la variable $PF_{\text{hierbas}}/PPNA_{\text{hierbas}}$ no varió con la PMA (Figura 12 A) y la variable $PF_{\text{hierbas}}/PPNA$ aumentó con la PMA (Figura 11 A). Esto indicaría que el pastoreo podría afectar la proporción de hierbas en la productividad total mientras que no se observa un reemplazo dentro del mismo grupo funcional por hierbas de menor palatabilidad a lo largo del gradiente de PMA.

- Variación temporal de la PPNA y la PF en relación con la precipitación anual y la condición del pastizal

La PPNA en general no varió con la precipitación anual. Estos resultados concuerdan con otros autores quienes encontraron resultados similares en las relaciones entre productividad y precipitación anual y atribuyen la falta de significancia de las

relaciones temporales a causas vinculadas con un desfase en el tiempo entre ambas variables (Jobbágy y Sala 2000, Knapp y Smith 2001, Fabricante et al. 2009, Sala et al. 2012, Knapp et al. 2017).

En función de los resultados encontrados por otros trabajos que analizan la inercia y el desfase entre PPNA y precipitación del año actual, se realizó el análisis temporal entre los grupos funcionales y diferentes periodos de acumulación de precipitaciones, mejorando los resultados logrados. Con lo cual se puede concluir que la productividad de los diferentes grupos funcionales encontrados en las estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut varía en función a la precipitación acumulada en diferentes periodos. Esto implica que la respuesta diferencial entre grupos funcionales o las diferencias en su fenología (Golluscio et al. 2005) podrían enmascarar la respuesta de la productividad en algunos de los sitios evaluados.

Pendientes y ordenadas entre áreas con condición contrastante del pastizal no fueron estadísticamente diferentes en los sitios analizados, con lo cual el efecto del pastoreo no varió con la precipitación anual (Figura 6 A-F). De igual modo, la PF en general no varió con la precipitación anual (Figura 7 A-F).

Otra causa posible que ayudaría explicar la falta de ajuste en los modelos temporales analizados en este estudio podría ser el comportamiento no lineal de las variables en estudio. Knapp et al. (2017) encontraron mejores resultados en los análisis temporales entre la PPNA y la PA al trabajar con modelos no lineales. Este enfoque se fundamenta en la asimetría positiva (PPNA sensible a aumentos de la precipitación) o negativa (PPNA sensible a reducciones en las precipitaciones) que la PPNA muestra frente a los cambios en las precipitaciones. En un futuro se espera contar con dicha información a partir de la exploración de las relaciones no lineales entre la PPNA (y la PF) y los diferentes periodos de acumulación de precipitaciones aquí analizados.

A su vez es necesario discutir el hecho de que contar con una superficie de muestreo insuficiente posiblemente tuvo implicancias en los resultados obtenidos específicamente en los modelos temporales. Estas decisiones en el diseño experimental llevado a cabo en su momento (los muestreos comenzaron en el año 2006 en la mayoría de los sitios analizados) se basaron en el compromiso entre relevar una mayor cantidad de sitios o una mayor cantidad de muestras por sitio.

Por su parte y dado que uno de los sitios (Sitio 3) contaba con clausuras fijas (9 años sin pastoreo) en lugar de jaulas móviles, quisimos analizar si existe un efecto de mejora en la clausura que pudiese afectar los resultados encontrados y, de ser así, analizar las diferencias del efecto en la condición pobre del pastizal respecto a la condición buena. Para analizar este punto por un lado evaluamos la tendencia (PPNA versus año) y, a diferencia de lo esperado, la PPNA en la clausura de mejor condición (CB) disminuyó con el tiempo mientras que en la clausura de condición pobre (CP) no varió. A su vez las ordenadas fueron significativamente distintas pero no hubo interacción significativa entre intensidades de pastoreo y año (las pendientes no fueron estadísticamente diferentes). El análisis de tendencias de la PF mostró disminuciones marginalmente significativas y significativas para ambas clausuras (45%, $p=0,07$ para CP y 70%, $p<0,05$ para CB) y nuevamente las ordenadas fueron diferentes mientras que las pendientes no. Con lo cual el efecto de “desmejora” no varió con el tiempo entre condiciones contrastantes del pastizal.

A su vez se analizó si el efecto año (varios años consecutivos con PMA por debajo del promedio histórico) mostró el mismo patrón en todos los sitios a lo largo del gradiente espacial de PMA. Para la PPNA las tendencias significativas en la CP fueron positivas mientras que las tendencias significativas en la CB fueron negativas. Para PF las relaciones significativas fueron negativas en ambas condiciones contrastantes del pastizal. Se realizó a su vez el mismo análisis de tendencias pero relativizado al primer año y se observó que para el sitio clausurado (3) existe un punto cerca de los 300 mm donde cambia la respuesta anual.

Las relaciones significativas de los 3 sitios del Subandino mostraron pendientes negativas mientras las relaciones significativas entre la PPNA relativa al primer año versus años para el resto de los sitios (ubicados en las áreas agroecológicas Sierras y Mesetas Occidentales y Meseta Central) mostraron pendientes positivas. En cambio, al analizar la relación entre la PF relativa al primer año versus año, las relaciones significativas (independientemente de la posición en el gradiente espacial de PMA) mostraron pendientes negativas. Posiblemente la señal ambiental (más de 5 años de sequía) fue más fuerte que la ausencia de pastoreo. Por tal motivo, la clausura en la condición buena mostró una desmejora con el tiempo y a su vez, en las condiciones del pastizal pobre donde la maquinaria para responder a los cambios es más lenta, la clausura no mostró una tendencia en el tiempo. Estos resultados nos permitieron incluir a la clausura en el estudio.

Sería interesante también explorar las tendencias de los grupos funcionales para los diferentes sitios y en función de las áreas con condición contrastante del pastizal. Analizar si una mayor tasa de reemplazo de grupos funcionales debido al efecto del año (sequía) y a la condición del pastizal podría amortiguar el efecto del pastoreo sobre la PPNA o PF. Analizar la posibilidad de encontrar umbrales que permitan identificar estados y transiciones y considerar la posibilidad de revertir o no ciertos estados. Finalmente analizar si la reversibilidad o irreversibilidad pueden estar relacionadas con el gradiente de aridez.

La respuesta marginal de PPNA y PF a la precipitación para áreas con condición contrastante del pastizal no varió con la PMA para el rango de precipitaciones bajo estudio (Figura 5 A y B). Esto puede deberse a los grupos funcionales presentes en la región bajo estudio. Teniendo en cuenta que la PPNA y PF de las estepas áridas y semiáridas están constituidas por diversos grupos funcionales, entre ellos los arbustos, y dada la menor capacidad de respuesta que este grupo presenta frente a cambios en las precipitaciones, la presencia de este grupo funcional podría explicar en parte los resultados obtenidos.

4.2. Modelos de estimación de PPNA mediante información satelital y caracterización de la variación espacio temporal de la eficiencia en el uso de la radiación.

- Estimación de la PPNA mediante información satelital

Las aproximaciones más simples de los modelos desarrollados en el capítulo III arrojaron los mejores resultados en la estimación de la PPNA. Esto indicaría que

aumentar la complejidad de los modelos desarrollados para estimar la PPNA en estas estepas áridas y semiáridas no se traduciría en una mejora en su predicción. Por otra parte, el análisis en función de la condición del pastizal (CB y CP) mejora la estimación de PPNA (Figura 13). Por lo tanto, complejizar el análisis teniendo en cuenta el grado actual de deterioro en función del manejo histórico recibido pudo reflejarse en una mayor precisión en la estimación de la PPNA en estos sistemas.

La estimación de la PPNA mediante la aproximación más simple, la cual relaciona la PPNA promedio estimada mediante cosechas de biomasa a campo con los índices de vegetación (EVI y NDVI), mostró los mayores ajustes en comparación con los modelos más complejos y los resultados fueron marginalmente significativos (Figura 13). Esto implica que los índices de vegetación son buenos estimadores de la PPNA, no encontrándose diferencias entre ambos índices (NDVI y EVI). Esto podría deberse a que el EVI se desarrolló para mejorar, entre otros aspectos, la saturación a valores altos de índice de área foliar, lo cual estaría indicando que para estos sistemas no se alcanzaron valores de PPNA que pudieran saturar los índices de vegetación.

A diferencia de los resultados encontrados en la bibliografía (Paruelo et al. 1997, Piñeiro et al. 2006) los modelos temporales que relacionaron la PPNA con los índices de vegetación (EVI y NDVI) no fueron estadísticamente significativos y el grado de ajuste fue muy bajo (Tablas 5 y 6). Estos resultados estarían indicando que la variabilidad interanual en la PPNA no se correlaciona con la variabilidad en los índices de vegetación.

Por lo tanto las relaciones observadas entre índices espectrales fueron débiles a escala de sitio y solo explicaron una proporción importante de la variabilidad cuando se miraron a lo largo del gradiente espacial. De este modo los modelos de estimación de PPNA mediante índices espectrales podrían considerarse de carácter exploratorio y no predictivos a una escala regional en estepas de Chubut.

Estos patrones encontrados pueden tener diferentes causas mencionadas anteriormente. Posiblemente la no inclusión de las anuales en la PPNA estimada a campo podría afectar las relaciones obtenidas ya que el satélite, por su resolución espacial y temporal, logra captar la tasa de crecimiento de las mismas. Trabajos previos indicaron a su vez que la falta de asociación entre PPNA y PA en los modelos temporales podría deberse a la inercia que presentan estos sistemas debido principalmente a la estructura de la vegetación y a procesos ecosistémicos (Sala et al. 1992). A su vez el tamaño de la superficie muestreada puede haber afectado los resultados encontrados en los modelos temporales teniendo en cuenta que trabajos previos en las estepas patagónicas incluyen una superficie muestreada mucho mayor a la utilizada en este estudio (Fernández et al. 1991).

Finalmente, el menor rango de variación temporal de los datos dentro de cada sitio respecto a la mayor variabilidad entre sitios podría ser una de las causas de por qué los modelos temporales tuvieron menor ajuste que los espaciales. A su vez, dada la metodología utilizada para estimar la PPNA en esta tesis (clausura de 0,25 has o 5 jaulas de 1m² para representar la heterogeneidad de 1 pixel de 5,3 has), es posible que el error de muestreo sea tal que no permita captar las diferencias entre años dentro de un mismo sitio, mientras que si es posible captar las diferencias entre la PPNA media de diferentes sitios a lo largo de un gradiente de precipitación. En este sentido el rango de variación

de la PPNA y la precipitación entre sitios (valores promedios) es mayor que el rango de variación de estas mismas variables entre años dentro de un mismo sitio.

A su vez en los sitios ubicados hacia el extremo más árido del gradiente donde la cobertura vegetal es baja podría encontrarse una falta de ajuste debido a la interferencia que genera el suelo desnudo (Huete et al. 1988, Qi et al. 1994, Gaitán et al. 2013). Finalmente los sitios y áreas que presentan una gran cantidad de material muerto en pie podrían aumentar la interferencia y la falta de ajuste de los modelos dado que esta fracción refleja energía que es captada por el satélite.

El hecho de contar con datos sobre la EUR para las estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut y conocer además de qué manera el pastoreo (a través de la condición del pastizal) y las precipitaciones se relacionan con la EUR permitiría evaluar a futuro la capacidad predictiva del modelo de Monteith para hacer seguimiento de la PPNA a escala de sitio. A su vez se observa que es necesario explorar caminos metodológicos que permitan mejorar la precisión de las estimaciones, como por ejemplo separar la señal leñosa de herbácea (Blanco 2017) o el uso de datos radar que permitan incorporar información sobre la estructura de la vegetación.

Los modelos propuestos a partir de la información satelital y meteorológica permitieron estimar la PPNA de estepas a escala espacial con buen nivel de precisión. Estimaciones de la PPNA para sitios de estepa, en tiempo real, para grandes extensiones y a bajo costo contribuiría al desarrollo de estrategias de manejo que permitan realizar un aprovechamiento sustentable de los recursos, anticipándose a escenarios cada vez más complejos.

- Variación espacial de la EUR en relación con la precipitación y la condición del pastizal

A diferencia de trabajos encontrados en la bibliografía (Nouvellon et al. 2000, Piñeiro et al. 2006), en nuestro análisis la EUR no varió a lo largo del gradiente de PMA (Figura 16). De igual modo, el efecto de la condición del pastizal sobre la EUR no varió a lo largo del gradiente espacial de PMA, pero la EUR fue mayor en las áreas de mejor condición (CB) respecto a las áreas de condición pobre (CP) (Figura 16). Esto podría vincularse al efecto que el pastoreo ejerce sobre los grupos funcionales e incluso sobre las especies, modificando la eficiencia en la utilización de los recursos a lo largo del gradiente espacial de PMA (León y Aguiar 1985, Milchunas et al. 1988, Milchunas y Lauenroth 1993, Oliva et al. 1998, Bertiller y Bisigato 1998, García-Martínez 2005).

La mayor EUR encontrada en la CB respecto a la CP podría deberse a un reemplazo de especies entre grupos funcionales o dentro del mismo grupo funcional. La arbustización de las estepas gramíneas debido al sobrepastoreo es un proceso conocido (León y Aguiar 1985, Bertiller et al. 1995) a la vez que una sustitución de pastos palatables por otros de menor calidad nutricional, con menor contenido de nitrógeno, podría impactar sobre la eficiencia en el uso de los recursos (Chapin et al. 2002, Boggiano 2013).

El análisis de la variación de PPNA por grupo funcional en función de la condición del pastizal ayuda explicar los resultados mencionados. La proporción de arbustos no varió entre condiciones mientras que la proporción de pastos fue mayor en

la CB respecto a la CP (Tabla 4). De este modo, las especies y grupos funcionales presentes en las áreas de CB muestran una estrategia de utilización de los recursos menos conservativa respecto a las especies y grupos funcionales encontrados en las áreas de CP. Esto podría explicar en parte la mayor EUR encontrada en las áreas de mejor condición (CB) donde los cambios estructurales producidos por el pastoreo sobre la composición botánica de la comunidad serían más leves respecto a las áreas con mayor grado de deterioro (CP).

La EUR en la CB fue un 50% mayor que en la CP respecto a CB ($0,15$ vs $0,10$ g MS.MJ⁻¹). Debido a que en estos ambientes la PPNA se compone de diferentes grupos funcionales se espera en un futuro contar con información respecto a la EUR de los principales grupos funcionales de los pastizales áridos y semiáridos y su variación espacio-temporal.

El valor promedio obtenido de EUR en este estudio fue ($0,125 \pm 0,055$ g MS.MJ⁻¹), más bajo que los valores promedio encontrados en la bibliografía para diferentes tipos de vegetación, año y estación (Ruimy et al. 1994, Field et al. 1995, Nouvellon et al. 2000, Piñeiro et al. 2006, Irisarri 2008, Garbulsky et al. 2010, Baeza et al. 2011, Oyarzabal et al. 2011). A nivel regional Irisarri 2008 encontró, para los mallines del noroeste de Patagonia, valores de EUR de $0,48$ g MS.MJ⁻¹, $0,72$ g MS.MJ⁻¹ y $1,46$ g MS.MJ⁻¹. Dado que la EUR se estimó como el cociente entre la PPNA medida a campo y la RFAA obtenida a partir de la relación lineal ente el NDVI y la fRFAA, estos valores tan bajos de EUR podrían deberse a subestimaciones en la PPNA y/o sobreestimaciones en la RFAA.

Dada la fecha de cosecha (mediados de enero) podríamos haber perdido biomasa de hierbas anuales, material senescido que cae previo a la cosecha o que parte del material muerto en pie (y por ende no tenido en cuenta para la estimación de PPNA) haya senescido durante la temporada de crecimiento actual. Respecto a las sobreestimaciones del denominador una posibilidad es el periodo integrado para estimar la RFAA (abril-marzo). Este incluye en la estimación de RFAA periodos de tiempo donde la misma es prácticamente nula. Otra causa podría ser la cantidad de material muerto en pie presente en algunos de los sitios evaluados, el cual si bien no se computa en las estimaciones de PPNA, sí puede reflejar parte de la radiación incidente que es captada por el sensor. Trabajos posteriores requerirán considerar los aspectos metodológicos arriba mencionados para realizar estimaciones más ajustadas de la EUR.

En síntesis, este trabajo contribuye a caracterizar la EUR de las estepas áridas y semiáridas del NO Chubut. Si bien es necesario continuar con el estudio de la eficiencia en el uso de los recursos de los principales grupos funcionales y su variación espacio-temporal, a partir de este estudio y complementando parte de los resultados obtenidos en trabajos previos para la región, podemos contar de este modo con valores de EUR y sus variación en el espacio y en el tiempo de los mallines Irisarri (2008) y de las estepas, principales recursos forrajeros para la ganadería extensiva en el NO de Chubut.

4.3. *Implicancias generales*

El desajuste entre la oferta y la demanda de forraje es uno de los factores que causan el deterioro y degradación de los sistemas áridos y semiáridos. La reducción de la capacidad productiva de la tierra, el deterioro de los recursos naturales, la disminución de la cobertura vegetal y una reducción en la producción de alimentos son algunas de las consecuencias directas de la degradación de tierras áridas y semiáridas, e incluso pueden afectar de forma indirecta otras áreas (crecidas, salinización de los suelos, deterioro de la calidad del agua) agravando la pobreza y los movimientos migratorios, desencadenando conflictos e inestabilidad social (Abraham et al. 2011). Claramente las consecuencias de la desertificación no son solo ambientales, sus mayores impactos son sociales pues condena a la pobreza a los habitantes de las regiones afectadas (Abraham y Beekman 2006).

Si bien frenar el aumento de la degradación de las tierras y de la desertificación es, en términos de costo, más eficaz que remediar sus consecuencias medioambientales, sociales y económicas y sus costos políticos (PACD-México 1993), los pronósticos climáticos no son muy alentadores. A su vez, los registros históricos de carga, receptividad e IVs, como estimadores de la PPNA de los pastizales, obtenidos en los últimos 15 años para el NO de Chubut coinciden en general en tendencias negativas que se agudizaron en este último periodo de tiempo (García-Martínez et al. 2017).

A pesar de la construcción del conocimiento que a través del tiempo han logrado diferentes actores del ámbito científico y los importantes esfuerzos que técnicos de distintas instituciones públicas y privadas han llevado a cabo en el territorio difundiendo prácticas que promuevan el uso sustentable, los resultados que muestran los datos nos dejan un signo de alarma. En este sentido, la gran complejidad de estos sistemas y su desarrollo sustentable requieren de un gran conocimiento de su estructura y funcionamiento y además un profundo análisis y entendimiento de sus respuestas frente a variaciones del ambiente y a disturbios antrópicos, entre ellos el pastoreo.

4.4. *Implicancias de este trabajo y futuras líneas*

Implicancias sobre el cuerpo de conocimiento

En este trabajo se caracterizó la variación en el espacio y en el tiempo de la PPNA y de la PF de los principales grupos funcionales de las estepas áridas y semiáridas del NO de Chubut. Se describió a su vez la capacidad de respuesta a la precipitación y la eficiencia en el uso de la radiación. Esta caracterización se realizó a lo largo de un gradiente ambiental de PMA y en áreas con condiciones contrastantes del pastizal debido al uso histórico realizado.

Esto nos permitió por un lado conocer el efecto que la precipitación ejerce sobre el funcionamiento de los recursos forrajeros y no forrajeros, describir su capacidad de respuesta a la precipitación y la eficiencia en el uso de la radiación, complementando así la información obtenida al momento sobre la eficiencia de uso de la radiación de los principales recursos vegetales de la región, mallines y estepas. Y por el otro conocer el efecto que el pastoreo, medido como la diferencia entre condiciones del pastizal en las

variables respuesta analizadas, ejerce sobre el funcionamiento de los pastizales naturales y de qué manera este efecto varía a lo largo del gradiente de PMA.

El estudio de las variaciones en el espacio y en el tiempo de los principales grupos funcionales presentes en la región nos permitieron entender parte de los procesos que se desarrollan detrás de los patrones observados. Sabemos que el pastoreo es uno de los moduladores antrópicos más importantes de los ecosistemas, pero analizar su efecto no solo sobre la PPNA sino también sobre sus distintos componentes y observar qué cambios se producen, hacia donde se dirigen y a qué podrían deberse en función de la posición en el gradiente de precipitaciones, aporta a la comprensión del funcionamiento de estos ecosistemas complejos.

Resultados sobre la capacidad de respuesta a diferentes controles como la precipitación y el deterioro actual del pastizal debido al uso histórico de los principales grupos funcionales que componen la PPNA de los pastizales naturales, permiten el desarrollo de estrategias de manejo ajustadas a los grupos funcionales que dominan una determinada área. Esto implicaría que, por ejemplo, para el ajuste de carga se debería considerar no solo la producción forrajera sino la composición de los principales grupos funcionales y su capacidad de respuesta a los controles más importantes.

Los resultados encontrados en los modelos espaciales para las variables en estudio en general mostraron buenos ajustes y significancia estadística, no sucedió lo mismo en los modelos temporales los cuales arrojaron en general ajustes cercanos a 0. Resulta fundamental mejorar las relaciones temporales para poder analizar estados y tendencias de los pastizales, grado de degradación, impacto de alguna herramienta, tecnología o estrategia de manejo, entre otras.

Implicancias sobre el manejo de los sistemas ganaderos

La importancia de incorporar al análisis de las variaciones en el espacio y el tiempo el componente forrajero de la PPNA radica en que las respuestas a diferentes controles ambientales y a disturbios antrópico como el pastoreo pueden llegar a ser muy diferentes entre ambas variables. De este modo estimaciones de carga animal, receptividad de los establecimientos, movimiento de hacienda, y otras cuestiones vinculadas a las estrategias de manejo, pueden llegar a ser erróneas si se utilizan simplemente estimaciones de PPNA dado a que en las estepas áridas y semiáridas no todo lo producido es forraje.

A su vez, la información obtenida del capítulo II nos da la posibilidad de determinar el costo ambiental que implica mantener ciertos resultados productivos. Poder contar con la información de cuantos Kg de materia seca forrajera menos por hectárea se produce a lo largo del gradiente producto de una historia de pastoreo intensa, nos permite otorgarle un valor monetario al manejo inadecuado de nuestros recursos forrajeros. Luego, esta información podría contribuir al conocimiento ya existente y, puesta al servicio de los tomadores de decisión, poder desarrollar estrategias para la conservación y uso adecuado de los recursos forrajeros. Podría utilizarse como insumo para los sistemas de certificación que garantizan las buenas prácticas de manejo, entre otras. Finalmente esta información podría contribuir no solo a determinar el impacto económico de un manejo inadecuado, sino empezar a pensar quien/es y en qué

casos debería hacerse cargo del costo ambiental: “¿el productor? ¿el estado? ¿la sociedad?”, un asunto pendiente en la conservación de estos recursos naturales.

De la información obtenida en el capítulo III, durante la etapa de calibración y evaluación de los modelos más simples los cuales relacionan directamente la PPNA con los índices de vegetación, se desprende que los productos actualmente utilizados son apropiados para caracterizar el recurso y describir su variación espacial, aunque las variaciones temporales requieran un mayor estudio y comprensión de los procesos que se dan detrás de los patrones observados. Actualmente, los mapas de índices de vegetación para un periodo de tiempo determinado y variaciones relativas de los índices de vegetación respecto al promedio histórico y la adaptación a estos ambientes del sistema de seguimiento forrajero que se viene realizando desde hace varios años para la Pampa Húmeda son herramientas fundamentales que se ajustan con gran precisión a la realidad observada a campo. Sería importante continuar trabajando en esta línea, mejorando las variaciones temporales, para las estepas áridas y semiáridas.

Una de las limitantes que quizás tiene hoy la aplicación de la teledetección en estos ambientes radica en que se trabaja sobre las relaciones entre los productos de las imágenes satelitales y la PPNA. Como se mencionó anteriormente, en estos ambientes la PPNA está conformada por diferentes grupos funcionales con diferentes estrategias de utilización de los recursos. A su vez, las especies que constituyen los distintos grupos funcionales muestran variaciones en su grado de palatabilidad desde no palatables a especies altamente preferidas por los animales. Siendo la palatabilidad de las especies una variable que depende de varios factores, entre ellas la carga animal, la especie, la categoría y el estado fisiológico, por mencionar algunos, determinar la palatabilidad de las especies ya presenta una dificultad importante. Sumado a ello la posibilidad de contar con modelos que permitan estimar la PF a partir de la teledetección requiere de un nivel de procesamiento de la información más profundo, aun trabajando con los modelos de menor complejidad. Entre ellas, contar con calibraciones in situ para saber qué parte de la señal del índice de vegetación utilizado le corresponde a las especies palatables y qué parte a las especies de menor palatabilidad.

Ahora bien, teniendo en cuenta que la proporción de especies no forrajera es mayor en el extremo seco del gradiente respecto al extremo húmedo y que la mayor parte de la biomasa total de hierbas producida es forrajera mientras que una alta proporción de los pastos y arbustos, variable a lo largo del gradiente espacial de PMA, es poco o no palatable, la estimación de la PPNA por grupo funcional a partir de información satelital permitiría mejorar las estimaciones de la PF y con ello las estimaciones de receptividad de los pastizales naturales.

La calibración de modelos que estimen PPNA de arbustos, pastos y hierbas requiere no solo de estimaciones a campo de la PPNA por grupo funcional para lo cual contamos a la fecha con más de 12 años de recolección de datos, sino también la separación de la señal espectral de los índices de vegetación que se utilizarán en el análisis por grupo funcional (Blanco 2017). Para ello se requiere previamente la calibración in situ entre IVs y grupos funcionales para luego poder relacionar y discriminar la señal de los IVs en estudio.

Contar con información disponible a bajo costo y en tiempo real de la PPNA y PF de las estepas áridas y semiáridas, conocer de qué manera la precipitación y el grado

de deterioro modifican su funcionamiento, afectan su capacidad de respuesta y su eficiencia en el uso de la radiación, resulta fundamental para realizar un manejo adecuado de los sistemas productivos en Patagonia que aseguren la sustentabilidad de los pastizales naturales, principal recurso forrajero sobre el que descansa la producción ganadera ovina extensiva a nivel nacional.

La información que pudimos obtener de este estudio se suma al vasto conocimiento con el que hoy cuenta la ecología de los pastizales naturales. Contribuye no solo al desarrollo de estrategias de manejo que redunden en un beneficio para el productor y su familia sino para la conservación y uso sustentable de los recursos, beneficio para la sociedad toda.

4.5. Bibliografía

Abraham, E. and Beekman, G. (eds.) 2006. Bolivia - Memorias del Taller Nacional de Socialización y Validación de Indicadores de Desertificación. In *Indicadores de la desertificación para América del Sur. Recopilación y armonización de indicadores y puntos de referencia de la desertificación a ser utilizados en el programa "Combate a la desertificación y mitigación de los efectos de la sequía en América del Sur"*. (IICA-BID ATN JF 7905 - RG). Pp 297 – 319

Abraham, E., Corso, M., and Maccagno, P. 2011. Tierras secas y desertificación en Argentina. In: *Evaluación de la desertificación en Argentina*, 1st ed. Buenos Aires.

Agrawal, A. 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the byproduct benefits of mutualism. *Trends in Plant Science*, 5: 309-313.

Aguiar, M., Paruelo, J. M., Sala, O., and Lauenroth, W. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7: 381-390.

Baeza, S., Paruelo, J.M., and Ayala, W. 2011. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros del este de Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 15: 48-59.

Barros, V. R., Scian, B. V., and Mattio, H. F. 1979. Campos de precipitación de la provincia de Chubut (período 1931-1960). *Geoacta*, 10: 175-192.

Bat-oyun, T., Shinoda, M., and Tsubo, M. 2012. Effects of water and temperature stresses on radiation use efficiency in a semi-arid grassland. *Journal of Plant Interactions*, 7: 214-224.

Bertiller, M., Elissalde, N., Rostagno, C., and Defossé, G. 1995. Environmental patterns and plant distribution along a precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 29: 85-97.

Bertiller, M., and Bisigato, A. 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8: 191-199.

Bisigato, A., Hardtke, L., and del Valle, H. 2013. Soil as a capacitor: considering soil water content improves temporal models of productivity. *Journal of Arid Environments*, 98: 88-92.

Blanco, L. 2004. Efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de la vegetación en un gradiente regional de aridez. Tesis Maestría Recursos Naturales. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Buenos Aires. 1-81 pp.

Blanco, L. 2017. Patrones espaciales y temporales de la productividad primaria neta aérea herbácea y leñosa en el Chaco Árido (Argentina). Escuela para Graduados Alberto Soriano. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Buenos Aires. 1-222 pp.

Boggiano, P. 2013. En *Curso Producción Animal Sostenible en pastoreo sobre campo natural*. Pp 52-66. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. República oriental del Uruguay.

Bonvissuto, G., and Somlo, R. 1998. Guía de condición para los campos naturales de "Precodillera" y "Sierras y Mesetas" de Patagonia. Prodesar-EEA INTA Bariloche.

Bonvissuto, G. 2008. Guías de condición para pastizales naturales de "Precodillera" y "Monte Austral" de Patagonia. GEF-EEA INTA Bariloche.

Borrelli, P., and Oliva, G. 2001 Efectos de los animales sobre los pastizales. Cap. 4. pp 99-128. En: Ganadería Sustentable en la Patagonia Austral. Borrelli, P. y G. Oliva Ed. INTA Regional Patagonia Sur 269 pp.

Bottaro, H., Nakamatsu, V., Opazo, W., Ciari, G., and Villa, M. 2007. Guía de condición para estepas arbustivo-graminosas de cola de piche y coirón poa utilizadas con ovinos y caprinos. EEA INTA Esquel.

Bottaro, H., Villa, M., Golluscio, R., Opazo, W., and Nakamatsu, V. 2009. Pautas de manejo y guía de condición para estepas graminoso-arbustivas de coirón blanco (*Festuca pallescens*), coirón duro (*Stipa speciosa* var. *Speciosa*) y neneo (*Mulinum spinosum*) utilizadas con ovinos y bovinos. EEA INTA Esquel.

Bottaro, H., Golluscio, R., Nakamatsu, V., Opazo, W., Ciari, G., and Villa, M. 2011. Uso de la Guía de Condición para Estepas Arbustivo Graminosas de Coirones Blanco (*Festuca pallescens*) y duro (*Pappostipa speciosa*) y neneo (*Mulinum spinosum*) utilizadas con ovinos y bovinos en el noroeste del oeste del Chubut. Artículo Técnico N° 40 pp 179-182. www.inta.gob.ar/documentos/carpeta-tecnica-eea-esquel

Bradford, J., Hicke, J., and Lauenroth, W. 2005. The relative importance of light-use efficiency modifications from environmental conditions and cultivation for estimation of large-scale net primary productivity. *Remote Sensing of Environment* 96: 246–55.

Buono, G., Oesterheld, M., Nakamatsu, V., and Paruelo, J.M. 2010. Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *Journal of Arid Environments* 74: 1257-1261.

Camus, P. 1992. El análisis jerárquico y su uso conceptual en ecología. *Revista Chilena de Historia Natural*, 65: 287-296.

Chapin III F., Matson, P., and Mooney, H. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.

Chuvieco, E., and Martín, M. 2004. Nuevas tecnologías para la estimación del riesgo de incendios forestales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto de Economía y Geografía, Madrid. Pp 55 – 58.

Cingolani, A., Noy-Meir, I. and Díaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15: 757-773.

Coley, P., Bryant, J., and Chapin III F. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-9.

Convención de Lucha contra la Desertificación. Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo. Río de Janeiro en 1992.

Coughenour, M. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting process. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 852-863.

Daubenmire, R. 1959. A Canopy-coverage method of vegetational analysis. *Northwest Science* 33:43-64.

del Valle, H. 1998. Patagonian soils: a regional síntesis. *Ecología Austral*, 8: 103-124.

Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M. and Robledo, C. 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Elissalde, N., Escobar, J., and 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.

Escobar, J. 1997. Desertización Chubut. Prodesar. Proyecto Argentino Alemán INTA-GTZ, demos un futuro a la Patagonia.

Fabricante, I., Oesterheld, M., and Paruelo, J.M. 2009. Annual and seasonal variation of NDVI explained by current and previous precipitation across northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 73: 745-53.

Fan, L., Ketzer, B., Liu, H., and Bernhofer, C. 2011. Grazing effects on seasonal dynamics and interannual variabilities of spectral reflectance in semi-arid grassland in Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340: 169-180.

Fernández, R., and Paruelo, J.M. 1988. Root systems of two Patagonian shrubs: A quantitative description using a geometrical method. *Journal of Range Management*, 41: 220-223.

Fernández, R., Sala, O., and Golluscio, R. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management*, 44: 434-437.

Field C., Randerson J., and Malmström C., 1995. Global Net Primary Production: Combining Ecology and Remote Sensing. *Remote Sensing Environment*, 51: 74-88.

Gaitán, J., Bran, D., Oliva, G., Ciari, G., Nakamatsu, V., Salomone, J., Ferrante, D., Buono, G., Massara, V., Humano, G., Celdrán, D., Opazo, W. and Maestre F. 2013. Evaluating the performance of multiple remote sensing indices to predict the spatial variability of ecosystem structure and functioning in Patagonian steppes. *Ecological Indicators*, 34:181-191.

Garbulsky, M., Peñuelas, J., Papale, D., Ardö, J., Goulden, M., Kiely, G., Richardson, A., Rotenberg, E., Veenendaal, E., and Filella, I. 2010. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 253–67.

García-Martínez, G. 2005. Cambios edáficos asociados al pastoreo ovino en la estepa patagónica, Distrito Occidental. Trabajo de Intensificación. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Buenos Aires. 1-38 pp.

García-Martínez, G., Ciari, G., Gaitán, J., Caruso, C., Nagahama, N., Opazo, W., Nakamatsu, V., Lloyd, C., Cotut, C., Irisarri, G., and Escobar, J. 2017. Análisis de la evolución del clima y los pastizales naturales en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina, durante el período 2000-2014: identificación de variables asociadas a la disminución de las existencias ganaderas en la región. *AgriScientia*, 34: 59-69.

Glenn, E., Huete, A., Nagler, P., and Nelson, S. 2008. Relationship between remotely-sensed vegetation indices, canopy attributes and plant physiological processes: what vegetation indices can and cannot tell us about the landscape. *Sensors*, 8: 2136-2160.

Golluscio, R., León, R., and Perelman, S. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste del Chubut. Su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21: 299-324.

Golluscio, R., and Sala, O. 1993. Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science*, 4: 839-846.

Golluscio, R., Sala, O., and Lauenroth, W. 1998 a. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 115: 17-25.

Golluscio, R., Deregibus, V., and Paruelo, J.M. 1998 b. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8: 265-284.

Golluscio, R., Oesterheld, M., and Aguiar, M. 2005. Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. *Ecography*, 28: 273-282.

Golluscio, R., Austin, A., García-Martínez, G., Gonzalez-Polo, M., Sala, O., and Jackson, R. 2009. Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian Steppe: combination of direct and indirect effects. *Ecosystems*, 12: 686–697.

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

Gower, S., Kucharik, C., and Norman, J. 1999. Direct and indirect estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 70: 29–51.

Herms, D., and Mattson, W. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.

Huete, A. 1988. A Soil-Adjusted Vegetation Index (SAVI). *Remote Sensing of Environment*, 25: 295-309.

Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E., Gao, X., and Ferreira, L. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83: 195-213.

Irisarri, J. 2008. Variación espacial y temporal de la productividad primaria neta aérea de mallines del Noroeste de la Patagonia. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Buenos Aires. 1-76 pp.

Irisarri, J., Oesterheld, M., Paruelo, J.M., and Texeira, M. 2012. Patterns and controls of above-ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach *Journal of Vegetation Science*, 23: 114-126.

Irisarri, J., Derner, J., Porensky, L., Augustine, D., Reeves, J., and Mueller, K. 2016. Grazing intensity differentially regulates ANPP response to precipitation in North American semiarid grasslands. *Ecological Applications*, 26: 1370-1380.

Jobbágy, E., Paruelo, J.M., and León, R. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 5: 47-53.

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

Jobbágy, E., Sala, O., and Paruelo, J.M. 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: A remote sensing approach. *Ecology*, 83: 307-319.

Jouve, V. 2004. Productividad primaria neta aérea de las estepas patagónicas. Controles ambientales y estimación mediante sensores remotos. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Buenos Aires. Pp 1-70.

Kawamura, K., Akiyama, T., Yokota, H., Tsutsumi, M., Yasuda, T., Watanabe, O., and Wang, S. 2005. Quantifying grazing intensities using geographic information systems and satellite remote sensing in the Xilingol steppe region, Inner Mongolia, China. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 107: 83-93.

Knapp, A., and Smith, M. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291: 481-484.

Knapp, A., Briggs, J., Childers, D., and Sala, O. 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. New York: Oxford University Press. Pp 27-48.

Knapp, A., Ciais, P., and Smith, M. 2017. Reconciling inconsistencies in precipitation–productivity relationships: implications for climate change. *New Phytologist*, 214: 41–47.

- Lauenroth, W. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. In *Perspectives in grassland ecology*. Springer New York. Pp 3-24.
- Lauenroth, W., and Sala, O. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2:397-403.
- Le Houerou, H. 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7: 213-247.
- Le Houerou, H., Bingham R., and 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: 1-18.
- León, R., and Aguiar, M. 1985. El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónica. *Phytocoenologia*, 13: 181-196.
- León, R., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M., and Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8:125-44.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E., and Paruelo, J.M. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25: 8–21.
- Li, F., Zheng, J., Wang, H., Luo, J., Zhao, Y., and Zhao, R. 2016. Mapping grazing intensity using remote sensing in the Xilingol steppe region, Inner Mongolia, China. *Remote Sensing Letters*, 7: 328-337.
- Matteucci, S., and Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Washington, DC, Secretaría General de la OEA, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 1-163 pp.
- Mazzoni, E., and Vázquez, M. 2010. Desertificación en la Patagonia. Latrubesse, E.M. (Ed). In *Developments in Earth Surface Processes*. Elsevier, Amsterdam. Pp 351-377.
- McCree, K. 1972. Test of the current definition of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agricultural Meteorology*, 10: 443-453.
- McNaughton, S., Oesterheld, M., Frank, D. and Williams, K. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341: 142-144.
- McNaughton, S., Sala, O., and Oesterheld, M. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. Goldblatt, P. (Ed.). In *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA Pp 548-567.
- Milchunas, D., Sala, O., and Lauenroth, W. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132: 87-106.
- Milchunas, D., and Lauenroth, W. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366.
- Miller, R. 1974. The Jackknife – A review. *Biometrika*, 61: 1-15.
- Montbrau, C. and Solà-Oriol, D., 2015. Palatabilidad y aprendizaje. Herramientas de mejora para la productividad y el bienestar en rumiantes y porcino. *nutriNews* Pp 5-17.
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9: 747-766.
- Morgan, E., and Brown, J. 2001. Delayed compensation for missing keystone species by colonization. *Science*, 292: 101-104.
- Nabinger, C., and de Faccio Carvalho, P.C. 2009. Ecofisiología de Sistemas Pastoriles: Aplicaciones para su Sustentabilidad. *Agrociencia*, 13: 18-27.

Nakamatsu, V., Codesal, P., Ciari, G., Opazo, W., and Bottaro, H. 2008. Guía de condición para estepas arbustivas de trallao o quilembay y cola de piche utilizadas con ovinos y caprinos. LADA-EEA INTA Esquel.

Nouvellon, Y., Lo Seen, C., Rambal, S., Bégué, A., Moran, M., Kerr, Y., and 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: 43-55.

Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.

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

Oesterheld, M., Aguiar, M., and Paruelo, J.M. 1998 a. Ecosistemas patagónicos. *Ecología Austral*, 8:75-84.

Oesterheld, M., Di bella, C., and Kerdiles, H. 1998 b. Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications*, 8: 207-212.

Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M. and Paruelo, J.M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. Walker, L.L. (Ed). In *Ecosystems of Disturbed Grounds, Series Ecosystems of the World*, Elsevier, New York. Pp 287-306.

Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M., and Sala, O. 2001. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 12:137-42.

Oesterheld, M., Paruelo, J.M., Oyarzabal, M. 2011. 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*. Ed. Altesor, A., Ayala, W., and Paruelo, J.M. INIA, Serie FPTA N° 26, Uruguay. Pp 111-117.

Oesterheld, M., and Semmartin, M. 2011. Impact of grazing on species composition: adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology*, 36: 881-890.

Oliva, G., Cibils, A., Borrelli, P., and Humano, G. 1998. Stable states in relation to grazing in Patagonia. A 10-year experimental trial. *Journal of Arid Environments*, 40: 113-131.

Oliva, G., García Martínez, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., and Gaitán, J., 2017. Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extraandina. Centro Regional Patagonia Sur INTA. Pp. 1-66.

Oñatibia, G. 2013. Efectos y respuestas al pastoreo selectivo doméstico sobre plantas, poblaciones y ecosistemas pastoriles áridos. Tesis Maestría Recursos Naturales. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Buenos Aires. 1- 135 pp.

Oñatibia, G., and Aguiar, M. 2016. Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments*, 125: 73-79.

Oñatibia, G., Boyero, L. and Aguiar, M. 2018. Regional productivity mediates the effects of grazing disturbance on plant cover and patch-size distribution in arid and semi-arid communities. *Oikos*, 127: 1205-1215

Oyarzabal, M., Oesterheld, M., and Grigera, G. 2011. ¿Cómo estimar la eficiencia en el uso de la radiación mediante sensores remotos y cosechas de biomasa? Un ejemplo local. En Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Ed. Altesor, A., Ayala, W., and Paruelo, J.M. INIA, Serie FPTA N° 26, Uruguay. Pp. 121-135.

Paruelo, J.M., Epstein, H., Lauenroth, W., and Burke, I. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grasslands region of the U.S. *Ecology*, 78: 953-958.

Paruelo, J.M., Jobbagy, E., and Sala, O. 1998 a. Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral*, 8:145-153.

Paruelo, J. M., Beltrán, A., Jobbagy, E., Sala, O., and Golluscio, R. 1998 b. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8:85-101.

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

Paruelo, J.M., Sala, O. and Beltrán, A. 2000. Long-term dynamics of water and carbon in semi-arid ecosystems: a gradient analysis in the Patagonian steppe. *Plant Ecology*, 150: 133-143.

Paruelo, J.M., Piñeiro, G., Escribano, P., Oyonarte, C., Alcaraz, D., and Cabello, J. 2005. Temporal and spatial patterns of ecosystem functioning in protected arid areas in southeastern Spain. *Applied Vegetation Science*, 8: 93-102.

Paruelo, J. M., Golluscio, R., Jobbagy, E., Canevari, M., and Aguiar, M. 2006. Situación ambiental en la Ecorregión Estepa Patagónica. In: La Situación Ambiental Argentina 2005. Brown, A., U. Martínez Ortiz, M. Acerbi and J. Corcuera (Eds.), Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. Pp 302-320.

Paruelo, J. M., Pütz, S., Weber, G., Bertiller, M., Golluscio, R., Aguiar, M. R., et al. 2008. Long-term dynamics of a semiarid grass steppe under stochastic climate and different grazing regimes: A simulation analysis. *Journal of Arid Environments*, 72: 2211-2231.

Pelliza, A., Willems, P., Nakamatsu, V., Manero, A., and Somlo, R. 1997. Atlas dietario de herbívoros patagónicos. Proyecto PRODESAR. INTA-GTZ. Edición INTA Bariloche. Bariloche. Pp 1-109.

Pelliza, A., Borrelli, L., and Sepúlveda, L., 2004. ¿Qué comen los herbívoros? Desde la Patagonia difundiendo saberes. *Revista de divulgación científica del Centro Regional Universitario Bariloche* N°1. Pp 2-7.

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

Plan de Acción para Combatir la Desertificación en México (PACD-México), 1993, Saltillo, Coahuila (México): Comisión Nacional de las Zonas Áridas.

Potter, C., Randerson, J., Field, C., Matson, P., Vitousek, P., Mooney, H., and Klooster, S. 1993. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Geochemistry Cycles*, 7: 811-841.

Proyectos Regionales con Enfoque Territorial INTA Patagonia Sur: Área geográfica sur PATSU-1291205, Proyecto regional andes PATSU-1291205 y Apoyo al desarrollo del área geográfica meseta del NO del Chubut PATSU-1291206.

Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A., Kerr, Y., and Sorooshian, S. 1994. A Modified Soil Adjusted Vegetation Index. *Remote Sensing Environment*, 48:119-126.

- Roig, V.G. 1973. El manejo de los recursos naturales en las zonas áridas. *Deserta*, 4: 7-13.
- Ruimy, A., Saugier, B., and Dedieu, G. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research*, 99: 5263-5283.
- Sala, O., Parton, W., Joyce, L., and Lauenroth, W. 1988. Primary production of the Central Grassland Region of the United States. *Ecology*, 69: 40-45.
- Sala, O., Golluscio, R., Lauenroth, W., and Soriano, A. 1989. Resource Partitioning between Shrubs and Grasses in the Patagonian Steppe. *Oecología*, 81: 501-505.
- Sala, O., Lauenroth, W., and Parton, W. 1992. Long-Term soil water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology*, 73: 1175-1181.
- Sala, O., and Austin, A. 2000. Methods of estimating aboveground net primary productivity. In *Methods in Ecosystem Science*. Pp 31-43.
- Sala, O., Gherardi, L., Reichmann, L., Jobbágy, E., and Peters, D. 2012. Legacies of precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 3135-3144.
- Sala, O., Gherardi, L., and Peters, D. 2015. Enhanced precipitation variability effects on water losses and ecosystem functioning: differential response of arid and mesic regions. *Climatic Change*, 131: 213-227.
- Sims, P., and Singh, J. 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.
- Soriano, A. 1956 a. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista Investigaciones Agropecuarias*, 10: 323-347.
- Soriano, A. 1956 b. Aspectos ecológicos y pastoriles de la vegetación Patagónica relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10: 349-386.
- Soriano, A., and Sala, O. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 56: 9-15.
- Turner, D., Gower, S., Cohen, W., Gregory, M., and Maiersperger, T. 2002. Effects of spatial variability in light use efficiency on satellite-based NPP monitoring. *Remote Sensing of Environment*, 80: 397-405.
- Turner, D., Urbanski, S., Bremer, D., Wofsy, S., Meyers, T., Gower, S., and Gregory, M. 2003. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology*, 9: 383-395.
- Tsubo, M., and Walker, S. 2005. Relationships between photosynthetically active radiation and clearness index at Bloemfontein, South Africa. *Theoretical and Applied Climatology*, 80: 17-25.
- Verón, S., Oesterheld, M., and Paruelo, J.M. 2005. Production as a function of resource availability: slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science*, 16: 351-354.
- Verón, S., Paruelo, J.M., and Oesterheld, M. 2006. Assessing desertification. *Journal of Arid Environments*, 66: 751-763.
- Verón, S., and Paruelo, J.M. 2010. Desertification alters the response of vegetation to changes in precipitation. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1233-1241.