



**INSTITUTO
NACIONAL DE
INVESTIGACIÓN
AGROPECUARIA
URUGUAY**



**BASES
ECOLÓGICAS Y
TECNOLÓGICAS
PARA EL MANEJO
DE PASTIZALES II**

Marzo, 2019

**SERIE
FPTA-INIA**

69

BASES ECOLÓGICAS Y TECNOLÓGICAS PARA EL MANEJO DE PASTIZALES II

**Proyecto FPTA 305, «Caracterización de estados del
campo natural en sistemas ganaderos de Uruguay:
definición y uso de indicadores de condición como
herramientas de manejo» (2014-2017)**



Editores: Alice Altesor*

Luis López-Mársico**

José M Paruelo***

* Profesora Adjunta de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay. Investigadora SNI Nivel II

** Asistente de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

*** Gerente de Investigación, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Uruguay. Investigador SNI Nivel III

Título: BASES ECOLÓGICAS Y TECNOLÓGICAS PARA EL MANEJO DE PASTIZALES II

Editores: Alice Altesor
Luis López-Mársico
José M Paruelo

Revisión científica

Los capítulos fueron gentilmente revisados por: Alice Altesor, Claudia Rodríguez Fábregas, Luis López-Mársico, José M. Paruelo

Cita recomendada:

Altesor A, López-Mársico L y Paruelo JM. 2019. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II. Serie FPTA N° 69, INIA, Montevideo. pp. 168.

Serie: FPTA N° 69

© 2019, INIA

ISBN: 978-9974-38-412-5

Editado por la Unidad de Comunicación y Transferencia de Tecnología del INIA
Andes 1365, Piso 12. Montevideo - Uruguay
<http://www.inia.uy>

Quedan reservados todos los derechos de la presente edición. Esta publicación no se podrá reproducir total o parcialmente sin expreso consentimiento del INIA.

Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria

Integración de la Junta Directiva

D.M.T.V., PhD. José Luis Repetto - Presidente

Ing. Agr., Mag. Mariana Hill - Vicepresidenta



Ing. Agr. Jaime Gomes de Freitas

Ing. Agr. Jorge Peñagaricano



Ing. Agr. Alberto Bozzo

Ing. Agr. Alejandro Henry



FONDO DE PROMOCIÓN DE TECNOLOGÍA AGROPECUARIA

El Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria (FPTA) fue instituido por el artículo 18º de la ley 16.065 (ley de creación del INIA), con el destino de financiar proyectos especiales de investigación tecnológica relativos al sector agropecuario del Uruguay, no previstos en los planes del Instituto.

El FPTA se integra con la afectación preceptiva del 10% de los recursos del INIA provenientes del financiamiento básico (adicional del 40/00 del Impuesto a la Enajenación de Bienes Agropecuarios y contrapartida del Estado), con aportes voluntarios que efectúen los productores u otras instituciones, y con los fondos provenientes de financiamiento externo con tal fin.

EL FPTA es un instrumento para financiar la ejecución de proyectos de investigación en forma conjunta entre INIA y otras organizaciones nacionales o internacionales, y una herramienta para coordinar las políticas tecnológicas nacionales para el agro.

Los proyectos a ser financiados por el FPTA pueden surgir de propuestas presentadas por:

a) los productores agropecuarios, beneficiarios finales de la investigación, o por sus instituciones.

b) por instituciones nacionales o internacionales ejecutoras de la investigación, de acuerdo a temas definidos por sí o en acuerdo con INIA.

c) por consultoras privadas, organizaciones no gubernamentales o cualquier otro organismo con capacidad para ejecutar la investigación propuesta.

En todos los casos, la Junta Directiva del INIA decide la aplicación de recursos del FPTA para financiar proyectos, de acuerdo a su potencial contribución al desarrollo del sector agropecuario nacional y del acervo científico y tecnológico relativo a la investigación agropecuaria.

El INIA a través de su Junta Directiva y de sus técnicos especializados en las diferentes áreas de investigación, asesora y facilita la presentación de proyectos a los potenciales interesados. Las políticas y procedimientos para la presentación de proyectos son fijados periódicamente y hechos públicos a través de una amplia gama de medios de comunicación.

El FPTA es un instrumento para profundizar las vinculaciones tecnológicas con instituciones públicas y privadas, a los efectos de llevar a cabo proyectos conjuntos. De esta manera, se busca potenciar el uso de capacidades técnicas y de infraestructura instalada, lo que resulta en un mejor aprovechamiento de los recursos nacionales para resolver problemas tecnológicos del sector agropecuario.

El Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria contribuye de esta manera a la consolidación de un sistema integrado de investigación agropecuaria para el Uruguay.

A través del Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria (FPTA), INIA ha financiado numerosos proyectos de investigación agropecuaria a distintas instituciones nacionales e internacionales. Muchos de estos proyectos han producido resultados que se integran a las recomendaciones tecnológicas que realiza la institución por sus medios habituales.

En esta serie de publicaciones, se han seleccionado los proyectos cuyos resultados se considera contribuyen al desarrollo del sector agropecuario nacional. Su relevancia, el potencial impacto de sus conclusiones y recomendaciones, y su aporte al conocimiento científico y tecnológico nacional e internacional, hacen necesaria la amplia difusión de estos resultados, objetivo al cual se pretende contribuir con esta publicación.

PRESENTACIÓN

Este libro ofrece a la comunidad académica, a los técnicos y a los productores una compilación de los resultados de investigaciones sobre los pastizales uruguayos realizados en el marco de un proyecto financiado por el Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria («CARACTERIZACIÓN DE ESTADOS DEL CAMPO NATURAL EN SISTEMAS GANADEROS DE URUGUAY: DEFINICIÓN Y USO DE INDICADORES DE CONDICIÓN COMO HERRAMIENTAS DE MANEJO» FPTA-305). Constituye una continuación de las investigaciones reportadas en la Serie FPTA 26 «Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales». Participaron en la elaboración de este libro docentes de la Facultad de Ciencias y de la Facultad de Agronomía integrantes del Grupo de Ecología de Pastizales, técnicos del Instituto Plan Agropecuario y del Departamento de Recursos Naturales del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca e investigadores del Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, Facultad de Agronomía de la UBA.

El libro está organizado en tres secciones:

SECCIÓN I. Descripción y cartografía de las comunidades de pastizal en Uruguay

SECCIÓN II. Los Modelos de Estados y Transiciones: un análisis de la dinámica de la vegetación promovida por el manejo ganadero

SECCIÓN III. Productividad primaria del pastizal: análisis a distintas escalas espacio-temporales

La Sección I del libro comprende dos capítulos, el Capítulo 1, donde Lezama *et al.* caracterizan la heterogeneidad florística de una proporción importante del país, indicando la existencia de 5 grandes comunidades y 14 subcomunidades de pastizal. En este trabajo se analizaron en conjunto todos los censos de vegetación reportados en Lezama *et al.* (2011), para las cuatro regiones geomorfológicas con mayor proporción de pastizales. El segundo capítulo actualiza las cartografías generadas por Baeza *et al.* (2011), a la vez que amplía el área cubierta por las mismas, al relevar por completo las regiones analizadas. El área total cartografiada cubre aproximadamente 13,3 millones de hectáreas, algo más del 75 % del territorio nacional. A partir de este trabajo Uruguay se posiciona a la vanguardia de los países de la región en cuanto a contar con un mapa de usos y coberturas del suelo que discrimina tipos de pastizales según su composición florística (comunidades) y a un alto nivel de resolución espacial. Contar con información espacialmente explícita acerca de las comunidades de pastizales, el uso agrícola intensivo, las plantaciones forestales, el bosque nativo, agua y uso urbano es fundamental para realizar diagnósticos territoriales y evaluar el grado de fragmentación de los pastizales. La comparación de los resultados de este trabajo con cartografías previas permite evaluar objetivamente la magnitud del cambio en el uso del suelo. El escenario actual indica una importante pérdida de pastizales naturales, los cuales cubren aproximadamente el 50% del territorio. Esto constituye información relevante para generar políticas que contribuyan a la conservación productiva del pastizal.

La Sección II incluye cuatro capítulos. En el primero de ellos (Capítulo 3) se analiza la heterogeneidad de la vegetación derivada del manejo ganadero a través de un método inductivo y se caracterizan las fases y estados de cada una de las comunidades de pastizal por región geomorfológica. En el Capítulo 4 se presentan las hipótesis sobre el manejo ganadero que promovería cada fase y/o estado así como las transiciones entre las mismas. El trabajo fue resultado de la valoración participativa en talleres con productores y técnicos. En el capítulo 5 se analizaron, en términos del funcionamiento y de la provisión de Servicios Ecosistémicos, las distintas fases/estados de cada

Modelo de Estados y Transiciones. El Capítulo 6 es una revisión acerca de los efectos del fuego en los pastizales a distintos niveles jerárquicos, desde el ecosistema hasta el nivel organismo. Los METs representan la dinámica de las comunidades en respuesta a acciones de manejo y condiciones climáticas. A escala de establecimiento, constituyen un instrumento para el manejo adaptativo en los pastizales, y contribuyen a plantear objetivos definiendo una «hoja de ruta» para alcanzar los estados o fases deseadas. A mayor escala los METs constituyen una herramienta para el diagnóstico del estado de salud y conservación de los pastizales, para planificar medidas de restauración en pastizales degradados y también para identificar los vacíos de información. En el caso de Uruguay existen dinámicas que no han sido estudiadas o acerca de las cuales existe muy escasa información, una de ellas es la resultante del uso del fuego como medida de manejo. La otra, es la dinámica sucesional de los campos abandonados por el último impulso de la agricultura extensiva.

En la Sección III del libro se reúnen cuatro capítulos. En el capítulo 7 se caracteriza la dinámica estacional e interanual de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) de las cuatro comunidades de pastizal cartografiadas del Uruguay. A diferencia de estudios previos, la estimación de la PPNA, a nivel de sección policial y comunidad de pastizal, incorpora un valor de eficiencia del uso de la radiación (EUR) variable en el espacio y el tiempo. El capítulo 8 presenta los resultados de distintas aproximaciones metodológicas que permitieron avanzar en el conocimiento acerca de la variación espacial, temporal y entre tipo de recurso forrajero de la Eficiencia en el uso de la radiación. El capítulo 9 describe la variación entre años y entre sitios de la PPNA de pastizales y de pastizales intersembrados («campos naturales mejorados») de seis regiones de Uruguay. Por último, el capítulo 10 realiza un análisis, que abarca 34 años, sobre la dinámica interanual de la PPNA de los pastizales y su relación con la precipitación en dos regiones geomorfológicas, Cuesta basáltica y Sierras del Este.

AGRADECIMIENTOS

Varios de los trabajos presentados en este libro fueron parcialmente financiados por el convenio entre MGAP (RENARE) y UdelaR (Fac de Ciencias, Fac. de Agronomía): «Desarrollo de un mapa SIG de los pastizales naturales de las regiones geomorfológicas: Areniscas, Basalto, Cristalino Central, Cristalino del Este y Noreste» y por el Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI, por sus siglas en inglés) CRN 3095, que cuenta con el respaldo de la Fundación Nacional de Ciencias de EEUU (Grant GEO-1128040).

Dedicamos este libro a la memoria de Rolando J.C. León, Ingeniero Agrónomo y Doctor en Ciencias Naturales, docente e investigador incansable de los pastizales del Río de la Plata. Para nuestro grupo fue un gran maestro que nos abrió las puertas de la fitosociología y nos enseñó a observar el paisaje. Desde nuestro primer encuentro nos alentó a describir la heterogeneidad de la vegetación que no había sido relevada previamente.



CONTENIDO

Página

SECCIÓN I

Descripción y cartografía de las comunidades de pastizal en Uruguay

Capítulo 1

¿Cuán heterogéneos son los pastizales naturales en Uruguay?..... 15

Felipe Lezama; Marcelo Pereira; Alice Altesor; José M Paruelo

Capítulo 2

**Cartografía de los pastizales en las regiones geomorfológicas
de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y
actualización 27**

Santiago Baeza; Gonzalo Rama; Felipe Lezama

SECCIÓN II

Los Modelos de Estados y Transiciones: un análisis de la dinámica promovida por el manejo ganadero

Capítulo 3

**¿Pastizales degradados o conservados? Una descripción objetiva
de la heterogeneidad generada por el manejo ganadero 51**

Alice Altesor; Manuel Ferrón; Federico Gallego; Luis López-Mársico; Fabiana Pezzani; Felipe Lezama; Santiago Baeza; Elsa Leoni; Silvina García; Marcelo Pereira; Beatriz Costa; Diego Orihuela; Diego Cáceres; Andrés Rossado; José M Paruelo

Capítulo 4

**Determinación de transiciones entre estados y/o fases en pastizales
de Uruguay: una aproximación basada en la valoración participativa. 73**

*Alice Altesor; Federico Gallego; Fabiana Pezzani; Beatriz Costa;
Manuel Ferrón; Marcelo Pereira*

Capítulo 5

**Un análisis funcional de la heterogeneidad de la vegetación
derivada del manejo ganadero..... 85**

Federico Gallego

Capítulo 6

¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? 97

Luis López-Mársico; Felipe Lezama; Alice Altesor

SECCIÓN III**Productividad primaria del pastizal: análisis a distintas escalas espacio-temporales****Capítulo 7**

Dinámica de la productividad primaria de las comunidades de pastizal de Uruguay 111

Mariano Oyarzabal; José M Paruelo

Capítulo 8

Estimación de la eficiencia de la radiación en recursos forrajeros perennes del Uruguay 123

José M Paruelo; Mariano Oyarzabal; Gabriela Cordon; María Gabriela Lagorio; Marcelo Pereira

Capítulo 9

Productividad primaria neta aérea de pastizales de Uruguay: Variación entre años y entre sitios 139

Federico Pagnanini; Mariano Oyarzabal; José M Paruelo; Marcelo Pereira

Capítulo 10

Relación entre la productividad primaria anual y las precipitaciones en pastizales de la Cuesta Basáltica y de las Sierras del Este (1981-2015) 155

Marcos Texeira; Mariano Oyarzábal; José M Paruelo

SECCIÓN I

Descripción y cartografía de las
comunidades de pastizal en Uruguay



Felipe Lezama^{1*}; Marcelo Pereira²;
Alice Altessor³; José M Paruelo^{3,4,5,6}

¹Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.

²Instituto Plan Agropecuario, Uruguay.

³Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

⁴Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

⁵IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

⁶Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Capítulo 1

¿Cuán heterogéneos son los pastizales naturales en Uruguay?

Proyecto FPTA 305

Período de Ejecución: Junio 2014-Junio 2017

"Este aspecto ha sido muy poco analizado hasta ahora, tanto en la composición botánica, como en la agrológica y bromatológica. En las generalizaciones realizadas con datos experimentales sobre suelos, rendimientos y composición forrajera, suele tomársele en cuenta aunque de un modo vago, de manera que ellas se deslizan sobre razonamientos basados en la suposición implícita (no expresada a veces), de que las comunidades vegetales son homogéneas."

En: La variabilidad en la composición de las praderas. Rosengurt et al. (1939).

RESUMEN

Los pastizales del Río de la Plata constituyen una de las mayores áreas de pastizales templados húmedos y subhúmedos del mundo. Una proporción sustancial de ellos se preservan en Uruguay, ocupando más del 60% del territorio. Hasta ahora, los pastizales en Uruguay han sido clasificados indirectamente, usando básicamente criterios edáficos. Una adecuada descripción de la heterogeneidad de la vegetación representa un pre requisito para su estudio y el diseño de estrategias de manejo y conservación. En este trabajo presentamos una clasificación de las comunidades de pastizal natural del Uruguay basada en un conjunto amplio de censos fitosociológicos. La matriz de censos x

especies fue analizada a través de análisis de clasificación multivariado. Se identificaron cinco comunidades de pastizal; dos de ellas restringidas a la región de la Cuesta Basáltica y las otras tres distribuidas a través de las regiones de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Tres de las comunidades corresponden a pastizales densos asociados a suelos medios y profundos, y las restantes dos, a pastizales ralos asociados a suelos superficiales. De esta manera se identificaron los dos principales factores controladores de la heterogeneidad florística, en primer lugar, serían factores edáficos y topográficos que controlan la disponibilidad de agua a nivel de sitio, y en segundo lugar, el material geológico, un factor que opera a escala regional.

* flezama@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN

El territorio uruguayo está comprendido en su totalidad en la región de los pastizales del Río de la Plata (PRP), una de las regiones del bioma pastizales templados húmedos y sub-húmedos más extensas del mundo (Figura 1; Soriano *et al.*, 1991). Una fracción sustancial de estos pastizales es aún preservada en Uruguay, estimándose que aproximadamente el 60% del territorio está cubierto por esta formación, donde representan la base forrajera para la ganadería extensiva, una de las actividades económicas principales del país (MGAP-DIEA, 2011).

Los pastizales naturales se concentran en cuatro regiones geomorfológicas que debido a limitaciones de tipo geográfica y restricciones ambientales han impedido la expansión de la agricultura y la forestación: basalto, centro sur, sedimentaria del noreste y sierras del este (Panario, 1988). En cambio, las zonas sur, litoral del río Uruguay y planicies del este están profundamente transformadas por las actividades humanas quedando apenas áreas relictuales testimoniales de pastizal natural (MGAP-DIEA, 2011).

Una adecuada descripción de la heterogeneidad de los pastizales representa un prerequisite para el estudio de su funcionamiento y el diseño de estrategias de manejo y conservación (Paruelo *et al.*, 2004). La falta de descripciones a escala regional representa una restricción a la hora de extrapolar resultados experimentales y observaciones puntuales. Desde el punto de vista aplicado, Golluscio *et al.* (1998) identifican la falta de consideración de la heterogeneidad de la vegetación como uno de los factores que más afecta la eficiencia de los sistemas ganaderos extensivos.

Son numerosos los estudios florísticos de los pastizales naturales de la región, tanto básicos como aplicados, documentando los efectos de manejo del pastizal a escala local (i.e. Lezama *et al.*, 2014). Sin embargo, las descripciones florísticas cubren sólo partes del territorio (ver Lezama *et al.*, 2006). En cambio, existen descripciones de la vegetación a escala regional basadas en la suposición de una correspondencia directa con factores abióticos y sin el soporte de datos de campo. En este sentido, los pastizales han sido classifica-

dos indirectamente usando criterios edafológicos (Rosengurtt, 1944) y en algún caso incorporando alguna observación de distribución de géneros y especies dominantes (Soriano *et al.*, 1991). Este último autor separó a los PRP a dos niveles, primero en dos subregiones, Campos y Pampas, el primero abarca en su totalidad el territorio uruguayo. En segundo lugar divide los campos en campos del sur y campos del norte, a través de un límite que atraviesa de este a oeste el Uruguay.

El método fitosociológico, orientado al reconocimiento y caracterización de comunidades vegetales a partir del estudio de la ocurrencia conjunta de especies, representa una aproximación útil para la descripción de la vegetación a escala regional (Ewald, 2003). En la región de los PRP hay varios antecedentes de su utilización en la subregión de la Pampa (León *et al.*, 1979; Batista *et al.*, 1988; Burkart *et al.*, 1990; Burkart *et al.*, 1998). En Uruguay Lezama *et al.* (2006) describieron la zona del basalto superficial a través de esta aproximación. Posteriormente, Lezama *et al.*, (2011) presentaron los resultados de un análisis preliminar de un set de datos más amplio, en que se efectuaron clasificaciones para cada región por separado. Recientemente, Lezama *et al.* (2019) presentan una descripción integrada, donde se identifican las comunidades y sub-comunidades de pastizal de las cuatro regiones y las especies características de cada una de ellas, las cuales se caracterizan desde el punto de vista estructural y ambiental. En este capítulo presentamos un resumen del trabajo con énfasis en las comunidades principales de pastizal y con la mención de algunas implicancias a nivel local.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Dentro del territorio uruguayo se destacan cuatro regiones geomorfológicas eminentemente ganaderas y con altos porcentajes de pastizales naturales: Cuesta Basáltica, Región Centro-Sur, Sierras del Este y Cuenca Sedimentaria del Noreste (Figura 1; Panario, 1988). La Cuesta Basáltica abarca aproximadamente el 21% del territorio nacional (4,4 millones de hectáreas), y contiene suelos formados predominantemente a partir de materiales de la Forma-

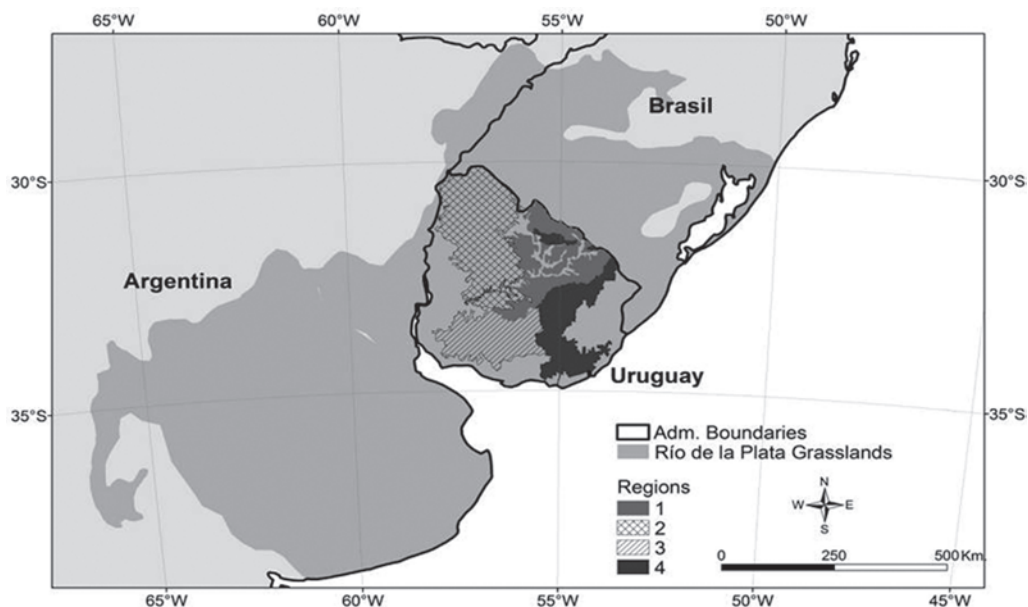


Figura 1. Mapa del sureste de Sudamérica donde se localizan las áreas estudiadas dentro de la región de los pastizales del Río de la Plata (Panario 1988, Soriano *et al.*, 1991).

ción Arapey (Bossi y Navarro, 1991). Desde el punto de vista del relieve es variable, presentando desde sierras y colinas hasta áreas de lomadas suaves. La región Centro-Sur del Uruguay, con una superficie aproximada de 2,25 millones de hectáreas, se caracteriza por presentar un relieve ondulado con predominancia de lomas irregulares de formas redondeadas, y por comprender suelos superficiales y profundos sobre basamento cristalino y sedimentos cuaternarios (Panario, 1988). La región de Sierras del Este conforma un conjunto de elevaciones con una dirección SW-NE, y representa la región con mayor energía de relieve del territorio uruguayo. Comprende una amplia variedad de materiales geológicos (Ectinitas, Migmatitas, granitos, basaltos, entre otros) (Bossi y Navarro, 1991). Esta región, con una superficie aproximada de 2,5 millones de hectáreas, corresponde al 14,4 % del territorio nacional (Panario, 1988). La Cuenca Sedimentaria del Noreste comprende aproximadamente 2,5 millones de hectáreas, lo que representa alrededor del 14,5% de la superficie del país. En la región está representada una amplia variedad de materiales geológicos y suelos asociados, desde suelos arenosos originados a partir de las Formaciones Tacuarembó o San Gregorio - Tres Islas hasta suelos arcillosos desarrollados sobre Formación Yaguari (Bossi y Navarro, 1991). Desde el punto de vista del relieve está compuesta principal-

mente por lomadas fuertes y colinas con suelos profundos.

De sur a norte, la precipitación media anual aumenta en Uruguay de 1098 mm a 1639 mm, aumentando la temperatura media anual de 16,5 °C a 18,1 °C. Mínimas y máximas medias anuales varían respectivamente de 12,1 °C y 21,1 °C a 12,7 °C y 23,4 °C (Dirección Nacional de Meteorología, datos medidos entre 1961 y 1990).

Obtención de datos

El muestreo de vegetación se realizó de acuerdo al método relevé entre los años 2001 y 2009 (Mueller -Dombois y Ellenberg, 1974). Los relevamientos se orientaron en primera instancia sobre la base de cartas de suelos y cartas geológicas, contemplando abarcar las unidades más representativas de cada región en términos de superficie.

A lo largo de los trayectos recorridos se seleccionaron preferencialmente stands de manera de abarcar todo el rango de variación fisionómica percibido en los trayectos recorridos. Se localizaron cuadrados de 25 – 100 m² en áreas centrales de los stands seleccionados y se registraron todas las especies presentes en los mismos. A cada especie se le asignó un valor de cobertura-abundancia siguiendo la escala de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois y

Ellenberg, 1974). A su vez se describió macro y microtopográficamente cada stand, registrando la exposición y la pendiente máxima. La rocosidad, pedregosidad, cobertura vegetal y porcentaje de suelo desnudo fueron variables estimadas visualmente. El censo incluyó además una apreciación de la fisonomía del stand (estratificación y altura), una estimación del tamaño del mismo, y su georeferenciación mediante un dispositivo de geoposicionamiento satelital. La totalidad de los censos se realizaron en campos sometidos a pastoreo, donde fueron evitadas áreas con alto grado de perturbación.

La matriz de especies x censos fue analizada mediante procedimientos de análisis multivariados de clasificación y ordenación. Los agrupamientos de censos se identificaron mediante la combinación de análisis de clasificación jerárquico y análisis de especies indicadoras (McCune y Mefford, 2011).

RESULTADOS

Los análisis efectuados, clasificación jerárquica en combinación con análisis de especies indicadoras, permitieron identificar cinco comunidades principales de pastizal (Figura 2). Dos de las comunidades están restringidas a la Cuesta Basáltica, presentando una de ellas una fisonomía de pastizal ralo (Comunidad I), y la otra, una fisonomía de pastizal denso (Comunidad III). Las restantes tres comunidades se distribuyen a través de las regiones de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur, presentando cada una, una fisonomía distintiva: pastizal ralo (comunidad II), pastizal denso (comunidad IV) y pastizal denso alto (comunidad V).

I Pastizales ralos de la región Cuesta Basáltica. Comunidad de *Selaginella sellowii* - *Rostraria cristata*

Está caracterizada por especies xero y meso-xerofíticas (Tabla 1). Las dos principales especies indicadoras presentan atributos típicamente asociados a condiciones de escasez de agua: *S. sellowii* es una licofita reviviscente y *R. cristata* es una gramínea anual invernal de ciclo efímero, ambas especies de tamaño reducido. Des-

de el punto de vista de la composición de tipos funcionales de plantas, presenta un predominio de gramíneas estivales sobre gramíneas invernales, y es notable la ausencia absoluta de arbustos (Tabla 2). La fisonomía de pastizal ralo está determinada por una cobertura vegetal baja, en el entorno del 60% (no alcanzando nunca valores del 100%), y la presencia frecuente de rocas y/o piedras en la superficie (Tabla 3; Figuras 3a-b). La comunidad se encuentra claramente asociada a afloramientos planos y suelos superficiales ubicados mayormente en posiciones topográficas altas y medias del paisaje (Tabla 3). Incluye dos sub-comunidades con características fisonómicas distintivas (Tabla 4).

II Pastizales ralos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Trachypogon spicatus* - *Crocantemum brasiliense*

Al igual que la comunidad I, está caracterizada por especies típicamente xero y meso-xerofíticas, con las cuales comparte además especies con altos valores indicadores (Tabla 1). Las gramíneas estivales son el tipo funcional de planta dominante, seguido en segundo lugar por las hierbas (Tabla 2). La cobertura vegetal está en general en el entorno del 80%, variando sin embargo entre 30 y 90%. Presenta frecuentemente rocosidad y/o pedregosidad en superficie (Tabla 3). Esta comunidad se encuentra ampliamente distribuida en el territorio, ocurriendo sobre diversos materiales geológicos, y estando asociada a suelos superficiales, gravillosos o arenosos (Tabla 3; Figuras 3c-d). La comunidad II incluye cinco sub-comunidades con características fisonómicas distintivas y distribución geográfica variable (Tabla 4).

III Pastizales densos de la región Cuesta Basáltica. Comunidad de *Steinchisma hians* - *Piptochaetium stipoides*

Las principales especies indicadoras son todas características de condiciones méxicas, y en su gran mayoría son gramí-

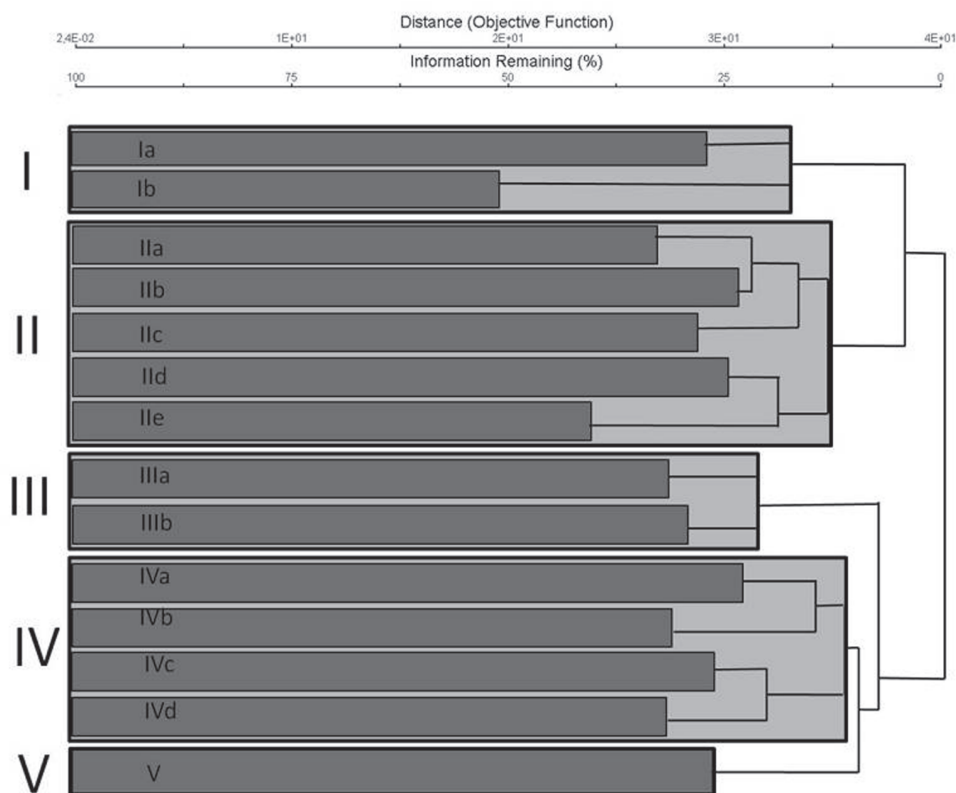


Figura 2. Dendrograma resultante de la clasificación de los censos mediante la medida de distancia de Sorensen y el método de Beta flexible como algoritmo de fusión. Se indican las cinco comunidades principales y las 14 sub-comunidades.

neas de alto valor forrajero (Tabla 1). Presenta un predominio claro de la cobertura de gramíneas estivales, seguidas en segundo lugar por gramíneas invernales (Tabla 2). La cobertura vegetal en general es próxima al 100%, y la presencia de rocosidad y pedregosidad en superficie ocurre raramente (Tabla 3). Está asociada a suelos medios y profundos ubicados, generalmente, en valles e interfluvios planos (Figuras 3e-f). La comunidad III incluye dos sub-comunidades fisonómicamente muy similares (Tabla 4).

IV Pastizales densos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Eryngium horridum* - *Juncus capillaceus*

Es una comunidad caracterizada por especies mesofíticas, con varias semejanzas a la comunidad III en cuanto

a las especies que la caracterizan, pero con dos especies no gramíneas como principales indicadoras, ambas, por otra parte, consideradas malezas de campo (Tabla 1). También, como en el caso de la comunidad III, ocurre un predominio claro de la cobertura de gramíneas estivales, seguidas en segundo lugar por gramíneas invernales (Tabla 2). La diferencia entre las comunidades III y IV se observa mayormente en los altos niveles de cobertura que alcanzan las hierbas y los subarbustos en la última (Tabla 2). La cobertura vegetal en general es próxima al 100%, siendo la rocosidad y pedregosidad en superficie excepcionales (Tabla 3). La comunidad IV ocurre en diversas zonas del territorio, sobre diversos materiales geológicos, estando asociada a suelos medios y profundos de laderas altas, interfluvios y valles (Figuras 3g-h). Incluye cuatro sub-comunidades de fisonomía variable (Tabla 4).

V Pastizales densos y altos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Chascolytrum poomorphum* - *Paspalum pumilum*

Está caracterizada por especies meso-higrofíticas (Tabla 1), siendo las cuatro principales especies indicadoras gramíneas. La fisonomía de pastizal alto se debe a la ocurrencia de diferentes especies de pastos de alto

porte, generalmente *Paspalum quadri-farium* o *Erianthus angustifolius*, pero de bajo valor indicador (Tabla 1). Las gramíneas estivales presentan un marcado predominio en términos de cobertura vegetal, seguidas en segundo lugar por las graminoides (Tabla 2). La cobertura vegetal está en general cerca del 100%, no presentando rocosidad ni pedregosidad en ningún caso (Tabla 3). Está asociada a suelos profundos sobre laderas cóncavas de colinas y lomadas y valles de arroyos y cañadas (Figura 3i). Incluye una sola sub-comunidad (Tabla 4).



Figura 3. Fotos de stands representativos de las cinco comunidades de pastizal: a-b) Pastizales ralos de la región Cuesta Basáltica; c-d) Pastizales ralos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur; e-f) Pastizales densos de la región Cuesta Basáltica; g-h) Pastizales densos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur; i) Pastizales densos y altos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur.

Tabla 1. Tabla de dos vías con los valores indicadores de las especies para las comunidades principales. Se presentan sólo taxa con valores significativos ($p < 0,05$). En la parte superior de la tabla se indica el número de censos contenidos en cada comunidad.

COMUNIDAD # CENSOS	I	II	III	IV	V
<i>Selaginella sellowii</i>	87				
<i>Rostraria cristata</i>	83		1		
<i>Chloris grandiflora</i>	79				
<i>Paronychia brasiliiana</i>	66				
<i>Eragrostislugens</i>	65	1	14	1	
<i>Microchloa indica</i>	65	1			
<i>Tripogon spicatus</i>	58				
<i>Perezia multiflora</i>	55				
<i>Euphorbia serpens</i>	52		1		
<i>Wahlenbergia linarioides</i>	51	5	1	2	
<i>Trachypogon montufarii</i>		69			
<i>Crocanthemum brasiliense</i>	3	56			
<i>Galactia marginalis</i>	1	51	3	6	
<i>Aira elegantissima</i>		50		1	
<i>Piptochaetium montevidense</i>	10	46	15	17	1
<i>Richardia humistrata</i>	1	46		15	21
<i>Danthonia cirrata</i>	2	46	1	2	
<i>Facelis retusa</i>	1	43		3	
<i>Axonopus argentinus</i>		35		6	2
<i>Eragrostis neesii</i>	29	31		8	
<i>Steinchisma hians</i>			82	1	7
<i>Piptochaetium stipoides</i>	5		75	8	
<i>Mnesithea selleana</i>		1	63	11	18
<i>Nassella neesiana</i>	5		57	9	
<i>Ruellia morongii</i>			55		
<i>Phalaris platensis</i>			52		
<i>Mecardonia procumbens</i>			50		
<i>Sporobolus indicus</i>			49	8	1
<i>Chascolytrum subaristatum</i>	24	1	47	4	
<i>Eryngium horridum</i>	5	8	1	44	1
<i>Juncus capillaceus</i>	1	8	3	38	5
<i>Bothriochloa laguroides</i>	7	6	20	37	5
<i>Nassella charruana</i>			17	37	
<i>Gaudinia fragilis</i>		4		35	1
<i>Paspalum dilatatum</i>			30	32	18
<i>Baccharis trimera</i>		10	2	30	25
<i>Lolium multiflorum</i>			9	30	
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	23	9	8	29	5
<i>Cynodon dactylon</i>		4		29	8
<i>Chascolytrum poomorphum</i>				1	77
<i>Paspalum pumilum</i>					76
<i>Dichanthelium sabulorum</i>		1		13	64
<i>Axonopus affinis</i>		2	17	16	56
<i>Glandularia selloi</i>				14	48
<i>Gratiola peruviana</i>			2	2	47
<i>Eragrostis bahiensis</i>					47
<i>Chascolytrum lamarckianum</i>		2		6	44
<i>Centella asiatica</i>					43

Tabla 2. Cobertura promedio de Tipos funcionales de planta de las cinco comunidades de pastizal (%).

	I	II	III	IV	V
Gramíneas estivales	31,6	33,5	58	46,5	73,5
Gramíneas invernales	19,6	13,6	20,9	20,6	1,9
Graminoides	1,6	1,9	9,2	3,9	14,8
Hierbas	9,5	18,5	6,5	16,5	3,3
Sub-arbustos	5,2	6,3	1,2	7,1	4,6
Arbustos	0	1,8	0,1	1,5	2,5

Tabla 3. Características estructurales y ambientales de las cinco comunidades de pastizal (cobertura en %). Para cada variable se indican la moda, el mínimo y el máximo.

	I	II	III	IV	V
Cobertura Vegetal	60 (20; 95)	80 (30; 90)	100 (70; 100)	90 (70; 100)	95 (75; 100)
Rocosidad	0 (0;65)	0 (0;65)	0 (0;1)	0 (0;20)	0 (0;0)
Pedregosidad	20 (5;40)	0 (0;45)	0 (0;10)	0 (0;15)	0 (0;0)
Suelo desnudo	0 (0; 25)	10 (0; 30)	0 (0; 30)	10 (0; 30)	5 (0; 25)

Tabla 4. Resumen simplificado de las principales características de las 14 sub-comunidades (por más detalles ver Lezama et al., 2019). B = Cuesta Basáltica, SE = Sierras del Este, CS = Centro Sur, CSNE = Cuenca Sedimentaria del Noreste

COMUNIDAD	SUB-COMUNIDAD	FISONOMÍA	REGIÓN
I	a <i>Portulaca papulosa</i> - <i>Selaginella sellowii</i>	1 estrato de 2-5cm dominado por hierbas y gramíneas.	B
	b <i>Lippia coarctata</i> - <i>Oenothera parodiana</i>	2 estratos: 5 cm dominado por hierbas y gramíneas; 30cm sub-arbustos (<i>Baccharis cortiifolia</i>).	B
II	a <i>Glechon marifolia</i> - <i>Jarava filifolia</i>	2 estratos: 5cm gramíneas y hierbas; 30cm compuesto por sub-arbustos y gramíneas erectas (<i>Aristida filifolia</i> y <i>Jarava filifolia</i>).	SE
	b <i>Oxalis conorrhiza</i> - <i>Chascolytrum erectum</i>	2 estratos (típicamente): 5 cm dominado por hierbas y gramíneas; 30cm sub-arbustos (<i>Baccharis spp.</i>)	SE
	c <i>Stenachaenium campestre</i> - <i>Andropogon ternatus</i>	idem Ilb.	CS, SE, CSNE
	d <i>Aira elegantissima</i> - <i>Microopsis spathulata</i>	1 estrato de 5cm, dominado por hierbas y gramíneas.	CS, SE, CSNE
	e <i>Paspalum leptum</i> - <i>Hypoxis decumbens</i>	idem Ilb.	CSNE
III	a <i>Mecardonia procumbens</i> - <i>Eleocharis dunensis</i>	2 estratos gramíneos: 5-10cm y 20-30 cm.	B
	b <i>Ruellia morongii</i> - <i>Steinchisma hians</i>	idem IIIa.	B
IV	a <i>Eryngium horridum</i> - <i>Danthonia rhizomata</i>	2 -3 estratos: 5-10cm de hierbas y gramíneas; 20-30 cm gramíneas erectas y sub-arbustos; ocasionalmente un estrato arbustivo adicional de ≈1 m.	SE (ocasionalmente en CS, CSNE)
	b <i>Senecio selloi</i> - <i>Nassella pauciciliata</i>	idem IVa.	CSNE (ocasionalmente en C, SE)
	c <i>Chevreulia sarmentosa</i> - <i>Danthonia montevidensis</i>	1-2 estratos: estrato bajo de 5 cm dominado por hierbas y gramíneas; ocasionalmente un segundo estrato de 30cm dominado por sub-arbustos.	CS, SE, CSNE
	d <i>Lolium multiflorum</i> - <i>Nassella charruana</i>	2 estratos: 5-10cm dominado por gramíneas y 20-30 cm dominado por gramíneas erectas (<i>N. charruana</i>).	CS (ocasionalmente en SE, CSNE)
V	a <i>Chascolytrum poomorphum</i> - <i>Paspalum pumilum</i>	3 estratos: 5-10cm dominado por gramíneas; 20-30 cm dominado por gramíneas erectas 50 cm de pastos altos.	CS, SE, CSNE

DISCUSIÓN

Los pastizales estudiados, si bien fisionómicamente son relativamente simples, mostraron una marcada heterogeneidad en términos florísticos. A partir de un número extenso de observaciones sistemáticas realizadas en una amplia porción del territorio uruguayo se pudieron reconocer cinco comunidades principales y catorce sub-comunidades de pastizal (ver también Lezama *et al.*, 2019).

La clasificación sugiere que el factor principal que controla la heterogeneidad florística, separando por un lado a los pastizales ralos y por otro los densos, es la disponibilidad de agua relacionada a un conjunto de factores topográficos y edáficos que la determinan (Figura 2). En segundo lugar aparece la variación en el material geológico formador de suelos, separando a los pastizales ralos y densos en subtipos. Estos mismos factores fueron identificados como los controles principales de la heterogeneidad por Battista *et al.* (2014) en las sabanas de Entre Ríos y por Gautreau y Lezama (2009), en la vegetación leñosa de las Sierras de Uruguay.

Nuestros resultados modifican la descripción habitual de los pastizales de Uruguay que los separa simplemente en campos del norte y campos del sur (Soriano *et al.*, 1991), o en distintos tipos de campo según la profundidad y la textura del suelo (Rosengurt, 1944). Alternativamente, nuestros datos sugieren una diferenciación de los pastizales en cinco grandes grupos, con fisonomías y distribuciones geográficas distintivas, que obedecen a la acción combinada del sustrato geológico y de la topografía, sin evidencias de que la latitud juegue un rol importante.

Anteriormente, Lezama *et al.* (2006) clasificaron los pastizales de la zona del basalto superficial en tres unidades principales de acuerdo a su posición a lo largo de un gradiente ambiental principal: estepas xerofíticas, pastizales meso xerofíticos y pastizales meso hidrofíticos. La clasificación propuesta en este trabajo simplemente agrupa las primeras dos unidades en la comunidad de Pastizales ralos, mientras que la unidad de pastizales meso hidrofíticos se corresponde con

los ahora denominados pastizales densos.

Un aspecto llamativo es que los pastizales ralos y densos de la Cuesta basáltica difieren de sus contrapartes de las otras regiones desde el punto de vista de su composición en tipos funcionales de planta. Tanto en los pastizales ralos como los densos, las hierbas son considerablemente más importantes en términos de cobertura en todas las regiones geomorfológicas, a excepción de la Cuesta basáltica. A su vez, entre las especies indicadoras de estas comunidades hay varias especies de bajo valor forrajero o directamente catalogadas como malezas lo que sugiere también un potencial ganadero menor.

Las tipologías de vegetación, como la que proponemos, proveen un marco para extrapolar información puntual de ecología y manejo de pastizales. El esquema de comunidades es aplicable a situaciones bajo pastoreo y dentro de las regiones eminentemente ganaderas del Uruguay. Dado que las unidades fitosociológicas difieren en términos de su composición florística y funcional, desde el punto de vista de su manejo es esperable que sea necesario considerar las particularidades de cada una en aspectos como la fenología (floración y fructificación) o ciclo de producción de hojas. En efecto, el manejo ganadero debería tender a tratarlos diferencialmente a través de subdivisiones que así lo permitan (Oesterheld *et al.*, 2005, Cid *et al.*, 2011).

Hasta ahora en Uruguay ha sido habitual referirse a los pastizales o campos según la localidad o región en la que ocurren. Un ejemplo claro de esto en el ámbito agronómico es cuando se reportan los resultados de producción forrajera (Gallego *et al.*, 2017). A la luz de nuestros datos, estas generalizaciones presentan limitaciones importantes, no es suficientemente preciso referirse a una comunidad de campo profundo de sierras cuando ésta podría ser más similar a una de la región centro sur o sedimentaria que a otra comunidad de la misma región. En consecuencia, los resultados de este trabajo implican un cambio en los marcos de extrapolación y de contextualización de observaciones.

La clasificación que proponemos abre nuevas preguntas y perspectivas de investigación. ¿Difieren las comunidades en su respuesta al pastoreo? ¿Cómo varía la receptividad entre comunidades? (Lezama *et al.*, 2014, Gallego *et al.*, 2017). Es más, nuestra descripción de comunidades de pastizal es una base para el mapeo de pastizales a nivel nacional, un paso ineludible en la dirección de la implementación de su conservación y uso racional (Capítulo 2).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el convenio entre MGAP (RENARE) y UdelaR (Fac de Ciencias, Fac. de Agronomía): «Desarrollo de un mapa SIG de los pastizales naturales de las regiones geomorfológicas: Areniscas, Basalto, Cristalino Central, Cristalino del Este y Noreste».

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATISTA WB, LEÓN RJC, PERELMAN SB.** 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la Región de Laprida, Prov. de Buenos Aires, Argentina. *Phytocoenologia*, 16: 465-480.
- BATISTA WB, ROLHAUSER AG, BIGANZOLI F, BURKART SE, GOVETOL, MARANTA A, RABADÁN M.** 2014. Las comunidades vegetales de la sabana del parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana, nueva serie*, 2: 5-38.
- BOSSI J, NAVARRO R.** 1991. *Geología del Uruguay*. Universidad de la República. Montevideo. 453 pp.
- BURKART SE, LEÓN RJC, MOVIA CP.** 1990. Inventario fitosociológico del Pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*, 30: 27-69.
- BURKART SE, LEÓN RJC, PERELMAN SB, AGNUSDEIM.** 1998. The Grasslands of the Flooding Pampa (Argentina): floristic heterogeneity of natural communities of the southern riosalado basin. *Coenoses*, 13:17-27.
- CID MS, GRECCO RC, OESTERHELD M, PARUELO JM, CIBILSAF, BRIZUELA M A.** 2011. Grass-fed beef production systems of Argentina's flooding pampas: Understanding ecosystem heterogeneity to improve livestock production. *Outlook on AGRICULTURE*, 40: 181-189.
- EWALD J.** 2003. A critique for phytosociology. *Journal of Vegetation Science*, 14: 291-296.
- GALLEGOF, LEZAMAF, PEZZANIF, LÓPEZ-MÁRSICO L, LEONI E, MELLO AL, COSTA B.** 2017. Estimación de la productividad primaria neta aérea y capacidad de carga ganadera: un estudio de caso en Sierras del Este, Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 21: 120-130.
- GAUTREAU P, LEZAMA F.** 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*, 19: 81-92.
- GOLLUSCIO R, DEREGBUS A, PARUELO JM.** 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8: 265-284.
- LEÓN RJC, BURKART SE, MOVIA CP.** 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (Partidos de Magdalena y Brandsen, Pcia.de Bs. As.). *Vegetación de la República Argentina, Serie Fitogeográfica* 17, pp 1-90. INTA, Buenos Aires.
- LEZAMAF, ALTESORA, LEÓN RJC, PARUELO JM.** 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral* 16: 167-182.
- LEZAMA F, ALTESOR A, PEREIRA M, PARUELO JM.** 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. Pp. 15-32.
- LEZAMA F, BAEZA S, ALTESORA, CESA A, CHANETON EJ, PARUELO JM.** 2014. Variation of grazing induced vegetation changes across a large scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25: 8-21.

- LEZAMA F, ALTESOR A, PEREIRA M, PARUELO JM.** 2019. *Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. Phytocoenology.* DOI: 10.1127/phyto/2019/0215
- MCCUNE B, MEFFORD MJ.** 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.0.* MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- MGAP CGA-DIEA.** 2011. Censo General Agropecuario. Montevideo. Uruguay
- MUELLER-DOMBOIS D, ELLENBERG H.** 1974. *Aims and methods of vegetation ecology.* John Wile, New York, US. 547 pp.
- OESTERHELD M, ARAGÓN R, GRIGERA G, OYARZÁBAL M, SEMMARTIN M.** 2005. ¿Cómo deben percibir la heterogeneidad quienes manejan la vegetación de los agroecosistemas? El caso de la Pampa Deprimida. *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando JC León, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.* pp. 131-144.
- PANARIO D.** 1988. Geomorfología del Uruguay. Publicación de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Uruguay. 31pp.
- PARUELO JM, GOLLUSCIO RA, GUERSCHMAN JP, CESA A, JOUVE VV, GARBULSKY MF.** 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 385-395.
- ROSENGURTT B, GALLINAL JP, BERGALLI L, CAMPAL EF.** 1939. La variabilidad en la composición de las praderas: segunda contribución. *Revista de la AIA, vol. 11, no. 3.*
- ROSENGURTT B.** 1944. Las formaciones campestres y herbáceas del Uruguay. Cuarta Contribución, Agros N°134. Montevideo.
- SORIANO A, LEÓN RJC, SALA OE, LAVADO RS, DEREGIBUS VA, CAUHÉPÉ MA, SCAGLIA OA, VELÁZQUEZ CA, LEMCOFF JH.** 1991. Rio de la Plata grasslands. En: R Coupland (Ed). *Natural grasslands: introduction and western hemisphere,* Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo, PP. 367-407.

Capítulo 2

Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización

¹Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.

RESUMEN

En este trabajo describimos la variación espacial de las comunidades de pastizales naturales y otros usos/coberturas del suelo en 4 regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas: «Cuesta Basáltica», «Sierras y Lomadas del este», «Centro-Sur» y «Cuenca Sedimentaria del Noreste». El trabajo actualiza las cartografías generadas por Baeza *et al.* (2011), a la vez que amplía el área cubierta por las mismas, al relevar por completo las regiones analizadas. Las cartografías están generadas a partir de la clasificación supervisada de imágenes Landsat 8 y una extensa base de datos de vegetación relevada a campo. La aproximación implicó la clasificación por separado del uso/cobertura del suelo en cada región analizada. Dentro de cada región se generaron clasificaciones independientes de cada pasada (path) del satélite (involucrando varias escenas y al menos dos fechas contrastantes) que fueron unidas a posteriori para generar el mapa final. El área total cartografiada cubre aproximadamente 13,3 millones de hectáreas, algo más del 75 % del territorio nacional. El

60 % de esa superficie está cubierta por pastizales naturales, (pastizales densos 46,9% y pastizales ralos 13%), siendo el uso/cobertura del suelo dominante en la mayor parte de las regiones analizadas con excepción de la región Centro-Sur. Los mapas realizados presentan altos niveles de acierto con valores de exactitud global entre 86 y 97 %, y errores de omisión y comisión, bajos y equitativamente distribuidos. Si bien no realizamos una comparación formal con los mapas presentados en Baeza *et al.* (2011), existe una pérdida cercana al 20% en la superficie cubierta por pastizales naturales. Estos resultados coinciden con el avance de la frontera agropecuaria en Uruguay y la región reportado en otros trabajos y resaltan la importancia de las políticas de conservación del pastizal. Los mapas generados constituyen información básica para analizar el cambio en el uso del suelo, modelar aspectos muy importantes del funcionamiento ecosistémico, evaluar los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la diversidad, generar políticas de ordenamiento territorial y gestionar de manera más eficiente los recursos naturales.

* sbaeza@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN

La distribución espacial de la vegetación es un componente de la heterogeneidad y puede definirse como la variación en la composición de especies dentro de un área determinada, representando el componente geográfico en la diversidad de especies vegetales (Chaneton, 2005). La cobertura del suelo y su uso (las modificaciones que los humanos hacemos de la cobertura original) son los principales controles en el espacio y en el tiempo del ciclado e intercambio de carbono, energía y agua, dentro y entre los diferentes sistemas de la Tierra (Townshend, 1992). Por otro lado, la cuantificación de la cobertura/uso del suelo tiene una gran relevancia estratégica. Dado que la superficie agrícola es el principal control de los volúmenes producidos en años climáticamente normales, numerosos actores políticos, económicos y sociales requieren de esa información para planificar acciones, reducir la incertidumbre y/o mejorar la asignación de recursos (Paruelo *et al.*, 2004). A pesar de su importancia ecológica y económica las caracterizaciones del uso/cobertura del suelo en Uruguay y la región distan mucho de ser completas.

Los Pastizales del Río de la Plata constituyen una de las áreas más extendidas de pastizales naturales en el mundo, abarcando una superficie de más de 70 millones de hectáreas, cubriendo la gran planicie del centro-este de Argentina, Uruguay y el sur de Brasil (Soriano, 1991). En las últimas décadas las zonas ocupadas por este ecosistema han sido reemplazadas fundamentalmente por cultivos, pasturas implantadas y forestaciones (Paruelo *et al.*, 2001; Jobbágy *et al.*, 2006; Paruelo *et al.*, 2006; Baeza *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2014; Graesser *et al.*, 2015; Volante *et al.*, 2015). Según Hoekstra *et al.* (2005) los pastizales templados son el bioma con mayor riesgo de extinción, y la región correspondiente a los pastizales del Río de la Plata se encuentra en «peligro» o «peligro crítico», debido a que poseen un cociente entre superficie transformada y superficie protegida de los más altos del mundo.

Prácticamente no existen trabajos que reporten cambios en el uso/cobertura del suelo en el cono sur de América del Sur (Graesser *et al.*, 2015) y menos aún, la sustitución de pastizales naturales por otros usos del suelo, en concordancia con el trabajo de Overbeck *et al.* (2007), que define a los pastizales naturales como el «bioma olvidado». Las descripciones espacialmente explícitas de la cobertura y uso del suelo en los pastizales del Río de la Plata son relativamente escasas. Estas pueden separarse en dos grandes grupos, por un lado clasificaciones parciales, de algunos miles de km², generalmente realizadas a partir de clasificaciones de imágenes satelitales de alta resolución espacial (Landsat, CBERS, etc.) (Guerschman *et al.*, 2003; Baldi *et al.*, 2006; Baldi y Paruelo 2008; Baeza *et al.*, 2010; Baeza *et al.*, 2011). Por otro lado, existen descripciones globales o continentales generalmente construidas a partir de imágenes de satélite con media o baja resolución espacial y alta resolución temporal (MODIS, AVHRR, SPOT-VEGETATION) (DeFries *et al.*, 1998; Hansen *et al.*, 2000; Eva *et al.*, 2004; Baeza *et al.*, 2014; Graesser *et al.*, 2015; Volante *et al.*, 2015). La mayor parte de estos trabajos agrupan bajo una única clase de «pastizal» a comunidades vegetales heterogéneas desde el punto de vista florístico y/o fisonómico, limitándose a separar únicamente el uso/cobertura de la tierra en grandes categorías (cultivos, forestación, pastizales, etc.).

En un antecedente directo a este trabajo (Baeza *et al.*, 2011) se describe con precisión y gran nivel de detalle el uso/cobertura del suelo de las cuatro regiones mayoritariamente ganaderas de Uruguay, con especial énfasis en la cartografía de las comunidades de pastizales naturales. Los mapas generados en ese trabajo cubrían aproximadamente el 65% de las regiones relevadas y el 46 % del territorio nacional. Estos fueron construidos a partir de clasificaciones supervisadas de imágenes Landsat de diferentes fechas entre los años 2004 y 2009. En el presente trabajo actualizamos y ampliamos la cartografía de las mismas cuatro regiones, relevándolas en toda su extensión y con datos de campo e imágenes de satélite del periodo 2014-2016. Esto brinda una descripción más actualizada

del uso/cobertura del suelo en la mayor parte de Uruguay y sienta las bases para la comparación de ambas series de mapas evaluando los cambios en el uso del suelo en el pasado reciente y la consecuente pérdida de pastizales naturales.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El área de estudio abarca aquellas regiones de Uruguay donde la ganadería es la actividad predominante. Las regiones des-

criptas son «Cuesta Basáltica», «Sierras y Lomadas del este», «Centro-Sur» y «Cuenca Sedimentaria del Noreste» (el mapa de esta región comprende también a la Isla Cristalina de Rivera y el Retroceso del frente de Cuesta), según el criterio geomorfológico y la delimitación espacial propuesta por Panario (1988) (Figura 1). El uso/cobertura del suelo en estas regiones había descrito parcialmente con anterioridad (Baeza *et al.*, 2011). A diferencia del antecedente directo, aquí describimos en forma completa todas las regiones nombradas.

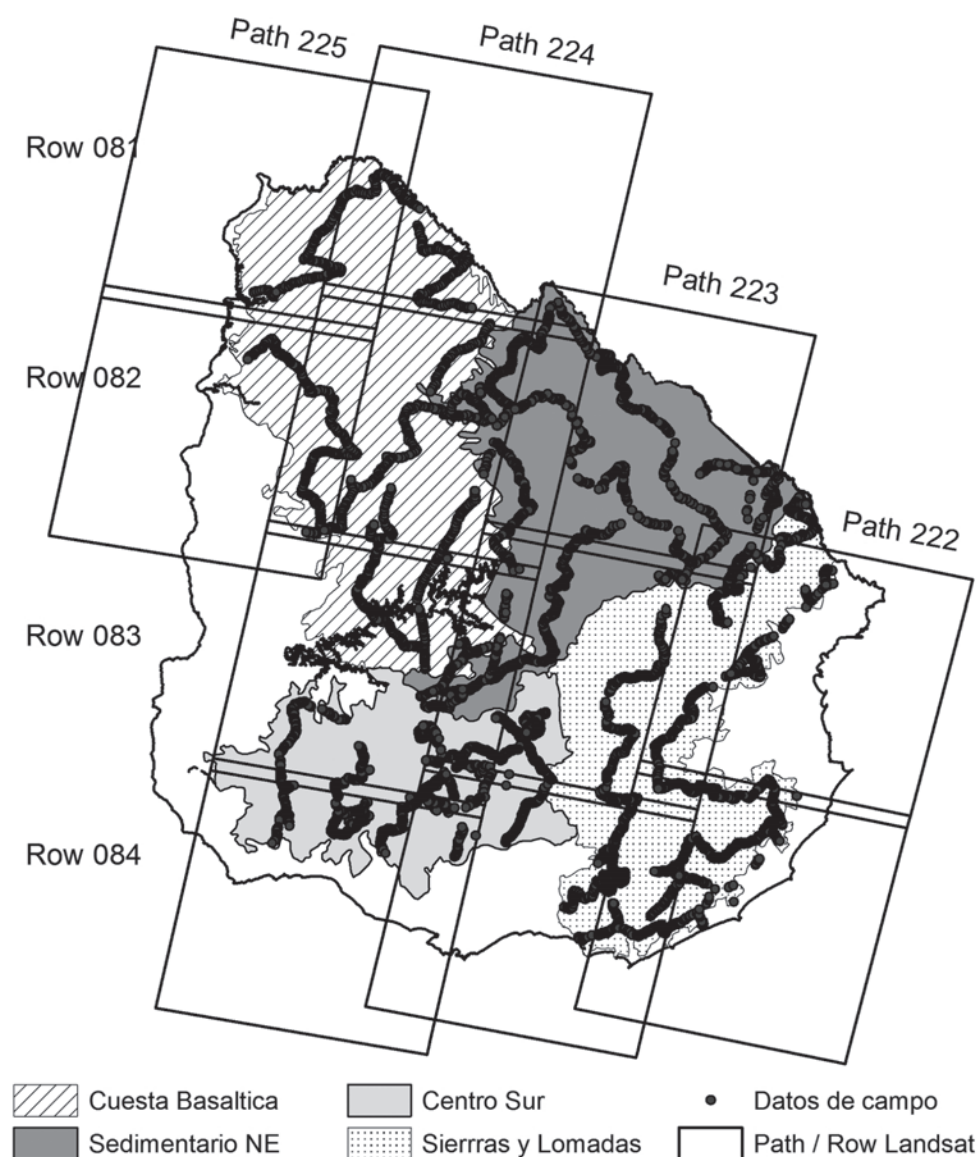


Figura 1. Regiones geomorfológicas relevadas según la delimitación propuesta por Panario (1988), distribución de los datos de campo y escenas Landsat involucradas en las cartografías. Sedimentario NE: Cuenca Sedimentaria del Noreste (el área de estudio en este caso incluye a la isla cristalina de Rivera).

La heterogeneidad de la vegetación herbácea de la zona de estudio ha sido descrita por Lezama *et al.* (2019 y Capítulo 1) utilizando el método fitosociológico a partir de 313 censos de vegetación distribuidos en las diferentes regiones analizadas. En el Capítulo 1 se identifican cinco comunidades de pastizales naturales, dos exclusivas de la región basáltica y tres que se repiten en el resto de las regiones analizadas. Una de las cinco comunidades descritas por Lezama *et al.* (2019 y Capítulo 1) es marginal en términos territoriales y no se discrimina del resto en el presente trabajo. Los mapas de cada región discriminan entonces, dos comunidades de pastizal (pastizales densos y pastizales ralos), además de un conjunto variable de otros usos/coberturas del suelo que permiten describir la heterogeneidad del área. Una descripción completa del método fitosociológico y las comunidades descritas puede verse en el Capítulo 1.

Obtención y procesamiento de las imágenes

Las clasificaciones generadas utilizan en todos los casos imágenes del satélite Landsat 8, de más de un periodo al año, de forma de captar momentos contrastantes en la fenología de la vegetación (Guerschman *et al.*, 2003). Las imágenes fueron obtenidas del USGS. (http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/Satellite_Products), teniendo en cuenta los siguientes aspectos: 1) la fecha de las imágenes corresponde a las fechas de realización de las campañas de campo o a la primavera y verano inmediatamente anteriores; 2) las fechas entre los diferentes path (imágenes correspondientes a la misma pasada del satélite con condiciones de adquisición muy similar) que cubren una región en cada estación son lo más próximas posibles, de forma de minimizar las diferencias en el estado fenológico de los diferentes usos/coberturas del suelo (todas las regiones analizadas son cubiertas por el satélite Landsat en pasadas o «Paths» que ocurren en diferentes días); y 3) que la presencia de nubes en la combinación de escenas utilizadas en la región fuera lo más baja posible.

Todas las imágenes fueron sometidas a correcciones radiométricas y atmosféricas de forma de hacer comparable la información en tiempo y espacio (Chuvieco, 2006). La corrección radiométrica se realizó a través de los parámetros provistos por el sensor (Gain y Bias), la fecha de adquisición (día juliano), el ángulo de elevación solar y la distancia de la tierra-sol. La corrección atmosférica de las imágenes se realizó separando el efecto producido por la dispersión Rayleigh de acuerdo a lo propuesto por Chander y Markham (2003) y Chander *et al.* (2007). Todas las imágenes fueron verificadas en cuanto a su nivel de georeferenciación, detectando en todos los casos desplazamientos menores a un pixel respecto a imágenes orto-rectificadas y caminería en formato vectorial. Todas las imágenes fueron reproyectadas al sistema de referencia UTM 21s con datum WGS84.

Para cada región y cada Path se generó una imagen compuesta resultante de la unión espacial de las imágenes corregidas de diferentes escenas y de la unión temporal de las bandas reflectivas (2, 3, 4, 5, 6 y 7) de cada estación (generalmente primavera y verano). Como resultado se obtuvo, en cada región, dos compuestos multitemporales consistentes en la unión de 2 o 3 escenas (Figura 1) y dos o tres fechas diferentes (12 o 18 bandas reflectivas). Cada uno de estos compuestos fue clasificado de forma independiente y unido a posteriori para la generación de los mapas finales de cada región.

Obtención de los datos de campo

Los datos para el entrenamiento y evaluación de los algoritmos de clasificación fueron obtenidos a partir de la realización de extensas campañas de campo, intentando abarcar la heterogeneidad de cada una de las regiones analizadas. La ruta de muestreo de los datos de campo se diseñó con un sistema de información geográfico, de forma que pase por todas las escenas y se acote a cada región de estudio. En la ruta se relevaron parches homogéneos de los tipos principales de pastizal presentes en la región o con un mismo uso/coertura del suelo

y se registró con GPS (Figura 1). Las clases registradas a campo fueron: pastizal ralo, pastizal denso, cultivo de verano, cultivo de invierno, verdeo, pastura implantada, forestación, monte nativo, arbustal, suelo desnudo, rastrojo, urbanización y agua. La base de datos total registrada a campo abarca información de 6603 observaciones sobre el uso/cobertura del suelo, distribuidas por el área de estudio. Se digitalizaron polígonos correspondientes a los límites de los lotes que incluían los registros de campo, y se les asignó una nueva clase, mediante la interpretación de la señal espectral de imágenes de primavera-verano-otoño, en falso color compuesto (RGB:543). Las clases finales fueron pastizal ralo, pastizal denso, pastura implantada, cultivo de verano, cultivo de invierno, doble cultivo, forestación, monte nativo, suelo desnudo, urbano y agua. La clase cultivo de invierno incluye a los verdeos, mientras que la clase suelo desnudo incluye a los rastrojos y a los suelos quemados con herbicida, tanto en primavera como en verano. En cada región, los polígonos se dividieron al azar en dos subconjuntos. El 70 % de los polígonos se utilizaron para entrenar el algoritmo de clasificación y el 30 % restante se utilizó como verdad de campo para construir la matriz de contingencia y evaluar el resultado de la clasificación de forma independiente.

Clasificación

Los diferentes compuestos multitemporales descritos más arriba fueron clasificados mediante el algoritmo de clasificación supervisada de máxima verosimilitud, uno de los más utilizados en teledetección, por su robustez y por ajustarse con rigor a la disposición original de los datos (Chuvienco, 2006). Cada clasificación obtenida fue sometida a un filtro modal móvil de 3x3 píxeles. Este tipo de filtro es comúnmente utilizado para suavizar la apariencia de «sal y pimienta» que aparece en las clasificaciones. El fenómeno se observa frecuentemente en clasificaciones digitales cuando existe una excesiva fragmentación. Suele ocurrir que píxeles de una cierta categoría se encuentran salpicados por píxeles asignados a otras categorías, perdiéndose

su unidad geográfica y dificultando la interpretación y posterior representación cartográfica. El esquema de clasificación (resolución conceptual o número de clases discriminadas) dependió de la región a clasificar y será detallado más adelante

Todas las clasificaciones fueron evaluadas mediante la construcción y análisis de matrices de contingencia entre el resultado de la clasificación (filas) y la información de los píxeles correspondientes a los polígonos de control reservados para tal fin (Congalton, 1991). A partir de la matriz se calculó la exactitud global, el coeficiente Kappa y las precisiones de productor y usuario.

Resolución conceptual y aproximación utilizada

El diferente grado de intensificación agrícola en las regiones geomorfológicas implicó aproximaciones diferentes para la obtención de los mapas finales. Las clasificaciones de las regiones «Cuesta Basáltica» y «Sierras y Lomadas del este» fueron generadas en una única etapa y discriminan las siguientes categorías: pastizal ralo, pastizal denso, cultivo de verano, cultivo de invierno, doble cultivo, forestación, monte nativo y suelo desnudo. Las clases pasturas implantadas y arbustales fueron removidas del esquema de clasificación debido a la imposibilidad de una correcta discriminación y a su presencia marginal en estas regiones.

A diferencia de las regiones arriba descritas, las regiones «Centro-Sur» y «Cuenca Sedimentaria del Noreste» presentan una actividad agrícola mucho más intensa. La fuerte presencia de cultivos de invierno y verano, verdeos, puentes verdes entre ciclos agrícolas y pasturas implantadas de diferente edad y estado de conservación, genera paisajes mucho más heterogéneos con señales espectrales muy variables, que dificultó la discriminación de los pastizales naturales. La aproximación utilizada para lidiar con esta variabilidad fue generar los mapas de cada región reportada en dos etapas. En una primera etapa (Producto 1) se discriminaron las siguientes categorías: Forestación, Monte nativo, Pastizales (una única categoría que incluye tanto a los pastizales densos como a los ralos)

y Uso agrícola intensivo. La categoría «Uso agrícola intensivo» incluye aquellas porciones del territorio que tuvieron una remoción total de la cobertura vegetal en el pasado inmediato y que estuvieron dedicadas al cultivo de herbáceas. La categoría fue clasificada en dos subclases unidas a posteriori: las parcelas agrícolas con alta actividad fotosintética (cultivos, verdeos y pasturas en crecimiento, con niveles moderados y altos de área foliar) y las parcelas agrícolas con baja o nula actividad fotosintética (rastros, barbechos, suelo desnudo preparado para siembras, cultivos emergiendo, pasturas implantadas recién enfiadas, etc). En la segunda etapa se enmascararon todas las áreas de cada región que no pertenecían a la clase pastizales. De esta forma se redujo enormemente la variabilidad espectral de las cubiertas, permitiendo discriminar entre las diferentes comunidades de pastizal. El mapa final de cada una de estas regiones (Producto 2) resulta de la superposición del producto 1 y la clasificación que discriminó entre ambas clases de pastizal, y consta de las siguientes categorías: Pastizales densos, Pastizales raros, Uso agrícola intensivo, Forestación y Monte nativo.

Todos los mapas generados incluyen además tres clases adicionales superpuestas sobre el resultado de la clasificación supervisada: agua, nubes y zonas urbanas. Las clases agua y nubes se obtuvieron aplicando una máscara construida con el software Fmask 3.1. (Zhu *et al.*, 2015), el cual utiliza información radiométrica de imagen para generar una máscara de agua, nubes y sombras. La clase urbano se obtuvo a partir de una máscara generada a mediante un vector de localidades, pueblos y ciudades del Uruguay obtenida de la Infraestructura de Datos Espaciales de Uruguay (<http://ide.uy/>).

El procesamiento digital de las imágenes y las clasificaciones se realizó con el software ENVI 4.6-IDL 7.0 y las operaciones SIG con el software ArcGis 10. A continuación se describen las características propias de las cartografías generadas para cada región.

Cuesta Basáltica

Se seleccionaron tres escenas pertenecientes al path 224: 224/081, 224/082 y 224/083 (fechas 7/9/2014, 14/2/2015) y dos

escenas pertenecientes al path 225: 225/081 y 225/082 (fechas 29/8/2014, 5/2/2015). Se realizaron seis campañas de campo en los meses de agosto y setiembre del 2015 para obtener los registros de cobertura a campo de toda la región (Figura 1). A partir de esta información se digitalizaron un total de 1699 polígonos. En el caso de los usos/coberturas del suelo vinculados a la agricultura (Cultivos de invierno y verano, doble cultivo y suelo desnudo en ambas fechas de adquisición de las imágenes) la digitalización de los polígonos implicó la interpretación de la señal espectral de las imágenes de la campaña agrícola anterior a partir de registros de campo de rastros/barbechos o nuevos cultivos y verdeos de invierno.

Sierras y Lomadas del Este

Se seleccionaron tres escenas pertenecientes al path 222: 222/082, 222/083 y 222/084 (fechas 15/11/2015, 18/2/2016) y dos escenas pertenecientes al path 223 (fechas 22/11/2015, 9/1/2016). Se realizaron un total de seis campañas de campo para abarcar toda la región. En los meses de octubre-noviembre del 2015 se realizaron las salidas a las "Sierras del este", mientras que en febrero-marzo 2016 las correspondientes a "Lomadas y Colinas". En total se digitalizaron 1912 polígonos correspondientes a los lotes donde se encontraban los registros de cobertura del suelo. Nuevamente, en el caso de los usos/coberturas del suelo vinculados a la agricultura se requirió la interpretación de la señal espectral de imágenes para momentos en los que no había datos de campo. En el caso de la región de Sierras se interpretó lo ocurrido durante el verano 2016 y en la región de Lomadas, lo ocurrido en la primavera 2015.

A pesar de los criterios explicitados para la selección de imágenes, una parte importante del área cartografiada en esta región permaneció cubierta de nubes. Con la combinación de imágenes elegidas la presencia de nubes tuvo su mayor expresión en la escena 222-084, fundamentalmente durante el verano 2016. Para paliar dicha situación la porción con mayor cobertura nubosa de esa escena fue reclasificada únicamente con imágenes de la primavera 2015. El «parche» fue generado clasificando nuevamente todo el path 222 a partir de los datos de

campo exclusivos de ese path (1121 lotes) y solamente con imágenes de primavera (22/11/2015). Como en este caso se cuenta con la información fenológica de sólo una fecha, fue necesario simplificar el número de clases de uso/cobertura de suelo. Las clases utilizadas fueron: pastizal ralo, pastizal denso, cultivo de invierno, pradera implantada, forestación, monte nativo y suelo desnudo; se agregaron además, las mismas máscaras que en el resto de los mapas, utilizando el procedimiento descripto. La clasificación obtenida se recortó con los límites del área nubosa de mayor magnitud y se superpuso al mapa principal. De esta forma se reduce significativamente el área cubierta con nubes y se minimizan los problemas de superposición de capas al limitar la superficie del parche a un único polígono.

Región Centro-Sur

Se seleccionaron 12 imágenes (cuatro escenas, tres fechas para cada una) para caracterizar el área de estudio. Para el path 223 se utilizaron las escenas 223/083 y 223/084 y las fechas 22/11/2015, 10/2/2016 y 17/6/2016. Para el path 224 se utilizaron las escenas 224/083 y 224/084 y las fechas 29/11/2015, 16/1/2016 y 8/6/2016. Se realizaron cuatro campañas de campo en los meses de Julio y agosto del 2016 para obtener los registros de cobertura a campo de toda la región (Figura 1). A partir de esta información se digitalizaron 1392 polígonos pertenecientes a las diferentes categorías.

Cuenca Sedimentaria del Noreste

Se seleccionaron ocho imágenes (cuatro escenas, dos fechas para cada una) para caracterizar el área de estudio. Para el path 223 se utilizaron las escenas 223/082 y 223/083 y las fechas 6/11/2015 y 19/6/2016. Para el path 224 se utilizaron las escenas 224/082 y 224/083 y las fechas 29/11/2015 y 8/6/2016. Se realizaron cuatro campañas de campo en los meses de setiembre y octubre del 2016 para obtener los registros de cobertura a campo de toda la región (Figura 1). A partir de esta información se digitalizaron 1600 polígonos pertenecientes a las diferentes categorías.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El área total cartografiada cubre aproximadamente 13,3 millones de hectáreas, algo más del 75 % del territorio nacional. Estos mapas representan no sólo una actualización de los mapas generados en su antecedente directo (Baeza *et al.*, 2011), sino una ampliación del área descripta del orden de 5 millones de hectáreas. Los mapas representan una mejora sustancial en el conocimiento de nuestro territorio al describir con gran precisión y nivel de detalle el uso/cobertura del suelo en Uruguay, en particular, las comunidades de pastizales naturales. La mayor parte de los trabajos a nivel local (Cal *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2014), regional (Guerschman *et al.*, 2003; Baldi *et al.*, 2006) o continental/mundial (Friedl *et al.*, 2002; Eva *et al.*, 2004; Friedl *et al.*, 2010; Clark *et al.*, 2012; Graesser *et al.*, 2015), discriminan una única clase de pastizales. Nuestro trabajo discrimina con precisión entre diferentes comunidades de pastizal definidas a partir de su composición florística, un resultado novedoso en la literatura debido a la complejidad de separar vegetación con comportamiento espectral similar y una alta heterogeneidad en la composición florística (Hill *et al.*, 2005; Wright y Wimberly, 2013; Schuster *et al.*, 2015).

Este trabajo representa una mejora sustancial respecto a los antecedentes de descripciones de uso/cobertura del suelo en nuestro país, al describir casi toda la superficie del Uruguay, con gran nivel de detalle tanto en lo que refiere a la resolución espacial como conceptual. A diferencia de otros trabajos que cubren todo el territorio uruguayo con resolución espacial alta o media (DeFries *et al.*, 1998; Hansen *et al.*, 2000; Baeza *et al.*, 2014; Graesser *et al.*, 2015; Volante *et al.*, 2015), los mapas aquí generados cubren la mayor parte de Uruguay a partir de imágenes de 30 x 30 m. Separan además las categorías de mayor transformación antrópica, con remplazo total de la cobertura vegetal, de aquellas de menor grado de transformación (por ej. pastizales naturales de pasturas implantadas u otras herbáceas cultivadas, o montes nativos de forestaciones comerciales) brindando información muy útil para la gestión de los recursos naturales.

El 60 % de la superficie cartografiada (casi 8 millones de hectáreas) está cubierta por pastizales naturales (pastizales densos 46,9% y pastizales ralos 13%), siendo el uso/cobertura del suelo dominante en la mayor parte de las regiones analizadas con excepción de la región Centro-Sur. El resto de la superficie estuvo ocupada principalmente por uso agrícola intensivo (cultivos, verdes y pasturas) que cubrió el 22% del área cartografiada, seguido por Forestación (7,8%) y Monte nativo (5,5%). Las demás categorías definidas son marginales en el paisaje y ocupan proporciones muy bajas del área de estudio. Algo menos del 3 % de la superficie analizada estuvo cubierta por nubes y sombras y no pudo ser cartografiada.

Los mapas realizados presentan altos niveles de acierto, con valores de exactitud global entre 86 y 97 % de los píxeles de los datos de validación correctamente clasificados, dependiendo de la región considerada. Las precisiones de productor y usuario (o su contracara, los errores de omisión y comisión) fueron altas y equitativamente distribuidas. Estos niveles de exactitud son similares o superiores a trabajos similares en Uru-

guay y la región (Guerschman *et al.*, 2003; Baldi *et al.*, 2006; Baeza *et al.*, 2010; Baeza *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2014). La exactitud para las clases de pastizal es algo menor, generalmente como resultado de la mezcla entre comunidades de pastizal, resultado esperable dada su similitud fisonómica y funcional respecto al resto de las categorías discriminadas y reportado en trabajos previos (Baeza *et al.*, 2010; Baeza *et al.*, 2011). De todas maneras las precisiones para las categorías de pastizal fueron muy buenas, con valores mínimos de 71,9% en la precisión de usuario de los pastizales ralos de Basalto y valores máximos de 99,7 en la precisión de productor de los pastizales densos de la región Centro Sur. A continuación, se presentan los resultados para cada una de las regiones analizadas.

Cuesta Basáltica

La clasificación para la región del basalto (Figura 2), reveló que el 74,7% del área cartografiada está cubierta de pastizales naturales; 24,8% corresponden a Pastizales ralos y 49,8% a Pastizales densos. El 5,8% corresponden a Cultivo de verano, el

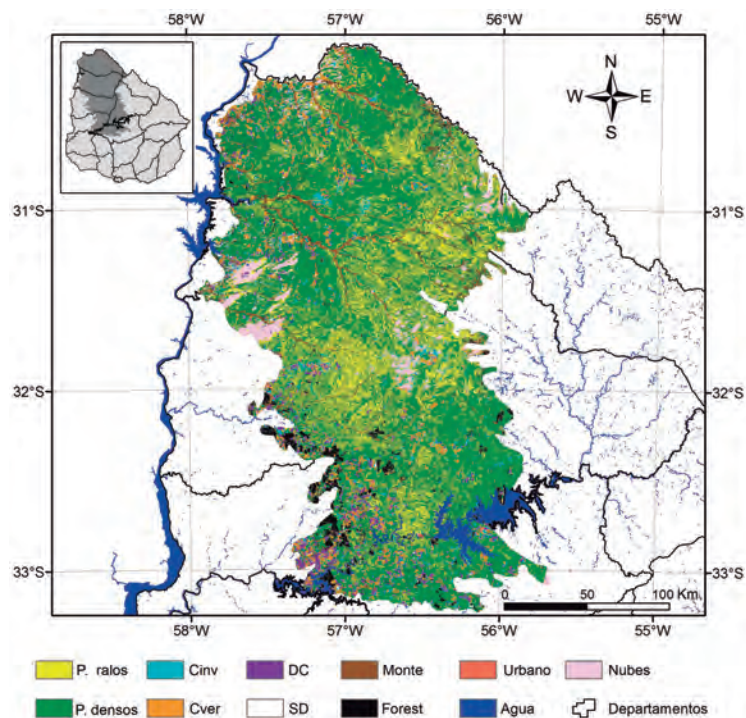


Figura 2. Mapa de uso/cobertura del suelo de la región Cuesta Basáltica. P. ralos: Pastizales ralos; P. densos: Pastizales densos. Cinv: cultivos de invierno; Cver: cultivos de verano; DC: doble cultivo (dos ciclos agrícolas, cultivos o verdes por año); SD: suelo denudo en ambas fechas de adquisición de las imágenes; Forest.: Forestación.

Tabla 1. Matriz de contingencia entre los resultados de la clasificación y la verdad de campo expresada en porcentajes (a) y píxeles (b) de la región de la cuesta basáltica. C. ver: cultivos de verano, C. inv: cultivos de invierno, D. cult: doble cultivo, Forest: forestación, P. ralo: pastizal ralo, P. denso: pastizal denso, S.D: suelo desnudo.

Clasificación	Verdad de campo								Total
	C. ver	C. inv	D. cult	Forest	Monte	P. ralo	P. denso	S.D	
C. ver	84,7	2,5	9,1	0,7	0,6	0,1	0,1	12,0	25,4
C. inv	0,8	84,2	7,2	0,2	0,1	1,0	0,6	1,3	6,8
D. cult	12,7	1,7	82,4	0,1	0,4	0,0	0,2	0,0	14,4
Forest	0,1	0,2	0,0	97,7	0,8	0,0	0,8	0,0	11,0
Monte	0,0	0,0	0,0	0,6	96,4	0,0	0,0	0,0	3,1
P. ralo	0,3	9,8	0,1	0,3	0,7	80,8	13,0	1,9	13,9
P. denso	0,6	0,9	0,8	0,3	1,0	18,1	85,0	0,4	22,8
S.D	0,7	0,8	0,2	0,1	0,0	0,1	0,3	84,4	2,6
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Clasificación	Verdad de campo								Total
	C. ver	C. inv	D. cult	Forest	Monte	P. ralo	P. denso	S.D	
C. ver	20688	138	1027	64	16	6	23	270	22232
C. inv	198	4622	820	17	4	107	127	29	5924
D. cult	3113	94	9345	13	11	0	37	0	12613
Forest	34	8	5	9422	23	0	158	1	9651
Monte	0	0	0	53	2677	0	3	0	2733
P. ralo	76	535	12	30	19	8710	2690	42	12114
P. denso	150	51	89	31	28	1949	17661	10	19969
S.D	181	41	25	12	0	9	64	1903	2235
Total	24440	5489	11335	9643	2778	10781	20771	2255	87492

4,3% a Cultivos de invierno, el 2,9% a Doble cultivo, el 0,2% a Suelo desnudo, el 3,6% a Forestación, el 3,1% a Monte nativo, el 2,6 % a agua, el 2,9% a nubes y el área urbana es despreciable. La evaluación de la clasificación presentó muy bue-

nos resultados. La matriz de contingencia (tabla 1) reveló una exactitud global del 86% mientras que el coeficiente kappa fue del 83%. La exactitud (usuario y productor) de cada clase del mapa se muestra en la tabla 2.

Tabla 2. Exactitud de productor y usuario por clase (expresada en porcentaje) de la clasificación de la región cuesta basáltica. C. verano: cultivos de verano, C. invierno: cultivos de invierno, D. cultivo: doble cultivo, P. ralo: pastizal ralo, P. denso: pastizal denso, S.D: suelo desnudo.

Clase	Exactitud (%)	
	Productor	Usuario
C. verano	84,7	93,1
C. invierno	84,2	78,0
D. cultivo	82,4	74,1
Forestación	97,7	97,6
Monte	96,4	98,0
P. ralo	80,8	71,9
P. denso	85,0	88,4
S. desnudo	84,4	85,2

Sierras y Lomadas del Este

La clasificación perteneciente a las regiones de Sierras y Lomadas del Este reveló que el 66,2% del área cartografiada está cubierta por pastizales naturales (2.110.493 ha), 16% corresponden a Pastizales ralos y 50,2% a Pastizales densos. El 2,4% corresponden a Cultivo de verano, el 4% a Cultivos de invierno, el 1,9% a Doble cultivo, el 2,3% a Suelo desnudo, el 11,8% a Forestación, el 8,1% a Monte nativo, el 0,6 % a agua y el área urbana es despreciable (Figuras 3 y 4). Estas superficies son el resultado de la clasificación de la región en 2 etapas. La primera clasificación generada con 2 fechas presentó una importante cobertura de nubes (12,2%) (Fig. 3a), debido a la falta de disponibilidad de imágenes libres de nubes durante el verano 2016, fundamentalmente en las escenas co-

respondientes al path 224. Para paliar esta situación se realizó una clasificación adicional del área nubosa con una sola fecha (Fig. 3b). La figura 4 muestra el mapa original con la superposición del parche realizado a partir de la clasificación de imágenes de primavera para el área nubosa de mayor magnitud. La tabla 3 muestra la superficie cubierta por cada categoría, antes y después de considerar el área cartografiada solo con los datos de primavera, expresada como porcentaje del total del área de Sierras y Lomadas del este. La cobertura con nubes disminuyó casi un 10% aumentando la superficie reportada para las demás clases restantes, con excepción de las clases cultivo de verano y doble cultivo (estas categorías no fueron incluidas en el esquema de clasificación de las imágenes de primavera).

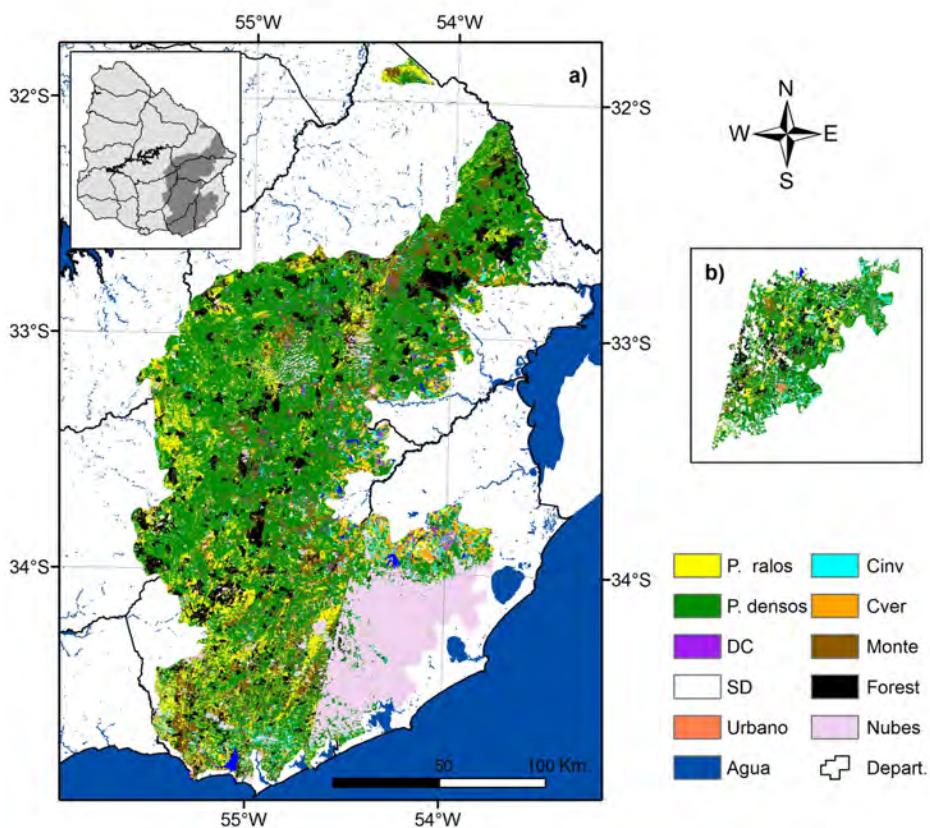


Figura 3. a) Mapa de uso/cobertura del suelo de las regiones de Sierras y Lomadas del este. P. ralos: Pastizales ralos; P. densos: Pastizales densos. Cinv: cultivos de invierno; Cver: cultivos de verano; DC doble cultivo (dos ciclos agrícolas, cultivos o verdeos por año); SD: suelo desnudo en ambas fechas de adquisición de las imágenes; Forest.: Forestación.; Depart. Departamentos. b) Clasificación para el área nubosa de mayor magnitud en el mapa 3a, generado exclusivamente a partir de imágenes de primavera

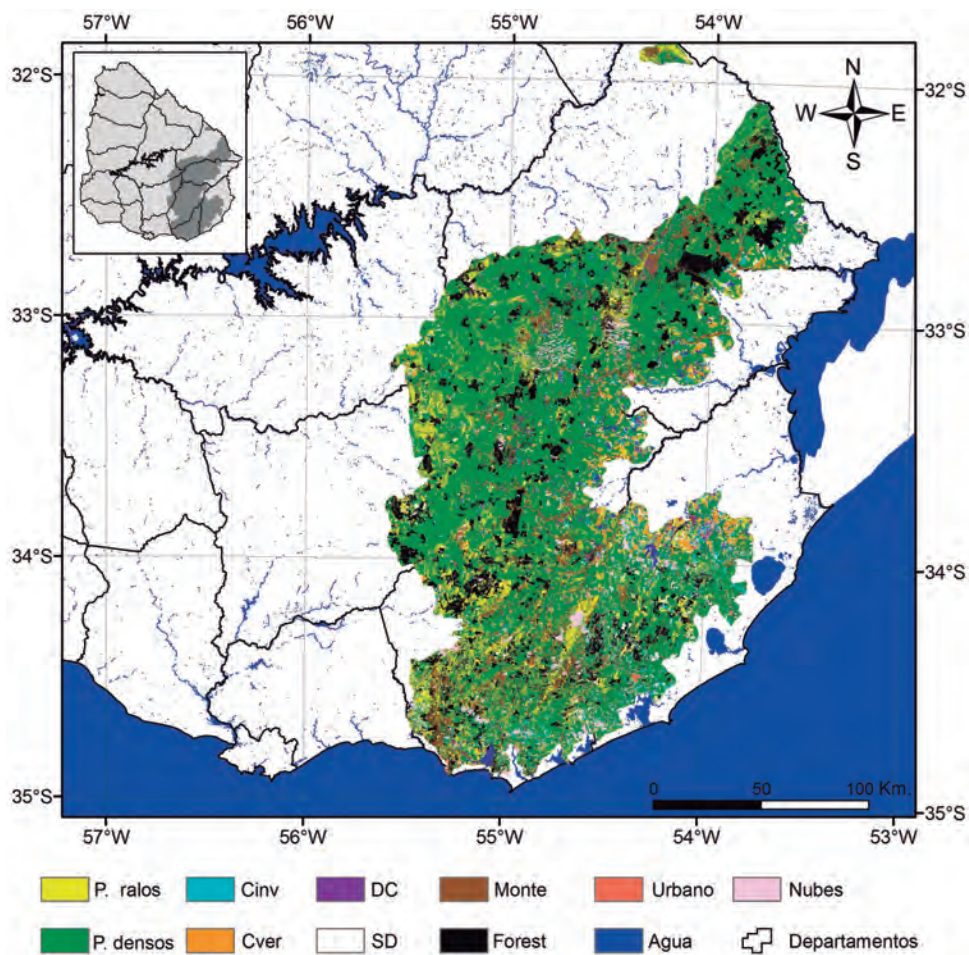


Figura 4. Mapa de uso/cobertura del suelo de las regiones de Sierras y Lomadas del Este resultante de la superposición del mapa original (Figura 3a) y la clasificación adhoc realizada para el área nubosa de mayor magnitud (Figura 3b). P. ralos: Pastizales ralos; P. densos: Pastizales densos. Cinv: cultivos de invierno; Cver: cultivos de verano; DC doble cultivo (dos ciclos agrícolas, cultivos o verdeos por año); SD: suelo denudo en ambas fechas de adquisición de las imágenes; Forest: Forestación.

Tabla 3. Superficie por clase, expresada como porcentaje del total del área de la región Sierras y Lomadas del Este, para la clasificación original con nube y para la suma de la clasificación original y la realizada exclusivamente con datos de primavera en el área nubosa mayoritaria. P. denso: pastizal denso, P. ralo: pastizal ralo, C. invierno: cultivo de invierno, C. verano: Cultivo de verano, D. cultivo: doble cultivo y S. desnudo: suelo desnudo.

Clase	Original	Sin nube
P. denso	45,5	50,2
P. ralo	14,8	16,0
Forestación	10,6	11,8
Monte	7,3	8,1
C. invierno	3,1	4,0
C. verano	2,4	2,4
D. cultivo	1,9	1,9
S. desnudo	1,6	23
Agua	0,5	0,6
Urbano	0,1	0,1
Nube	12,2	2,6

La evaluación de las clasificaciones, tanto el mapa original como en la reclasificación del área con nubes, presentaron muy buenos resultados. La matriz de contingencia de la clasificación original (Tabla 4) mostró una exactitud global del 92,9 % mientras que el coeficiente kappa fue del 91%. La exactitud (usuario y productor) de cada clase del mapa se muestra en la tabla 5. La clasificación realizada para reducir

la presencia de nubes en el mapa final mostró una exactitud global algo menor (88,6 %) que la clasificación original, aunque de todas maneras presentó buenos niveles de acierto. La tabla 6 muestra la matriz de contingencia entre los resultados de la clasificación del área nubosa y los datos de campo reservados para evaluarla y la tabla 7 muestra la exactitud del usuario y productor

Tabla 4. Matriz de contingencia entre los resultados de la clasificación y la verdad de campo expresada en porcentajes (a) y píxeles (b) para las regiones Sierras y Lomadas del Este. C. inv: cultivos de invierno, C. ver: cultivos de verano, D.C: doble cultivo, P. ralo: pastizal ralo, P. denso: pastizal denso, Forest: forestación, S.D: suelo desnudo.

a)		Verdad de campo							
Clasificación	C.inv	C.ver	D.C	P. ralo	P. denso	Forest	Monte	S. D	Total
C.inv	91,9	0,1	3,5	0,1	1,9	0,4	1,1	1,2	5,8
C.ver	0,0	94,6	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	6,8
D.C	0,4	0,7	88,0	0,0	2,0	0,0	1,5	0,0	3,6
P. ralo	0,8	0,2	0,5	85,1	2,8	0,6	0,9	12,7	9,2
P. denso	0,1	1,1	2,0	13,6	92,9	0,1	0,3	0,0	39,1
Forest	0,3	0,1	0,1	0,8	0,2	96,5	0,4	0,0	22,0
Monte	0,0	0,1	5,9	0,1	0,1	2,3	95,7	0,0	9,6
S. D	6,4	3,2	0,0	0,4	0,1	0,1	0,0	85,6	3,9
Total	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

b)		Verdad de campo							
Clasificación	C.inv	C.ver	D.C	P. ralo	P. denso	Forest	Monte	S. D	Total
C.inv	2573	2	57	5	434	55	57	25	3208
C.ver	0	3736	1	0	8	0	2	11	3758
D.C	12	27	1430	0	458	0	78	0	2005
P. ralo	23	9	8	4042	626	74	44	267	5093
P. denso	4	44	32	644	20935	14	15	0	21688
Forest	8	2	2	37	35	12105	22	0	12211
Monte	0	2	95	6	22	292	4918	0	5335
S. D	180	126	0	18	17	6	2	1801	2150
Total	2800	3948	1625	4752	22535	12546	5138	2104	55448

Tabla 5. Exactitud de productor y usuario por clase (expresada en porcentaje) de la clasificación de las regiones de Sierras y Lomadas del Este. C. invierno: cultivos de invierno, C. verano: cultivos de verano, D. Cultivo: doble cultivo, P. ralo: pastizal ralo, P. denso: pastizal denso, S. desnudo: suelo desnudo.

Clase	Exactitud	
	Productor	Usuario
C. invierno	91,9	80,2
C. verano	94,6	99,4
D. Cultivo	88,0	71,3
P. ralo	85,1	79,4
P. denso	92,9	96,5
Forestación	96,5	99,1
Monte	95,7	92,2
S. desnudo	85,6	83,8

Tabla 6. Matriz de contingencia entre los resultados de la clasificación y la verdad de campo expresada en porcentajes (a) y píxeles (b) para la clasificación del Path 222 exclusivamente a partir de imágenes de primavera. P. ralo: pastizal ralo, P. denso: pastizal denso, C. inv: cultivo de invierno, S.D: suelo desnudo, Forest: Forestación.

a)

Clasificación	Verdad de campo						Total
	P. ralo	P. denso	Monte	C. Inv	S.D.	Forest	
P. ralo	83,0	4,9	0,4	0,1	8,5	0,7	12,0
P. denso	16,3	88,3	1,0	4,5	0,2	0,2	47,8
Monte	0,1	0,2	96,5	0,1	0	5,3	9,3
C. Inv	0,4	5,7	0,7	92,9	3,5	3,5	7,4
S.D.	0,1	0,1	0,9	2,1	87,7	1,7	11,7
Forest	0,1	0,8	0,5	0,3	0,1	88,6	11,8
Total	100	100	100	100	100	100	100

b)

Clasificación	Verdad de campo						Total
	P. ralo	P. denso	Monte	C. Inv	S.D.	Forest	
P. ralo	3415	1067	14	2	455	35	4988
P. denso	672	19049	37	70	10	9	19847
Monte	4	49	3512	1	0	283	3849
C. Inv	16	1237	24	1434	188	186	3085
S.D.	5	14	33	32	4687	93	4864
Forest	2	162	18	5	3	4728	4918
Total	4114	21578	3638	1544	5343	5334	41551

Tabla 7. Exactitud de productor y usuario por clase (expresada en porcentaje) de la clasificación del path 222, exclusivamente con imágenes de primavera, en la región Sierras y Lomadas del Este. P. ralo: Pastizal ralo, P. denso: Pastizal denso, C Invierno: Cultivo de invierno, S.Desnudo: suelo desnudo,

Clase	Exactitud	
	Productor	Usuario
P. ralo	83,0	68,5
P. denso	88,3	96,0
Monte	96,5	91,2
C. Invierno	92,9	46,5
S. Desnudo	87,7	96,4
Forestación	88,6	96,1

Tanto en el mapa de Sierras y Lomadas del Este como en el de Cuesta Basáltica las clases pasturas implantadas y arbustales fueron removidas del esquema de clasificación. En el caso de las pasturas la decisión responde a la alta variación de su señal espectral y a su presencia relativamente poco importante en estas regiones. Las diferencias en el tipo de pastura (edad, especies presentes) y el manejo entre e intra potrero (enfardadas en diferentes fechas, pastoreos rotativos dentro del mismo potrero) hicieron imposible su discriminación. Los potreros con esta categoría están engrosando la superficie reportada para las clases discriminadas, probablemente la superficie de pastizales densos. En el caso de los arbustos, esta categoría estuvo muy poco representada en los datos de entrenamiento y clasificación por lo

que su discriminación no fue posible. Probablemente estos potreros hayan sido clasificados como pastizales cuando la densidad de arbustos era baja y como monte cuando su densidad/porte era muy alta.

Región Centro-Sur

La clasificación supervisada de la región Centro Sur abarcó un área total de 2.248.986 hectáreas. El 38,8% de la superficie cartografiada está cubierta por pastizales naturales; el Uso Agrícola intensivo (cultivos en diferente estado fenológico, barbechos, suelos desnudos o preparados para cultivar y pasturas implantadas) representó el 52 % de la superficie; la forestación, el 3,8 %; el monte nativo, el 2,3 %; mientras que las nubes, el agua y las

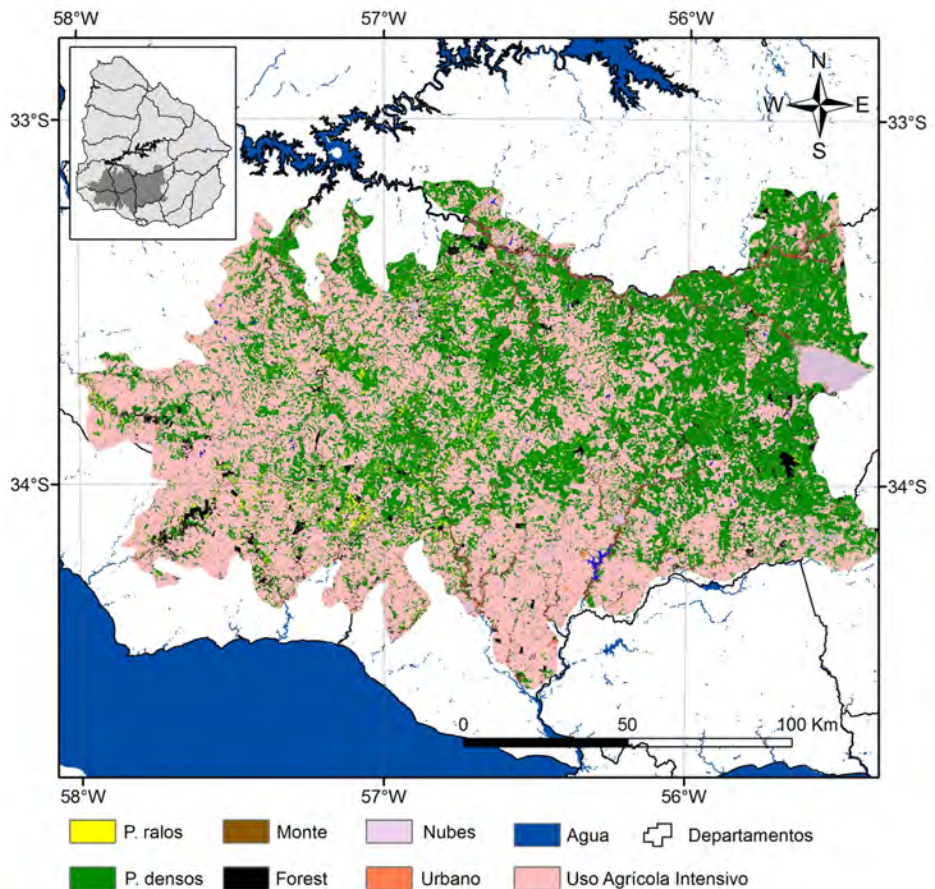


Figura 5. Mapa de uso/cobertura del suelo de la región Centro-Sur; Producto 2 (superposición del producto 1 y una clasificación exclusiva de las aéreas de pastizal, ver texto para más detalles). P. densos: Pastizales densos; P. ralos: pastizales ralos; Uso Agrícola Intensivo: incluye aquellas porciones del territorio que tuvieron una remoción total de la cobertura vegetal en el pasado inmediato y que estuvieron dedicadas al cultivo de herbáceas (cultivos, verdes y pasturas rastrojos, barbechos, suelo desnudo preparado para siembra); Forest: Forestación.

zonas urbanas representaron el 1,5, 0,2 y 0,1% de la superficie respectivamente. Este resultado pone de manifiesto el intenso avance de la agricultura sobre esta porción del país, resultado coincidente con lo reportado en otros trabajos (Baeza *et al.*, 2014; Graesser *et al.*, 2015; Volante *et al.*, 2015). La matriz del paisaje se invierte y la clase dominante dejan de ser los pastizales naturales dando paso a una matriz agrícola. Del 38,8% de la superficie cubierta por pastizales naturales, la mayor parte correspondió a Pastizales densos (37%), mientras que los Pastizales ralos ocuparon una superficie marginal (1,8%) (Figura 5).

La evaluación de la clasificación presentó muy buenos resultados en ambas

etapas del proceso. La matriz de contingencia del producto 1 reveló una exactitud global del 92% y un coeficiente Kappa de 0,89 (datos no mostrados), mientras que las del Producto 2, una exactitud global de 97% y un coeficiente Kappa de 0,94. La tabla 8 muestra la matriz de confusión para el Producto 2 de la región Centro-Sur y la tabla 9, la exactitud de usuario y productor de las diferentes categorías discriminadas. El mayor grado de mezcla (de todas maneras muy bajo) ocurrió en la categoría Pastizales ralos debido a la confusión de algunos píxeles con Pastizales densos o, en menor grado, con uso agrícola (asociado a la confusión entre roca en superficie y suelo desnudo).

Tabla 8. Matriz de contingencia entre los resultados de la clasificación y la verdad de campo expresada en porcentajes (a) y píxeles (b) para el producto 2 de la región Centro-Sur. P. denso: Pastizal denso; P. ralo: Pastizal ralo.

a)						
Clasificación	Verdad de campo					
	Forestación	Monte	Uso Agrícola	P. denso	P. ralo	Total
Forestación	85,9	1,9	0	0	1,1	4,4
Monte	0,5	97,7	0	0	0,0	2,3
Uso Agrícola	11,8	0,1	96,3	0,1	2,0	62,8
P, denso	1,6	0,1	3,5	99,7	7,9	29,6
P, ralo	0	0	0	0	88,8	0,7
Total	100	10	100	100	100	100

b)						
Clasificación	Verdad de campo					
	Forestación	Monte	Uso Agrícola	P. denso	P. ralo	Total
Forestación	3490	38	39	17	8	3592
Monte	23	1864	5	0	0	1892
Uso Agrícola	482	3	50364	31	14	50894
P. denso	68	2	1831	22031	54	23986
P. ralo	0	0	15	8	606	629
Total	4063	1907	52265	22087	682	81004

Tabla 9. Exactitud de productor y usuario por categoría (expresada en porcentaje) para la clasificación (producto 2) de la región Centro-Sur. P. denso: Pastizales densos; P. ralo: Pastizales ralos.

Clase	Exactitud (%)	
	Productor	Usuario
Forestación	85,9	97,2
Monte	97,8	98,5
Uso Agrícola	96,4	99,0
P. denso	99,8	91,9
P. ralo	88,9	96,3

Cuenca Sedimentaria del Noreste

La clasificación perteneciente a la Cuenca Sedimentaria del Noreste representó un área total de 3.402.721 de hectáreas. El 51,3% de la superficie cartografiada está cubierta por pastizales naturales; el Uso Agrícola intensivo (cultivos en diferente estado fenológico, barbechos, suelo desnudo o preparados para cultivar y pasturas implantadas) representó el 22,1 % de la superficie; la forestación, el 12,5%; el monte nativo, el 8,5 %;

mientras que las nubes, el agua y las zonas urbanas representaron el 3,3, 2 y 0,1% respectivamente. Los pastizales naturales, están mayoritariamente representados por Pastizales densos (47,6%), mientras que los Pastizales ralos ocuparon una superficie marginal (2,5%) (Figura 6).

La evaluación de las clasificaciones de la Cuenca Sedimentaria del Noreste también mostró muy buenos resultados en ambas etapas del proceso. La matriz de contingencia del Producto 1 reveló una exactitud global del 94% y

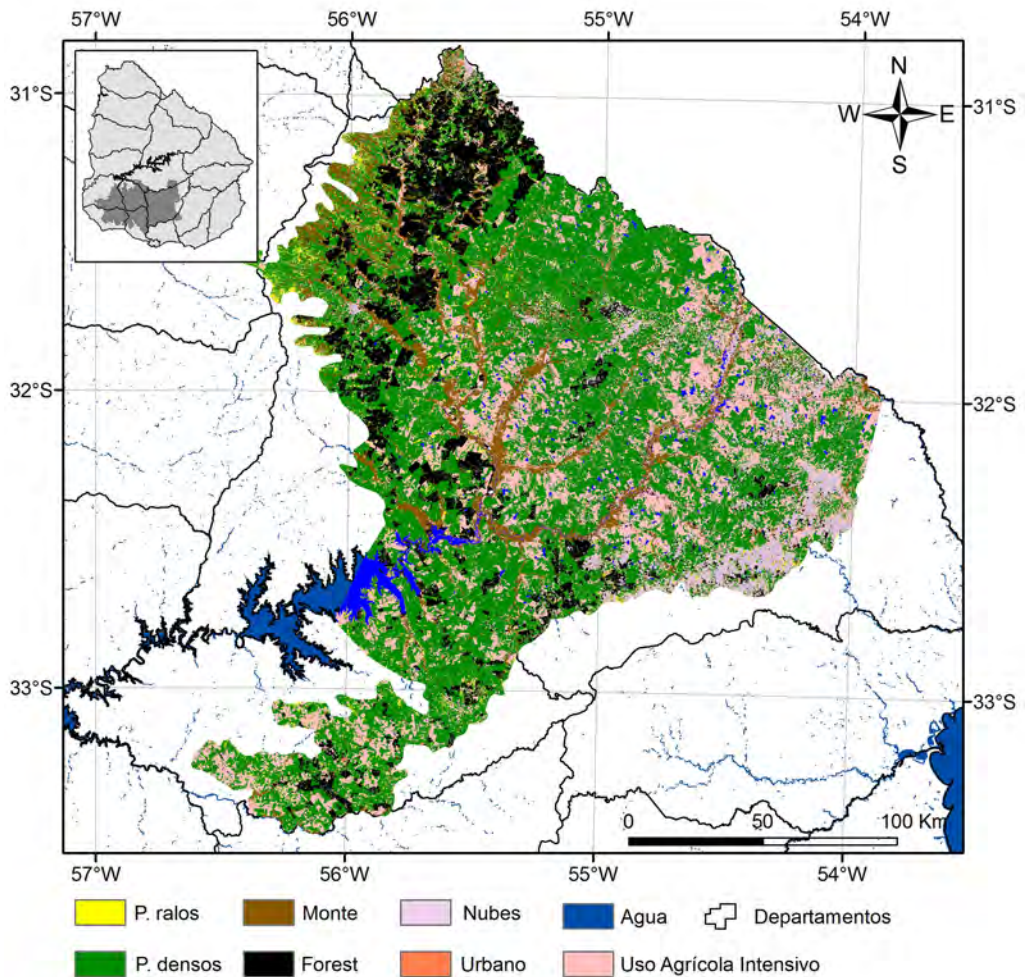


Figura 6. Mapa de uso/cobertura del suelo de la Cuenca Sedimentaria del Noreste (incluye la Isla cristalina de Rivera y el Retroceso del frete de cuesta, según los límites propuestos por Panario 1988); Producto 2 (superposición del Producto 1 y una clasificación exclusiva de las áreas de pastizal, ver texto para más detalles). P. densos: Pastizales densos; P. ralos: Pastizales ralos; Uso Agrícola Intensivo: incluye aquellas porciones del territorio que tuvieron una remoción total de la cobertura vegetal en el pasado inmediato y que estuvieron dedicadas al cultivo de herbáceas (cultivos, verdes y pasturas rastrojos, barbechos, suelo desnudo preparado para siembra).

un coeficiente Kappa de 0,92 (datos no mostrados), mientras que la del Producto 2, una exactitud global del 96% y un coeficiente Kappa de 0,94. La tabla 10 muestra la matriz de confusión para el Producto 2 de la región Cuenca Sedimentaria del Noreste y la tabla 11, la exactitud de usuario y productor de

las diferentes categorías discriminadas. Nuevamente, el mayor grado de mezcla ocurrió en la categoría Pastizales ralos debido a la confusión de algunos píxeles con uso agrícola (asociado a la confusión entre roca en superficie y suelo desnudo) y en menor medida con Pastizales densos.

Tabla 10. Matriz de contingencia entre los resultados de la clasificación y la verdad de campo expresada en porcentajes (a) y píxeles (b) para el producto 2 de la región Cuenca Sedimentaria del Noreste. P.denso: pastizal denso; P. ralo: pastizal ralo.

a)	Verdad de campo					
	Forestación	Monte	Uso Agrícola	P. denso	P. ralo	Total
Forestación	98,4	4,7	0,0	0,0	1,0	32,5
Monte	1,0	94,2	0,0	0,0	0,0	6,1
P. denso	0,4	0,2	94,9	5,6	1,7	29,5
P. ralo	0,0	0,0	1,1	74,1	0,4	1,8
Uso agrícola	0,2	0,8	4,1	20,3	97,0	30,2
Total	100	100	100	100	100	100

b)	Verdad de campo					
	Forestación	Monte	Uso Agrícola	P. denso	P. ralo	Total
Forestación	20984	188	0	0	186	21358
Monte	216	3763	0	0	0	3979
P. denso	83	9	18867	65	319	19343
P. ralo	2	0	211	862	73	1148
Uso agrícola	46	33	811	236	18695	19821
Total	21331	3993	19889	1163	19273	65649

Tabla 11. Exactitud de productor y usuario por categoría (expresada en porcentaje) para la clasificación (producto 2) de la región Cuenca Sedimentaria del Noreste. P. denso: pastizal denso; P. ralo: pastizal ralo.

Clase	Exactitud (%)	
	Productor	Usuario
Forestación	98,4	98,3
Monte	94,2	94,6
P. denso	94,9	97,5
P. ralo	74,1	75,1
Uso agrícola	97,0	94,3

A pesar del avance en la frontera agropecuaria, los pastizales naturales continúan siendo la cobertura del suelo dominante en todas las regiones analizadas, exceptuando la región centro-sur, donde de todas maneras continúa siendo una categoría importante. El porcentaje de pastizales naturales osciló entre un 38,8 % en la región Centro-Sur y 74,7% en la Cuesta basáltica, cubriendo en total el 60 % del área cartografiada. Si bien aún no realizamos una comparación formal con el antecedente directo a este trabajo (Baeza *et al.*, 2011), existe una pérdida de aproximadamente 20 puntos porcentuales en la superficie cubierta por pastizales naturales. Las pérdidas parecen ser máximas en la región Centro-Sur, pero superan el 10 % en todas las regiones cartografiadas, aunque análisis más detallados son necesarios para evaluar formalmente el proceso de remplazo de pastizales. Una comparación formal, considerando exclusivamente la zona de solapamiento de los mapas de la región basáltica, mostró pérdidas de pastizales del orden del 10% acompañadas de aumentos muy importantes en la superficie agrícola y forestal (Rama *et al.*, 2018). Este porcentaje de cambio en una de las zonas del país menos aptas para el desarrollo agrícola (Paruelo *et al.*, 2007) es de enorme relevancia y augura pérdidas mucho más importantes en el resto de las regiones.

Estos resultados coinciden con el avance de la frontera agropecuaria en Uruguay y la región reportado en otros trabajos (Baldi y Paruelo, 2008; Cordeiro y Hasenack, 2009; Viglizzo *et al.*, 2011; Arbeletche *et al.*, 2012; Baeza *et al.*, 2014; Graesser *et al.*, 2015; Volante *et al.*, 2015) y resaltan la importancia de las políticas de conservación de pastizales naturales. Si tenemos en cuenta que los cálculos realizados por Hoekstra *et al.* (2005), que clasifica los Pastizales del Río de la Plata como «en peligro» o «peligro crítico», utilizan información de base del año 2000, estas pérdidas de pastizales naturales ponen a la región en una situación aún más vulnerable.

Este trabajo provee la base para una evaluación formal del cambio en el uso del suelo en nuestro país y los impactos que genera. La comparación de estos resultados con los de su antecedente

directo (Baeza *et al.*, 2011), permitirán evaluar con facilidad el grado y las tendencias de los principales cambios en el uso del suelo. Los mapas generados permitirán una modelación más detallada y espacialmente explícita de muchos aspectos importantes del funcionamiento de los ecosistemas, cuantificar la provisión de servicios ecosistémicos y realizar una gestión más eficiente de los recursos naturales. Por ejemplo, la unión de este tipo de mapas con imágenes de satélite de alta resolución temporal como las generadas por los sensores MODIS o AVHRR, permitirá evaluar el funcionamiento de los ecosistemas de pastizal en términos de la fracción de Radiación Fotosintéticamente Activa interceptada por la vegetación verde (fRFA) y la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA). Ejemplos exitosos de este tipo de modelación han sido llevados a cabo en nuestro país tanto a partir de mapas parciales realizados con Landsat (Baeza *et al.*, 2010), como con mapas a nivel nacional realizados con imágenes MODIS (Texeira *et al.*, 2015). Por otro lado, los mapas generados permitirán un número importante de estudios que requieren una buena descripción del contexto espacial. Dado que la pérdida y modificación de la calidad del hábitat (fragmentación, degradación) son las principales causas de las pérdidas de biodiversidad (Sala *et al.*, 2000; Fahrig, 2003; Fischer y Lindenmayer, 2007), los resultados de este trabajo permitirían llevar adelante estudios sobre el grado de fragmentación del paisaje y la pérdida de hábitats y su relación con los patrones de diversidad de diferentes taxa o las pérdidas de biodiversidad. Finalmente, disponer de cartografías precisas y con buen nivel de detalle es particularmente útil para gestionar aspectos económicos (oferta, precios, cuotas de mercado, recaudación impositiva, monitoreo de planes de manejo, etc.) y logísticos (almacenamiento, presión en la infraestructura vial, etc.) a nivel nacional.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el convenio entre MGAP (RE-NARE) y UdelaR (Fac. de Ciencias, Fac. de Agronomía): «Desarrollo de un mapa SIG de los pastizales naturales de las

regiones geomorfológicas: Areniscas, Basalto, Cristalino Central, Cristalino del Este y Noreste» y el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3095 que es financiado por US National Science Foundation (Grant GEO-1128040).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

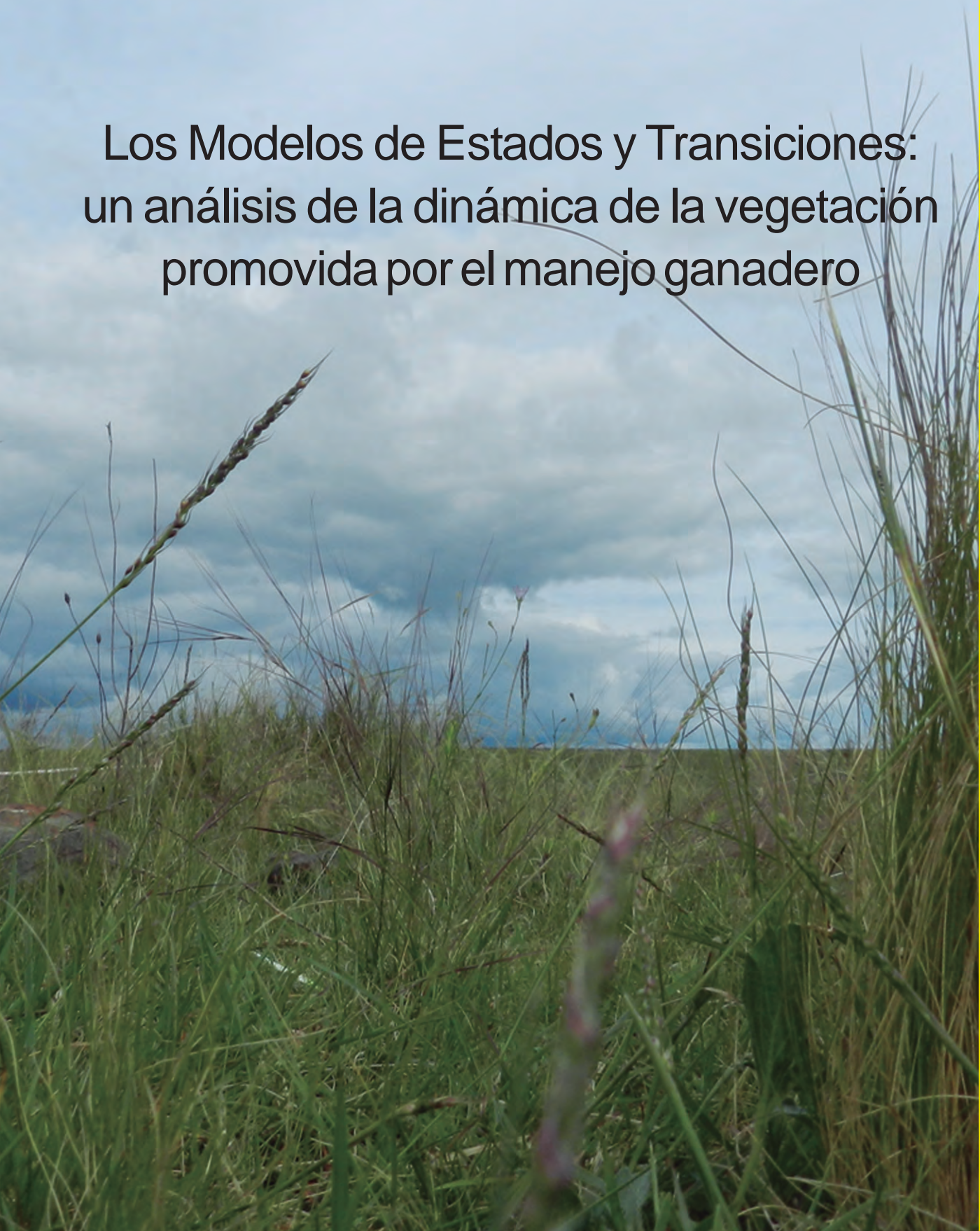
- ARBELETCHÉ P, COPPOLA M, PALADINO C.** 2012. Análisis del agro-negocio como forma de gestión empresarial en América del Sur: el caso uruguayo. *Agrociencia Uruguay*, 16: 110–119.
- BAEZA S, BALDASSINI P, BAGNATO C, PINTO P, PARUELO JM.** 2014. Caracterización del uso / cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia Uruguay*, 18: 95–105.
- BAEZAS, GALLEGOF, LEZAMAF, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 33-54.
- BAEZAS, LEZAMAF, PIÑEIRO G, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: A remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13: 72–85.
- BALDIG, GUERSCHMAN JP, PARUELO JM.** 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116: 197–208.
- BALDI G, PARUELO JM.** 2008. Land-Use and Land Cover Dynamics in South American Temperate Grasslands. *Ecology and Society*, 13: art6.
- CAL A, ÁLVAREZ A, PETRAGLIA C, DELL' AQUA M, LÓPEZ N, FERNANDEZ V.** 2011. *Mapa de Cobertura del Suelo de Uruguay = Land Cover Classification System*. Mosca, Montevideo.
- CHANDER G, MARKHAM B.** 2003. Revised Landsat-5 TM Radiometric Calibration Procedures and Postcalibration Dynamic Ranges. *IEEE TRANSACTIONS ON GEOSCIENCE AND REMOTE SENSING* 41.
- CHANDER G, MARKHAM B, BARSILAJA.** 2007. Revised Landsat-5 Thematic Mapper Radiometric Calibration. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters* 4: 490–494.
- CHANETON EJ.** 2005. Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. In Oesterheld, M., Aguiar, M.R., Ghersa, C.M., & Paruelo, J.M. (Eds.), *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas; un homenaje a Rolando León*, pp. 19–42. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires.
- CHUVIECO E.** 2006. *Teledetección ambiental / la observación de la tierra desde el espacio*. Ariel.
- CLARK ML, AIDE TM, RINER G.** 2012. Land change for all municipalities in Latin America and the Caribbean assessed from 250-m MODIS imagery (2001-2010). *Remote Sensing of Environment*, 126: 84–103.
- CONGALTON R.** 1991. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 37: 35–46.
- CORDEIRO JL, HASENACK H.** 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pata Pillar, V., Müller, S.C., de Souza Castiños, Z.M., & Avila, A. (eds.), *Campos Sulinos—conservação e uso sustentável da biodiversidade*, pp. 285–299. Ministério do Meio Ambiente, Brasil, Brasília.
- DEFRIESRS, HANSEN MC, TOWNSHEND JRG, SOHLBERG R.** 1998. Global land cover classification at 8 km spatial resolution: the use of training data derived from Landsat imagery in decision tree classifiers. *International Journal of Remote Sensing*, 19: 3141–3168.
- EVA HD, BELWARD AS, DE MIRANDA EE, DI BELLA CM, GOND V, HUBER O, JONES S, SGRENZAROLI M, FRITZ S.** 2004. A land cover map of South America. *Global Change Biology*, 10: 731–744.
- FAHRIG L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487–515.
- FISCHER J, LINDENMAYER DB.** 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265–280.

- FRIEDL MA, MCIVER DK, HODGES JCF, ZHANG X, MUCHONEY D, STRAHLER AH, WOODCOCK CE, GOPAL S, SCHNEIDER A, COOPERA, BACCINIA, GAO F, SCHAAF C.** 2002. Global land cover mapping from MODIS: algorithms and early results. *Remote Sensing Of Environment*, 83: 287–302.
- FRIEDL MA, SULLA-MENASHE D, TAN B, SCHNEIDER A, RAMANKUTTY N, SIBLEY A, HUANG X.** 2010. MODIS Collection 5 global land cover: Algorithm refinements and characterization of new datasets. *Remote Sensing of Environment*, 114: 168–182.
- GRAESSER J, AIDE TM, GRAU HR, RAMANKUTTY N.** 2015. Cropland/pastureland dynamics and the slowdown of deforestation in Latin America. *Environmental Research Letters*, 10: 034017.
- GUERSCHMAN JP, PARUELO JM, DIBELLA C, GIALLORENZI MC, PACIN F.** 2003. Land cover classification in the Argentine Pampas using multi-temporal Landsat TM data. *International Journal of Remote Sensing*, 24: 3381–3402.
- HANSEN MC, DEFRIESR, TOWNSHEND JRG, SOHLBERG R.** 2000. Global land cover classification at 1 km spatial resolution using a classification tree approach. *International Journal of Remote Sensing*, 21: 1331–1364.
- HILL MJ, TICEHURST CJ, LEE JS, GRUNES MR, DONALD GE, HENRY D.** 2005. Integration of optical and radar classifications for mapping pasture type in Western Australia. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43: 1665–1680.
- HOEKSTRA JM, BOUCHER TM, RICKETTS TH, ROBERTS C.** 2005. Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8: 23–29.
- JOBÁGY E, VASALLO M, FARLEY K, PIÑEIRO G, GARBULSKY M, NOSETTO M, JACKSON R, PARUELO J.** 2006. Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia Uruguay*, X: 109–124.
- OVERBECK GE, MÜLLER SC, FIDELIS A, PFADENHAUER J, PILLAR VD, BLANCO CC, BOLDRINI, BOTHR, FORNECKED.** 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 101–116.
- PANARIO D.** 1988. *Geomorfología del Uruguay*. Publicación de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- PARUELO JM, GUERSCHMAN JP, BALDIG, BELLA MDI, SUELO U.** 2004. La estimación de la superficie agrícola. Antecedentes y una propuesta metodológica. *Interciencia*, 29: 421–427.
- PARUELO JM, GUERSCHMAN JP, PIÑEIRO G, JOBÁGY EG, VERÓN SR, BALDIG, BAEZA S.** 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia Uruguay*, 10: 47–61.
- PARUELO JM, JOBÁGY EG, OESTERHELD M, GOLLUSCIORA, AGUIAR MR.** 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains. En: Veblen T, Young K, Orme A. (Eds.), *The Physical Geography of South America*, pp. 232–248. Oxford University Press, Oxford.
- PARUELO JM, JOBÁGY EG, SALA OE.** 2001. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems*, 4: 683–698.
- RAMA G, LEZAMA F, BAEZA S.** 2018. Cambios recientes del uso del suelo de la región cuesta basáltica del Uruguay. *Oecologia Australis*, 22: 210–223.
- SALA OE, CHAPIN III FS, ARMESTO JJ, BERLOWE, BLOOMFIELD J, DIRZOR, HUBER-SANWALD E, HUENNEKE LF, JACKSON RB, KINZIG A, LEEMANS R, LODGE DM, MOONEY HA, OESTERHELD M, POFF NL, SYKES MT, WALKER BH, WALKER M, WALL DH, CHAPIN FS, OESTERHELD M, WALL DH.** 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287: 1770–1774.
- SCHUSTER C, SCHMIDT T, CONRAD C, KLEINSCHMIT B, FÖRSTER M.** 2015. Grassland habitat mapping by intra-annual time series analysis - Comparison of RapidEye and TerraSAR-X satellite data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 34: 25–34.
- SORIANO A, LEÓN RJC, SALA OE, LAVADO RS, DEREGIBUS VA, CAUHÉPÉ MA,**

- SCAGLIA OA, VELÁZQUEZ CA, LEMCOFF JH.** 1991. Rio de la Plata grasslands. En: R Coupland (Ed). *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*, Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo, PP. 367-407.
- TEXEIRA M, OYARZÁBAL M, PIÑEIRO G, BAEZA S, PARUELO JM.** 2015. Land cover and precipitation controls over long-term trends in carbon gains in the grassland biome of South America. *Ecosphere*, 6: art196.
- TOWNSHEND JR.** 1992. *Improved global data for land applications: a proposal for a new high resolution dataset. Report No 20, International Geosphere-Biosphere Program* (J. R. Townshend, Ed.). Stockholm, Sweden.
- VIGLIZZO EF, FRANK FC, CARREÑO LV, JOBBÁGY EG, PEREYRA H, CLATT J, PINCÉN, D, RICARD MF.** 2011. Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology*, 17: 959–973.
- VOLANTE J, MOSCIARO J, MORALES POCLAVA M, VALE L, CASTRILLO S, SAWCHIK J, TISCORNIA G, FUENTEM, MALDONADO I, VEGA A, TRUJILLO, CORTÉZ L, PARUELO JM.** 2015. Expansión agrícola en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile entre 2000-2010. Caracterización espacial mediante series temporales de índices de vegetación. *RIA. Revista de investigación Agropecuaria*, 41: 179–191.
- WRIGHT CK, WIMBERLY MC.** 2013. Recent land use change in the Western Corn Belt threatens grasslands and wetlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 4134–4139.
- ZHU Z, WANG S, WOODCOCK CE.** 2015. Improvement and expansion of the Fmask algorithm: cloud, cloud shadow, and snow detection for Landsats 4–7, 8, and Sentinel 2 images. *Remote Sensing of Environment*, 159: 269–277.

SECCIÓN II

Los Modelos de Estados y Transiciones:
un análisis de la dinámica de la vegetación
promovida por el manejo ganadero



Alice Altessor¹; Manuel Ferrón¹; Federico Gallego¹; Luis López-Mársico¹; Fabiana Pezzani²; Felipe Lezama²; Santiago Baeza²; Elsa Leoni³; Silvina García²; Marcelo Pereira⁴; Beatriz Costa¹; Diego Orihuela⁵; Diego Cáceres⁵; Andrés Rossado¹; José M Paruelo^{1,6,7,8}

¹ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

² Departamento de Sistemas Ambientales. Facultad de Agronomía. Universidad de la República, Uruguay.

³ Centro Regional de Profesores del Sur (Atlántida, Canelones). Consejo de Formación en Educación, ANEP, Uruguay.

⁴ Instituto Plan Agropecuario, Uruguay.

⁵ Unidad de Campo Natural, Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Uruguay.

⁶ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

⁷ IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

⁸ Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Capítulo 3

¿Pastizales degradados o conservados? Una descripción objetiva de la heterogeneidad generada por el manejo ganadero

RESUMEN

En este capítulo se presenta una caracterización de la heterogeneidad de la vegetación derivada del manejo ganadero para la construcción de Modelos de Estados y Transiciones en cada una de las comunidades de pastizal de Uruguay. Se partió de un mapa de usos y coberturas del suelo para todo el país, que discrimina comunidades de pastizales naturales según su composición florística. Con un diseño de muestreo aleatorio se relevaron 296 parcelas de 250x250 m distribuidas en las cuatro regiones geomorfológicas con mayor proporción de pastizales naturales (Cuesta Basáltica, Región Centro-Sur, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Sierras del Este). En cada parcela se realizó el relevamiento, en tres cuadros de 5x5m (888 cuadros), de un conjunto de 14 indicadores estructurales de la vegetación y de variables ambientales. A través de análisis multivariados se caracterizaron agrupaciones de parcelas de

acuerdo con su semejanza en términos estructurales, lo cual permitió identificar distintos «estados» y «fases» de la vegetación. La distinción entre fases y estados se realizó a partir de evaluar la magnitud de los cambios ocurridos en los indicadores estructurales. Las fases dentro de un estado estable presentan diferencias moderadas en los indicadores. Todas las comunidades de pastizal del territorio uruguayo presentaron una heterogeneidad interna asociada a cambios en la altura del estrato basal, la cobertura total, la estratificación, la frecuencia de especies decrecientes con el pastoreo, la proporción de tipos funcionales de plantas y el grado de invasión por especies exóticas. Se destacan los pastizales de la Cuesta basáltica como los más conservados de acuerdo con los valores de estos atributos. La aproximación inductiva minimizó los sesgos asociados a la experiencia personal y a las diferencias derivadas de protocolos de observación diversos al registrar los mismos atributos en sitios seleccionados aleatoriamente.

*aaltessor@fcien.edu.uy

INTRODUCCIÓN

En las últimas dos décadas la transformación de los pastizales naturales hacia usos forestales y agrícolas ha sido muy importante (Baeza *et al.*, 2011, 2014; Graesser *et al.*, 2015; Volante *et al.*, 2015; UNEP, 2016). La cobertura del pastizal se ha reducido del 80 % en 1990 al 64,3% en 2011 (MGAP-DIEA, 2000; 2011). Cartografías más recientes (Baeza, 2017; Capítulo 2) indican que este proceso de pérdida de pastizales continuó en los últimos años. Como resultado de estos cambios en el uso del suelo, el sistema ganadero uruguayo se ha intensificado, incorporando cultivos forrajeros perennes y anuales, suplementación con granos y sistemas de engorde confinado (Bervejillo, 2013). Probablemente (no hay registros fidedignos a nivel nacional) también ha aumentado la carga ganadera en los pastizales naturales. Las preguntas que surgen son: ¿cuál es el estado de conservación de los pastizales en Uruguay? Esta acelerada transformación del territorio, ¿ha tenido consecuencias sobre la estructura de las comunidades vegetales de pastizal?

Marcos conceptuales para evaluar el estado de los pastizales

Durante casi todo el siglo XX la teoría clásica de la sucesión ecológica (Clements, 1916) predominó como marco conceptual para entender la dinámica de las comunidades vegetales de pastizal. Según esta teoría las comunidades vegetales en ausencia de perturbaciones atraviesan un conjunto de etapas serales de

manera continua, gradual y predecible hasta llegar a un estado estable denominado climax. El pastoreo produce cambios progresivos y en dirección opuesta al proceso sucesional. De esta manera los estados de condición de la vegetación pueden ser ubicados a lo largo de un continuo desde pastoreo muy intenso hasta la condición climáxica en ausencia de pastoreo. La variabilidad climática, en particular el aumento de las precipitaciones, tienen efectos que actúan en la misma dirección que la tendencia sucesional. Los efectos de la sequía, por el contrario, afectan a la vegetación en la misma dirección que el pastoreo (Figura 1).

El abandono del paradigma del equilibrio y la incorporación de las perturbaciones y de los eventos estocásticos como determinantes de la dinámica de la vegetación se materializó en modelos conceptuales aplicables al manejo de los pastizales recién a finales de la década de los ochenta. Westoby *et al.* (1989) incorporaron la idea de que las comunidades vegetales de una región pueden alcanzar múltiples equilibrios estables y plantearon los Modelos de Estados y Transiciones (METs). Los METs representan la dinámica de la vegetación como un conjunto de «estados» discretos que ocurren en determinada porción del territorio, y las «transiciones» entre dichos estados. Las transiciones pueden ser continuas y reversibles manteniendo al sistema dentro del mismo dominio de atracción, en este caso se reconocen distintas fases dentro de un mismo estado (Stringham *et al.*, 2003). Cuando un estado estable es reemplazado por otro

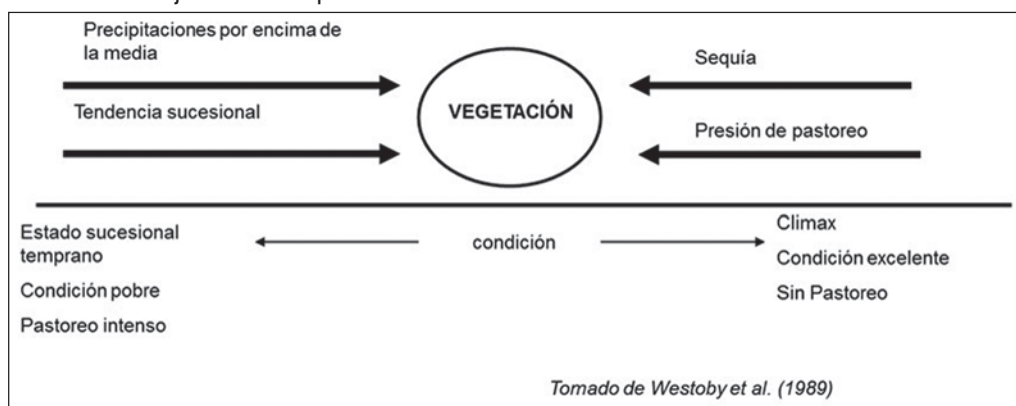


Figura 1. Modelo desarrollado por Dyksterhuis (1949) que describe la dinámica de la vegetación a lo largo de un eje definido por la sucesión y la intensidad de pastoreo.

se traspasa un umbral y la transición puede ser discontinua y eventualmente no reversible. El potencial para la reversibilidad a través de un umbral depende de la extensión y de la duración de la modificación del ecosistema (Briske *et al.*, 2005). La resiliencia está asociada a la magnitud de las perturbaciones que pueden ser absorbidas antes de que el sistema cambie drásticamente su estructura y funcionamiento, o sea que se mantenga dentro de un mismo estado o dominio de atracción (Holling *et al.*, 1973; Gunderson *et al.*, 2002; Folke *et al.*, 2002; Beisner *et al.*, 2003). Los efectos acumulados o de largo plazo, pueden ir transformando el paisaje y por lo tanto cambiando las superficies de respuesta. Por ejemplo, los procesos de compactación y erosión de los suelos, promovidos por alta intensidad de pastoreo, modifican la estructura de la comunidad vegetal. Este proceso podría provocar la pérdida de resiliencia del sistema y generar nuevas trayectorias impredecibles (fenómeno de histéresis). Asimismo, la pérdida de un tipo funcional de planta, resultado de un proceso competitivo por introducción de especies, podría también provocar la pérdida de resiliencia del sistema. El nuevo estado resultante, de difícil o improbable retorno, aun cuando se restablezcan todas las condiciones, podría estar determinado por la invasión de especies exóticas (Beisner *et al.*, 2003).

La construcción de un MET involucra la identificación y caracterización de estos diferentes «estados» o «fases» de la vegetación. Las «variables de estado» corresponden a los atributos de la vegetación utilizados para definir los «estados» (Westoby *et al.*, 1989; Knapp *et al.*, 2011) y pueden ser indicadores de la transición de un estado a otro. Los atributos de la vegetación pueden ser estructurales (ej. riqueza de especies, cobertura total y por tipos funcionales de plantas, altura de la vegetación, composición florística, etc.) o funcionales (productividad primaria neta aérea, evapotranspiración, etc). En la literatura se han reportado distintas aproximaciones para la construcción de estos modelos, siendo el «método deductivo» el más frecuente. Según esta aproximación los estados se definen a partir de la experiencia y conocimiento de expertos (Bestelmeyer *et*

al., 2003; Briske *et al.*, 2003). Alternativamente, los estados pueden definirse a través de un proceso inductivo. En este caso, se parte de relevamientos a campo de un elevado número de situaciones y su posterior análisis para definir agrupamientos de sitios en base a su similitud. Estos agrupamientos representarán los «estados» o las «fases» dentro de un estado.

El objetivo de este trabajo fue construir Modelos de Estados y Transiciones a partir de describir la heterogeneidad estructural derivada del manejo ganadero en cada una de las comunidades de pastizal cartografiadas en Uruguay.

MÉTODOS

Diseño de muestreo

Se utilizó la cartografía de usos y coberturas del suelo para las cuatro regiones geomorfológicas con mayor porcentaje de pastizales (Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria del Noreste, Región Centro-Sur y Sierras del Este) y la clasificación de comunidades de pastizales ralos y densos (Lezama *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2011; ver detalles en Capítulos 1 y 2). A la cartografía de comunidades se superpuso una grilla de 10 x 10 km (cuadros) y se sortearon 20 cuadros en cada región. Dentro de cada uno de los cuadros se sortearon 5 celdas de 1 x 1 km. Dentro de cada una de las celdas fueron sorteadas dos áreas coincidentes con píxeles MODIS (250 x 250 m) que incluyeran al menos 90 % de una misma comunidad de pastizal (Píxeles «puros», Figura 2).

Dentro de cada píxel se realizó una descripción cualitativa a escala de paisaje. La misma incluyó la macrotopografía (ladera alta, media y baja), la pendiente (pronunciada, moderada, leve, nula) y el porcentaje de rocosidad y de pedregosidad. El registro de los indicadores estructurales de la vegetación se realizó en tres parcelas de 5 x 5 m dentro de cada píxel. Cada parcela fue georreferenciada y fotografiada. A su vez, cada píxel muestreado fue incorporado al Sistema de Seguimiento Forrajero (Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección) para disponer de estimaciones de la Produc-

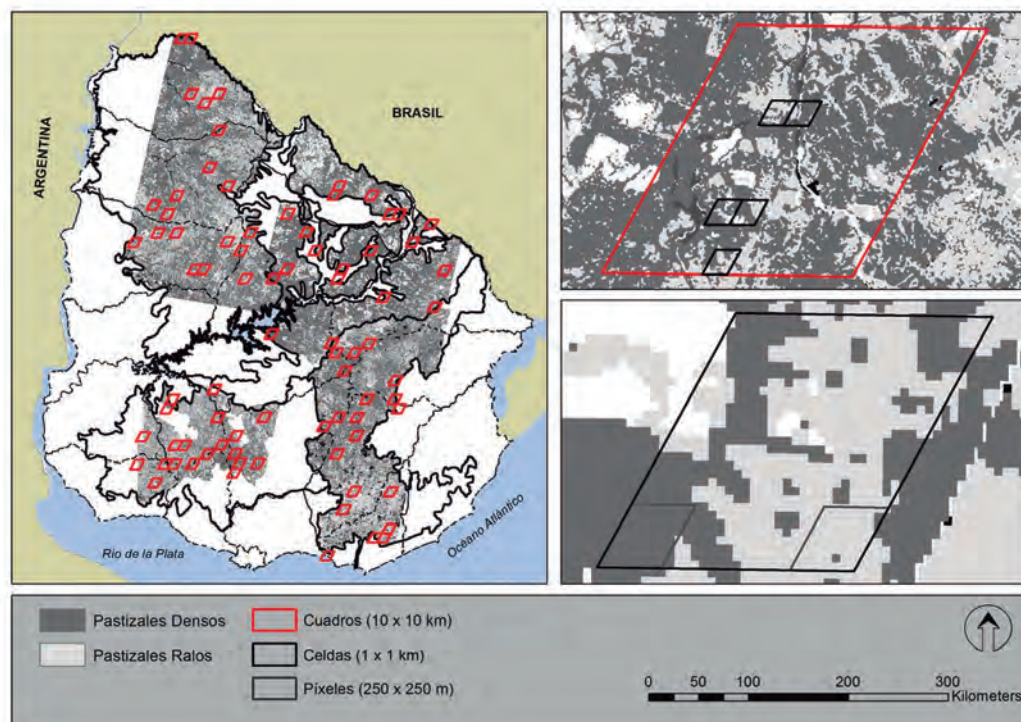


Figura 2. Método de muestreo donde se muestran las 4 regiones geomorfológicas y en cada una de ellas los 20 cuadros de 10x10 km sorteados (cuadros rojos). A la derecha se muestra una ampliación de un cuadro con las 5 celdas (1x1km) en negro y abajo la ubicación de los píxeles (250x250m) correspondientes a Pastizales ralos (gris claro) y Pastizales densos (gris oscuro).

tividad Primaria Neta Aérea (PPNA) y calcular el Índice de Provisión de Servicios Ecosistémicos (IPSE; Paruelo *et al.*, 2016; Capítulo 5). En la Tabla 1 se indican los meses correspondientes a la realización del muestreo a campo en cada región, así como los valores de precipitación y el promedio histórico.

Selección de indicadores

Los criterios para la selección de los atributos estructurales de la vegetación fueron la sencillez, la correlación con cambios en la estructura y los procesos ecosistémicos, la sensibilidad al cambio y capacidad de respuesta, así como una baja relación costo-efectividad (Tabla 2).

Análisis de datos

Se construyeron matrices con los valores promedio y en algunos casos (ej. N° de estratos) la moda de los indicadores estructurales de cada píxel correspondiente a cada comunidad vegetal. Con

el propósito de agrupar las observaciones de campo de acuerdo a su semejanza en términos estructurales e identificar distintos «estados» o «fases» se realizaron análisis multivariados (Análisis de Componentes Principales, ACP) y análisis de cluster (R Core Team, 2016).

Las especies dominantes del estrato basal y de los estratos superiores de la vegetación fueron agrupadas en 14 Tipos Funcionales de Plantas (TFP): Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Estivales formadoras de Maciegas (GEM), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas Invernales formadoras de Maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas perennes en Roseta (HR), Otros (algas y musgos), Leguminosas (L), Arbustos (A), Subarbustos (Sa), Hierbas perennes Erectas (HE), Hierbas Anuales (HA) y *Selaginella sellowii* (Ssel). Se construyeron matrices de frecuencias de TFP para cada una de las fases y estados de cada comunidad. En el caso de que un tipo funcional estuviera presente en los tres

Tabla 1. Valores de precipitación mensual, promedio histórico, diferencia entre ambos y precipitación acumulada para los años de muestreo (2014-2015 y 2015-2016) y el año anterior en cada una de las regiones (Cuesta Basáltica, Sierras del Este, Centro-Sur y Cuenca Sedimentaria del Noreste). Con sombreado se indican los meses de muestreo. (Nota: Acu* = Acumulado.)

Región	Fecha	Año 2014-2015												Ac t-1	
		Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	Mayo	Junio		Ac*
Cuesta Basáltica	Año muestreo	135,60	17,10	172,40	185,10	81,70	152,20	106,40	17,20	56,10	18,90	117,40	87,10	1147,20	904,59
	Prom. histórico	68,51	79,36	100,50	136,09	106,80	95,17	82,15	130,20	104,78	111,6	99,82	87	1201,98	1201,98
	Diferencia	67,09	-62,26	71,90	49,01	-25,10	57,03	24,25	-113,00	-48,68	-92,70	17,58	0,10	-54,78	-297,39
		Año 2015-2016													
Sierras del Este	Año muestreo	42,30	218,70	94,70	131,20	40,50	121,20	15,5	144,2	104,8	248,7	57	36,2	1255,00	1434,05
	Prom. histórico	73,78	103,85	103,50	103,23	75,60	93,60	90,21	108,64	101,37	98,4	112,22	95,4	1159,80	1159,80
	Diferencia	-31,48	114,85	-8,80	27,97	-35,10	27,60	-74,71	35,56	3,43	150,30	-55,22	-59,20	95,20	274,25
Centro-Sur	Año muestreo	38,2	161,2	31,7	80	100,4	80,8	42,10	124,30	81,50	208,50	31,60	21,80	1002,10	1412,96
	Prom. histórico	57,66	67,89	74,7	100,44	84,3	79,05	94,86	103,53	103,54	63,9	66,03	50,1	946,00	946,00
	Diferencia	-19,46	93,31	-43,00	-20,44	16,10	1,75	-52,76	20,77	-22,04	144,60	-34,43	-28,30	56,10	466,96
Cuenca Sedimentaria del Noreste	Año muestreo	61,50	182,60	90,60	180,00	120,20	155,70	36,1	83,6	158,8	321,4	92,8	90	1573,30	1541
	Prom. histórico	67,89	88,35	102,00	141,98	113,10	101,99	84,94	126,84	101,37	104,40	104,78	82,80	1220,44	1220,44
	Diferencia	-6,39	94,25	-11,40	38,02	7,10	53,71	-48,84	-43,24	57,43	217,00	-11,98	7,20	352,86	320,56

Tabla 2. Indicadores estructurales de la vegetación utilizados en el relevamiento a campo.

Nº	Indicador estructural	Abreviatura
1	Número de estratos de la vegetación	Nº est
2	Altura del estrato 1 o basal	Alt E1
3	Altura del estrato 2	Alt E2
4	Altura del estrato 3	Alt E3
5	Cobertura del estrato basal (%)	Cob E1
6	Cobertura del estrato 2 (%)	Cob E2
7	Cobertura del estrato 3 (%)	Cob E3
8	Suelo desnudo	% SD
9	Cobertura de gramíneas en el estrato basal	% G
10	Cobertura de especies anuales	% An
11	Cobertura de especies invasoras (<i>Lolium multiflorum</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Eragrostis plana</i> , <i>Senecio madagascariensis</i> , <i>Ulex europaeus</i>)	% Inv
12	Número e identidad de las especies dominantes del estrato basal (especies cuyas coberturas sumadas superan el 50% de la cobertura total)	Nº dom 1
13	Número e identidad de las especies dominantes del estrato 2	Nº dom 2
14	Número e identidad de las especies decrecientes frente al pastoreo (especies de plantas de pastizal cuya frecuencia disminuye de manera significativa en régimen de pastoreo por ganado doméstico). <i>Bromus auleticus</i> , <i>Deyeuxia viridiflavescens</i> , <i>Paspalum plicatulum</i> , <i>Mnesithea selleana</i> , <i>Melica brasiliana</i> , <i>Poa lanigera</i> , <i>Nassella neesiana</i> (Cayssials, 2010)	Nº dec

cuadrantes de un píxel se le asignaba el valor 3, si estaba en dos de los tres cuadrantes el valor asignado era 2 y si sólo estaba representado en un cuadrante el valor asignado era 1. Se realizaron Análisis Discriminantes donde los estados eran la variable a agrupar y los TFPs las variables independientes, con el fin de determinar si los TFPs permiten diferenciar entre fases o estados. Para ello se utilizó el programa Statistica (Stat Soft, Inc, 2007). Además, se realizaron Análisis Discriminantes con las variables ambientales (posición en el paisaje, pendiente, porcentaje de rocosidad y de pedregosidad) para verificar que las fases y estados no se separan por diferencias ambientales sino fundamentalmente por las acciones de manejo. La distinción entre estados y fases se realizó a partir de evaluar la magnitud de los cambios ocurridos en los indicadores estructurales y en los TFPs. Se buscó disminuir el componente subjetivo de esta distinción y se estableció que la presen-

cia de un tercer estrato arbustivo, alta cobertura de los estratos 2 y 3, así como alta cobertura de especies invasoras o de suelo desnudo serían los atributos clave a considerar.

Asignación de colores a las fases/estados

El estado de conservación de las fases fue valorado a través de los atributos estructurales de la vegetación, asignando un color a cada una de ellas. Para los pastizales densos se estableció que el color verde correspondía a pastizales donde se cumpliera simultáneamente con las siguientes características: más de 8 cm de altura del estrato basal, con menos del 30% de cobertura del segundo estrato, con presencia de más de 2 especies decrecientes, con más del 90% de cobertura de gramíneas en el estrato basal y sin especies invasoras. El color azul fue asignado a las fases con más de 5 cm

de altura del estrato basal, con presencia de especies decrecientes, con menos de 3% de suelo desnudo y más de 80% de cobertura de gramíneas, cobertura del segundo estrato variable entre 0 y 30 % y porcentaje de especies invasoras variable entre 0 y 8 %. El color naranja correspondió a fases donde la altura del estrato basal se encuentra entre 3 y 5 cm, el porcentaje de gramíneas se ubica entre 50 y 80 % de la cobertura basal, el suelo desnudo ocupa menos del 3 %, las especies invasoras cubren un porcentaje menor al 5 % y la cobertura del segundo estrato es variable entre 4 y 40 %. Con rojo se identificaron las fases con menor altura de pasto (<3 cm), mayor porcentaje de suelo desnudo (variable entre 2 y 8 %), con muy bajo porcentaje de cobertura del segundo estrato (<5 %) y sin especies decrecientes. Para los pastizales malos los siguientes criterios determinaron la asignación de colores: el color verde correspondió a las fases con más de 8 cm de altura del estrato basal, menos de 2 % de suelo desnudo, presencia de un segundo estrato con menos del 40% de cobertura, más del 70 % de cobertura de gramíneas, presencia de más de 2 especies decrecientes y ausencia de especies invasoras. El color azul se asignó a las fases con 4-5 cm de altura del estrato basal, con menos de 20 % de cobertura del segundo estrato, menos del 4% de suelo desnudo, más del 60 % de cobertura de gramíneas, sin especies invasoras y con presencia de especies decrecientes. El naranja correspondió a pastizales con 4 cm de altura, con un solo estrato de vegetación o con presencia del segundo estrato con muy baja cobertura (≤ 5 %), ausencia de especies decrecientes y presencia de especies invasoras (1 %). Finalmente, el color rojo correspondió a las fases con menor altura de pasto (2-4 cm) y mayor proporción de suelo desnudo (>5 %), el segundo estrato con cobertura variable (0-20 %), más de 50 % de cobertura de gramíneas y presencia de especies anuales e invasoras en baja proporción.

RESULTADOS

1) Región Cuesta Basáltica (muestreo realizado en el período setiembre-diciembre de 2014)

Comunidad III. Pastizales densos de la región de la Cuesta Basáltica. Comunidad de *Steinchisma hians* - *Piptochaetium stipoides*

Fueron relevados 48 píxeles (250x250 m) de esta comunidad. A través del ACP se identificaron 4 grupos de píxeles con diferencias importantes en algunas variables estructurales de la vegetación, particularmente la altura del estrato basal, la cobertura del segundo estrato, el porcentaje de gramíneas y el número de especies decrecientes (Figura 3a, Tabla 3). Debido a la magnitud y tipo de cambios estructurales observados se interpretaron los 4 grupos como fases dentro de un mismo estado. Esto significa que las transiciones entre dichas fases serían posibles mediante acciones de manejo simples como alteraciones en la carga, relación lanar/vacuno y tipo de pastoreo. Los pastizales de la Fase A se caracterizaron por presentar doble estrato en la vegetación. El estrato basal tuvo una altura promedio de 10 ± 4 cm donde las gramíneas fueron dominantes con un alto porcentaje de cobertura (91 ± 7 %). La altura promedio del segundo estrato fue 39 ± 20 cm y su cobertura fue de 27%. Las especies dominantes del segundo estrato fueron principalmente gramíneas (*Paspalum quadrifarium*, *Sporobolus indicus*, *Andropogon lateralis*, *Nassella charruana*) y en ocasiones subarbusculos del género *Baccharis* y *Eryngium horridum*. De las 7 especies decrecientes frente al pastoreo se registraron en promedio $2,3 \pm 1$. La Fase A estuvo representada en el 40% de los píxeles relevados. La Fase B corresponde a pastizales con un solo estrato de vegetación con una altura promedio de 11 ± 6 cm, 96 ± 4 % de cobertura de gramíneas y presencia de $1,5 \pm 1$ especies decrecientes frente al pastoreo. La fase B estuvo representada en el 22 % de los píxeles relevados. Los pastizales de la Fase C poseen un estrato basal

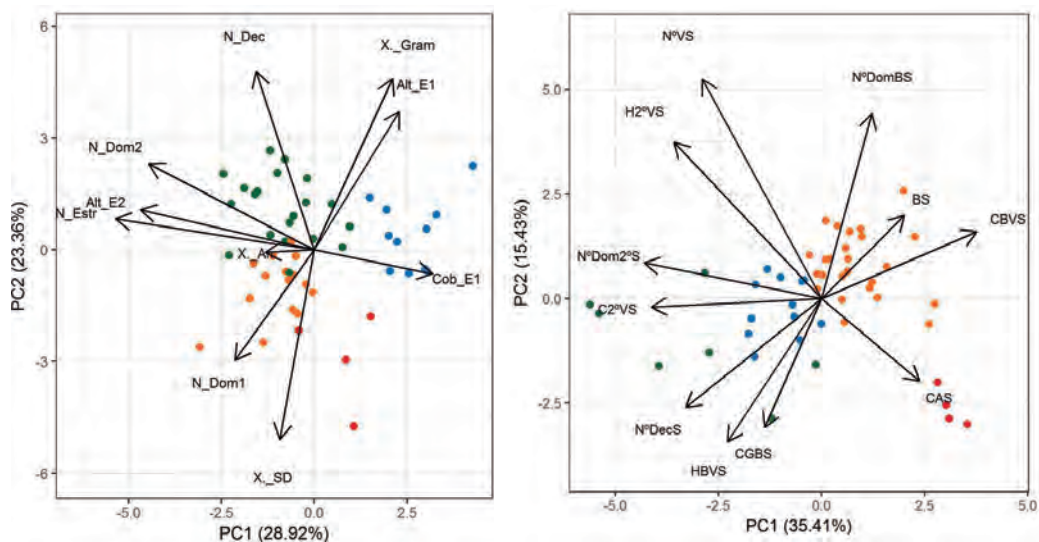


Figura 3. a) Análisis de Componentes Principales (ACP) de la matriz de atributos x píxeles relevados en Pastizales Densos de la Cuesta basáltica. El componente 1 explicó el 28,9 % de la varianza y el componente 2 el 23,4 %. **b)** ACP de la matriz de atributos x píxeles relevados en Pastizales Ralos de la Cuesta basáltica. El componente 1 explicó el 35,4% de la varianza y el componente 2 el 15,4 %. N_Estr (N° de estratos), Alt_E1 (altura del estrato 1), Alt_E2 (altura del estrato 2), Cob_E1(% de cobertura del estrato 1), Cob_E2 (% de cobertura del estrato 2), X_SD (% de suelo desnudo), X_Gram (% de cobertura de gramíneas), X_An (% de cobertura de spp. anuales), N_Dom1 (N° de especies dominantes del estrato 1), N_Dom2(N° de especies dominantes del estrato 2), N_Dec (N° de especies decrecientes frente al pastoreo). Los colores corresponden a las distintas fases: verde (A), azul (B), naranja (C), rojo (D).

Tabla 3. Valores promedio y desvío estándar de los indicadores estructurales de la vegetación correspondiente a las 4 Fases (A, B, C y D) de un solo estado en los pastizales densos de la Cuesta Basáltica. En la primera columna los indicadores son: Número de estratos de la vegetación (N° Estr), Altura del estrato basal (Alt E1), Altura del estrato 2 (Alt E2), Cobertura del estrato basal (Cob E1), Porcentaje de suelo desnudo (%SD), Porcentaje de cobertura de gramíneas (%G), Porcentaje de cobertura de especies anuales (% An), Número de especies dominantes del estrato basal (N°dom1), Número de especies dominantes del segundo estrato (N° dom2) y Número de especies decrecientes frente al pastoreo (N° dec). * El valor correspondiente a N° Estr, corresponde a la Moda.

	Fase A		Fase B		Fase C		Fase D	
Atributos	Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E
N° Estr *	2,00		1		2		1	
Alt E1 cm	9,71	4,41	10,75	5,51	5,43	2,16	4,75	0,97
Alt E2 cm	38,75	19,76			33	27,15		
Cob E1	72,88	18,87	98,61	1,87	89,24	7,6	83,75	10,31
%SD	1,28	0,89	1,18	1,06	3,8	3,44	10,29	6,43
% G	90,6	6,94	95,91	4,11	76,11	8,25	66,67	14,14
% An	0,53	1	0,35	0,42	0,81	0,97	0,63	0,95
N° dom1	3,9	0,92	3,64	1,22	5,49	1,16	4,25	1
N° dom2	2,45	0,99	0,3	0,41	2,04	0,63	0,42	0,32
N°dec	2,45	1,47	1,45	1,22	1,22	1,05	0,17	0,19

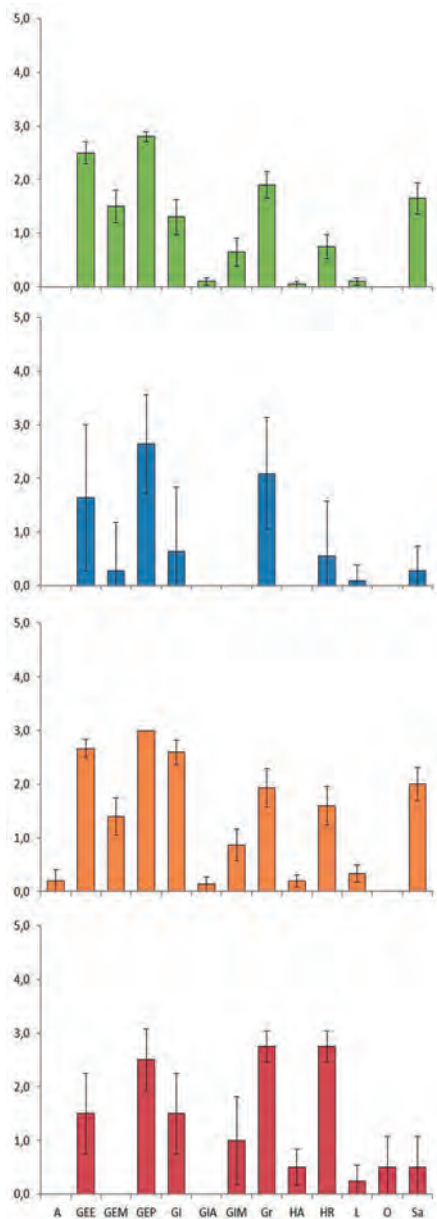


Figura 4. Distribución de frecuencias de Tipos funcionales de plantas (TFPs) en las 4 fases identificadas en la comunidad de Pastizales densos de la Cuesta Basáltica. Arbustos (A), Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales formadoras de Maciegas (GEM), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas invernales formadoras de maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas anuales (HA), Hierbas perennes Roseta (HR), Leguminosas (L), Otros (algas y musgos) y Subarbustos (Sa). Las líneas negras superpuestas a las barras representan el desvío estándar.

cuya altura es de 5 ± 2 cm, también dominado por gramíneas cuya cobertura correspondió al 76 ± 8 %. El segundo estrato cubrió aproximadamente el 10 % del área y tiene una altura promedio de 33 ± 27 cm. Las especies dominantes del segundo estrato fueron el subarbusto *B. trimera* y las gramíneas *N. charruana* y *S. indicus*. La fase C correspondió al 30 % de los píxeles relevados. La Fase D representa pastizales sobrepastoreados, con un solo estrato de vegetación de baja altura (5 ± 1 cm), con 67 ± 14 % de cobertura de gramíneas y sin presencia de especies decrecientes. Esta fase estuvo representada en el 8 % de los sitios.

Las especies dominantes se agruparon en 13 TFPs (Figura 4). El Análisis Discriminante evidenció que existen diferencias significativas entre los espectros de TFPs de las distintas fases ($F_{(39,101)}=2,62, p < 0,0001$). Las diferencias se explican por las frecuencias de las GEM, HR y Sa. El resultado del Análisis discriminante realizado con las variables ambientales (rocosidad, pedregosidad, posición en el paisaje y pendiente) indicó que no existen diferencias entre las fases debido a estas variables ($F_{(15,88)}=1,59, p=0,0933$).

Comunidad I. Pastizales ralos de la Cuesta Basáltica. Comunidad de *Selaginella sellowii* - *Rostraria cristata*

Fueron relevados 50 píxeles y el resultado del ACP permitió identificar 4 grupos correspondientes a fases dentro de un mismo estado (Figura 3b). Dichas Fases (A, B, C y D) definen un gradiente a través del cual disminuye la altura del estrato basal de vegetación así como la cobertura del segundo estrato (Tabla 4). La Fase A está caracterizada por pastizales con un estrato basal dominado por gramíneas (70 ± 19 %), con una altura promedio de 9 ± 2 cm y con presencia de 2 ± 1 especies decrecientes frente al pastoreo. El segundo estrato tuvo una cobertura promedio de 40 ± 32 % y está dominado por el subarbusto *Baccharis coridifolia*. El porcentaje de suelo desnudo es bajo (2 ± 1 %). Esta fase estuvo representada en el 15% de los sitios

Tabla 4. Valores promedio y desvío estándar de los indicadores estructurales de la vegetación correspondiente a las 4 Fases (A, B, C y D) de un solo estado en los pastizales ralos de la Cuesta Basáltica. En la primera columna los indicadores son: Número de estratos de la vegetación (N° Estr), Altura del estrato basal (Alt E1), Altura del estrato 2 (Alt E2), Cobertura del estrato basal (Cob E1), Cobertura del segundo estrato (Cob E2), Porcentaje de suelo desnudo (%SD), Porcentaje de cobertura de gramíneas (%G), Porcentaje de cobertura de especies anuales (% An), Número de especies dominantes del estrato basal (N°dom1), Número de especies dominantes del segundo estrato (N° dom2) y Número de especies decrecientes frente al pastoreo (N° dec). * El valor correspondiente a N° Estr, corresponde a la Moda.

Atributos	Fase A		Fase B		Fase C		Fase D	
	Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E
N° Estr *	2		2		2		1	
Alt E1 cm	8,71	1,85	4,88	1,72	4,27	1,62	4,25	2,2
Alt E2 cm	29,76	12,38	28,33	7,07	24,07	7,48	0	0
Cob E1	49,86	33,68	63,25	25,37	90,53	11,82	89,83	12,85
Cob E2	40,38	31,99	18,64	15,17	5,4	6,13	0	0
% SD	2,17	0,7	3,47	2,16	8,79	7,14	8,17	6,14
% G	70,38	18,8	61,81	13,7	50,33	13,47	62,5	12,87
% An	0,29	0,19	0,54	0,34	1,42	1,56	4	3,49
N°dom1	4,43	1,67	4	0,83	5,19	0,86	4,17	1,04
N°dom2	2,76	1,56	1,36	0,46	1,07	0,54	0	0
N° dec	2,24	1,15	1,14	1,2	0,33	0,54	0,42	0,32

relevados. La Fase B posee un estrato basal cuya altura promedio fue de 5 ± 2 cm, con un alto porcentaje de cobertura de gramíneas (62 ± 14 %) y con un promedio de 1 ± 1 de especies decrecientes. El segundo estrato ocupó en promedio el 19 ± 15 % del área y estuvo dominado por *B. coridifolia* y *E. horridum*. El porcentaje de suelo desnudo fue de 3 ± 2 %. Esta fase correspondió al 25 % de los píxeles relevados. La Fase C presenta un estrato basal de baja altura (4 ± 2 cm) con 50 % de cobertura de gramíneas en cuya composición casi no están presentes las especies decrecientes frente al pastoreo. El suelo desnudo también es importante y alcanzó en promedio un 9 ± 7 %. En esta fase casi desaparece el segundo estrato de vegetación que tuvo 5 % de cobertura en promedio. Esta es la Fase más frecuente, ocupó el 52 % de los píxeles relevados. En el extremo del gradiente se ubicó la Fase D. Presenta un solo estrato de vegetación de 4 ± 2 cm. Esta fase estuvo representada en el 8 % de los sitios relevados.

Las especies se agruparon en 14 TFPs (Figura 5). El Análisis Discriminante permitió detectar que existen diferencias significativas entre los espectros de TFPs de las distintas Fases ($F_{(42,92)}=2,82$,

$p < 0,0000$). Las diferencias se explican por las frecuencias de las GIM, GIA, Gr y Sa. El resultado del Análisis discriminante realizado con las variables ambientales (rocosidad, pedregosidad, posición en el paisaje y pendiente) indicó que no existen diferencias entre las fases ($F_{(4,18)}=1,48$, $p=0,25$).

2) Región Sierras del Este

(Muestreo realizado en el período junio-octubre de 2015)

Comunidad IV. Pastizales densos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Eryngium horridum* - *Juncus capillaceus*

Se muestrearon un total de 62 píxeles correspondientes a esta comunidad. A partir del PCA se identificaron 3 grupos de píxeles (B, C y D), los cuales representan fases dentro de un solo estado (Figura 6a, Tabla 5). La fase B se caracteriza por tener la mayor altura promedio del estrato basal ($5,4 \pm 3,2$ cm), y el mayor porcentaje de gramíneas ($90,8 \pm 6,9$ %). También presentó el mayor valor de especies decrecientes en pastoreo ($0,9 \pm 0,7$). Esta fase tuvo el mayor

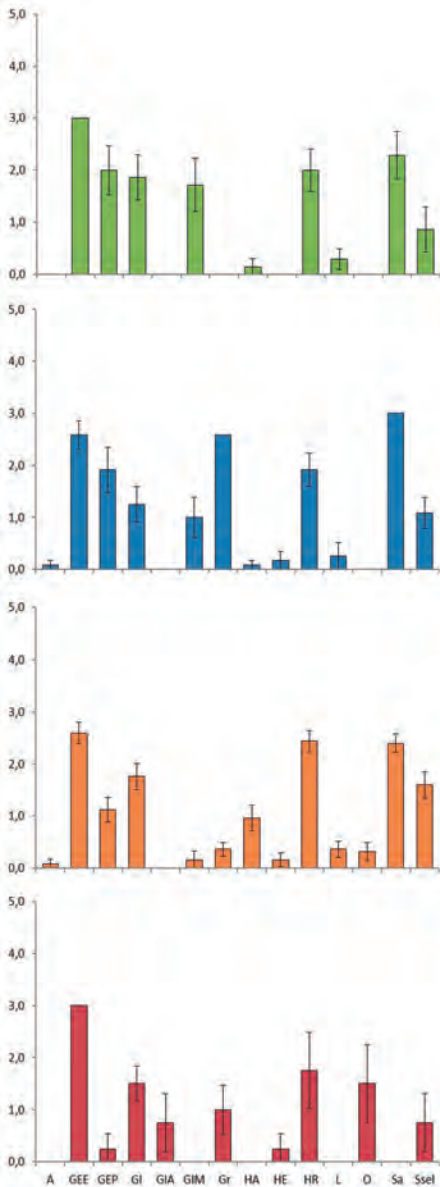


Figura 5. Distribución de frecuencias de Tipos funcionales de plantas (TFPs) en las 4 fases identificadas en la comunidad de Pastizales ralos de la Cuesta Basáltica. Arbustos (A), Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas Invernales Anuales (GIA), Gramíneas invernales formadoras de maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas anuales (HA), Hierbas perennes Erectas (HE), Hierbas perennes en Rosea (HR), Leguminosas (L), Otros (O; algas y musgos), Subarbus-tos (Sa) y *Selaginella sellowii* (Ssel). Las barras representan el desvío estándar.

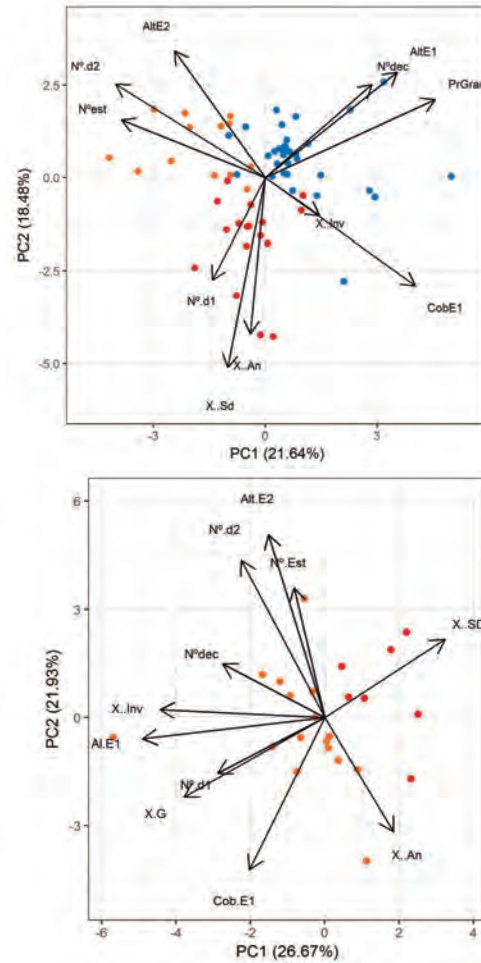


Figura 6. a): Análisis de Componentes Principales (ACP) de la matriz de atributos x píxeles relevados en Pastizales Densos de Sierras del Este. El componente 1 explicó el 21,6 % de la varianza y el componente 2 el 18,5%. b): ACP de la matriz de atributos x píxeles relevados en Pastizales Rallos de Sierras del Este. El componente 1 explicó el 26,7 % de la varianza y el componente 2 el 21,9 %. N_Estr (N° de estratos), Alt_E1 (altura del estrato 1), Alt_E2 (altura del estrato 2), Cob_E1(% de cobertura del estrato 1), Cob_E2 (% de cobertura del estrato 2), X_SD (% de suelo desnudo), X_Gram (% de cobertura de gramíneas), X_An (% de cobertura de spp. anuales), N_Dom1 (N° de especies dominantes del estrato 1), N_Dom2(N° de especies dominantes del estrato 2), N_Dec (N° de especies decrecientes frente al pastoreo), X_Inv (% de cobertura de especies invasoras). Los colores corresponden a las distintas fases: azul (B), naranja (C), rojo (D).

porcentaje de especies exóticas invasoras ($6,7 \pm 11,3$ %), principalmente representado por la gramínea *Cynodon dactylon*. En lo que se refiere al segundo estrato, éste tuvo una cobertura aproximada del 8% y una altura promedio de $26,7 \pm 11,6$ cm, dominado por los subarbustos *Baccharis coridifolia*, *Baccharis trimera* y *Eryngium horridum*. Esta fase estuvo representada en el 50% de los sitios relevados. En la Fase C aumentó considerablemente la cobertura del segundo estrato, la cual alcanzó en promedio el 30,9%. La altura promedio de este segundo estrato fue de $32,6 \pm 11,9$ cm y tuvo como especies dominantes a los subarbustos *B. trimera*, *B. coridifolia*, *B. articulata* y *E. horridum*, y a la gramínea invernal formadora de maciegas *N. charruana*. El estrato basal tuvo una altura promedio de $3,8 \pm 1,3$ cm con $72 \pm 12,2$ % de cobertura de gramíneas. Las especies decrecientes en presencia de pastoreo estuvieron prácticamente ausentes en este conjunto de sitios ($0,4 \pm 0,4$), y también fue baja la cobertura de especies exóticas invasoras ($1,6 \pm 3,4$ %).

Esta fase estuvo representada en el 27% de los sitios relevados. La Fase D fue la que presentó mayor porcentaje de suelo desnudo ($1,1 \pm 0,8$ %) y la menor altura promedio del estrato basal ($2,5 \pm 0,9$ cm). Además, la cobertura por parte de especies anuales también fue la más alta ($0,7 \pm 1,00$ %) y el porcentaje de gramíneas fue de $74,1 \pm 10,4$ %. El segundo estrato tuvo una cobertura aproximada de 5%, con una altura promedio de $18,9 \pm 6,8$ cm. Dentro de las especies que dominan el estrato 2 se encuentran los subarbustos *B. trimera*, *E. horridum*, *B. coridifolia* y la gramínea estival *S. indicus*. La especie exótica invasora *C. dactylon* tuvo una cobertura de $3,0 \pm 4,9$ %. El número de especies decrecientes en pastoreo fue de $0,4 \pm 0,4$ (Tabla 5). Esta fase estuvo representada en el 23% de los sitios relevados.

Las especies se agruparon en 9 TFPs (Figura 7). El Análisis Discriminante permitió detectar que existen diferencias significativas entre los espectros de TFPs de las distintas fases en particular se diferenció la Fase A de la B y C ($F_{(18,102)} = 2,9$;

Tabla 5. Valores promedio y desvío estándar de los indicadores estructurales de la vegetación correspondiente a las 3 Fases (B, C, D) de los pastizales densos de las Sierras del Este. En la primera columna los indicadores son: Número de estratos de la vegetación (N° Estr), Altura del estrato basal (Alt E1), Altura del estrato 2 (Alt E2), Cobertura del estrato basal (Cob E1), Cobertura del segundo estrato (Cob E2), Porcentaje de suelo desnudo (%SD), Porcentaje de cobertura de gramíneas (% G), Porcentaje de cobertura de especies anuales (% An), Número de especies dominantes del estrato basal (N°dom1), Número de especies dominantes del segundo estrato (N°dom2) y Número de especies decrecientes frente al pastoreo (N° dec). * El valor correspondiente a N° Estr, corresponde a la Moda.

Atributos	Fase B		Fase C		Fase D	
	Media	DE	Media	DE	Media	DE
N° Estr *	2		2		2	0
Alt E1 cm	5,42	3,17	3,8	1,32	2,54	0,95
Alt E2 cm	26,74	11,61	32,57	11,87	18,88	6,78
Cob E1	92,65	7,33	69,1	16,95	94,76	2,63
% SD	0,37	0,39	0,29	0,33	1,13	0,84
% G	90,81	6,91	71,73	12,25	74,07	10,43
% An	0,06	0,13	0,13	0,19	0,77	0,98
% Inv	6,76	11,34	1,6	3,39	3	4,91
N° d1	3,14	0,66	3,43	0,81	4	1,25
N° d2	1,52	0,68	2,61	1,1	1,67	0,64
N° dec	0,94	0,71	0,41	0,4	0,45	0,45

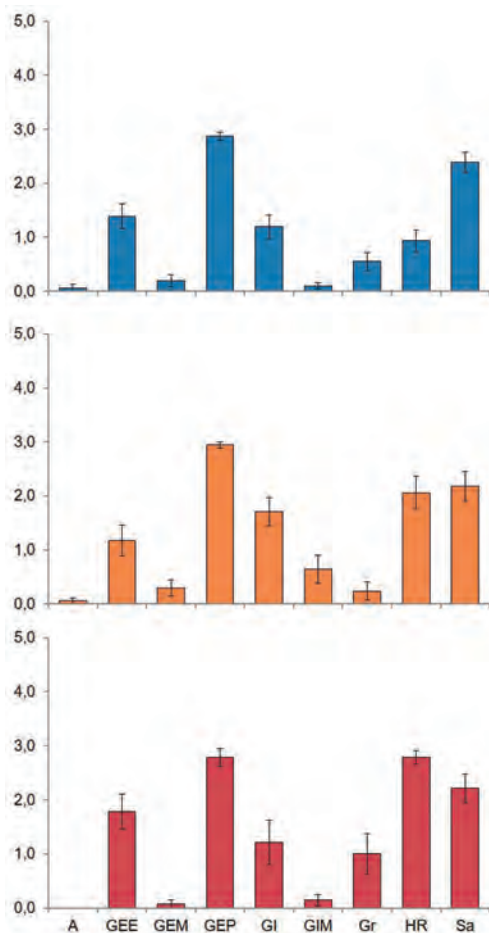


Figura 7. Distribución de frecuencias de Tipos funcionales de plantas (TFPs) de cada una de las fases (B, C, D) correspondientes a la comunidad de Pastizales Densos de Sierras del Este. Arbustos (A), Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales formadoras de Maciegas (GEM), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas Invernales formadoras de Maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas perennes Roseta (HR) y Subarbusos (Sa). Las barras representan el desvío estándar.

$p=0,0004$). Las diferencias se explican por las frecuencias de las Hierbas en Roseta (HR) y las Gramíneas Invernales formadoras de Maciegas (GIM). El resultado del Análisis discriminante con las variables ambientales para esta comunidad no mostró diferencias significativas ($F_{(8,102)} = 0,45$; $p= 0,89$) entre las fases.

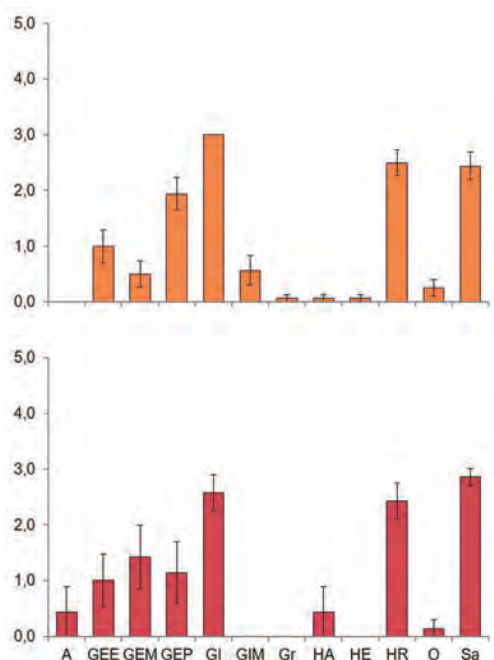
Comunidad II. Pastizales ralos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Trachypogon spicatus* - *Crocantemum brasiliense*

Se muestrearon un total de 23 píxeles (27 % del total para la región) correspondientes a esta comunidad. A partir del PCA y del análisis de cluster se identificaron 2 agrupaciones de píxeles, la Fase C y la Fase D (Figura 6b). En muchos casos no se pudieron muestrear los píxeles seleccionados debido a que los pastizales que ocupaban los mismos habían sido reemplazados por monocultivos o debido a que no podían ser considerados pastizales naturales por el alto grado de invasión por especies exóticas. La Fase C se caracterizó por tener un estrato basal con una altura promedio de $4,8 \pm 2,92$ cm y con $77,4 \pm 10,8$ % de cobertura de gramíneas. La cobertura promedio del estrato 1 fue 84 ± 17 %. El segundo estrato, ocupó aproximadamente el 16% de la cobertura vegetal y está compuesto principalmente por subarbusos (*Baccharis ochracea*, *B. coridifolia*, *E. horridum* y *B. trimera*). Las especies decrecientes casi no fueron registradas y el porcentaje de suelo desnudo tuvo un valor promedio de 1,3 % (Tabla 6). Esta fase estuvo representada en el 70 % de los sitios relevados en esta comunidad. La Fase D estuvo representada por pastizales con un alto porcentaje de suelo desnudo ($5,5 \pm 3,5$ %) y un estrato basal con una altura promedio de 2,5 cm. La cobertura del estrato basal fue de $71,2 \pm 9,2$ %, el porcentaje de gramíneas fue de 56 ± 9 %. El segundo estrato tuvo una cobertura aproximada del 30% con la gramínea formadora de maciegas *Aristida filifolia*, y los subarbusos *E. horridum* y *B. coridifolia* como especies dominantes (Tabla 6). Esta fase estuvo representada en el 30% de los sitios relevados.

Las especies se agruparon en 12 TFPs (Figura 8). El Análisis Discriminante indicó diferencias marginalmente significativas ($F_{(12,10)}=2,44$; $p=0,084$) entre los espectros de TFPs de las dos Fases. Estas diferencias se explican por la frecuencia de Arbustos, Gramíneas Estivales for-

Tabla 6. Valores promedio y desvío estándar de los indicadores estructurales de la vegetación correspondiente a las 2 Fases (C y D) de los pastizales ralos de las Sierras del Este. En la primera columna los indicadores son: Número de estratos de la vegetación (N° Est), Altura del estrato basal (Alt E1), Altura del estrato 2 (Alt E2), Cobertura del estrato basal (Cob E1), Porcentaje de suelo desnudo (%SD), Porcentaje de cobertura de gramíneas (% G), Porcentaje de cobertura de especies anuales (% An), Número de especies dominantes del estrato basal (N° dom1), Número de especies dominantes del segundo estrato (N° dom2) y Número de especies decrecientes ente al pastoreo (N° dec). * El valor correspondiente a N° Estr, corresponde a la Moda.

Atributos	Fase C		Fase D	
	Media	DE	Media	DE
N° Est *	2		2	
Alt E1 cm	4,82	2,92	2,48	0,42
Alt E2 cm	26,41	12,08	23,62	5,32
Cob E1	83,81	17,11	71,24	9,26
% SD	1,29	1,14	5,49	3,56
% G	77,38	10,84	55,95	9,22
% An	0,54	0,77	0,52	1,12
% Inv	0,41	0,82	0,29	0,34
N° d1	4,19	0,53	3,29	0,59
N° d2	2,51	0,79	2,33	0,88
N° dec	0,52	0,47	0,38	0,3



madoras de Maciegas y *Selaginella sellowii*. El resultado del análisis discriminante con las variables ambientales correspondientes a cada fase no mostró que los estados se diferencien por estas variables ($F_{(4,18)} = 1,48$; $p = 0,25$).

3) Región Centro-Sur (Muestreo realizado en el período abril-junio de 2015)

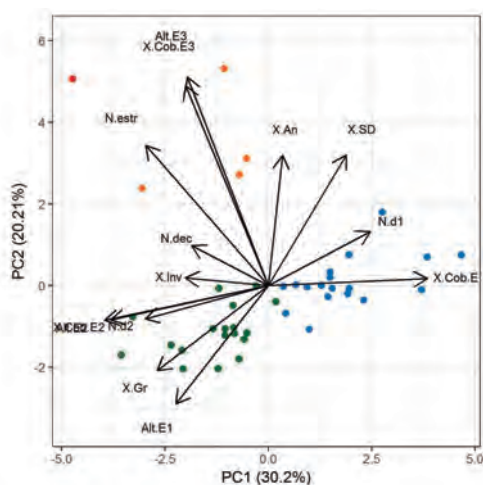
Comunidad IV. Pastizales densos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Eryngium horridum* - *Juncus capillaceus*

En la región Centro-Sur el análisis se realizó con los píxeles sorteados de la comunidad de pastizales densos, un to-

Figura 8. Distribución de frecuencias de Tipos funcionales de plantas (TFPs) de cada una de las fases (C y D) correspondientes a la comunidad de Pastizales Ralos de Sierras del Este. Arbustos (A), Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales formadoras de Maciegas (GEM), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas Invernales formadoras de Maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas Anuales (HA), Hierbas Perennes Erectas (HE), Hierbas perennes Roseta (HR) y Subarbustos (Sa). Las barras representan el desvío estándar.

Tabla 7. Valores promedio y desvío estándar de los indicadores estructurales de la vegetación correspondiente a los 2 Estados (1, 2) y sus correspondientes Fases (B, C y D, E respectivamente) de los pastizales densos de la Región Centro-Sur. En la primera columna los indicadores son: Número de estratos de la vegetación (N° Estr), Altura del estrato basal (Alt E1), Altura del estrato 2 (Alt E2), Cobertura del estrato basal (Cob E1), Cobertura del segundo estrato (Cob E2), Cobertura del tercer estrato (% Cob E3), Porcentaje de suelo desnudo (% SD), Porcentaje de cobertura de gramíneas (% G), Porcentaje de cobertura de especies anuales (% An), Número de especies dominantes del estrato basal (N°dom1), Número de especies dominantes del segundo estrato (N° dom2) y Número de especies decrecientes frente al pastoreo (N° dec). * El valor correspondiente a N° Estr, corresponde a la Moda.

Atributos	ESTADO 1				ESTADO 2		
	Fase B		Fase C		Fase D	Fase E	
	Media	DE	Media	DE	Media	DE	Media
N° estr *	2		2		3		3
Alt E1 cm	6,6	3	4,3	3,7	3,8	0,9	4,3
Alt E2 cm	46	13,5	23,8	14,8	37,5	11,1	68,3
Alt E3 cm	0	0	0	0	90	20,2	146,7
% Cob E1	67,9	14	91,8	8,1	84,3	10,2	33,3
% Cob E2	29,6	15,2	4	4,1	7,7	7,4	66,7
% Cob E3	0	0	0	0	7,8	4,9	20
% SD	0,5	0,3	2,5	2,5	3	4,6	1,8
% G	83	12,3	68,4	13,3	75,2	14,4	73,3
% An	0,2	0,2	0,3	0,2	0,5	0	0,4
% Inv	7,6	10,7	2,3	7,2	19,5	26,4	0
N° dom1	2,7	0,4	3,5	0,6	3	0,3	3,3
N° dom2	2,2	0,7	1,3	0,8	2,2	0,6	1
N° dec	0,5	0,5	0,3	0,3	0,6	0,3	1



tal de 45 píxeles. De la superficie cubierta por pastizales naturales en esta región (38,8 %), la mayor parte correspondió a Pastizales densos (37 %), mientras que los Pastizales ralos ocuparon una superficie marginal (1,8 %) (Capítulo 2). El resultado del ACP permitió identificar 4 agrupaciones de píxeles los cuales corresponden a dos Estados (1 y 2) con dos Fases cada uno (B, C y D, E respectivamente) (Figura 9, Tabla 7). El Estado 1 comprende pastizales con dos estratos de vegetación. La Fase B correspondió a pastizales con alta cobertura del segundo estrato (30 %) y un estrato basal cuya

Figura 9: Análisis de Componentes Principales (ACP) de la matriz de atributos x píxeles relevados en Pastizales Densos de la región Centro-Sur. Los componentes principales 1 y 2 explicaron el 30,2 y el 20,2 % de la varianza respectivamente. N_Estr (N° de estratos), Alt_E1 (altura del estrato 1), Alt_E2 (altura del estrato 2), Cob_E1(% de cobertura del estrato 1), Cob_E2 (% de cobertura del estrato 2), X_SD (% de suelo desnudo), X_Gram (% de cobertura de gramíneas), X_An (% de cobertura de spp. anuales), N_Dom1 (N° de especies dominantes del estrato 1), N_Dom2 (N° de especies dominantes del estrato 2), N_Dec (N° de especies decrecientes frente al pastoreo). Los colores corresponden a las distintas fases en cada estado. Estado 1: azul (Fase B), naranja (Fase C); Estado 2: rojo (Fase D), negro (Fase E).

altura promedio fue de $6,6 \pm 3$ cm, con alto porcentaje de gramíneas (83 ± 12 %), y con 7 % de cobertura de especies invasoras, particularmente *C. dactylon*. Esta fase ocupó el 43 % de los sitios relevados. La Fase C, también dentro del Estado 1 tuvo menor cobertura del segundo estrato (4 %), menor altura del estrato basal (4 ± 3 cm) y también menor proporción de gramíneas (68 %). Esta fase ocupó el 45% de los sitios relevados. El Estado 2, mucho menos representado en el espacio (12 % de los sitios), corresponde a pastizales que poseen un tercer estrato arbustivo. La Fase D presentó un estrato basal con 84 % de cobertura y con $3,8 \pm 0,9$ cm de altura en promedio. El estrato 2 cubrió un 8 % aproximadamente y tuvo una altura promedio de 38 cm, el tercer estrato también cubre el 8 % y su altura promedio fue de 90 cm dominado por *Acanthostyles buniifolius*. La Fase E está representada en un solo píxel, se trata de un pastizal muy arbustizado con 67% de cobertura del segundo estrato cuya altura alcanzó 68 cm y un tercer estrato de vegetación con 20% de cobertura y 147 cm de altura (Tabla 7).

Las especies dominantes se agrupan en 11 TFPs. El Análisis Discriminante permitió detectar que existen diferencias significativas entre los espectros de TFPs de las distintas Fases, en particular se diferenciaron la Fase A de la B y C ($F_{(22,56)} = 2,45$; $p=0,0036$). Las diferencias se explican por las frecuencias de los Subarbustos y Gramíneas invernales (Figura 10). El resultado del Análisis discriminante con las variables ambientales para esta comunidad no mostró diferencias significativas ($F_{(10,58)} = 0,99$; $p= 0,465$) entre las fases.

4) Región Cuenca Sedimentaria del Noreste (Muestreo realizado en el período octubre-diciembre de 2015)

Comunidad IV. Pastizales densos de las regiones Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro Sur. Comunidad de *Eryngium horridum* - *Juncus capillaceus*

En esta región los pastizales densos ocuparon la mayor superficie (un 93 % del total de los pastizales que a su vez

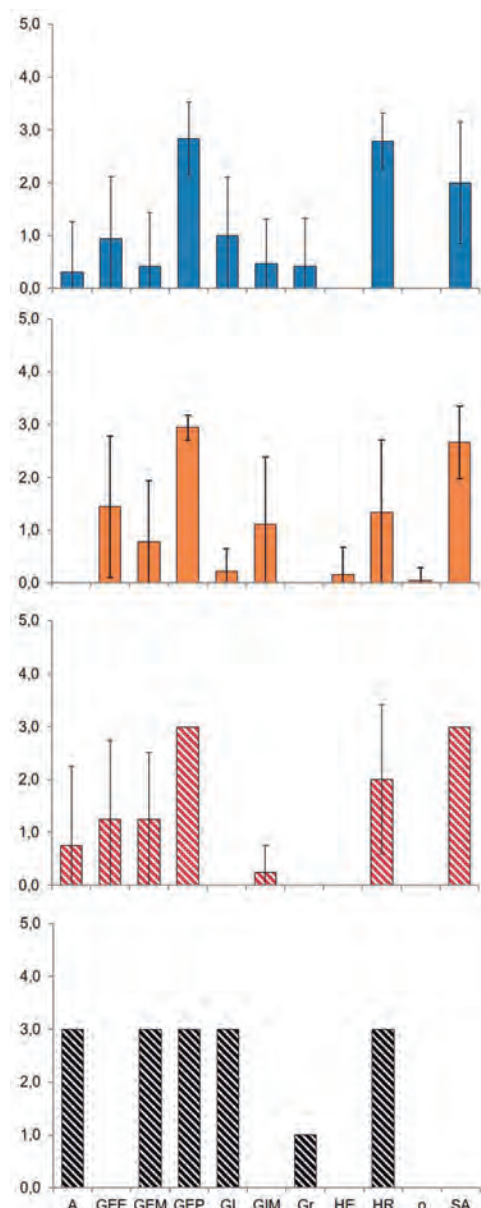


Figura 10. Distribución de frecuencias de Tipos funcionales de plantas (TFPs) de las Fases de cada uno de los estados (Estado 1: B y C; Estado 2: D y E) de los pastizales densos de la Región Centro-Sur. Arbustos (A), Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales formadoras de Maciegas (GEM), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas Invernales formadoras de Maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas Perennes Erectas (HE), Hierbas perennes Roseta (HR) y Otros (O, algas y musgos), Subarbustos (Sa). Las barras representan el desvío estándar.

ocupan el 51,3 % de la superficie cartografiada). El total de píxeles sorteados (68) correspondió a la comunidad de Pastizales densos. Con los resultados del ACP se identificaron 3 grupos de píxeles que corresponden a 2 Estados con dos y una fase respectivamente (Figura 11, Tabla 8). El Estado 1 fue el más representado en el espacio ocupando el 79 % de los sitios relevados. La Fase B del Estado 1 tuvo un estrato basal de aproximadamente $5 \pm 1,8$ cm de altura y $94 \pm 3,7$ % de cobertura, con *Paspalum*

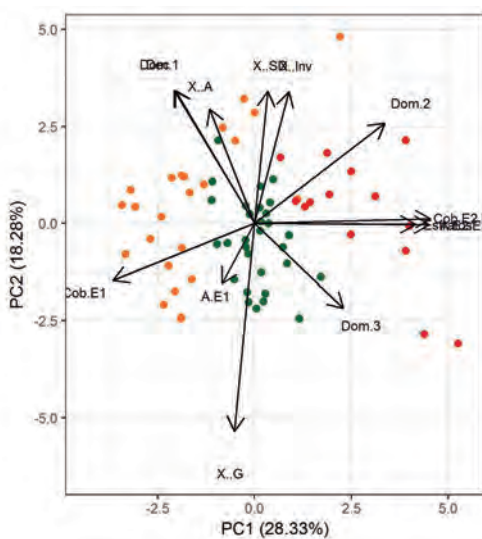


Figura 11. Análisis de Componentes Principales (ACP) de la matriz de atributos x píxeles relevados en los Pastizales Densos de la Cuenca Sedimentaria del Noreste. Los componentes principales 1 y 2 explicaron el 28,33 % y el 18,28 % de la varianza respectivamente. N_Estr (N° de estratos), Alt_E1 (altura del estrato 1), Alt_E2 (altura del estrato 2), Cob_E1(% de cobertura del estrato 1), Cob_E2 (% de cobertura del estrato 2), X_SD (% de suelo desnudo), X_Gram (% de cobertura de gramíneas), X_An (% de cobertura de spp. anuales), N_Dom1(N° de especies dominantes del estrato 1), N_Dom2(N° de especies dominantes del estrato 2), N_Dec (N° de especies decrecientes frente al pastoreo). Los colores corresponden a las distintas fases: azul (B), naranja (C), rojo (D).

notatum y *Axonopus affinis* como dominantes. El segundo estrato tuvo una cobertura muy variable con promedio de $8,5 \pm 8,6$ % y altura media de $27 \pm 9,8$ cm, con *B. trimera* y *B. coridifolia* como domi-

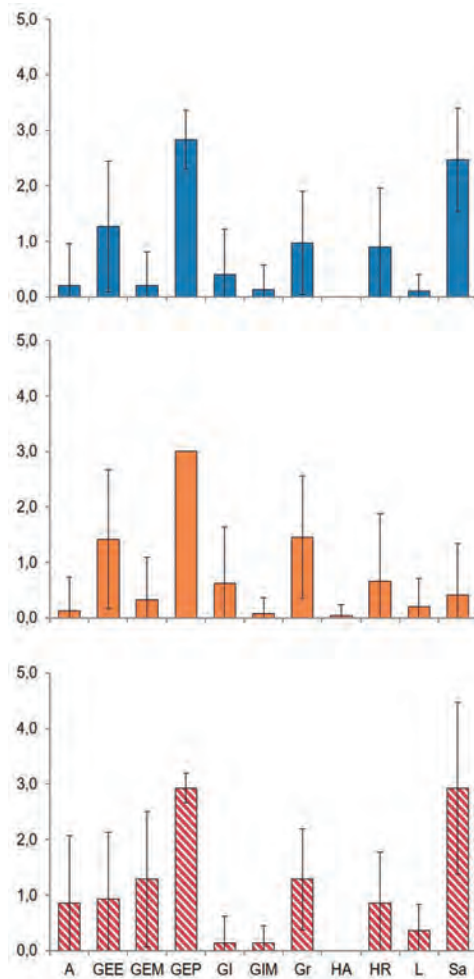


Figura 12. Distribución de frecuencias de Tipos funcionales de plantas (TFPs) correspondiente a los Estados (1 y 2) y las 2 Fases del Estado 1 de los pastizales densos de la Cuenca Sedimentaria del Noreste. Arbustos (A), Gramíneas Estivales Erectas (GEE), Gramíneas Estivales formadoras de Maciegas (GEM), Gramíneas Estivales Postradas (GEP), Gramíneas Invernales (GI), Gramíneas Invernales formadoras de Maciegas (GIM), Graminoides (Gr), Hierbas Anuales (HA), Hierbas perennes Roseta (HR), Leguminosas (L) y Subarborescentes (Sa). Las barras representan el desvío estándar.

Tabla 8. Valores promedio y desvío estándar de los indicadores estructurales de la vegetación correspondiente a los 2 Estados (1 y 2) y las 2 Fases del Estado 1 de los pastizales densos de la Cuenca Sedimentaria del Noreste. En la primera columna los atributos estructurales de la vegetación son: Número de estratos (N° Estr), Altura del estrato basal (Alt E1), Altura del estrato 2 y 3 (Alt E2/E3), Cobertura del estrato basal (Cob E1), Cobertura del segundo y tercer estrato (Cob E2/E3), Porcentaje de suelo desnudo (%SD), Porcentaje de cobertura de gramíneas (%G), Porcentaje de cobertura de especies anuales (% An), % Cobertura de especies exóticas invasoras (% Inv), Número de especies dominantes del estrato basal (N° dom1), Número de especies dominantes del segundo estrato (N° dom2) y Número de especies decrecientes frente al pastoreo (N°dec). * El valor correspondiente a N° Estr, corresponde a la Moda.

Atributos	ESTADO 1				ESTADO 2	
	Fase B		Fase C		Fase D	
	Media	D.E	Media	D.E	Media	D.E
N° Estr	2		1		3	
Alt E1 cm	4,9	1,8	6,9	3,8	5,4	2,4
Alt E2-E3 cm	27,1	9,8	12,8	15,4	57,2	23,8
Cob E1	93,9	3,7	94,4	7,2	66,5	20
Cob E2-E3	8,5	8,6	3,9	8,2	42,1	19,4
%SD	1,2	0,8	2,9	3,6	1,6	1,8
% G	89,8	7,8	87,8	11	86,7	8,2
% An	0,7	0,6	1,1	0,9	0,5	0,5
% Inv	1	1,8	4,8	8,4	3,3	4,5
N° dom1	2,9	0,9	3,5	1	3	0,5
N° dom2	1,4	0,5	0,6	0,8	2	0,9
N° dec	2,9	0,8	3,5	1	3	0,5

(2,9; 3,5 y 3 especies correspondientes a las Fases B, C y D respectivamente) (Tabla 8).

Las especies se agruparon en 11 TFPs. El Análisis Discriminante permitió detectar que existen diferencias significativas entre los espectros de TFPs de las distintas Fases ($F_{(22,110)} = 4,58$; $p < 0,0000$). Las diferencias se explican por las frecuencias de Gramíneas estivales formadoras de maciegas y Subarbustos (Figura 12). El resultado del Análisis discriminante con las variables ambientales para esta comunidad no mostró diferencias significativas ($F_{(8,112)} = 1,47$; $p = 0,177$).

Diagnóstico general del estado de conservación del pastizal

En las comunidades de Pastizales ralos (Comunidad I y II), tanto de la Cuesta basáltica como de Sierras del Este, se identificaron fases dentro de un

estado estable. Se reconocieron 4 fases en los pastizales ralos de Basalto y 2 fases en Sierras del Este. En los pastizales densos de Basalto (Comunidad III) y de Sierras del Este (Comunidad IV) también se caracterizó un solo estado con 4 y 3 fases respectivamente. En los pastizales densos de la Cuenca Sedimentaria del Noreste y Centro-Sur (Comunidad IV) fueron reconocidos dos estados, en estos casos los cambios en la estructura y composición de las comunidades atravesaron un umbral y se produjo una transición hacia estados con alta cobertura de arbustos y en algunos casos también presencia de especies invasoras. La valoración de las fases y estados, indicada con los colores verde, azul, naranja y rojo (Figura 13), resalta que los pastizales de la Cuesta basáltica (Comunidades I y III) son los únicos que presentan el color verde. El verde representa pastizales muy conservados, tomando en consideración la altura del estrato basal, la cobertura

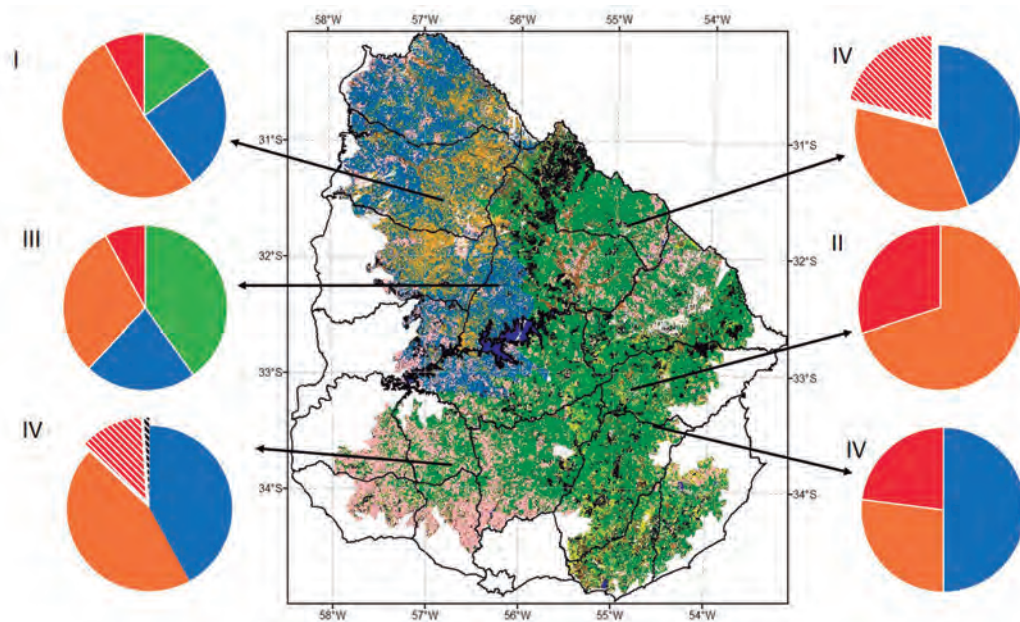


Figura 13. Mapa de las 4 comunidades de pastizal más representadas en Uruguay: I Pastizales ralos de la Cuesta Basáltica; III Pastizales densos de la Cuesta Basáltica; II Pastizales ralos de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y región Centro-Sur; IV Pastizales densos de Sierras del Este, Cuenca Sedimentaria del Noreste y región Centro-Sur. Los diagramas circulares representan las proporciones de las fases y estados presentes en cada comunidad y en cada región geomorfológica. Los colores indican una valoración de la condición de la vegetación descrita en el texto: Fase A (verde), Fase B (azul), Fase C (naranja), Fase D (rojo), Fase E (negro), en rayado se presentan fases correspondientes a otros estados. Los colores representan un gradiente desde pastizales conservados a pastizales degradados.

nantes. La cobertura de invasoras es baja, de 1% en promedio. La Fase C tuvo un estrato basal con una altura promedio de $6,9 \pm 3,8$ cm y $94,4 \pm 7,2$ % de cobertura. Tuvo alta cobertura de gramíneas ($87,8 \pm 11$ %), siendo *A. affinis* la especie más frecuente y alta cobertura de Cyperaceas. El segundo estrato tuvo una cobertura promedio de 4 ± 8 % con *S. indicus* como dominante. La especie invasora *C. dactylon* ocupó aproximadamente el 5 % de la cobertura vegetal. El Estado 2, ocupó el 20,6 % de los píxeles relevados. Su característica principal fue la presencia de un tercer estrato con arbustos (*A. buniifolius*) con una cobertura promedio de 42 ± 19 % y 57 ± 24 cm de altura. El estrato basal tuvo una cobertura de $66,5 \pm 20$ % con aproximadamente 5 cm de altura. Las gramíneas también son dominantes en el estrato basal y cubrieron $86,7 \pm 8,2$ %. La gramínea invasora *C. dactylon* ocupó el $3,3 \pm 4,5$ % de cobertura. En las tres fases descritas se encontraron especies decrecientes

del segundo estrato, la presencia de especies decrecientes frente al pastoreo, la cobertura de gramíneas y la ausencia de especies invasoras. Los colores azul, naranja y rojo representan un gradiente a lo largo del cual disminuye la altura del estrato basal y la cobertura de gramíneas, aumenta el porcentaje de suelo desnudo y la presencia de especies invasoras.

DISCUSIÓN

Todas las comunidades de pastizal del territorio uruguayo presentaron una heterogeneidad interna asociada a cambios en la altura del estrato basal, en la cobertura total, en la estratificación, en la frecuencia de especies decrecientes con el pastoreo y en la proporción de tipos funcionales de plantas. La aproximación inductiva que se utilizó en este trabajo permitió describir no sólo «estados», sino también cambios más sutiles

en la vegetación dentro de estos denominadas «fases». La Figura 13 resume los resultados de este trabajo y permite visualizar comparativamente la condición de cada comunidad. Se destaca la Cuesta basáltica con los pastizales mejor conservados (alta proporción de color verde).

La aproximación metodológica utilizada minimizó los sesgos asociados a la experiencia personal y a las diferencias derivadas de protocolos de observación diversos al registrar los mismos atributos en sitios seleccionados aleatoriamente. La aleatorización del muestreo determinó que situaciones particulares (por ejemplo, extremo de degradación) no fueran relevados. Sin embargo, permitió cuantificar la superficie de las distintas fases y estados. La distinción entre estados y fases se realizó a partir de evaluar la magnitud de los cambios ocurridos en los indicadores estructurales. Los más variables fueron la altura y cobertura del estrato basal y del segundo estrato, el porcentaje de gramíneas y el porcentaje de suelo desnudo. Las fases dentro de un estado presentan diferencias menores en estos atributos. La aparición de un tercer estrato arbustivo con alta cobertura, la presencia de especies invasoras o de suelo desnudo con altas proporciones, fueron los elementos en los que se basó la caracterización de un agrupamiento de censos como un estado. La magnitud y tipo de estos cambios indicaría que se atravesó un umbral hacia otro estado alternativo cuyo retorno requerirá una inversión de energía externa (uso de maquinaria, siembra de especies, etc). Las transiciones entre fases ocurrirían mediante cambios en la carga ganadera, la relación lanar/vacuno o el método de pastoreo.

Este estudio describió la heterogeneidad interna de comunidades fitosociológicas. El análisis por región y por comunidad vegetal permitió minimizar el efecto de las condiciones ambientales y características del hábitat como determinantes de la heterogeneidad observada. La variación estructural y florística descripta resultó de una magnitud y jerarquía menor a la que determina la existencia de comunidades. En

todos los casos se registraron las especies indicadoras de las comunidades de pastizal descriptas para Uruguay (Capítulo 1).

La caracterización de la heterogeneidad estructural dentro de cada comunidad permite generar hipótesis acerca de los factores que la determinan. Al haber controlado la variación edáfica y topográfica, el factor que presenta mayor variación entre los sitios estudiados es el síndrome pastoreo. El pastoreo incluye distintos componentes como la defoliación, el pisoteo y la fertilización a través de la deposición de heces y orina, y sus efectos son complejos. Las múltiples dimensiones o componentes del pastoreo actúan de manera simultánea sobre la vegetación promoviendo efectos individuales y combinados sobre diferentes atributos de la estructura y del funcionamiento (Lezama y Paruelo, 2016). Los estados y fases caracterizados sintetizarían la historia de pastoreo de un determinado sitio. ¿Cuál es la «memoria» del sistema a condiciones pasadas de pastoreo? es una pregunta que nuestros datos no permiten contestar y que requiere de, por un lado, estudios de la trayectoria de la vegetación y, por otro, de un registro exhaustivo del síndrome pastoreo experimentado por cada sitio en particular. La combinación de estudios experimentales manipulativos como el de Lezama y Paruelo (2016) con estudios observacionales retrospectivos y experiencias de manejo controlado del pastoreo, son la base para la generación de hipótesis específicas sobre los cambios estructurales y funcionales y su reversibilidad.

Otros factores, además del pastoreo, podrían explicar de manera complementaria o alternativa la heterogeneidad intra-comunidad observada. Si bien los censos en cada región se concentraron en el tiempo (el período en el cual se realizaron fue de tres a cuatro meses por región) las condiciones climáticas no fueron homogéneas y pueden dar cuenta de parte de las diferencias observadas. Más aún, el clima puede también tener un efecto de mediano y largo plazo (Briske *et al.*, 2005). Diferencias en la magnitud de las sequías estivales experimentadas por los distintos sitios son, clara-

mente, otro factor que contribuye a generar heterogeneidad y que interactúa con las distintas dimensiones del síndrome pastoreo. Por último, legados (por ejemplo la historia agrícola) o eventos particulares (por ejemplo incendios) son potenciales factores generadores de heterogeneidad espacial (Foster *et al.*, 2003).

Desde el punto de vista estrictamente florístico las comunidades estudiadas no son homogéneas. En el Capítulo 1 se identificaron 14 sub-comunidades con sus propias especies indicadoras. ¿En qué medida las sub-comunidades se asocian a estados o fases descritos en este capítulo? Las características de los relevamientos no permiten dar respuesta a esta pregunta ya que no se registraron especies indicadoras de subcomunidades. Entender en qué medida las sub-comunidades se corresponden con estados y/o fases o resultan de los efectos de pastoreo es una interesante pregunta a abordar experimentalmente.

La identificación de estados y fases en este trabajo es un paso esencial en la definición de un Modelo de Estados y Transiciones (para Uruguay). Como se indicaba más arriba el siguiente paso es la definición de hipótesis acerca de las transiciones. Esta definición debe apoyarse no sólo en estudios empíricos de la respuesta de distintos atributos de la comunidad y el ecosistema al régimen de perturbación, sino también en las observaciones de los actores locales (productores y técnicos de campo). La opinión de los actores locales es particularmente importante para valorar los estados (Capítulo 4). Esta consulta y discusión permitirá no sólo avanzar hacia un modelo dinámico que se constituya en un instrumento para el manejo adaptativo en los pastizales sino también identificar los estados o fases que los distintos actores perciben como aquellos a promover. El manejo adaptativo basado en los METs establece un mecanismo de retroalimentación progresivo que permite modificar el curso del manejo a medida que se adquieren nuevos conocimientos.

A mayor escala los METs constituyen una herramienta para el diagnóstico del estado de salud y conservación de los pastizales, para planificar medidas de restauración en pastizales degradados y

también para identificar los vacíos de información. Este último punto es de particular importancia en la definición de prioridades de investigación. En el caso de Uruguay existen dinámicas que no han sido estudiadas o acerca de las cuales existe muy escasa información, una de ellas es la resultante del uso del fuego como medida de manejo. La otra, es la dinámica sucesional de los campos abandonados por el último impulso de la agricultura extensiva.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAEZA S.** 2017. Cartografía de las regiones Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria del Noreste, Centro-Sur y Sierras y Lomadas del Este. Convenio Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca - Universidad de la República, Uruguay.
- BAEZAS, GALLEGOF, LEZAMA F, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 33-54.
- BAEZA S, BALDASSINIP, BAGNATO C, PINTO P, PARUELO JM.** 2014. Caracterización del uso/cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia Uruguay*, 18: 95-105.
- BEISNER BE, HAYDON DT, CUDDINGTON K.** 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 376-382.
- BERVEJILLO J.** 2013. Variabilidad regional de la productividad ganadera. OPYPA-MGAP (Ed.) Anuario.
- BESTELMEYER BT, BROWN JR, HAVSTAD KM, ALEXANDER R, CHAVEZ G, HERRICK JE.** 2003. Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Journal of Range Management*, 56:114-126.
- BRISKE DD, FUHLENDORF SD, SMEINS FE.** 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology*, 40: 601-614.

- BRISKE DD, FUHLENDORF SD, SMEINS FE.** 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangeland Ecological Management*, 58:1-10.
- CLEMENTS F. E.** 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington. Pp 512.
- DYKSTERHUIS E.J.** 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *Journal of Rangeland Management*, 2:104-115.
- FOLKE C, CARPENTER S, ELMQVIST T, GUNDERSON L, HOLLING CS, WALKER B.** 2002. Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a world of transformations. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31: 437-440.
- FOSTER D, SWANSON F, ABER J, BURKE I, BROKAW N, TILMAN T, KNAPP A.** 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, 53: 77-88.
- GRAESSER J., AIDE T. M., GRAU H. R., RAMANKUTTY N.** 2015. Cropland/pastureland dynamics and the slowdown of deforestation in Latin America. *Environmental Research Letters*, 10: 034017.
- GUNDERSON LH, HOLLING CS, PETERSON GD.** 2002. Surprises and sustainability: cycles of renewal in the Everglades. In: Gunderson LH, Holling CS. (Eds) *Panarchy: understanding transformations in human and natural systems*. Island Press, Washington, DC, USA, pp. 315-332.
- HOLLING CS.** 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- KNAPP CN, FERNÁNDEZ-GIMENEZ M, KACHERGISE, RUDEENA.** 2011. Using participatory workshops to integrate State-and-Transition Models created with local knowledge and ecological data. *Rangeland Ecological Management*, 64:158-170.
- LEZAMA, F, PARUELO JM.** 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation of Science*, 19: 557-566.
- LEZAMA F, ALTESOR A, PEREIRA M, PARUELO JM.** 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA, INIA. pp. 15-32.
- MGAP-DIEA.** 2000. Censo General Agropecuario Uruguay. Dirección de Estadísticas Agropecuarias. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca.
- MGAP-DIEA.** 2011. Censo General Agropecuario Uruguay. Dirección de Estadísticas Agropecuarias. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca.
- PARUELO J, TEXEIRA M, STAIANO L, MASTRANGELOM, AMDAN L, GALLEGGO F.** 2016. An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators*, 71: 145-154.
- R CORE TEAM.** 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- STRINGHAM TK, KRUEGER WC, SHAVER PL.** 2003. State and transition modeling: an ecological process approach. *Journal of Range Management*, 56: 106-113.
- UNEP.** 2016 GEO-6 Regional Assessment for Latin America and the Caribbean. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.
- VOLANTE J, MOSCIARO J, MORALES POCLAVA M, VALE L, CASTRILLO S, SAWCHIK J, TISCORNIA G, FUENTEM, MALDONADO I, VEGAA, TRUJILLO R, CORTÉZ L, PARUELO JM.** 2015. Expansión agrícola en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile entre 2000-2010. Caracterización espacial mediante series temporales de índices de vegetación. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 41: 179-191.
- WESTOBY M, WALKER B, NOY-MEIRI.** 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42: 266-274.

Alice Altesor¹; Federico Gallego¹;
Fabiana Pezzani²; Beatriz Costa¹;
Manuel Ferrón¹; Marcelo Pereira³

¹ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

² Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.

³ Instituto Plan Agropecuario, Uruguay.

Capítulo 4

Determinación de transiciones entre estados y/o fases en pastizales de Uruguay: una aproximación basada en la valoración participativa

RESUMEN

En este capítulo se presentan los resultados de la valoración participativa y planteo de hipótesis sobre las transiciones entre fases y/o estados, así como sobre el sistema de manejo ganadero que conduciría a cada uno de ellos. A partir de la descripción objetiva de la heterogeneidad de la vegetación de las distintas comunidades de pastizal desarrollada en el Capítulo 3 de esta publicación, se realizaron talleres con productores y técnicos de las regiones Cuesta Basáltica y Sierras del Este. Guiados por fotos representativas de las fases descritas y por un protocolo de preguntas se discutió en grupos acerca de las fases preferidas, las posibles transiciones entre fases y las medidas de manejo que controlarían dichas transiciones. Con los resultados se construyeron los Modelos de Estados y Transiciones (METs) para cada comunidad de pastizal. Los METs constituyen una herramienta muy valiosa para la toma de decisiones y para poner en práctica el manejo adaptativo en los sistemas socio-ecológicos ganaderos.

INTRODUCCIÓN

En los sistemas ganaderos sobre pastizales naturales los aspectos ecológicos, sociales, económicos y culturales están íntimamente relacionados. Por ello, el análisis de su dinámica debe concebirlos como sistemas socio-ecológicos (SSE, Walker y Salt, 2012). El concepto de SSE se deriva del reconocimiento de que los componentes y procesos de los ecosistemas se encuentran íntimamente influenciados por los procesos que ocurren en los sistemas sociales y viceversa. Estos son sistemas adaptativos complejos que no cambian de manera predecible y lineal (Liu *et al.*, 2007; Resilience Alliance, 2010). Tienen el potencial de existir en más de un estado de equilibrio o fases dentro de un estado estable en los cuales su estructura, función y retroalimentaciones son diferentes (Scheffer *et al.*, 2001). La sustentabilidad de los SSE como los ganaderos está estrechamente vinculada a su naturaleza resiliente y a su capacidad adaptativa. La resiliencia está relacionada con la magnitud de las perturbaciones que pueden ser absorbidas antes de que el sistema cambie su estructura y funcionamiento y pase a otro estado o dominio de atracción (Holling *et al.*, 1973; Gun-

*aaltesor@fcien.edu.uy

derson *et al.*, 2002; Folke *et al.*, 2002; Beisner *et al.*, 2003). La capacidad adaptativa del sistema se asocia a la posibilidad de ajustar su estructura y funcionamiento a nuevas condiciones. El manejo ganadero debe promover esta adaptación del SSE y para ello es necesario reconocer la heterogeneidad de la vegetación.

Los Modelos de Estados y Transiciones (METs) permiten organizar e interpretar la heterogeneidad derivada del manejo ganadero en los pastizales (Westoby *et al.*, 1989). También permiten incorporar una visión dinámica mediante el análisis de las respuestas del sistema y la modificación de las acciones de manejo en un proceso interactivo e iterativo a partir del cual se obtendrá mayor conocimiento acerca del comportamiento del sistema («comprendo mientras hago»). La heterogeneidad de la vegetación derivada del manejo ganadero puede ser organizada e interpretada en términos de estados o de fases dentro de un mismo estado, que representan distintas etapas de la dinámica de una comunidad. Las transiciones entre dichas etapas pueden ser continuas y reversibles manteniendo al sistema dentro del mismo dominio de atracción, en este caso se reconocen distintas *fases* dentro de un mismo estado (Stringham *et al.*, 2003). Cuando un estado estable es reemplazado por otro se traspasa un umbral y la transición puede ser discontinua y eventualmente no reversible. El potencial para la reversibilidad a través de un umbral depende de la extensión y de la duración de la modificación del ecosistema (Briske *et al.*, 2005).

Existen distintas aproximaciones metodológicas para caracterizar las transiciones. Una alternativa es el análisis retrospectivo o manejo adaptativo pasivo que parte de la hipótesis acerca de qué combinación de medidas de manejo, nivel de perturbaciones y condiciones climáticas promueven la transición de un estado a otro. A posteriori se mide en sitios particulares y se analizan comparativamente las observaciones *in situ*, con los resultados esperados a partir de las hipótesis. Una segunda alternativa es el análisis prospectivo, o manejo adaptativo (Berkes *et al.*, 2000; Rumpff *et al.*, 2011; Knapp *et al.*, 2011) que radica en el

análisis de las respuestas del sistema al manejo y la modificación de las acciones en un proceso iterativo a partir del cual se obtendrá mayor conocimiento acerca del comportamiento del sistema (Knapp *et al.*, 2011). El sistema de manejo se constituye así en un experimento, en el cual se evalúan las predicciones de las hipótesis. Si el experimento se realiza en varios sitios simultáneamente, se pueden establecer las transiciones entre estados y entre fases dentro de los estados, con los niveles de incertidumbre asociados. En este trabajo se resumen las hipótesis planteadas acerca de las medidas de manejo que conducirían a cada una de las fases/estados y de sus transiciones. Las hipótesis fueron resultado de la valoración participativa por parte de productores y técnicos.

MÉTODO

Para establecer las transiciones entre fases/estados se partió de la caracterización de la heterogeneidad de la vegetación derivada del manejo ganadero (Capítulo 3). Se realizaron talleres con los actores involucrados, productores ganaderos y técnicos. En los talleres se valoraron participativamente las fases/estados descritos y se generaron hipótesis acerca de las medidas de manejo que podrían promover las transiciones entre dichas fases/estados. La valoración participativa se realizó con los productores y los técnicos de dos regiones: Cuesta Basáltica y Sierras del Este. Se contó con el apoyo de algunas instituciones integrantes de la Mesa de Ganadería sobre Campo Natural (MGCN), en particular con el Instituto del Plan Agropecuario y con la Dirección General de Recursos Naturales (Campo Natural) del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca.

Se realizaron tres talleres, uno en la región Sierras del Este y dos en la Cuesta Basáltica. El taller en Sierras del Este contó con 25 participantes, 9 productores y 16 técnicos. En la región de la Cuesta Basáltica se realizó un taller en la ciudad de Tacuarembó y otro en la Colonia Juan Gutiérrez (Departamento de Paysandú) con una participación de 28 y 30 personas respectivamente. Los talleres constaron de

Caja 1. Preguntas guía para la discusión en los equipos de trabajo

- 1) ¿Reconocen ustedes los estados/fases identificados para la comunidad de pastizales densos/ralos de la región Sierras del Este/Cuesta Basáltica?
- 2) ¿Conocen ustedes otros «estados/fases» de la comunidad que no hayan sido identificados en este estudio? ¿Cómo los describirían?
- 3) ¿Cuál de las fases/estados identificadas sería deseable promover?
- 4) ¿Qué dotación ganadera* (alta o baja) y relación Lanar/Vacuno (alta ≥ 1 o baja < 1) creen ustedes que darían lugar a los distintos estados/fases?

* En pastizales densos una dotación alta será aquella que supere las 0,8 UG mientras que para pastizales ralos será aquella que supere las 0,6 UG (valores de referencia, com.pers).

dos partes, en la primera se realizó una exposición acerca de los resultados de la caracterización de las fases/estados de cada una de las comunidades de pastizales de la región. En la segunda, se organizaron grupos de trabajo integrados por productores o por técnicos. A cada grupo se le proporcionó un protocolo con preguntas guía (Caja 1) y fotos representativas de las fases/estados de cada comunidad. Finalmente, se realizó una puesta en común en sesión plenaria donde cada grupo expuso y fundamentó las hipótesis acerca de las medidas de manejo ganadero para promover las transiciones entre fases/estados. Dentro de cada grupo se eligió una persona cuya función fue registrar por escrito el trabajo realizado (respuesta a preguntas, opiniones, inquietudes, dudas, y todo lo que desearían compartir con el resto).

RESULTADOS

Los resultados de la presentación y discusión de los METs realizada en los talleres se resumen para cada comunidad de pastizal analizada: Pastizales Densos (Figura 1) y Ralos (Figura 2) de la Cuesta Basáltica; y Pastizales Densos (Figura 3) y Ralos (Figura 4) de Sierras del Este (Fotos de los Talleres). Los METs de las comunidades de pastizal de Cuenca Sedimentaria del Noreste y Región Centro-Sur no fueron discutidos en talleres con los actores en su territorio, por lo cual no se plantean las medidas de manejo que podrían promover las transiciones (Figuras 5 y 6).

Pastizales Densos de la Cuesta Basáltica

En los talleres, los productores y técnicos reconocieron las fases identificadas a partir del relevamiento a campo (Capítulo 3). Coincidieron en proponer la fase B como la más deseada. En cuanto a las hipótesis acerca de las medidas de manejo ganadero que conducirían a cada una de las fases se propuso que la fase A estaría determinada por baja dotación ganadera ($< 0,8$ UG) y baja relación Lanar/Vacuno ($L/V < 1$). La fase B correspondería a dotación ajustada ($\approx 0,8$ UG), relación L/V cercana a la unidad y pastoreo con descansos. La fase C sería determinada por dotaciones mayores y relaciones L/V mayores a uno. La fase D correspondería a los valores extremos de este gradiente de dotación y relación L/V con pastoreo continuo (Figura 1).

Pastizales Ralos de la Cuesta Basáltica

Todos los grupos, tanto de productores como de técnicos, reconocieron las fases descritas y coincidieron en la elección de la fase B como la más valorada, pero en combinación con cierta proporción de la fase A. En cuanto a las hipótesis acerca de las medidas de manejo ganadero que conducirían a cada una de las fases se propuso que la fase A estaría determinada por dotaciones ganaderas muy bajas (0,4 - 0,5 UG) y relación L/V menor a la unidad. Dotaciones ganaderas ajustadas ($\approx 0,6$) y relación L/V cercana a la unidad serían las medidas de manejo que determinan la fase B. La fase C correspondería a mayor

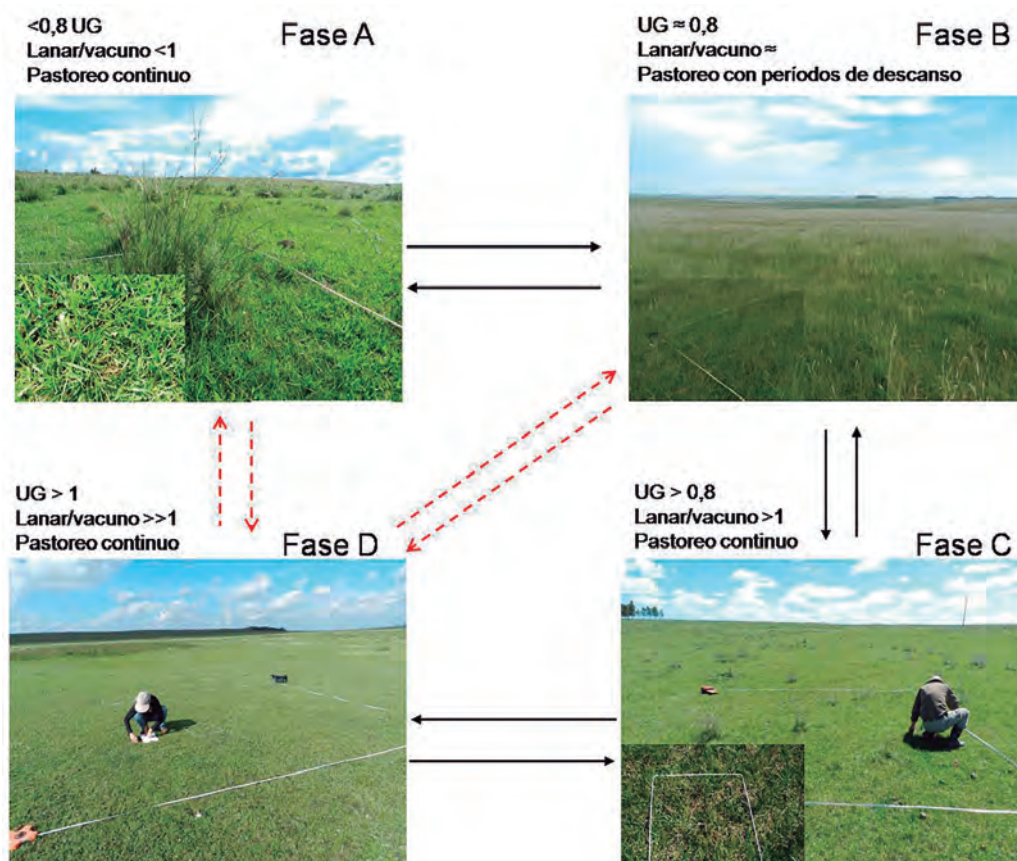


Figura 1. Modelo de Estados y transiciones de la comunidad de Pastizales Densos de la Cuesta Basáltica con fotos representativas de las 4 fases descritas. Las flechas negras indican las transiciones más sencillas a partir de cambios en medidas de manejo ganadero. Con línea punteada roja se indican las transiciones con mayor nivel de incertidumbre. Se indica además la dotación en Unidades ganaderas (UG), la relación lanar/vacuno (L/V) y el método de pastoreo (continuo o con descansos). Las transiciones y medidas de manejo constituyen hipótesis surgidas en talleres con productores y técnicos.

dotación ganadera y relación L/V mayor a la unidad. Los valores extremos de dotación y de relación L/V conducirían al sistema a la fase D (Figura 2). En algunos grupos se propuso la incorporación al Modelo de un segundo estado con alta cobertura de un tercer estrato arbustivo, pero este no fue detectado en los muestreos de campo (Capítulo 3).

Pastizales Densos de Sierras del Este

Los productores y técnicos participantes del taller en la región de Sierras del Este reconocieron las fases identificadas a partir del relevamiento a campo (Capítulo 3). Si bien las tres fases corresponden a un solo estado, con altas pro-

habilidades de transición entre las mismas, ninguna de las condiciones registradas fue considerada deseable por productores y técnicos. En todos los casos se hipotetizó que la dotación ganadera utilizada era alta, por lo cual se observó muy baja altura del estrato basal, mínima presencia de especies decrecientes frente al pastoreo y presencia de especies invasoras. La relación L/V se consideró variable, siendo más alta en las fases B y D que en la fase C (Figura 3).

Pastizales Ralos de Sierras del Este

En esta comunidad de pastizales se identificaron dos fases dentro de un estado y ambas fueron reconocidas por los

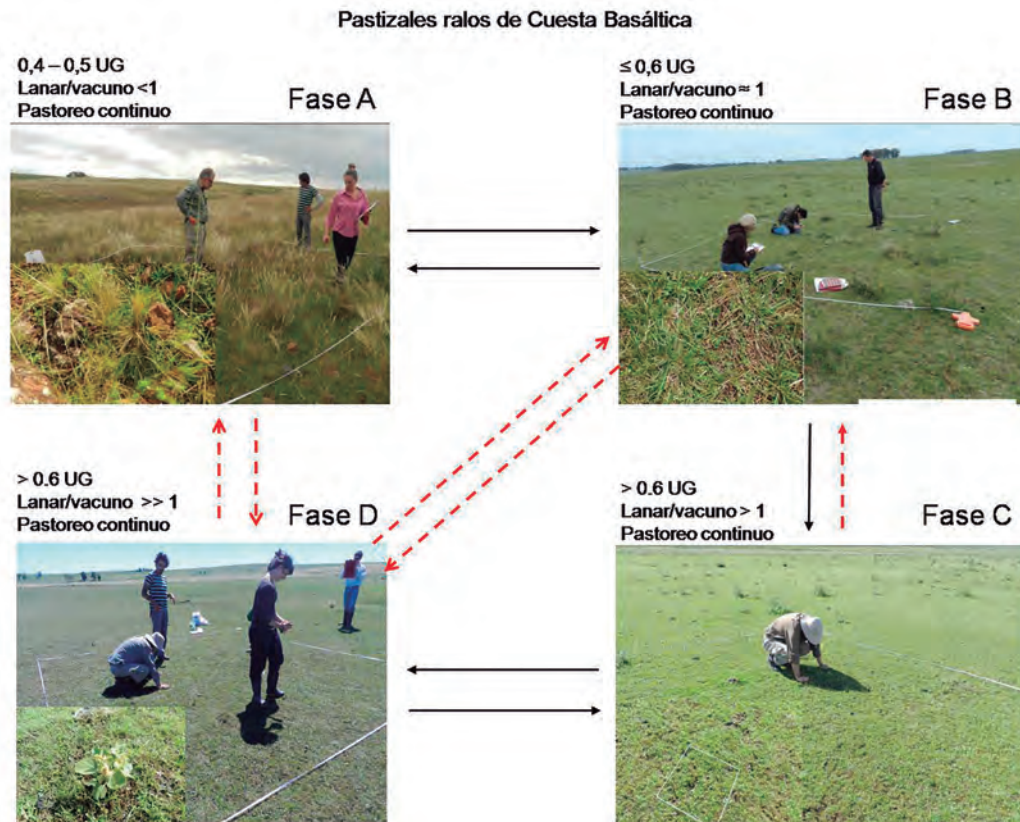


Figura 2. Modelo de Estados y transiciones de la comunidad de Pastizales Ralos de la Cuesta Basáltica con fotos representativas de las 4 fases descritas. Las flechas negras indican las transiciones más sencillas a partir de cambios en medidas de manejo ganadero. Con línea punteada roja se indican las transiciones con mayor nivel de incertidumbre. Se indica además la dotación en Unidades ganaderas (UG), la relación lanar/vacuno (L/V) y el método de pastoreo (continuo o con descansos). Las transiciones y medidas de manejo constituyen hipótesis surgidas en talleres con productores y técnicos.

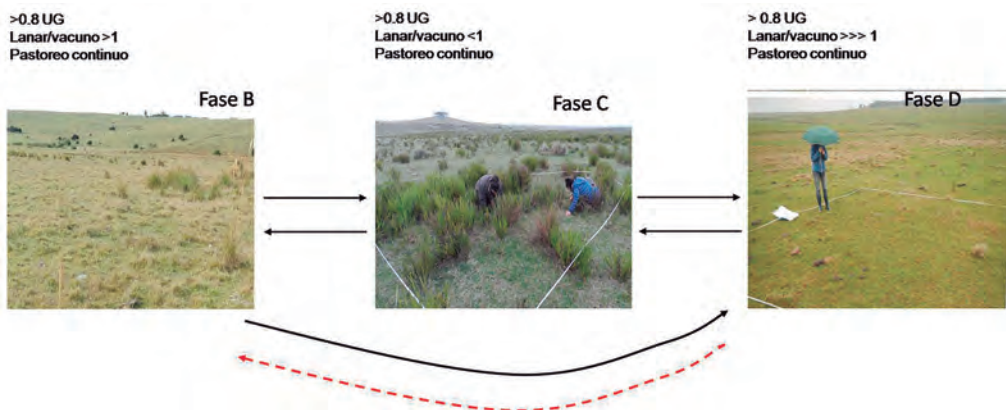


Figura 3. Modelo de Estados y transiciones de la comunidad de Pastizales Densos de Sierras del Este con fotos representativas de las 3 fases descritas. Las flechas negras indican las transiciones más sencillas a partir de cambios en medidas de manejo ganadero. Con línea punteada roja se indican las transiciones con mayor nivel de incertidumbre. Se indica además la dotación en Unidades ganaderas (UG), la relación lanar/vacuno (L/V) y el método de pastoreo (continuo o con descansos). Las transiciones y medidas de manejo constituyen hipótesis surgidas en talleres con productores y técnicos.

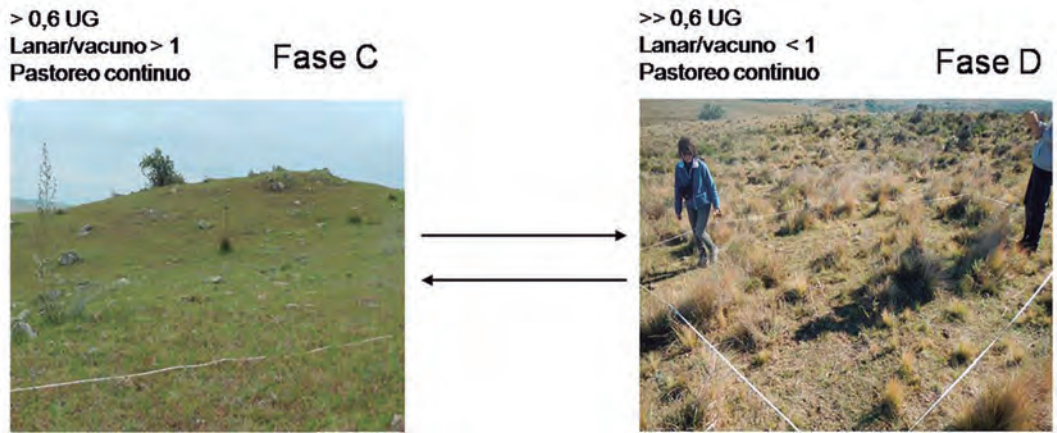


Figura 4. Modelo de Estados y transiciones de la comunidad de Pastizales Ralos de Sierras del Este con fotos representativas de las 2 fases descritas. Las flechas negras indican las transiciones más sencillas a partir de cambios en medidas de manejo ganadero. Se indica además la dotación en Unidades ganaderas (UG), la relación lanar/vacuno (L/V) y el método de pastoreo (continuo o con descansos). Las transiciones y medidas de manejo constituyen hipótesis surgidas en talleres con productores y técnicos.

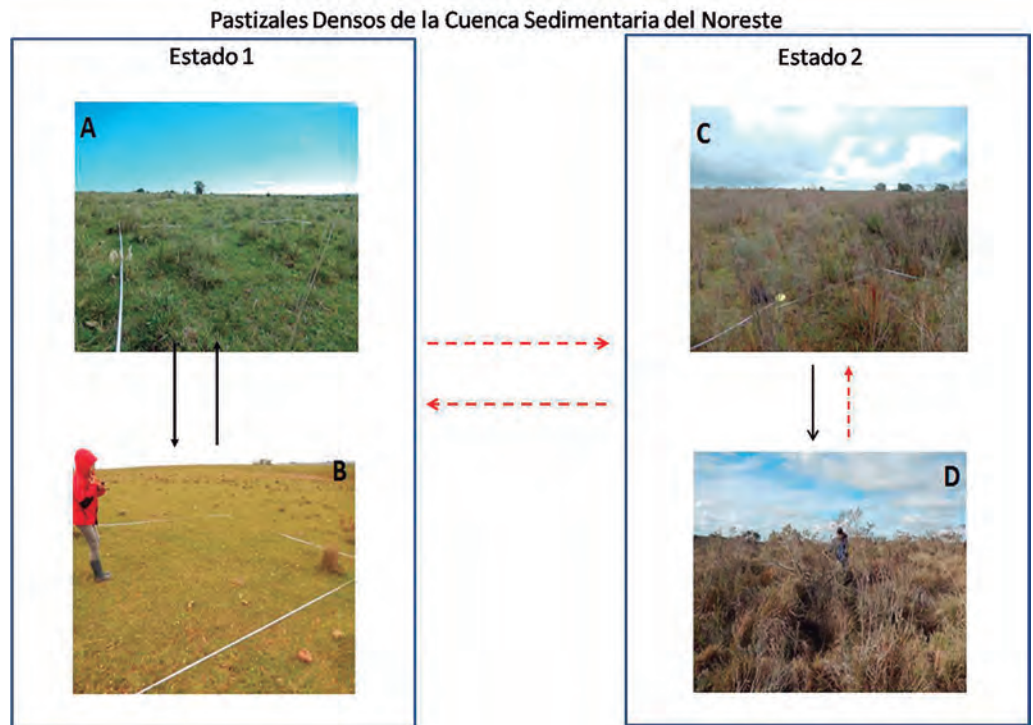


Figura 5. Modelo de Estados y transiciones de la comunidad de Pastizales Densos de la Cuenca Sedimentaria del Noreste con fotos representativas de los dos estados (fotos enmarcadas) y sus correspondientes fases. Las flechas negras indican las transiciones más sencillas a partir de cambios en medidas de manejo ganadero y las rojas las transiciones con menor probabilidad, de acuerdo a la opinión de los autores.

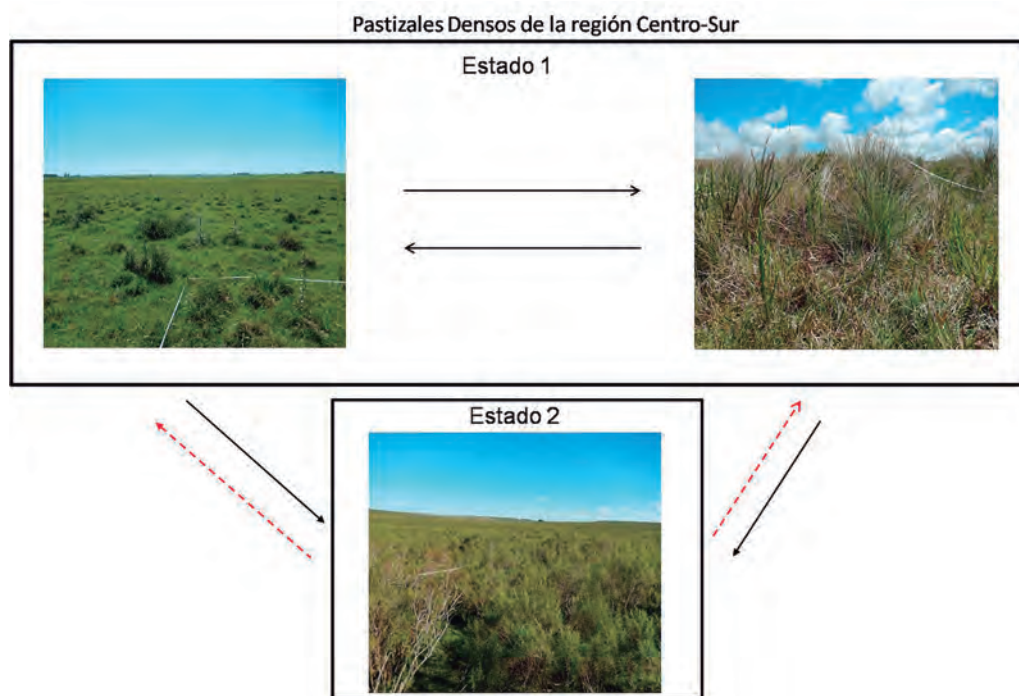


Figura 6. Modelo de Estados y transiciones de la comunidad de Pastizales Densos de la región Centro-Sur con fotos representativas de los dos estados (fotos enmarcadas) y sus correspondientes fases. Las flechas negras indican las transiciones más sencillas a partir de cambios en medidas de manejo ganadero y las rojas las transiciones con menor probabilidad, de acuerdo a la opinión de los autores.

asistentes al taller. El sobrepastoreo (dotaciones elevadas), los valores altos de la relación L/V y el método de pastoreo continuo fueron las principales características del sistema de manejo predominante en esta comunidad (Figura 4).

DISCUSIÓN

Los productores y técnicos participantes de los talleres identificaron la dotación, la proporción entre lanares y vacunos y el método de pastoreo (fundamentalmente la existencia de períodos de descanso) como los principales factores que regulan las transiciones entre las fases. Sus opiniones permitieron establecer las transiciones entre las fases e hipotetizar acerca de las medidas de manejo que promoverían cada una de las transiciones. Se identificaron transiciones rápidas y fáciles de lograr con medidas de manejo y otras con alto grado de incertidumbre y que podrían requerir mayor inversión de energía (ejemplo, incorporación de maquinaria, insumos,

etc.). La caracterización estructural de las fases de cada comunidad y las fotos representativas de cada una fueron reconocidas por la totalidad de los participantes. En algunos casos se mencionó la existencia de otros estados, no incluidos en el modelo por no haber sido relevados en los muestreos a campo, probablemente por su baja representación en el espacio. Tal es el caso de estados de pastizales altamente arbustizados (con *Acanthostyles buniifolius*) o con presencia de cardilla o caragatá (*Eryngium horridum*) en la comunidad de Pastizales Densos de Basalto.

La preferencia, expresada por los productores y técnicos, por las fases A y B de los modelos para la Cuesta Basáltica, tuvo como argumento central el nivel de oferta de servicios ecosistémicos de provisión. Ellos valoran fundamentalmente la cantidad y calidad en la producción de forraje, la baja demanda de insumos y la estabilidad frente a eventos climáticos extremos y contingencias del manejo. En muy pocos casos se mencionaron



Taller con productores y técnicos de Sierras del Este realizado en junio de 2016 en Aiguá, departamento de Maldonado.



Taller con productores y técnicos de Cuesta Basáltica realizado en junio de 2016 en el departamento de Tacuarembó.



Taller con productores y técnicos de Cuesta Basáltica realizado en noviembre de 2016 en la Colonia Juan Gutiérrez, departamento de Paysandú.

otros beneficios como la diversidad de especies, la protección contra la erosión, el secuestro de carbono o la provisión de agua.

Estas instancias participativas no sólo permiten avanzar hacia un modelo dinámico que se constituya en un instrumento para el manejo adaptativo en los pastizales, sino también contribuyen a identificar los estados o fases que los distintos actores perciben como aquellos a promover y alertar frente a situaciones de degradación del pastizal.

Esta experiencia de trabajo participativo demostró la utilidad de los Modelos de Estados y Transiciones como una herramienta para la toma de decisiones por parte de productores y de técnicos, y también para mejorar la comunicación y contribuir a desarrollar la percepción, de quienes manejan los pastizales, sobre la heterogeneidad de la vegetación.

El manejo adaptativo basado en los Modelos de Estados y Transiciones establece un mecanismo de retroalimentación progresivo que permite modificar el curso del manejo a medida que se adquieren nuevos conocimientos: «comprendo mientras hago» (Knapp *et al.*, 2011). También permite conocer la importancia relativa de las prácticas de manejo y los procesos ecológicos que conducen esas transiciones.

La integración de conocimientos y perspectivas científicas, técnicas y locales aumentan la capacidad adaptativa de los sistemas socio-ecológicos ganaderos haciendo compatible productividad y conservación.

AGRADECIMIENTOS

Los talleres fueron organizados con la colaboración de los integrantes del grupo Campo Natural de la Dirección de Recursos Naturales del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP) y del Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEISNER BE, HAYDON DT, CUDDINGTON K.** 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 376-382.
- BERKES F, COLDING J, FOLKE C.** 2000. Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecological Applications*, 10:1251-1262.
- BRISKE DD, FUHLENDORF SD, SMEINS FE.** 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangeland Ecological Management*, 58:1-10.
- FOLKE C, CARPENTER S, ELMQVIST T, GUNDERSON L, HOLLING CS, WALKER B.** 2002. Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a world of transformations. *AMBIO: A journal of the human environment*, 31: 437-440.
- GUNDERSON LH, HOLLING CS, PETERSON GD.** 2002. Surprises and sustainability: cycles of renewal in the Everglades. In: Gunderson LH, Holling CS. (Eds) *Panarchy: understanding transformations in human and natural systems*. Island Press, Washington, DC, USA, pp. 315-332.
- HOLLING CS.** 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- KNAPP CN, FERNÁNDEZ-GIMENEZ M, KACHERGISE, RUDEEN A.** 2011. Using participatory workshops to integrate State-and-Transition Models created with local knowledge and ecological data. *Rangeland Ecological Management*, 64:158-170.
- LIU J., DIETZ T., CARPENTER SR, ALBERTI M, FOLKE C., MORAN E, PELL AN, DEADMAN P, KRATZT, LUBCHENCO J, OSTROME, OUYANG Z, PROVENCHER W, REDMAN CH, SCHNEIDER SH, TAYLOR WW.** 2007. Complexity of Coupled Human and Natural Systems. *Science*, 317: 1513-1516.
- RESILIENCE ALLIANCE.** 2010. Assessing Resilience in Social-Ecological Systems: Workbook for Practitioners.

RUMPF L, DUNCAN DH, VESK PA, KEITH DA, WINTLE BA. 2011. State-and-transition modelling for Adaptive Management of native woodlands. *Biological Conservation*, 144:1244-1235.

SCHEFFER M, CARPENTER S, FOLEY JA, FOLKE C, WALKER B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591–596.

STRINGHAM TK., KRUEGER WC, SHAVER PL. 2003. State and transition modeling: an ecological process approach. *Journal of Range Management*, 56: 106-113.

WALKER B, SALT D. 2012. *Resilience thinking: sustaining ecosystems and people in a changing world.* Island Press.

WESTOBYM, WALKER B, NOY-MEIRI. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42: 266-274.

Federico Gallego¹

¹Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales,
Facultad de Ciencias, Universidad de la
República.

Capítulo 5

Un análisis funcional de la heterogeneidad de la vegetación derivada del manejo ganadero

«No matter who we are, or where we live, our well-being depends on the way ecosystems work» Haines-Young, R & Potschin, M.

RESUMEN

Hacer compatible la producción ganadera con la conservación de los pastizales naturales es un desafío. Los Modelos de Estados y Transiciones (METs) permiten representar la dinámica de estos sistemas complejos y constituyen una poderosa herramienta para guiar el manejo ganadero. Los METs correspondientes a las comunidades de pastizales de las cuatro regiones geomorfológicas de Uruguay fueron caracterizados a partir de datos estructurales. En el presente estudio, se analizaron, en términos del funcionamiento y de la provisión de servicios ecosistémicos (SE), las distintas fases/estados de cada MET. La caracterización funcional estuvo basada en la dinámica estacional y promedio anual del índice de vegetación normalizado (IVN) para el período 07/2014 - 06/2016 (período del muestreo). Para calcular

la oferta de SE, se utilizó el índice de provisión de servicios ecosistémicos (IPSE). Se compararon los valores de IVN e IPSE entre las fases/estados utilizando un ANOVA y el test de Tukey. A pesar de la relativa homogeneidad fisonómica entre las fases de un mismo estado y una misma comunidad de pastizal y región, se detectaron diferencias sutiles en las ganancias de carbono y en la provisión de SE. El funcionamiento ecosistémico de las distintas fases respondió de manera diferencial frente a los eventos climáticos extremos. Las fases/estados mejor conservadas mostraron una mayor resistencia frente eventos climáticos. Estos resultados muestran que diferencias estructurales derivadas del manejo ganadero, dentro de una misma comunidad de pastizal, se traducen en cambios en las ganancias de C, un determinante crítico de la provisión de SE.

* fgallego@fcien.edu.uy

INTRODUCCIÓN

El pastoreo por ganado doméstico constituye una perturbación clave que determina la estructura y el funcionamiento de los pastizales (Altesor *et al.*, 2005; Rodríguez y Cayssials, 2011; Lezama *et al.*, 2014). En este sentido, los modelos de estados y transiciones (METs) son una poderosa herramienta que brinda la posibilidad de conocer y evaluar el estado y la dinámica de las comunidades de pastizales (Bestelmeyer *et al.*, 2009). La construcción de los METs se basa en la caracterización de atributos estructurales de la vegetación (cobertura de tipos funcionales de plantas, altura de la vegetación, presencia de especies decrecientes frente al pastoreo, de especies invasoras y la distribución vertical o estratificación (Capítulo 3), sin incluir aquellos vinculados al funcionamiento de la misma. Estos últimos refieren al intercambio de materia y energía entre la comunidad biótica y la atmósfera; y su caracterización involucra la medición de flujos, como por ejemplo la productividad primaria, la mineralización del N, etc. (Nosetto *et al.*, 2005; Piñeiro, 2011; Capítulo 8).

El estudio de los ecosistemas basado en atributos funcionales presenta una serie de ventajas frente a las aproximaciones estructurales. Por un lado, el intercambio de materia y energía entre la biota y el ambiente tiene una respuesta más rápida a las perturbaciones que la estructura de la vegetación, lo que evita que la inercia estructural retrase la percepción de la respuesta de los ecosistemas ante los cambios (Milchunas y Lauenroth, 1995). Por otro lado, los atributos funcionales se encuentran íntimamente relacionados con los servicios ecosistémicos que los sistemas naturales (en este caso pastizales) proveen a la sociedad (MEA, 2005; Fisher *et al.*, 2009). Finalmente, los atributos funcionales pueden ser estimados a través de imágenes de satélite. La teledetección permite, bajo un mismo protocolo de observación, disponer de una cobertura completa del territorio y no es necesario, por lo tanto, definir protocolos de intra o extrapolación de observaciones puntuales (Chuvieco, 2002).

En los últimos años, la puesta en órbita de satélites ha permitido generar una gran cantidad de datos utilizados para el estudio del planeta Tierra. Los sensores a bordo de satélites registran, de manera continua y a intervalos regulares de tiempo, la energía electromagnética que es emitida y/o reflejada por un objeto o superficie del planeta. Cada objeto o superficie posee una respuesta diferencial en el espectro electromagnético lo que permite su discriminación de manera relativamente sencilla (Curran, 1985). Esta capacidad ha sido ampliamente utilizada para generar mapas de usos y coberturas del suelo (DeFries *et al.*, 1998; Baldi y Paruelo, 2008; Baeza *et al.*, 2011, Capítulo 2), así como también para la cuantificación de procesos y servicios ecosistémicos (Nosetto *et al.*, 2005; Guido *et al.*, 2014; Paruelo *et al.*, 2016; Capítulo 8).

Diversos índices espectrales, derivados de las imágenes de satélite, están vinculados a variables funcionales de los ecosistemas, por ejemplo, la productividad primaria (Prince, 1991; Running *et al.*, 2000), la evapotranspiración (Jackson, 1985; Nosetto *et al.*, 2005), la temperatura superficial (Di Bella *et al.*, 2000), el albedo superficial (Fernández y Piñeiro, 2008), entre otros. El índice de vegetación normalizado (IVN o NDVI, «Normalized Difference Vegetation Index» por sus siglas en inglés) es uno de los índices más ampliamente utilizado a nivel global (Turner *et al.*, 2001). El IVN posee una estrecha correlación con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (Sellers *et al.*, 1992), y por lo tanto con la productividad primaria neta aérea (PPNA; Prince, 1991). La PPNA se define como la tasa de producción de biomasa por unidad de área y tiempo, y está directamente vinculada con la cantidad de carbono (C) almacenado en los órganos de las plantas. Esta es una variable integradora del funcionamiento del ecosistema y determina la cantidad de energía disponible para los niveles tróficos superiores (McNaughton *et al.*, 1989).

Paruelo *et al.* (2016) propusieron un índice de provisión de servicios ecosistémicos (IPSE) para Sudamérica, el cual puede ser monitoreado de manera conti-

nua en el tiempo y espacio mediante imágenes satelitales. El IPSE está basado en dos atributos funcionales derivados de la dinámica estacional del IVN: 1- el promedio anual, un indicador de la radicación absorbida; y 2- el coeficiente de variación intra-anual del IVN, un descriptor de la estacionalidad. Se trata de un índice integrador de la provisión de servicios ecosistémicos ya que se relaciona con el C orgánico del suelo, la riqueza de aves, la recarga de agua subterránea y la evapotranspiración.

El objetivo del presente trabajo fue analizar el funcionamiento ecosistémico y cuantificar la provisión de servicios ecosistémicos de las fases y estados del pastizal caracterizados en el Capítulo 3 para las cuatro regiones geomorfológicas predominantemente ganaderas de Uruguay.

MATERIALES Y MÉTODOS

El funcionamiento ecosistémico de cada fase y estado del pastizal, y para cada región geomorfológica, fue analizado en base a datos espectrales aportados por imágenes de satélite. Las imágenes utilizadas fueron provistas por el sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, colección 6, Mod13q1) a bordo de los satélites Terra/Aqua. Este sensor brinda una imagen cada 16 días y con una resolución espacial de 250 metros (~6 ha). El IVN fue calculado a partir de la reflectancia en las porciones del espectro electromagnético correspondiente al rojo e infrarrojo [IVN = (IR-R)/(IR+R)]. Cada imagen fue filtrada utilizando la banda de calidad (Roy *et al.*, 2002) y únicamente aquellos píxeles sin nubes o sombras y con bajos niveles de aerosoles en la atmósfera fueron analizados.

Para la caracterización funcional fueron utilizados los píxeles de 250 metros relevados a campo (Figura 1, por más detalle ver capítulo 3), los cuales coinciden con los medidos por el satélite MODIS. El funcionamiento ecosistémico estuvo basado en la dinámica estacional y el promedio anual del IVN. Se utilizaron

los valores de IVN para el año en el que se realizaron los muestreos a campo y se consideró el período julio-junio. Para cada píxel se obtuvieron los valores del IVN de 23 imágenes (intervalos de 16 días), los cuales fueron interpolados temporalmente. De esta forma se obtuvieron valores mensuales de IVN para cada fase/estado.

A partir de los valores del IVN, se estimó el IPSE como [IPSE = $IVN_{promedio} * (1 - IVN_{CV})$] (Paruelo *et al.*, 2016), donde $IVN_{promedio}$ e IVN_{CV} es el Índice de Vegetación Normalizado promedio anual y el coeficiente de variación intra-anual, respectivamente, para cada fase/estado.

Fueron utilizados 83 píxeles para la Cuesta Basáltica (41 para pastizales densos y 42 para pastizales ralos), 80 para Sierras del Este (62 para pastizales densos y 18 para pastizales ralos), 68 para la Cuenca Sedimentaria del Noreste (pastizales densos únicamente) y 41 para la región Centro-Sur (pastizales densos únicamente). El detalle de los píxeles utilizados para la caracterización funcional y estimación de la provisión de SE, para cada fase dentro de las comunidades y para cada región geomorfológica, se muestra en la Tabla 1 y Figura 1.

Análisis estadísticos

Para analizar la dinámica estacional de las fases y/o estados de cada comunidad de pastizal y para cada región geomorfológica, se utilizó un ANOVA de medidas repetidas en el tiempo, siendo la fase/estado la variable dependiente y los meses del año el factor repetido en el tiempo. Por su parte, para analizar diferencias en el promedio anual del IVN y en el índice de provisión de SE entre fases y estados de cada comunidad de pastizal en cada región, se utilizó un ANOVA de un factor, siendo la fase/estado la variable dependiente. Para evaluar la existencia de diferencias significativas entre fases y estados de una misma comunidad se utilizó la prueba *post hoc* Tukey HSD (Zar, 1996).

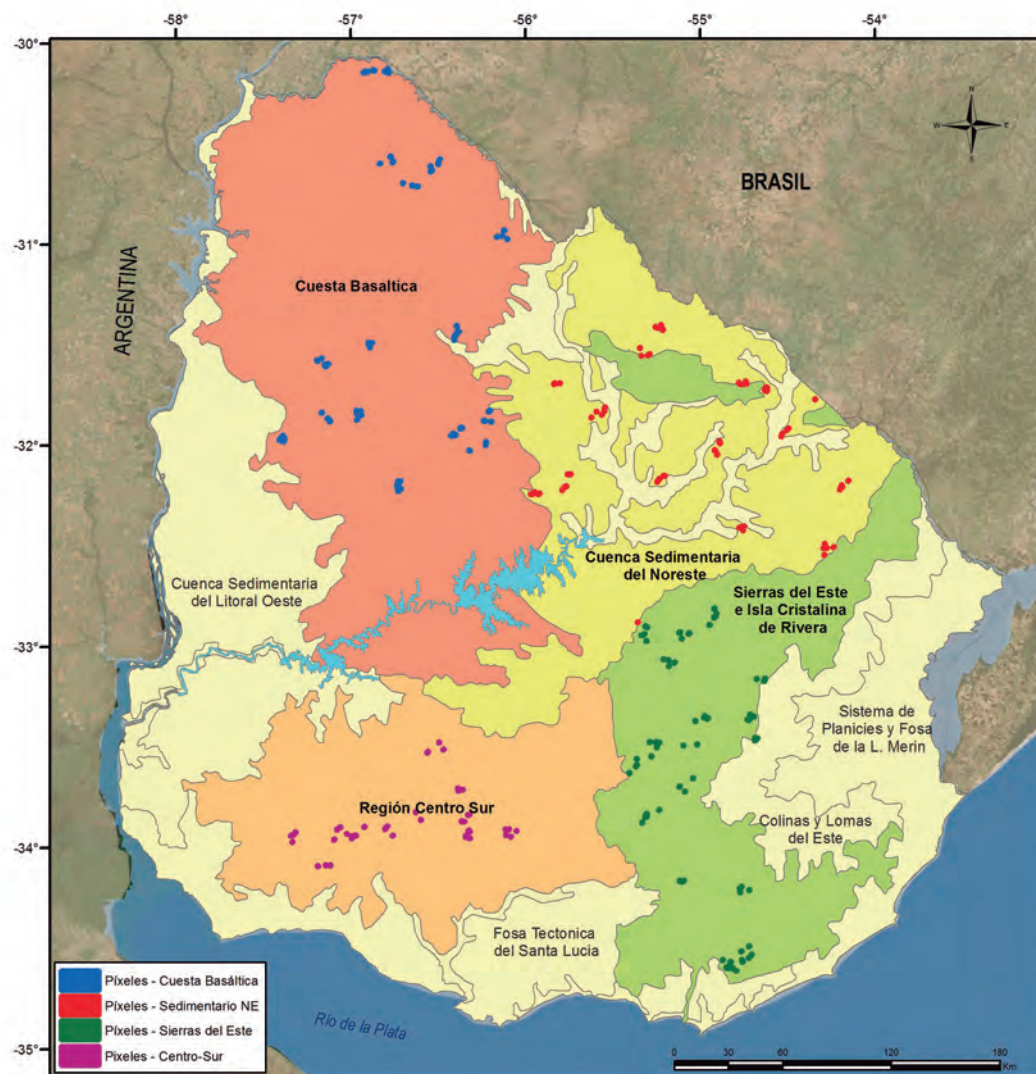


Figura 1. Distribución de los píxeles correspondientes al satélite MODIS utilizados para el análisis en las cuatro regiones geomorfológicas (Panario *et al.*, 1988; 2014).

Tabla 1. Número de píxeles analizados, por región geomorfológica y comunidad de pastizal, para cada fase/estado descrita en el Capítulo 3.

Región	Comunidad	Fases/Estados				Total
		A	B	C	D	
Cuesta Basáltica	Pastizales densos	15	12	14	-	41
	Pastizales ralos	6	11	21	4	42
Sierras del Este	Pastizales densos	-	31	17	14	62
	Pastizales ralos	-	-	12	6	18
Centro-Sur	Pastizales densos	-	17	20	4	41
Cuenca Sedimentaria NE	Pastizales densos	-	24	30	14	68

RESULTADOS

Cuesta Basáltica

Pastizales Densos

Las fases definidas para los pastizales densos de la Cuesta Basáltica (salvo la Fase D que fue eliminada por falta de réplicas) mostraron diferencias significativas en el promedio anual ($F=8,2$; $g/l= 2$; $p<0,001$) y en la dinámica mensual ($F=2,8$; $g/l= 24$; $p<0,0001$) del IVN (Figura 2). El test de Tukey HSD mostró diferencias significativas entre las fases para 10 de los 12 meses analizados (Tabla 2), siendo la fase B la que presentó los valores más altos del IVN a lo largo del año, seguida de las fases A y C. El pico máximo de actividad fotosintética ocurrió en diciembre de 2014 para la fase B y en enero de 2015 para las fases A y C. Por el contrario, la mínima actividad fotosintética coincidió entre las fases siendo la misma en abril de 2015 (Figura 2).

En lo que respecta a la provisión de servicios ecosistémicos (IPSE), las fases B y C de estos pastizales mostraron diferencias significativas ($F=3,8$; $g/l= 2$; $p<0,05$), siendo B y C las fases de mayor y menor provisión de SE, respectivamente (Figura 3-A).

Pastizales Ralos

Las cuatro fases definidas para los pastizales ralos de la Cuesta Basáltica no mostraron diferencias significativas en el promedio anual del IVN ($F=1,3$; $g/l= 3$; $p=0,274$), pero sí en su dinámica mensual ($F=1,67$; $g/l= 36$; $p<0,05$) (Figura 2). El test de Tukey HSD mostró diferencias significativas entre las fases para 5 de los 12 meses analizados (Tabla 2). El pico máximo de actividad fotosintética coincidió en todas las fases y se dio en enero de 2015. Por el contrario, la mínima actividad fotosintética difirió entre la fase A y las fases B, C y D, siendo mayo y abril de 2015, respectivamente (Figura 2). Al igual que en los pastizales densos, las cuatro fases analizadas mostraron una caída abrupta en los valores del índice en abril de 2015, siendo ésta más pronunciada para la fase C y D.

En lo que respecta a la provisión de servicios ecosistémicos (IPSE), no se

encontraron diferencias significativas ($F=1,1$; $g/l= 3$; $p=0,376$) entre las fases del pastizal ralo (Figura 3-B).

Sierras del Este

Pastizales Densos

Las tres fases definidas para los pastizales densos de Sierras del Este no mostraron diferencias significativas en el promedio anual del IVN ($F=2,3$; $g/l= 2$; $p=0,113$), pero sí en su dinámica mensual ($F=1,9$; $g/l= 24$; $p<0,05$) (Figura 2). El test de Tukey HSD mostró diferencias significativas entre las fases para 2 de los 12 meses analizados (Tabla 2). Todas las fases mostraron un comportamiento bimodal en la dinámica estacional del índice, con una moda primaveral (valores máximos en noviembre 2015), y otra estival tardía (valores máximos en abril 2016). El pico máximo de actividad fotosintética difirió entre la fase C y las fases B y D, siendo noviembre 2015 y abril 2016, respectivamente. Por el contrario, la mínima actividad fotosintética coincidió entre las fases siendo la misma en julio de 2015 (Figura 2).

En lo que respecta a la provisión de servicios ecosistémicos (IPSE), se encontraron diferencias significativas marginales entre la fase D y las fases B y C ($F=3,0$; $g/l= 2$; $p=0,05$), siendo D la fase con mayor provisión de SE (Figura 3-C).

Pastizales Ralos

Las dos fases definidas para los pastizales ralos de Sierras del Este no mostraron diferencias significativas en el promedio anual del IVN ($F=0,06$; $g/l= 1$; $p=0,804$), ni en la dinámica mensual ($F=1,8$; $g/l= 12$; $p=0,277$) (Figura 2 y Tabla 2). Las fases mostraron un comportamiento bimodal en la dinámica estacional del índice, con una moda primaveral (valores máximos en noviembre 2015), y otra estival tardía (valores máximos en abril 2016). El pico máximo de actividad fotosintética difirió entre la fase C y D, siendo abril y mayo de 2016, respectivamente. Por el contrario, la mínima actividad fotosintética coincidió entre las fases siendo la misma en julio de 2015.

En lo que respecta a la provisión de servicios ecosistémicos (IPSE), no se

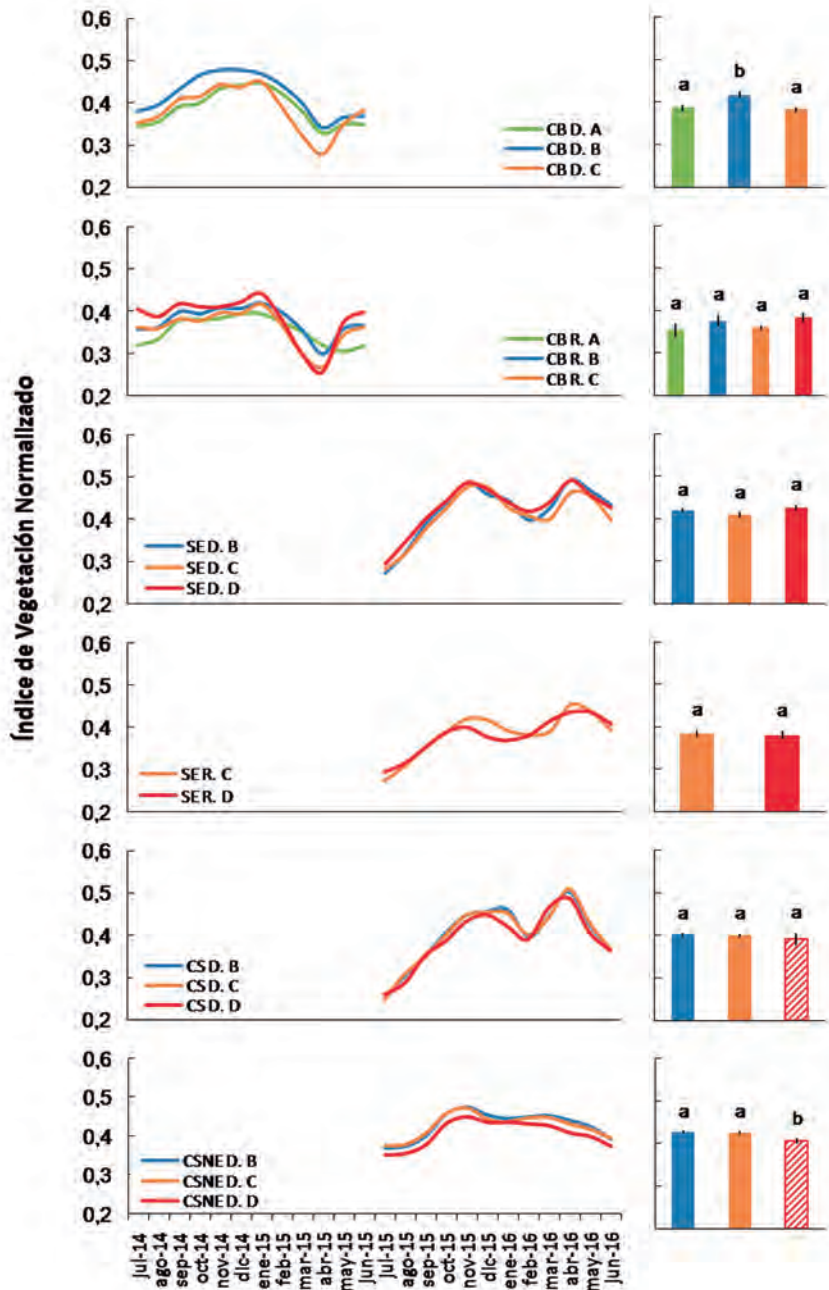


Figura 2. Dinámica mensual (paneles de la izquierda) y promedio anual (paneles de la derecha) del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) para las fases de los pastizales densos y ralos de Cuesta Basáltica (CB), Sierras del Este (SE), Centro-Sur (CS) y Cuenca Sedimentaria del Noreste (CSNE). CB D.A-C: fases A, B y C de los pastizales densos de la Cuesta Basáltica; CB R.A-D: fases A, B, C y D de los pastizales ralos de la Cuesta Basáltica; SE D.A-C: fases B, C y D de los pastizales densos de Sierras del Este; SE R.A-B: fases C y D de los pastizales ralos de Sierras del Este; CS D.B-D: fases B y C del estado 1, y estado 2 de los pastizales densos de la región Centro-Sur; y CSNE D.B-D: fases B y C del estado 1, y estado 2 de los pastizales densos de la Cuenca Sedimentaria Noreste. Las letras diferentes en las barras del promedio anual denotan diferencias significativas entre las fases y/o estados ($p < 0,05$). Los colores asignados a las fases coinciden con los asignados en el Capítulo 3.

Tabla 2. Diferencias en la dinámica mensual del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) entre las fases y/o estados para el período: a) Cuesta Basáltica: julio 2014 - julio 2015 y b) Sierras del Este, Centro-Sur y Cuenca Sedimentaria Noreste: julio 2015 - julio 2016. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre fases (Test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

Cuesta Basáltica - Pastizales Densos (2014-2015)												
FASE	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
A	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
B	b	b	b	b	b	b	a	a	a	a	a	ab
C	ab	ab	ab	a	a	a	a	b	b	b	a	b

Cuesta Basáltica - Pastizales Ralos (2014-2015)												
FASE	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
A	a	a	a	a	a	a	a	a	ab	a	a	a
B	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	abc	b	ab
C	ab	a	a	a	a	a	a	a	b	bc	b	ab
D	b	a	a	a	a	a	a	a	ab	bc	b	b

Sierras del Este - Pastizales Densos (2015-2016)												
FASE	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
B	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
C	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	a	b
D	a	a	a	a	a	a	a	a	a	ab	a	a

Sierras del Este - Pastizales Ralos (2015-2016)												
FASE	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
C	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
D	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Región Centro Sur - Pastizales Densos (2015-2016)												
FASE	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
B	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
C	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
D	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Cuenca Sedimentario del Noreste - Pastizales Densos (2015-2016)												
FASE	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
B	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
C	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	ab	a
D	b	b	b	b	b	a	a	a	b	b	b	b

encontraron diferencias significativas entre las fases ($F=0,1$; $g/= 1$; $p=0,710$) (Figura 3-D).

Centro-Sur

Pastizales Densos

Las fases correspondientes al estado 1 (B y C) y estado 2 (D), definidos para los pastizales densos de la región Centro-Sur (la fase E del Estado 2 fue eliminada por falta de réplicas), no mostraron diferencias significativas en el promedio anual del IVN ($F=0,5$; $g/= 2$; $p=0,624$), ni en la dinámica mensual ($F=0,867$; $g/=$

24; $p=0,867$) (Figura 2 y Tabla 2). Todas las fases mostraron un comportamiento bimodal en la dinámica estacional del índice, con una moda primaveral (valores máximos en diciembre 2015), y otra estival tardía (valores máximos en abril 2016). El pico máximo y mínimo de actividad fotosintética coincidió en las fases del estado 1 y en el estado 2, siendo enero de 2016 y julio de 2015, respectivamente.

En lo que respecta a la provisión de servicios ecosistémicos (IPSE), no se encontraron diferencias significativas entre estados ni fases ($F=0,2$; $g/= 2$; $p=0,787$) (Figura 3-F).

Cuenca Sedimentaria del Noreste

Pastizales Densos

Las fases del Estado 1 (B y C) y Estado 2 (D), definidos para los pastizales densos de la región Cuenca Sedimentaria del Noreste, mostraron diferen-

cias significativas en el promedio anual ($F=5,1$; $gl= 2$; $p<0,01$) y en la dinámica mensual ($F=2,8$; $gl= 24$; $p<0,0001$) del IVN (Figura 2). El test de Tukey HSD mostró diferencias significativas entre las fases de los estados para 9 de los 12 meses analizados, siendo la fase B la que presentó los valores más altos del

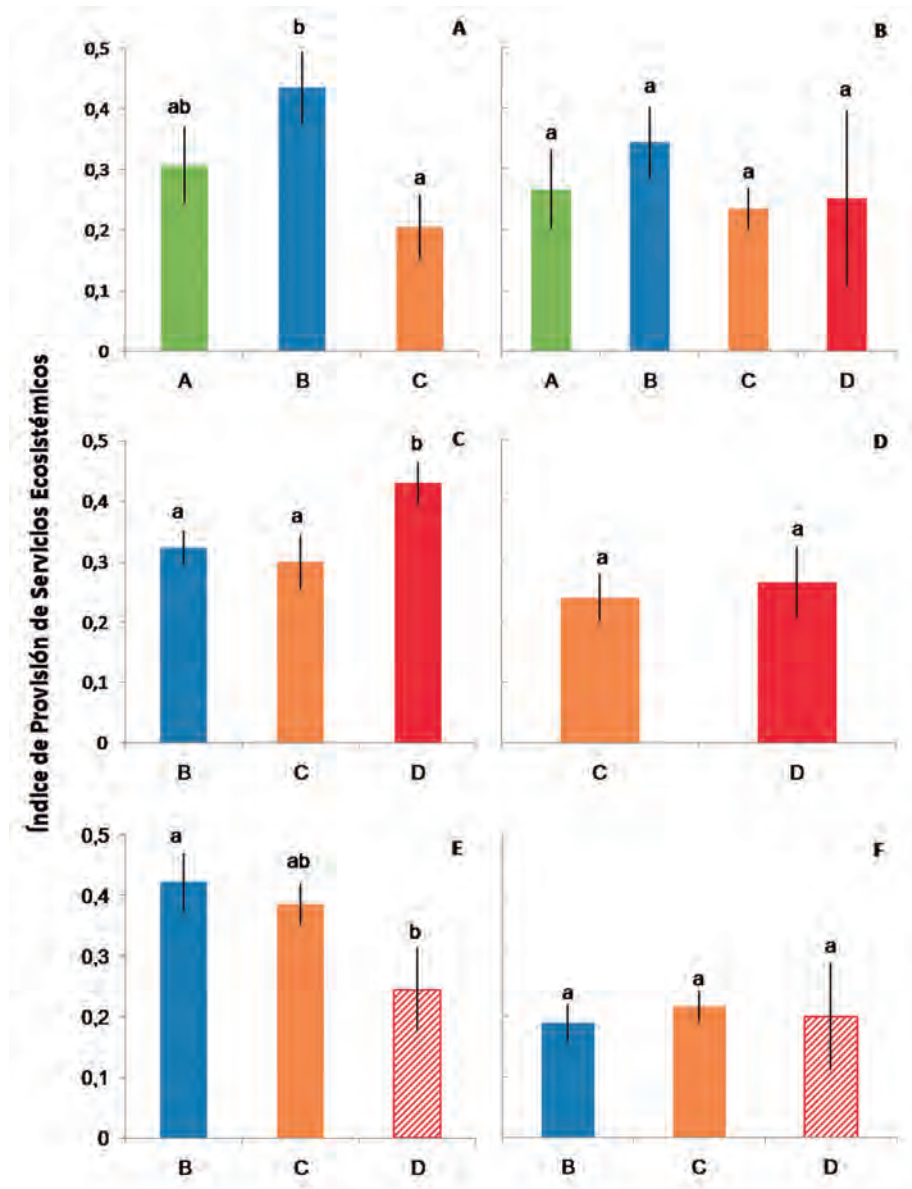


Figura 3. Índice de Provisión de Servicios Ecosistémicos (IPSE) de las fases y/o estados para cada comunidad de pastizal y región geomorfológica analizada. Las barras representan el error estándar y las letras diferentes muestran diferencias significativas entre fases (Test de Tukey HSD, $p<0,05$). A: Pastizales densos de la Cuesta Basáltica; B: Pastizales raros de la Cuesta Basáltica; C: Pastizales densos de Sierras del Este; D: Pastizales raros de Sierras del Este; E: Pastizales densos de la Cuenca Sedimentaria del Noreste, y F: Pastizales densos de la región Centro-Sur

IVN a lo largo del año, seguido la fase C y estado D (Figura 2 y Tabla 2). El pico máximo y mínimo de actividad fotosintética coincidió entre las fases del Estado 1 y Estado 2, siendo noviembre y julio de 2015, respectivamente.

En lo que respecta a la provisión de servicios ecosistémicos (IPSE), se encontraron diferencias significativas entre la fase B del estado 1 y la D del estado 2 ($F=3,2$; $g/= 2$; $p<0,05$), siendo B la fase con mayor valor de provisión de SE (Figura 3-E).

DISCUSIÓN

En este trabajo se caracterizaron, a partir de atributos funcionales de la vegetación y de la provisión de SE, las distintas fases y estados de las comunidades de pastizal descritas en el Capítulo 3. A pesar de la relativa homogeneidad fisiológica entre las fases de un mismo estado y una misma comunidad de pastizal y región, las imágenes utilizadas (MODIS) permitieron detectar diferencias sutiles en las ganancias de carbono y en la provisión de servicios ecosistémicos. Por ello, este trabajo representa una de las primeras caracterizaciones funcionales que contempla las diferencias intra-comunidad derivadas del manejo ganadero.

La dinámica estacional del IVN para las fases del pastizal fue, en términos generales, similar a la observada para comunidades de pastizales en otros estudios realizados a partir de una aproximación basada en sensores remotos (Baeza *et al.*, 2010; 2011; Gallego, 2014; Guido *et al.*, 2014, Gutiérrez, 2016). Las fases correspondientes a las regiones geomorfológicas Sierras del Este (pastizales densos y ralos) y Centro-Sur (pastizales densos) se caracterizaron por un comportamiento bimodal, con un pico de productividad primaveral y otro estival tardío. Por su parte, las fases correspondientes a las regiones geomorfológicas Cuesta Basáltica (pastizales densos y ralos) y Cuenca Sedimentaria del Noreste (pastizales densos), mostraron un único pico de productividad en verano y primavera, respectivamente. El patrón descrito, para cada unidad geomorfológica, puede deberse a dos factores. Por un

lado, es compatible con la estacionalidad de la radiación incidente y la temperatura, que restringe fundamentalmente el crecimiento de la vegetación en invierno y promueve que los máximos ocurran en primavera y/o verano (Chapin *et al.*, 2002). Por otro lado, la existencia de uno o dos picos de productividad por estación de crecimiento, podría estar asociado a la abundancia relativa de especies C3 y C4, las cuales explicarían el pico primaveral y/o estival tardío (Sala, 2001).

El funcionamiento ecosistémico de las distintas fases respondió de manera diferencial frente a los eventos climáticos extremos. Particularmente, durante los meses de febrero a abril de 2015, gran parte del territorio nacional (en especial la región de la Cuesta Basáltica) estuvo bajo un evento severo de déficit hídrico. Las precipitaciones acumuladas promedio para los últimos 15 años, en el período febrero-abril para la región norte del país (Cuesta Basáltica), fueron de 346 mm. (INIA Tacuarembó, 2018). Sin embargo, durante el período de análisis (febrero a abril de 2015), la precipitación acumulada para la región Norte fue de 92 mm, una diferencia de 254 mm menos respecto al promedio histórico. Este factor de estrés se vio reflejado en la dinámica del funcionamiento estacional de las fases, las cuales respondieron de manera diferencial a este aspecto. Aquellas fases con menor altura y cobertura vegetal del estrato basal y baja cobertura del estrato 2, denotaron una caída abrupta en el IVN (ver fase C de pastizales densos y fases C y D de pastizales ralos para la Cuesta Basáltica), y por lo tanto en su productividad. Los pastizales de las fases mejor conservadas (fases A y B) por el contrario, mostraron una mayor resistencia frente a este evento climático.

Los resultados obtenidos ponen en evidencia la resiliencia de las fases frente a eventos de estrés (déficit hídrico) y/o perturbación (pastoreo). La resiliencia se encuentra relacionada con la capacidad de un sistema de absorber perturbaciones y factores de estrés sin cambiar drásticamente su estructura y funcionamiento (Holling, 1973; Gunderson y Holling, 2002; Folke *et al.*, 2002). Particularmente en el caso de las fases C y D, correspondientes a ambas comunidades

de la Cuesta Basáltica (pastizales densos y ralos), mostraron su capacidad resiliente al recuperar su funcionamiento y manteniendo su estructura luego de unos pocos meses de ocurrido el evento climático adverso.

Las fases y estados de los pastizales densos de la región Cuesta Basáltica y Centro-Sur mostraron diferencias en las ganancias anuales de C. Estas diferencias podrían estar asociadas a las características de la vegetación, es decir los atributos estructurales que definen y caracterizan a cada fase y/o estado de condición del pastizal (composición, estratos, cobertura vegetal), y que son el resultado del manejo ganadero realizado en cada potrero/establecimiento. Por ejemplo, para el caso particular de los pastizales densos de la Cuesta Basáltica, la mayor productividad estuvo presente en la fase B, la cual presenta un único estrato herbáceo de gran altura (11 cm aproximadamente) con mucho material fotosintéticamente activo. En contraposición, las fases A y C presentaron ambas fisonomías similares, caracterizadas por presencia de dos estratos. Las características sutiles que diferencian a las fases A y C, como altura del estrato basal y porcentaje de gramíneas (Capítulo 3) no fueron captadas a partir de las imágenes satelitales utilizadas.

La provisión de servicios ecosistémicos mostró diferencias entre fases que variaron según la comunidad de pastizal y la región geomorfológica analizada. Dado que el IPSE no solo contempla la productividad anual, sino también qué tan variable es en el tiempo, en general, las fases con menor % de suelo desnudo fueron las que mostraron mayor provisión de SE. El suelo desnudo generaría, por un lado, menor productividad anual, y por el otro, mayor coeficiente de variación, ocasionando una disminución drástica en la provisión de SE. El índice de provisión de SE calculado en este trabajo (IPSE) presenta una serie de ventajas, entre ellas la caracterización sinóptica del territorio o la resolución temporal (desde el 2000 a la fecha). Este índice se relaciona con cuatro SE provistos por los pastizales (biodiversidad de aves, rendimiento hidrológico, recarga de agua subterránea y C orgánico en el suelo; Paruelo et al., 2016). Los resultados mostraron

diferencias entre fases con respecto a la sensibilidad frente al déficit hídrico y a las perturbaciones generadas por el pastoreo, particularmente en los pastizales densos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI, por sus siglas en inglés) CRN3095, que cuenta con el respaldo de la Fundación Nacional de Ciencias de EEUU (Grant GEO-1128040).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTESOR A, OESTERHELD M, LEONI E, LEZAMA F, RODRIGUEZ C.** 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- ALTESOR A.** 2011. Servicios ecosistémicos de los pastizales naturales. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 221-234.
- BAEZA S, LEZAMA F, PIÑEIRO G, ALTESOR A, PARUELO J.** 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13: 72-85.
- BAEZA S, GALLEGOS, LEZAMA F, ALTESOR A, PARUELO J.** 2011. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 33-54.
- BALDIG, PARUELO J.** 2008. Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology and Society*. 13 (2): 6.
- BESTELMEYER BT, TUGELAJ, PEACOCK JR GL, ROBINETT DG, SHAVER PL, BROWN JR, JEFFREY EH, HOMER S, HAVSTAD KM.** 2009. State-and-transition models for heterogeneous landscapes: a strategy for development and application. *Rangeland Ecology &*

- Management*, 62(1): 1-15.
- CHAPINFS, MATSON PA, MOONEY HA.** 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York.
- CHUVIECO E.** 2002. Teledetección Ambiental. La observación de la Tierra desde el Espacio. Editorial Ariel, Barcelona, España.
- CURRAN PJ.** 1985. Principles of remote sensing. Longman Scientific & Technical, London.
- DEFRIES RS, HANSEN MC, TOWSHEND JR, SOHLBERG RS.** 1998. Global land cover classifications at 8 km spatial resolution: the use of training data derived from Landsat imagery in decision tree classifiers. *International Journal of Remote Sensing*, 19: 3141-3168.
- DIBELLA CM, REBELLA CM, PARUELO J.** 2000. Evapotranspiration estimates using NOAA AVHRR imagery in the Pampa region of Argentina. *International Journal of Remote Sensing*, 21: 791-797.
- FERNÁNDEZ N, PIÑEIRO G.** 2008. La caracterización de la heterogeneidad espacial de los ecosistemas: el uso de atributos funcionales derivados de datos espectrales. *Ecosistemas*, 17: 64-78.
- FISHER B, TURNER R, MORLING P.** 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, 68: 643-653.
- FOLKE C, CARPENTER S, ELMQVIST T, GUNDERSON L, HOLLING CS, WALKER B.** 2002. Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a world of transformations. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31: 437-440.
- GALLEGO F.** 2014. Servicios ecosistémicos del pastizal: el seguimiento de un área protegida como sistemas de referencia. [Tesis de Maestría]. Montevideo, Universidad de la República. 95p
- GUIDO A, DÍAZVR, BALDASSINIP, PARUELO J.** 2014. Spatial and temporal variability in aboveground net primary production of Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology and Management*, 67: 30-38.
- GUNDERSON LH, HOLLING CS, PETERSON GD.** 2002. Surprises and sustainability: cycles of renewal in the Everglades, En: Gunderson LH, Holling CS. [Eds.]. *Panarchy: understanding transformations in human and natural systems*. Island Press, Washington, DC, USA, pp. 315-332.
- GUTIÉRREZ F.** 2016. Variabilidad espacial, temporal y controles del flujo de energía en sistemas ganaderos de Uruguay. [Tesis de Maestría]. Montevideo, Universidad de la República. 132p
- HOLLING CS.** 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4. 1-23.
- INIA TACUAREMBÓ.** 2018. Banco de datos agroclimáticos de la estación experimental INIA Tacuarembó [En línea]. Consultado 2 de abril de 2018. Disponible en: <http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>.
- JACKSON RD.** 1985. Evaluating evapotranspiration at local and regional scales. *Proceedings of the IEEE* 73:1086-1096.
- LEZAMA F, ALTESOR A, PARUELO J.** 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de los pastizales de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 15-32.
- LEZAMA F, BAEZA S, ALTESOR A, CESA A, CHANETON EJ, PARUELO JM.** 2014. Variation of grazing induced vegetation changes across a large scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1): 8-21.
- MCNAUGHTON S, OESTERHELD M, FRANK D, WILLIAMS K.** 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341:142-144.
- MEA.** 2005. Ecosystems and Human Well-being: a Framework for Assessment. Millennium Ecosystem Assessment. Island Press, Washington, D.C.
- MILCHUNAS DG, LAUENROTH WK.** 1995. Inertia in plant community structure: State changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecological Applications* 5, 1195-2005.
- NOSETTO MD, JOBBÁGY EG, PARUELO J.** 2005. Land use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology*, 11(7): 1101-1117.

- PANARIO D.** 1988. Geomorfología del Uruguay. Publicación de Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- PANARIO D, GUTIÉRREZ O, SÁNCHEZ L, PEEL E, OYANÇABAL P, RABASSA J.** 2014. Ancient landscapes of Uruguay. En: Rabassa J, Ollier C. [Eds.]. Gondwana Landscapes in southern South America. Springer, Dordrecht. pp. 161-199.
- PARUELO J, TEXEIRA M, STAIANO L, MASTRÁNGELO M, AMDAN L, GALLEGRO F.** 2016. An integrative Index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators*, 71: 145-154.
- PIÑEIRO G.** 2011. Impactos de la ganadería sobre la dinámica del C y N en los pastizales del Río de la Plata En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 79-95.
- PRINCE S.** 1991. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing*, 12: 1301-1311.
- RODRÍGUEZ C, CAYSSIALS V.** 2011. Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 69-78.
- ROY D, BORAK J, DEVADIGAS S, WOLFER, ZHENG M, DESCLOITRES J.** 2002. The MODIS Land product quality assessment approach. *Remote Sensing of Environment*, 83: 62-76.
- RUNNING SW, THORNTON PE, NEMANI RR, GLASSY JM, SALA OE, JACKSON RB, MOONEY HA, HOWARTH RW.** 2000. Global Terrestrial Gross and Net Primary Productivity from the Earth Observing System. En: Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, Howarth RW. [Eds.]. *Methods in Ecosystem Science*. Springer, New York, NY. Pp. 44-57.
- SALA OE.** 2001. Productivity of temperate grasslands. En: Roy J, Saugier B, Mooney HA. [Eds.]. *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego, CA, USA. pp 285-300.
- SELLERS PJ, BERRY JA, COLLATZ GJ, FIELD CB, HALL FG.** 1992. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment*, 42: 187-216.
- TURNER W, STERLING EJ, JANETOS AC.** 2001 Contribution of remote sensing to biodiversity conservation: a NASA approach. *Conservation Biology*, 15:832-953.
- ZAR JH.** 1996. Bio statistical analysis. 3rd ed. Prentice Hall, NJ, US.

Luis López-Mársico¹; Felipe Lezama²; Alice Altesor¹

¹ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

² Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.

Capítulo 6

¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales?

RESUMEN

En este capítulo se describen los principales efectos del fuego, a nivel mundial, sobre un conjunto de atributos estructurales y funcionales de la vegetación en ecosistemas dominados por vegetación herbácea. Se resumen algunos de los principales efectos del fuego sobre distintos niveles jerárquicos: ecosistema, comunidad y población. A lo largo de este capítulo, los efectos del fuego son considerados en interacción, tanto con el pastoreo, como con ciertas variables climáticas y características propias del sitio de estudio. Se presenta una revisión de trabajos que evaluaron los efectos del fuego y que han sido desarrollados en los pastizales del Río de la Plata. Finalmente se hace una mención a un estudio experimental que está siendo llevado a cabo en la región Sierras del Este, Uruguay.

EL FUEGO EN ECOSISTEMAS CON VEGETACIÓN HERBÁCEA

Los pastizales y las sabanas se encuentran sujetos a una combinación de factores bióticos y abióticos, como son la variabilidad climática, la herbivoría y el fuego (Oesterheld *et al.*, 1999; Collins y Smith, 2006). Las tendencias en las variables climáticas pueden afectar la disponibilidad de agua y sus patrones estacionales (Lauenroth y Sala, 1992), mientras que la herbivoría y el fuego son considerados como los principales agentes perturbadores de las comunidades herbáceas (Noy Meir, 1995). Este tipo de perturbaciones mantienen la diversidad y la fisionomía de los ecosistemas dominados por vegetación herbácea a lo largo de grandes áreas, al reducir la biomasa aérea y abrir espacio para el establecimiento de otras especies oportunistas. Si bien ambas perturbaciones afectan la estructura y el funcionamiento ecosistémico a través del consumo de biomasa vegetal (Olf y Ritchie, 1998; Bond y Keeley, 2005), existen diferencias en su forma de acción.

El fuego puede generar cambios en las propiedades fundamentales de la vegetación, aunque a nivel global, sus efectos sobre la vegetación han recibido menor atención que los efectos que ejerce el

* luislopez@fcien.edu.uy

pastoreo (Bond y Keeley, 2005; Gibson, 2009). Algunos investigadores consideran al fuego como un «herbívoro» extremadamente efectivo debido a su baja selectividad (Bond y Keeley, 2005). El fuego depende de la cantidad de combustible acumulado (biomasa vegetal seca). A través de la volatilización y de la deposición de cenizas, determina cambios en la disponibilidad de nutrientes y un concomitante cambio en la estructura de la vegetación (Knapp *et al.*, 1998; Bond y Keeley, 2005). El pastoreo por ganado doméstico puede aumentar la heterogeneidad de la vegetación por medio de la selección de su alimento, y a través de la deposición de heces y orina incorpora nutrientes al suelo de manera parcheada (Olf y Ritchie, 1998; Lezama y Paruelo 2016). Paradójicamente, las características de las plantas que son consideradas como adaptaciones para reducir la herbivoría, como por ejemplo la presencia de hojas duras y fibrosas, las hacen más propensas a ser consumidas por parte del fuego. Contrariamente, las especies de hojas tiernas preferidas por los grandes herbívoros domésticos, reducen la probabilidad de consumo por parte del fuego (Knapp *et al.*, 1998).

Para que un incendio se propague en el espacio, deben darse tres condiciones: 1) que se produzca una fuente de ignición, 2) que la biomasa esté lo suficientemente seca como para que se pueda quemar y 3) que haya suficiente biomasa vegetal con cierta continuidad espacial (Cheney y Sullivan, 2008). Consecuentemente, el fuego encuentra en los pastizales un medio perfecto para su propagación (Bond y Keeley, 2005; Zedler, 2007). En diferentes ecosistemas a lo largo de todo el mundo los incendios naturales o antrópicos forman parte de su dinámica (Bond y van Wilgen, 1996; Cheney y Sullivan, 2008). Los principales componentes del estrato herbáceo en los pastizales son los pastos (gramíneas), los cuales no desprenden sus hojas al envejecer y se acumulan en pie en caso de no ser removidas (Metcalf, 1960). Debido a que el material combustible en general consiste de elementos finos y pequeños, los incendios en los pastizales se propagan rápidamente y son de corta duración (Zedler, 2007). El fuego puede generar daños en la biota

aérea y subterránea y promover cambios locales en las comunidades vegetales, a pesar de las notables características del suelo como aislante del calor (Zedler, 2007).

Las quemadas provocadas son ampliamente utilizadas en pastizales de todo el mundo como herramienta de manejo con fines productivos así como en planes de conservación y restauración. La presencia de especies poco palatables acumulan restos secos en pie, por lo que los productores ganaderos emplean la quema como medida de manejo. Un evento de quema, que favorece el enterneamiento de la vegetación a través del rebrote de las especies quemadas, y una posterior introducción del ganado, que consume esos rebrotes tiernos, son empleados con el fin de disminuir la abundancia de plantas poco palatables (Royo Pallarés *et al.*, 2005; Berretta, 2006). En sitios en los que se desea recuperar o proteger áreas de pastizales, el fuego es empleado para cambiar o para mantener la composición de especies vegetales respectivamente (Knapp *et al.*, 1998; Overbeck y Pfadenhauer, 2007; Borghesio, 2009).

Existen distintas estrategias de las plantas en respuesta a eventos de quemadas. Las plantas que emergen, luego de un evento de quema, provienen principalmente del rebrote de las especies que formaban la matriz de la comunidad vegetal antes de la quema (Benson *et al.*, 2004). La mayoría de las especies de gramíneas presentan sus yemas de rebrote al ras (hemicriptófitas) o dentro del suelo (geófitas) (Raunkiaer, 1934), por lo que podrían rebrotar luego de un evento de fuego (Daubenmire, 1968). Dentro de estas últimas, las rizomatosas han presentado gran interés ya que forman un banco de yemas (Benson *et al.*, 2004) que se lo relaciona con la resiliencia de las comunidades vegetales en respuesta a distintas perturbaciones (Hartnett *et al.*, 2006). Además, las yemas pueden estar protegidas por un manojito de vainas, como ocurre en las gramíneas que forman maciegas (pajas) (Bond y van Wilgen, 1996). Esta característica les proporciona a las gramíneas una ventaja frente a especies de otras familias de plantas ya que pueden rebrotar rápidamente luego de la remoción de los restos

secos en pie (Bond y van Wilgen, 1996). Por otra parte, algunas especies pueden apostar a la germinación y aprovechar las condiciones generadas por el fuego, ya sea a través de la acción directa del calor, del humo o de la deposición de nutrientes (Pausas y Keeley, 2009), o indirectamente a través de la generación de espacio y ausencia de competencia (Lattera, 1997; Juan *et al.*, 2000; Overbeck *et al.*, 2006). A pesar de lo dicho anteriormente, la regeneración de las plantas puede ser afectada debido a que los incendios en pastizales pueden alcanzar distintas temperaturas, en función de la heterogeneidad en la distribución espacial de la vegetación.

EFFECTOS DEL FUEGO A NIVEL ECOSISTÉMICO

Los efectos del fuego han sido evaluados con respecto a su frecuencia de acción y a la interacción con la topografía, la herbivoría y la disponibilidad de agua en el suelo. En sitios que son manejados con baja frecuencia de que-

mas y/o que presentan una gran acumulación de biomasa, un evento de quema puede tener un efecto puntual positivo sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Vogl, 1974). En Konza Prairie se ha observado que la PPNA tiende a disminuir a medida que la frecuencia de quema aumenta, hasta alcanzar valores mínimos en sitios con frecuencias anuales de quema (Risser y Parton, 1982). Asimismo, la tasa neta de mineralización del N disminuye a medida que aumenta la frecuencia de quemas (Blair, 1997). En esta misma zona, se ha propuesto que la topografía puede ser determinante, ya que sitios con quema anual, la PPNA puede aumentar exclusivamente en zonas bajas del paisaje (Knapp *et al.*, 1998).

Existe un modelo conceptual para pastizales y sabanas que relaciona el efecto relativo de las principales perturbaciones y el clima sobre la PPNA a lo largo de un gradiente de precipitación (Figura 1; Oesterheld *et al.*, 1999). Con respecto al fuego, estos autores proponen que los eventos de quema promue-

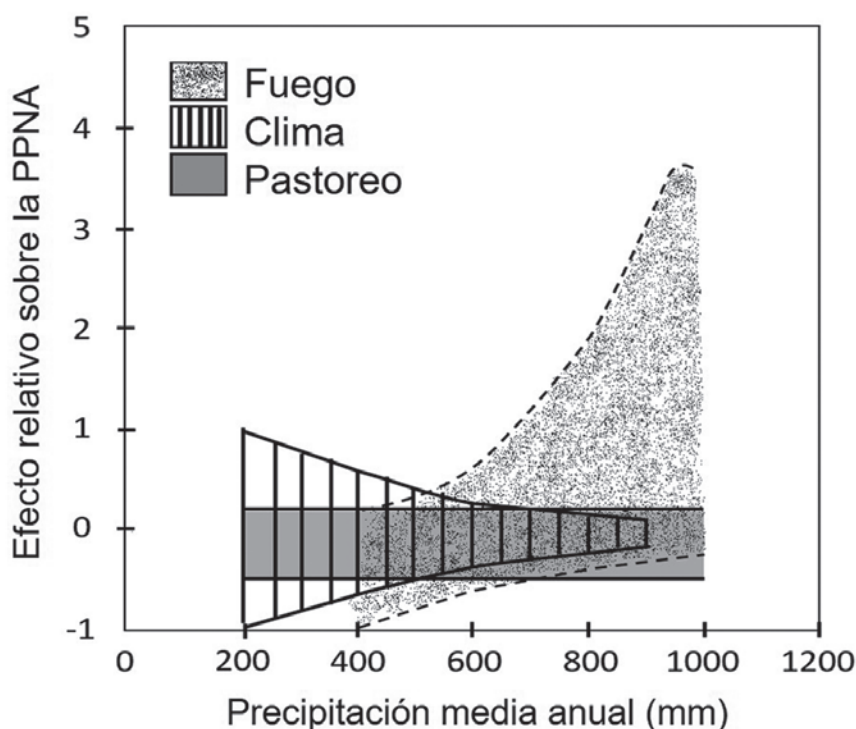


Figura 1. Modelo conceptual de los efectos relativos del fuego, el clima y el pastoreo sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) a lo largo de un gradiente de precipitación media anual. Modificado de Oesterheld *et al.* (1999).

ven que la PPNA aumente a medida que las precipitaciones se ven incrementadas, determinado principalmente por diferencias latitudinales (espaciales). Este mismo patrón ha sido observado en investigaciones a largo plazo en Konza Prairie (Risser y Parton, 1982), aunque en este caso, la causa de las diferencias han sido las precipitaciones promedio entre años (temporales). La quema podría incrementar la PPNA en años con buena disponibilidad de agua, mientras que las quemaduras realizadas en años con bajas precipitaciones, podrían reducir la PPNA (Risser y Parton, 1982). En pastizales subhúmedos, según el modelo conceptual propuesto por Oesterheld *et al.* (1999), el fuego aumentaría cinco veces la PPNA en relación al pastoreo. Además, como el fuego es empleado para «enternecer la vegetación» y favorecer el consumo del ganado, se ha planteado que el pastoreo moderado podría tener mayores efectos sobre la PPNA en sitios que han sido quemados que en sitios no quemados o sin quemaduras recientes (Risser y Parton, 1982). En este sentido, algunos autores proponen que la interacción entre las dos perturbaciones es más importante que la suma de cada una por separado (Fuhlendorf y Engle, 2004).

EFFECTOS DEL FUEGO A NIVEL DE LA COMUNIDAD VEGETAL

Las comunidades vegetales son cambiantes a lo largo del espacio y del tiempo y responden a interacciones con factores bióticos y abióticos (Fuhlendorf y Engle, 2004; Collins y Calabrese, 2012). Estas interacciones pueden determinar la estructura de las comunidades al afectar la disponibilidad de recursos y la abundancia relativa de las especies (Collins y Calabrese, 2012). Existe un gran número de antecedentes acerca de los impactos del fuego sobre las comunidades de pastizales (Collins y Steinauer, 1998; Laterra *et al.*, 2003; Overbeck y Pfadenhauer, 2007) y sin embargo no hay respuestas generalizadas simples. En Konza Prairie se ha observado que la composición de especies responde a la frecuencia de quemaduras (Gibson y Hulbert,

1987; Collins *et al.*, 1995) y la diversidad vegetal disminuye a medida que aumenta la frecuencia de eventos de fuego (Collins *et al.*, 1995; Collins y Steinauer, 1998). Las principales causas de estos procesos se deben a una disminución de dicotiledóneas y de gramíneas con metabolismo fotosintético C_3 y a un incremento de gramíneas con metabolismo fotosintético C_4 (Collins *et al.*, 1995). A medida que las quemaduras son más frecuentes, disminuye el contenido de N inorgánico en el suelo (Blair, 1997; Collins y Steinauer, 1998). En estas condiciones las gramíneas con metabolismo fotosintético C_4 prosperan y aumentan su cobertura, ya que incorporan rápidamente el N disponible y pueden reducirlo a niveles inaccesibles para otros tipos funcionales de plantas (Collins *et al.*, 1995; Knapp *et al.*, 1998). Sin embargo, la interacción entre el fuego y la herbivoría promueve un incremento en la diversidad vegetal y en la heterogeneidad de las comunidades vegetales (Collins *et al.*, 1995). Se ha documentado que el fuego puede aumentar la cobertura de las gramíneas que determinan la matriz de los pastizales, mientras que el pastoreo puede incrementar la cobertura de las especies ruderales (Collins *et al.*, 1995).

En los *Campos del Norte* en Brasil, se ha observado que en áreas recientemente quemadas hay un incremento en la cobertura de hierbas arrosetadas y graminoides (Overbeck *et al.*, 2005; Fidelis *et al.*, 2012) y la riqueza de especies puede aumentar (Overbeck *et al.*, 2005) o permanecer incambiada (Fidelis *et al.*, 2012). A medida que aumenta el tiempo desde la última quema, se genera un cambio estructural de la vegetación. Este cambio es promovido por la dominancia de unas pocas especies y por la acumulación de restos secos que impiden el establecimiento de especies que se desarrollan al ras del suelo. Finalmente, ocurre una disminución de la riqueza de especies (Overbeck *et al.*, 2005).

EFFECTOS DEL FUEGO A NIVEL POBLACIONAL

El fuego juega un importante rol sobre la estructura de las poblaciones de plantas y en particular sobre los individuos

que las componen. Es posible distinguir entre efectos directos e indirectos a estos niveles jerárquicos. Algunas poblaciones de plantas pueden aumentar su cobertura debido a efectos directos del fuego. De esta manera, un evento de quema puede estimular el rebrote a partir de estructuras de reserva o aumentar el porcentaje de germinación, la tasa de macollaje y la generación de estructuras reproductivas (Daubenmire, 1968; Fidelis y Blanco, 2014). De manera contraria, el fuego puede provocar una disminución de la cobertura de algunas poblaciones vegetales a causa de la mortalidad de individuos y la inhibición de rebrotes (Daubenmire, 1968; Biganzoli *et al.*, 2009). Los efectos indirectos sobre las plantas son aquellos mediados por modificaciones del ambiente luego de un evento de quema que elimina parcial o totalmente la biomasa aérea de la vegetación (Knapp *et al.*, 1998). Estos cambios aumentan la incidencia de la radiación sobre la superficie del suelo y su temperatura, disminuyendo la disponibilidad de agua y de nutrientes, entre otros (Knapp *et al.*, 1998). Además, los efectos del fuego interactúan con otras perturbaciones (por ej: el pastoreo) y pueden determinar diferencias en la frecuencia relativa de las categorías de tamaños así como en las tasas de sobrevivencia de las distintas poblaciones vegetales (Vignolio *et al.*, 2003).

QUEMAS EN PASTIZALES DEL RÍO DE LA PLATA

En los pastizales del Río de la Plata los efectos del fuego han sido evaluados de forma dispar entre las distintas regiones. Los principales resultados obtenidos en la región se encuentran resumidos en la Tabla 1. La mayoría de los aportes provienen de estudios realizados en los *Campos del Norte* (Porto Alegre, Brasil) y en la *Pampa inundable* (Buenos Aires, Argentina). En el primer caso se plantea que el fuego y el pastoreo son perturbaciones necesarias para la conservación del pastizal y han evitado que se desarrollen especies leñosas, lo cual sería esperable de acuerdo a las condiciones climáticas (Overbeck y Pfadenhauer, 2007). En el caso de la pampa inundable, existen estudios en los que la

quema en pajonales de *Paspalum quadri-farium*, además de abrir espacio para la accesibilidad del ganado, puede generar un cambio en la composición de especies y un incremento en la riqueza de especies (Juan *et al.*, 2000). Sin embargo, ese cambio en la composición vegetal se debe a un incremento en la cobertura de especies exóticas (Latterra, 1997; Juan *et al.*, 2000; Latterra *et al.*, 2003). En Uruguay el fuego se emplea en algunas regiones como medida de manejo para controlar especies arbustivas o pajonales (Royo Pallarés *et al.*, 2005; Berretta 2006). Los primeros intentos de evaluar los efectos del fuego sobre la comunidad vegetal datan de 1946, cuando Bernardo Rosengurtt en su quinta contribución dedicó unas páginas para comentar algunos resultados de quemados en espartillares de *Stipa charruana*. Pasado el tiempo, las publicaciones en las que se hace referencia a esta perturbación son descripciones puntuales u observaciones en artículos de distribución nacional (Bayce, 1989; Berretta, 1993; Gayo, 2002; Pereira, 2011) y no existen datos provenientes de un diseño experimental que permitan evaluar sus efectos. Actualmente se ha avanzado en evaluar el efecto de los principales determinantes del fuego (golpe de calor y humo) sobre la germinación de especies nativas (López-Mársico *et al.*, 2019).

En los pastizales del Río de la Plata existen regiones que presentan una gran cobertura de especies cespitosas. Debido a quemados poco frecuentes o a bajas cargas ganaderas, el calor puede alcanzar mayores temperaturas y/o permanecer durante más tiempo (Fidelis *et al.*, 2010a). La distribución en el espacio de las plantas cespitosas favorece la propagación del fuego, ya que se encuentran suficientemente separadas como para permitir una buena oxigenación y suficientemente cercanas como para permitir su avance (Zedler, 2007). Este tipo de plantas que forman maciegas, presentan un «sistema de protección», otorgado por la acumulación de restos secos y de vainas que alojan a las yemas de renuevo (Bond y van Wilgen, 1996). Durante un incendio, la biomasa seca aérea se quema, mientras que las vainas no. Las yemas de renuevo quedan

Tabla 1. Resumen de las variables estudiadas y los resultados existentes en estudios realizados en las diferentes regiones de los pastizales del Río de la Plata

Región de estudio	Variables evaluadas	Resultados	Citas bibliográficas
Pampa inundable	En <i>Paspalum quadrifarium</i> : 1- Densidad de panojas 2- Nº cariopses	1- Disminuye con el fuego 2- Disminuye con el fuego	Laterra <i>et al.</i> 1994
Pampa inundable	Cobertura de plántulas. 1- Sin remoción de plántulas de <i>Lotus tenuis</i> 2- Con remoción de plántulas de <i>L. tenuis</i>	1- <i>L. tenuis</i> cubre el 91% de las parcelas y las restantes especies están pobremente representadas 2- Disminuye la cobertura total. <i>L. tenuis</i> cubre el 19 % y aumenta la cobertura de otras especies	Laterra 1997
Pampa inundable	Cobertura vegetal 1- <i>P. quadrifarium</i> 2- <i>L. tenuis</i> 3- Herbáceas 4- Suelo descubierto	Previo a la quema y 1 año después. 1- Disminuye con la quema de 70 a 35% 2- Aumenta de 0 a 35% 3- Aumentan de 10 a 20% 4- Disminuye de 20 a 10 %	Juan <i>et al.</i> 2000
Pampa inundable	1- Cobertura de <i>P. quadrifarium</i> 2- Intercepción de la radiación fotosintéticamente activa	1- Aumenta en sitios con mayor frecuencia de quema, en proporción a otras plantas 2- Aumenta en sitios quemados frecuentemente. Después de 130 días post-quema se equiparan	Laterra <i>et al.</i> 2003
Pampa inundable	En <i>P. quadrifarium</i> 1- Supervivencia 2- Altura de plantas 3- Nº semillas/ planta	1- Disminuye de adultos a juveniles y a medida que disminuye la frecuencia de quema 2 y 3- Disminuyen a medida que aumenta la frecuencia de quema	Vignolio <i>et al.</i> 2003
Pampa interior	1- Biomasa aérea de vegetación herbácea 2- Riqueza de especies	1- Disminuye con el fuego 2- Aumenta con el fuego	Chaneton <i>et al.</i> 2004
Campos del norte	1- Diversidad 2- Nº especies 3- Recambio de especies 4- Suelo desnudo 5- Broza 6- Biomasa muerta en pie	Desde sitios recientemente quemados (3 meses) hasta sitios sin quema por 3 años: 1 a 4 disminuyen 5 y 6 aumentan	Overbeck <i>et al.</i> 2005
Campos del norte	% Germinación de 10 especies	No son estimuladas por el choque de calor. La mitad de las especies son perjudicadas por el golpe de calor	Overbeck <i>et al.</i> 2006
Campos del norte	Grupos de plantas herbáceas	Las hemipterófitas que rebrotan desde estructuras subterráneas presentan mayor cobertura en sitios recientemente quemados	Overbeck y Pfadenhauer 2007
Pampa mesopotámica	Mortalidad y establecimiento de 3 arbustos	En 1 especie mueren todos los individuos y germinan hasta 40 veces el nº de individuos previo a la quema En 2 especies mueren entre 14 y 25% de individuos y germinan la mitad y 1,5 veces el nº de individuos previo a la quema	Biganzoli <i>et al.</i> 2009
Pampa mesopotámica	En 3 especies de arbustos: 1- Mortalidad 2- Rebrote 3- Tasa de crecimiento relativo 4- Producción de capítulos 5- Establecimiento	En respuesta a una quema 1- Una especie muere 2- Dos especies rebrotan 3- Aumenta en las 2 especies rebrotadoras, una invierte en leño y otra en hojas 4- Una especie rebrotadora produce inmediatamente y la otra, luego de un año 5- En las rebrotadoras es bajo y en la que muere es alto	Galindez <i>et al.</i> 2009
Campos del norte	1- Altura de la vegetación 2- Biomasa combustible 3- Temperatura del fuego 4- Altura de las llamas 5- Intensidad del incendio 6- Eficiencia de la quema	Comparado áreas con quemas frecuentes con áreas excluidas de quemas: 1-3 son menores en sitios con quemas frecuentes 4 y 5 son menores en sitios con quemas frecuentes 6- No presenta diferencias	Fidelis <i>et al.</i> 2010_a
Campos del norte	1- Nº de individuos de 4 especies 2- % Germinación de 2 especies	1- Tres especies rebrotadoras aumentan o se mantienen igual luego de 2 meses de la quema. La especie que se reproduce por semillas desaparece con el fuego 2- No son afectadas por golpe de calor, hasta 120 °C	Fidelis <i>et al.</i> 2010_b

Región de estudio	Variables evaluadas	Resultados	Citas bibliográficas
Campos del norte	Biomasa vegetal aérea	Es mayor en sitios sin quemadas	Fidelis <i>et al.</i> 2012
Campos del norte	1- Radiación fotosintéticamente activa 2- Temperatura del suelo 3- Humedad del suelo 4- Nº de especies florecidas	Comparado áreas quemadas con áreas no quemadas por 3 años: 1 y 2 aumentan luego de 30 días de la quema y 3 disminuye 4- En gramínoideas es mayor luego de 1 año de la quema En hierbas es mayor luego de 30 días de la quema	Fidelis y Blanco 2014
Campos del norte	% de germinación de 6 leguminosas	Comparado con áreas no quemadas por 3 años:	Fidelis <i>et al.</i> 2016
Campos del sur	En 6 especies, 2 Poaceae y 4 Asteraceae 1- % de germinación 2- Tiempo medio de germinación.	Comparación de golpe de calor (100 °C), humo y control 1- La mayoría son perjudicadas por el golpe de calor y/o el humo 2- La mayoría son retrasadas por el golpe de calor y/o el humo	López-Mársico <i>et al.</i> 2019

expuestas a la radiación solar y pueden comenzar a rebrotar (Zedler, 2007). Luego de un evento de quema, hay un porcentaje de suelo que queda descubierto (Juan *et al.*, 2000), propenso a albergar especies por propagación vegetativa, a partir del banco de yemas subterráneas, del banco de semillas y de semillas dispersadas por viento o por animales.

ESTUDIO EN MARCHA EN PASTIZALES DE SIERRAS DEL ESTE, URUGUAY

En la región geomorfológica Sierras del Este, la paja estrelladora (*Erianthus angustifolius* Ness), una gramínea cespitosa de baja calidad forrajera, ocupa grandes superficies en las zonas cóncavas del paisaje (Gallego, 2013) pertenecientes a la comunidad V definida en el Capítulo 1 y Lezama *et al.* (2019). La gran cobertura espacial de esta maciega constituye un problema para los productores de la zona, los cuales utilizan al fuego como forma de controlar su crecimiento y además lograr «tiernizar el campo». Los rebrotes tiernos producidos luego de una quema generan un incremento puntual en la PPNA y su consumo por parte del ganado es apreciado por los productores (Royo Pallarés *et al.*, 2005; Berretta, 2006). En la zona del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos (de-

partamento de Treinta y Tres) se ha montado un experimento con el fin de evaluar los efectos de la interacción fuego-pastoreo en una zona dominada por *E. angustifolius*. Para esto, se diseñó un experimento bi-factorial con dos niveles de pastoreo y de quema, lo que resultó en cuatro tratamientos: pastoreado sin quema, clausurado sin quema, pastoreado quemado y clausurado quemado. El experimento fue montado en primavera, debido a que es la época en la que se realizan la mayor cantidad de quemadas en esta región (Figura 2). Cada parcela representa a un tratamiento, tiene una superficie de 300 m² y tres réplicas (Figura 3).

La quema fue caracterizada in situ a través de un conjunto de indicadores: la intensidad, la duración y la eficiencia. Cada parcela tiene una superficie de 300 m² y la mitad de ellas (n=6) fueron quemadas en este experimento. La quema tuvo una Intensidad de 330 ± 152 KW.m⁻¹ y cada parcela fue completamente quemada entre 8 y 15 minutos. La biomasa de maciegas de *E. angustifolius*, previo a la quema, fue de 1071 ± 388 g.m⁻² y luego de la quema fue de 190 ± 61 g.m⁻², lo que representa una Eficiencia de quema de 82 ± 2,5 %. Las maciegas de *E. angustifolius* de tamaño promedio (rango de cobertura del dosel = 60-70 cm; n=52), demoraron 52,3 ± 6,0 segundos en consumirse completamente.



Figura 2. Imágenes del momento de la quema y luego de ocurrida en un experimento en Sierras del Este, Uruguay.

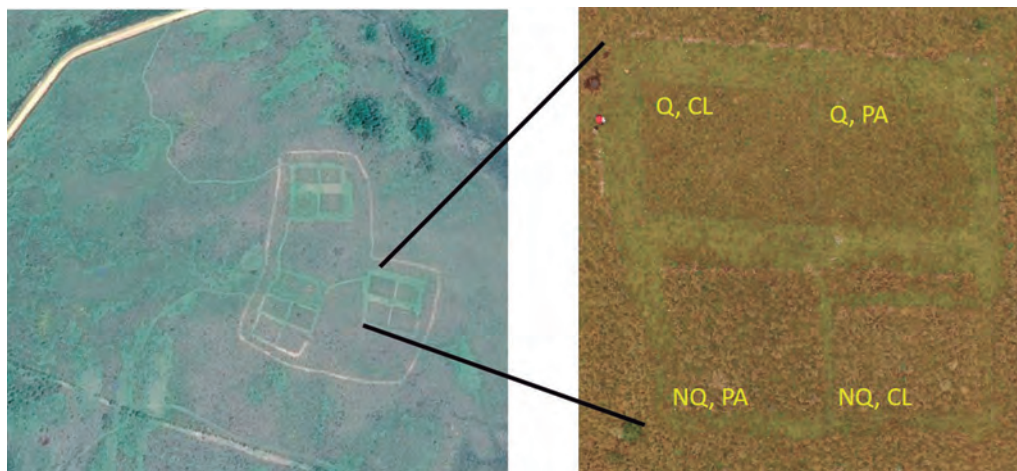


Figura 3. Imagen aérea obtenida de Google Earth en la que se observa el diseño experimental con los tres bloques, los senderos y los cortafuegos (izquierda). Imagen obtenida a los 480 días luego de la quema en la que se observa uno de los bloques y los cuatro tratamientos con sus respectivos cortafuegos (derecha): Q = Quemado, NQ = No Quemado, CL = Clausurado y PA = Pastoreado.

Perspectivas

A partir de este experimento han surgido un gran número de preguntas que están siendo abordadas, tanto a campo como en laboratorio. ¿Cómo afecta la quema a la cobertura de *E. angustifolius*? ¿Cómo se ve afectada la composición y la riqueza de especies vegetales

luego de un evento de quema? ¿Qué sucede a lo largo del tiempo? ¿Algunas especies se ven favorecidas o perjudicadas, en términos de abundancia, por efecto del fuego? ¿Cómo se ve afectada la germinación en función de señales del fuego como el humo y el golpe de calor? El empleo del fuego como herramienta de manejo se utiliza por parte de product-

res ganaderos. Nuestra tarea, a través de la investigación, será la de proporcionar datos y generar conocimiento.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por: INIA-FPTA 175, POS-NAC-2013-11159 (ANII), Comisión académica de posgrado, FCE-2013-100601 (ANII), CSIC-INI-2013 (C254), IAI-CRN-3095.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAYCE D.** 1989. Observaciones sobre control de chircales de *Eupatorium buniifolium* mediante pastoreo y quema. Notas técnicas N° 6. Montevideo: Facultad de Agronomía.
- BENSON EJ, HARTNETT DC, MANN KH.** 2004. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations. *American Journal of Botany*, 91: 416-421.
- BERRETTA E.** 1993. La quema como herramienta para el manejo del campo natural. Hoja de Divulgación 32. Montevideo: INIA.
- BERRETTA EJ.** 2006. Country Pasture/ Forage Resource Profiles. Rome: FAO. 30p.
- BIGANZOLI F, WIEGAND T, BATISTA WB.** 2009. Fire mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos*, 118: 1383-1395.
- BLAIR JM.** 1997. Fire, N availability, and plant response in grasslands: a test of the transient maxima hypothesis. *Ecology*, 78: 2359-2368.
- BOND WJ, KEELEY JE.** 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 387-394.
- BOND WJ, VAN WILGEN V.** 1996. Fire and plants. Chapman & Hall Ltd. 263 p.
- BORGHESIO L.** 2009. Effects of fire on the vegetation of a lowland heathland in North-western Italy. *Plant ecology*, 201: 723-731.
- CHANETON EJ, MAZIA CN, MACHERA M, UCHITEL A, GHERSA CM.** 2004. Establishment of honey locust (*Gleditsia triacanthos*) in burned Pampean grasslands. *Weed Technology*, 18: 1325-1329.
- CHENEY J, SULLIVAN A.** 2008. Grassfire: Fuel, weather and fire behavior. Melbourne: CSIRO Publishing. 150 p.
- COLLINS SL, GLENN SM, GIBSON DJ.** 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology*, 76: 486-492.
- COLLINS S, STEINAUER E.** 1998. Disturbance, diversity and species interactions in tallgrass prairie. En: Knapp AK, Briggs JM, Hartnett DC, Collins SL (Eds.) *Grasslands Dynamics: Long-Term Ecological Research in Tallgrass Prairie*. Oxford University Press. pp. 140-156.
- COLLINS SL, SMITH MD.** 2006. Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology*, 87: 2058-2067.
- COLLINS SL, CALABRESE LB.** 2012. Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 23: 563-575.
- DAUBENMIRE R.** 1968. Plant communities. A textbook of plant synecology. 300 p.
- FIDELISA, DELGADO-CARTAY MD, BLANCO CC, MÜLLER SC, PILLAR VD, PFADENHAUER J.** 2010a. Fire intensity and severity in Brazilian campos grasslands. *Interciencia*, 35: 739-745.
- FIDELIS A, MÜLLER S, PILLAR VD, PFADENHAUER J.** 2010b. Population biology and regeneration of forbs and shrubs after fire in Brazilian Campos grasslands. *Plant Ecology*, 211: 107-116.
- FIDELISA, BLANCO C, MÜLLER S, PILLAR V, PFADENHAUER J.** 2012. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. *Journal of Vegetation Science*, 22: 552-562.
- FIDELISA, BLANCO C.** 2014. Does fire induce flowering in Brazilian subtropical grasslands? *Applied vegetation science*, 17: 690-699.
- FUHLENDORF SD, ENGLE DM.** 2004. Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic

- on tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, 41: 604-614.
- FIDELIS A, DAIBES LF, MARTINS AR.** 2016. To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *Acta Botanica Brasílica*, 30: 147-151.
- GALÍNDEZ G, BIGANZOLIF, ORTEGA-BAES P, SCOPEL AL.** 2009. Fire responses of three co-occurring Asteraceae shrubs in a temperate savanna in South America. *Plant Ecology*, 202: 149-158.
- GALLEGO F.** 2013. Servicios ecosistémicos del pastizal: el seguimiento de un área protegida como sistema de referencia. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Montevideo: Facultad de Ciencias, UdelaR. 95p.
- GAYO J.** 2002. La quema de campo. *Revista del Instituto de Plan Agropecuario*, 104:48-50.
- GIBSON DJ.** 2009. Grasses and Grassland Ecology. OUP Oxford.323p.
- GIBSON DJ, HULBERT LC.** 1987. Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio*, 72: 175-185.
- HARTNETT DC, SETSHOGOMP, DALGLEISH HJ.** 2006. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 44: 256-263.
- JUAN VF, MONTERROSO L, SACIDO MB, AEQUO E, CAUHÉPÉ MA.** 2000. Postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Management*, 53: 300-304.
- KNAPP AK, BRIGGS JM, HARTNETT DC, COLLINS SL.** 1998. Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie. New York: Oxford University Press. 364 p.
- LATERRA P, RICCI L, VIGNOLIO O, FERNÁNDEZ ON.** 1994. Efectos del Fuego y del pastoreo sobre la regeneración por semillas de *Paspalum quadrifarium* en la Pampa Deprimida, Argentina. *Ecología Austral*, 4: 101-109.
- LATERRA P.** 1997. Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management*, 50:274-277.
- LATERRA P, VIGNOLIO OR, LINARES MP, GIAQUINTA A, MACEIRA N.** 2003. Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14: 43-54.
- LAUENROTH WK, SALA OE.** 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2: 397-403.
- LEZAMA F, PARUELO JM.** 2014. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, 19: 557-566.
- LEZAMA F, PEREIRA, M., ALTESOR A, PARUELO JM.** 2019. Grasslands of Uruguay: a floristic based description of their heterogeneity. *Phytocoenologia* DOI: 10.1127/phyro/2019/0215.
- LÓPEZ-MÁRSICOL L, FARÍAS-MOREIRA L, LEZAMA F, ALTESORA, RODRÍGUEZ C.** 2019. Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, DOI: 10.1007/s12223-019-09336-5.
- METCALFE CR.** 1960. Anatomy of the monocotyledons. 1. Gramineae.
- NOY MEIR I.** 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 6: 701-710.
- OESTERHELD M, LORETI J, SEMMARTIN M, PARUELO JM.** 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: Walker LR (Ed.) Ecosystems of disturbed ground. pp287-306.
- OLFF H, RITCHIE ME.** 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 261-265.
- OVERBECK GE, MÜLLER SC, PILLAR VD, PFADENHAUER J.** 2005. Fine scale post fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16: 655-664.
- OVERBECK GE, MÜLLER SC, PILLAR VD, PFADENHAUER J.** 2006. Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 1073-1090.
- OVERBECK GE, PFADENHAUER J.** 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora*, 202: 27-49.
- PAUSAS JG, KEELEY JE.** 2009. A burning

- story: The role of fire in the history of life. *BioScience*, 59: 593–601.
- PEREIRA M.** 2011. Manejo y conservación de las pasturas naturales del Basalto. Montevideo: Instituto Plan Agropecuario. 78 p.
- RAUNKIAER C.** 1934. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers. 623p.
- RISSER PG, PARTON WJ.** 1982. Ecosystem analysis of the tallgrass prairie: nitrogen cycle. *Ecology*, 63: 1342-1351.
- ROYO PALLARÉS O, BERRETTA EJ, MARASCHIN GE.** 2005. The South American Campos ecosystem. En: Suttie J, Reynolds SG, Batello C (Eds). Grasslands of the world. Rome: FAO. pp. 171-219.
- VIGNOLIOOR, LATERRAP, FERNÁNDEZON, LINARESMP, MACEIRANO, GIAQUINTA A.** 2003. Effects of fire frequency on survival, growth and fecundity of *Paspalum quadrifarium* (Lam.) in a grassland of the Flooding Pampa (Argentina). *Austral Ecology*, 28:263-270.
- VOGL RJ.** 1974. Effects of fire on the plants and animals of a Florida wetland. *American Midland Naturalist*, 89: 334-347.
- ZEDLER PH.** 2007. Fire effects on grasslands. En: Johnson EA, Miyanishi K (Eds.). Plant Disturbance Ecology: the Process and the Response, California: Elsevier. pp. 397-439.

SECCIÓN III

Productividad primaria del pastizal:
análisis a distintas escalas espacio-
temporales



Mariano Oyarzabal^{1,2*};
José M Paruelo^{1,2,3,4}

¹ IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

² Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Argentina.

³ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

⁴ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

Capítulo 7

Dinámica de la productividad primaria de las comunidades de pastizal del Uruguay

RESUMEN

La productividad primaria neta aérea (PPNA) determina la disponibilidad de forraje en los sistemas ganaderos extensivos, y por lo tanto la carga animal. En los pastizales del Río de la Plata, y en los de Uruguay en particular, se ha generalizado el uso de estimaciones de PPNA a partir de datos provistos por sensores remotos. En este capítulo se caracteriza la dinámica estacional e interanual de la PPNA de las cuatro comunidades de pastizal del Uruguay susceptibles de ser cartografiadas. A diferencia de estudios previos, la estimación de la PPNA, a nivel de sección policial y tipo de pastizal (comunidades I y II, pastizales ralos; III y IV, pastizales densos), incorpora un valor de eficiencia de uso de la radiación (EUR) variable en el espacio y el tiempo.

La PPNA media varió entre 5260 y 5953 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ para las comunidades I y IV, respectivamente. Si bien los pastizales densos siempre tuvieron mayor PPNA que los ralos, cuál comunidad dentro de cada tipo presentó valores más altos varió con los años. Dentro de un año y en promedio, la comunidad IV presentó la PPNA más alta, excepto para el invierno, cuando la comunidad I tuvo la mayor PPNA. La EUR estimada a partir de un índice de reflectancia fotoquímica derivada de datos MODIS (resolución 1000 m), muestra una clara estacionalidad, con máximos en invierno y mínimos en primavera tardía. Sin duda, evaluar con mayor resolución las diferencias espaciales de EUR asociadas a comunidades o tipos de recursos forrajeros es uno de los aspectos a trabajar para mejorar las estimaciones de PPNA.

* oyarzaba@agro.uba.ar

INTRODUCCIÓN

Estimar la productividad primaria neta de manera precisa y con una resolución espacial y temporal compatible con la escala a la cual se toman decisiones es un punto crítico en el uso y la conservación de los pastizales (Golluscio *et al.*, 1998). La productividad primaria neta aérea (PPNA) es el determinante principal de la disponibilidad de forraje en los sistemas de producción ganadera extensiva y el principal control de la carga animal (Oesterheld *et al.*, 1992; Golluscio, 2009). La PPNA constituye una variable funcional ecosistémica clave, ya que determina la energía disponible para el resto de los sistemas tróficos y fija el límite a la capacidad de secuestrar C (McNaughton *et al.*, 1989). Richmond *et al.* (2007) identifican a la PPN como el proceso que mejor explica las variaciones en el nivel de oferta de servicios ecosistémicos. De hecho, buena parte de las funciones de producción de servicios ecosistémicos finales incluyen a la PPN y a su dinámica estacional como uno de los determinantes de la oferta (Paruelo *et al.*, 2016).

En los pastizales del Río de la Plata, y en los de Uruguay en particular, se ha generalizado el uso de estimaciones de PPNA basadas en índices de vegetación calculados a partir de datos provistos por sensores remotos. Estas estimaciones se apoyan en el uso de índices espectrales y el modelo propuesto por Monteith (1972, ver Running *et al.*, 2004 y Capítulo 10 de este volumen). Varios trabajos describieron la variabilidad espacial y temporal de la PPNA o de alguno de sus determinantes (por ejemplo, la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por tejidos verdes) para distintas zonas del territorio uruguayo (Piñeiro *et al.*, 2006, Baeza *et al.*, 2010, Guido *et al.*, 2014, Texeira *et al.*, 2015). Estos estudios han sido, por otro lado, la base de un sistema de seguimiento forrajero que lleva adelante el INIA, el Instituto Plan Agropecuario y CONAPROLE (Grigera *et al.*, 2007; Paruelo *et al.*, 2011).

El sistema de seguimiento forrajero activo en Uruguay ha permitido identificar algunos de los aspectos sobre los cuales trabajar para mejorar las estimaciones de PPNA. Uno de ellos es la estimación

de la Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR), una de las variables en las cuales se basa el cálculo de PPNA propuesto por Monteith (1972). Trabajos previos (Piñeiro *et al.*, 2006, Oyarzabal *et al.*, 2011, Baeza *et al.*, 2011a) generaron estimaciones de EUR para distintos recursos forrajeros a partir de datos de cortes secuenciales de biomasa y mediciones de radiación absorbida (Oesterheld *et al.*, 2011). En el Capítulo 8 se describen las alternativas metodológicas para su estimación a partir de la medición de procesos ecofisiológicos (fluorescencia), o mediante el uso de índices espectrales, particularmente del *Photochemical Reflectance Index* (PRI). El uso de estos índices es particularmente atractivo ya que permitiría la estimación remota de la EUR. Algunas de las bandas espectrales del sensor MODIS permiten el cálculo del PRI, aunque a una baja resolución espacial (1 km).

Otro de los insumos que requiere el sistema de seguimiento forrajero es una adecuada descripción de la heterogeneidad estructural de la vegetación. Esta descripción no sólo involucra distinguir entre recursos forrajeros cultivados y pastizales naturales sino también, dentro de estos últimos, entre comunidades. La delimitación y la cartografía de comunidades vegetales de pastizal presentada en los Capítulos 1 y 2 constituye entonces un insumo clave para describir la dinámica estacional de la PPNA de los pastizales uruguayos.

En este capítulo se caracteriza la dinámica estacional e interanual de la PPNA de las cuatro comunidades de pastizal del Uruguay susceptibles de ser cartografiadas. A diferencia de estudios previos, la estimación de PPNA incorpora un valor de EUR variable en el espacio y el tiempo. Los valores de EUR derivan de datos de PRI calculados a partir de las bandas 11 y 12 del sensor MODIS (Garbulsky *et al.*, 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estimó la PPNA de cuatro comunidades de pastizal natural en cuatro regiones geomorfológicas de Uruguay: Centro Sur, Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria del Noroeste, Sierras del Este e Isla

Tabla 1. Comunidades de pastizal del Uruguay para las cuales se estimó la productividad primaria neta aérea, por tipo de pastizal, especies características y región que ocupan (Capítulo 1). B = Cuesta Basáltica, SE = Sierras del Este e Isla Cristalina, CS = Centro Sur, CSNE = Cuenca Sedimentaria del Noreste.

Tipo	Comunidad	Región
Pastizal ralo	I. Comunidad de <i>Selaginella sellowii</i> y <i>Rostrata cristata</i>	B
Pastizal ralo	II. Comunidad de <i>Trachypogon spicatus</i> y <i>Crocatherium brasiliense</i>	SE, CSNE, CS
Pastizal denso	III. Comunidad de <i>Steinchisma hians</i> y <i>Piptochaetium stipoides</i>	B
Pastizal denso	IV. Comunidad de <i>Eryngium horridum</i> y <i>Juncus capillaceus</i>	SE, CSNE, CS

Cristalina. Las comunidades estudiadas se describen brevemente en la Tabla 1, y en detalle en el Capítulo 1. Se utilizó información provista por el sensor satelital MODIS (EVI) y estimaciones de radiación incidente realizadas por el INPE. La resolución espacial más detallada de las estimaciones fue de 5,3 ha (superficie del píxel o mínima área que «releva» el satélite de la que se obtuvo el índice de vegetación), y la temporal de 16 días, aunque como se explica más abajo, otras variables usadas para el cálculo tuvieron una resolución menos detallada (píxeles más grandes y datos mensuales). Las estimaciones de PPNA abarcan el período 2000-2016.

En cada región, los datos de PPNA para cada fecha (prácticamente 2 datos por mes y por píxel), se sintetizaron a nivel de región geomorfológica, comunidad vegetal, tipo de pastizal (denso o ralo) y por sección policial. El número total de registros de PPNA abarcan casi 2 millones de ha (incluyen más de 365 mil píxeles) durante 17 años. Cada dato de PPNA promedio para una fecha y sección policial está acompañado por una medida de variabilidad (desvío estándar espacial o variabilidad entre píxeles) y por el número de píxeles involucrados en la estimación. La base de datos completa a nivel de sección policial (Apéndices 1 y 2, disponibles en <http://pastizales.fcien.edu.uy/>)

Se utilizó el modelo propuesto por Monteith (1972) y, a partir de datos provistos por sensores remotos (Piñeiro *et al.*, 2006), se estimó la PPNA de cada

píxel con pastizal con una resolución espacial de 230 m (5,3 ha):

$$PPNA [(kg MS)/(ha \cdot mes)] =$$

$$RFA_i [MJ/(ha \cdot mes)] \cdot fRFAA \cdot EUR (kgMS/MJ)$$

donde RFA_i es la radiación fotosintéticamente activa incidente, $fRFAA$ es la fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente que es absorbida, y EUR la eficiencia de uso de la radiación.

La radiación incidente promedio (2000-2015) se obtuvo de las imágenes satelitales del producto «Solar Global» de INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciales, Brasil), con detalle mensual y una resolución espacial de 0,4° (el píxel mide aproximadamente 40 km de lado). A partir de la cartografía de coberturas del suelo y de comunidades de pastizal provista por el Grupo de Ecología de Pastizales, UDELAR (Baeza *et al.*, 2011b y Capítulo 1), se seleccionaron los píxeles MODIS que correspondían íntegramente a las distintas comunidades de pastizal, y se extrajeron las series temporales de EVI desde febrero de 2000 hasta diciembre de 2016 (producto MOD13Q1). Se corrigió la serie temporal de EVI de cada píxel por la banda de calidad provista en el mismo producto, y luego cada dato de EVI se transformó a $fRFA_i$ utilizando un modelo lineal calibrado para la región de los pastizales del Río de la Plata (Grigera *et al.*, 2004). Entonces, la $fRFAA$ fue estimada a la misma resolución que el EVI, cada 5,3 ha y 16 días.

Por otro lado, se estimó la EUR a partir de calibrar estimaciones a campo

con datos de *Photochemical Reflectance Index* – PRI (Gamon *et al.*, 1992) para todo el período. El PRI se estimó como la diferencia entre la reflectancia en la banda 11 y la banda 12, dividida la suma de ambas reflectancias (Garbulsky *et al.*, 2008). Se utilizaron datos del mismo sensor MODIS, pero en este caso el píxel fue de 1000 m de lado (100 ha; imágenes MOD021KM). A diferencia del producto anterior que se utilizó para extraer datos de EVI, estas imágenes no aseguran que el píxel elegido tenga siempre la misma posición. Entonces, para asegurar la condición que los píxeles de 100 ha estén íntegramente cubiertos por pastizal, primero se delimitaron áreas de pastizal de 400 ha o mayores (185 áreas en total para las regiones bajo estudio). Para cada una de estas áreas de pastizal se contó con un píxel con datos de PRI desde 2000 hasta 2015. Si bien es posible acceder a datos diarios, éstos se obtuvieron cada 16 días en la fecha correspondiente a la fecha modal de todos los píxeles de 5,3 ha (producto MOD13Q1) incluidos en el de 100 ha. De este modo, los datos estimados de PRI tuvieron la mejor calidad dentro de cada período de 16 días. Más allá de esto, las 185 series de PRI durante todo el período presentaron una muy marcada tendencia interanual, producto probablemente de una degradación del sensor. Se eliminó la tendencia a partir de calcular la pendiente del modelo lineal para cada píxel y de re-escalar todos los valores a los del primer año de la serie, de modo de minimizar el efecto de la degradación.

El PRI se transformó a valores de EUR (g/MJ) mediante una interpolación lineal. Para cada píxel de 100 ha se igualaron los percentiles 5 y 95 (serie 2000-2015) con los percentiles 5 y 95 de estimaciones de EUR a campo en pastizales ralos (3 sitios) y pastizales densos (2 sitios) de la Cuesta Basáltica hechas durante el período 2006-2009 (Oyarzabal *et al.*, 2011). Los datos intermedios de EUR se obtuvieron por interpolación lineal. Así, se dispuso de registros de EUR cada 16 días (2000-2015) en 185 píxeles cubiertos por pastizales. Luego, se asignaron los valores de EUR a todos los píxeles de 250 m que quedaran incluidos dentro de las áreas de 400 ha elegidas. Al resto de los píxeles de 250 m sin pertenencia a

una de estas áreas se les asignó el valor de EUR promedio de la región geomorfológica para cada fecha. Por último, los datos de EUR para el año 2016 se obtuvieron a partir del promedio 2000-2015.

RESULTADOS

La productividad media anual varió entre 5260 y 5953 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ para las comunidades I y IV respectivamente (Figura 1). Las comunidades I y II (ambas de pastizales ralos) no mostraron diferencias significativas entre sí pero resultaron diferentes a las comunidades III y IV (pastizales densos; $p < 0,001$). Estas últimas dos tampoco mostraron diferencias entre sí (Figura 1). Las comunidades de pastizales ralos fueron más variables en el espacio (entre secciones policiales) que las de pastizales densos (Figura 1). El coeficiente de variación espacial fue de 4,7 y 7,0 % para las comunidades I y II (ralos) y de 2,9 y 3,3 % para las III y IV (densos).

Las diferencias y el orden de las comunidades en cuanto a valores de PPNA anual variaron entre años. Si bien los pastizales densos (comunidades III y IV) siempre tuvieron mayor PPNA que los ralos (comunidades I y II), cuál comunidad dentro de cada tipo presentó valores más altos varió con los años (Figura 2). La figura 3 muestra los patrones regionales de PPNA a nivel de sección policial para las comunidades I y II (pastizales ralos) y III y IV (pastizales densos).

Los valores estacionales de PPNA muestran diferencias importantes y significativas entre comunidades ($p < 0,05$; Figura 4). Excepto para el invierno en donde la comunidad I de pastizales ralos fue la más productiva, los pastizales densos de la comunidad IV presentaron los valores mayores ($p < 0,05$). Las dos comunidades de pastizales tuvieron distinta PPNA solo en invierno y primavera ($p < 0,05$). Las correspondientes a pastizales ralos tuvieron diferencias de PPNA en invierno y verano ($p < 0,05$).

La curva estacional promedio de las distintas comunidades resultó similar debido a la fuerte influencia de la dinámica de la radiación incidente sobre los valores de PPNA (Figura 5; las curvas punteadas no representan un año en

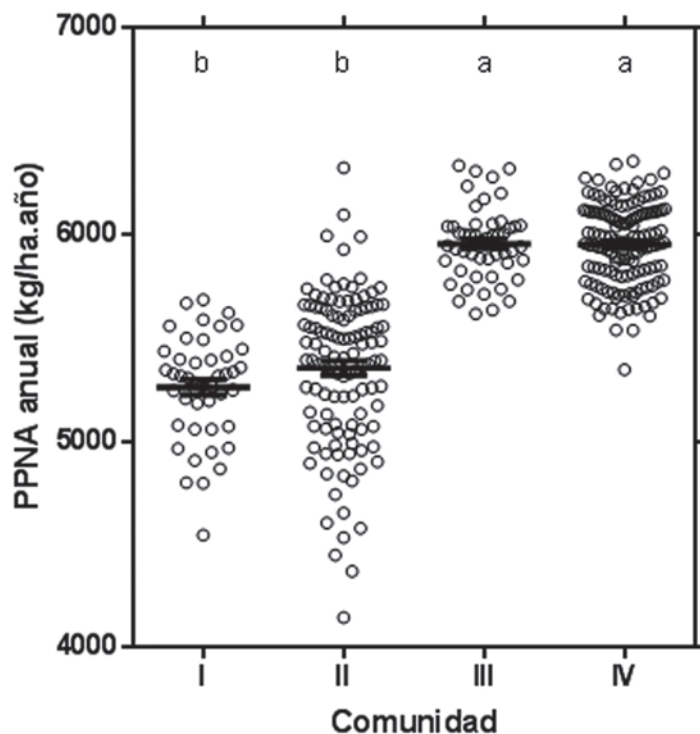


Figura 1. Productividad primaria neta aérea anual (PPNA) de cuatro comunidades de pastizal natural de Uruguay. Cada círculo corresponde a la PPNA promedio de una sección policial para el período 2000-2016 ($n=46, 115, 52, 135$; respectivamente para las comunidades I, II, III y IV). Las líneas indican el promedio general ± 1 EE. Letras distintas indican diferencias significativas ($p<0,05$).

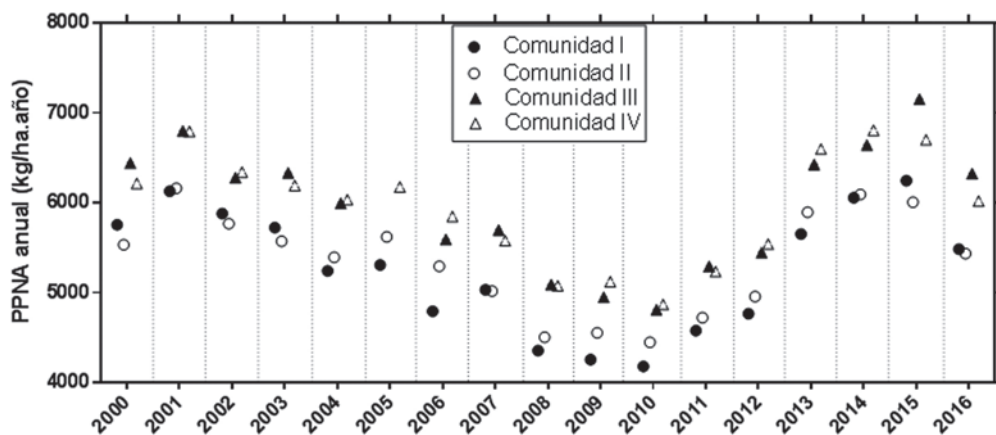


Figura 2. Productividad primaria neta aérea (PPNA) anual de cuatro comunidades de pastizal natural de Uruguay. Cada símbolo corresponde al promedio anual de n secciones policiales ($n=46, 115, 52, 135$; respectivamente para las comunidades I, II, III y IV; no hay datos de la comunidad III en 2005).

particular ya que los valores fueron observados en diferentes años). Se advierten, sin embargo, algunos rasgos distintivos. Por un lado, diferencias en estacionalidad: el coeficiente de variación de los valores promedio mensuales de PPNA

varió entre 0,20 para la comunidad I (menos estacional) y 0,29 para la IV (más estacional). Por otro lado, se observan diferencias en el momento de máxima productividad. Un análisis del momento de ocurrencia de los valores máximos

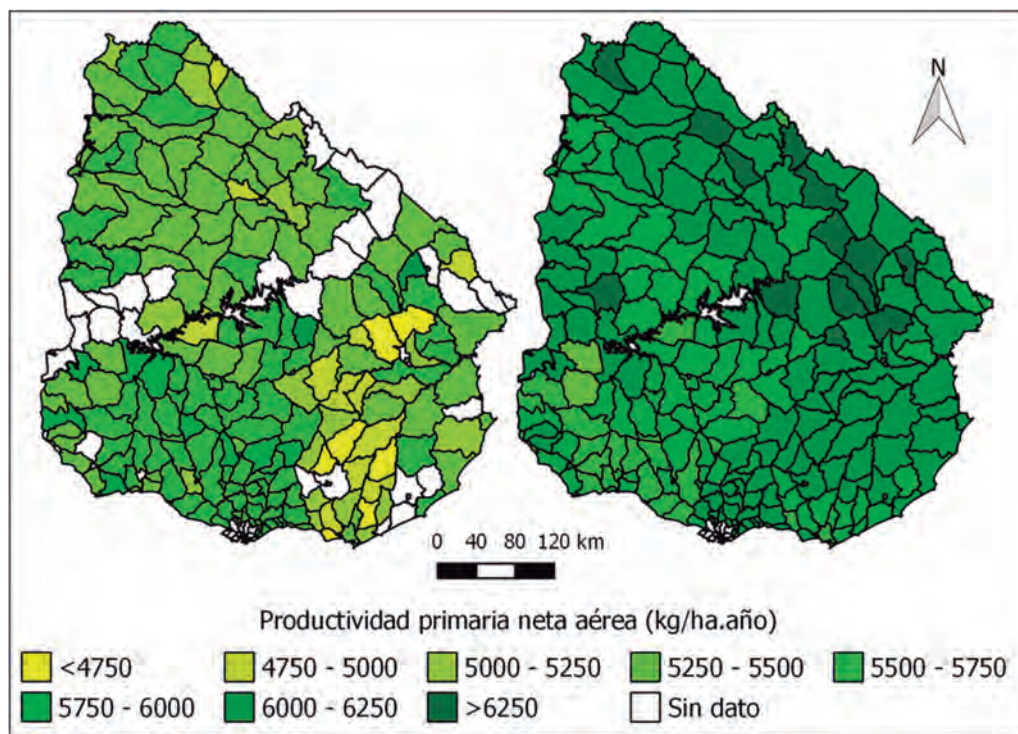


Figura 3. Productividad primaria neta aérea promedio anual (kg/ha.año) de pastizales ralos (izquierda) y densos (derecha) para cada sección policial de Uruguay.

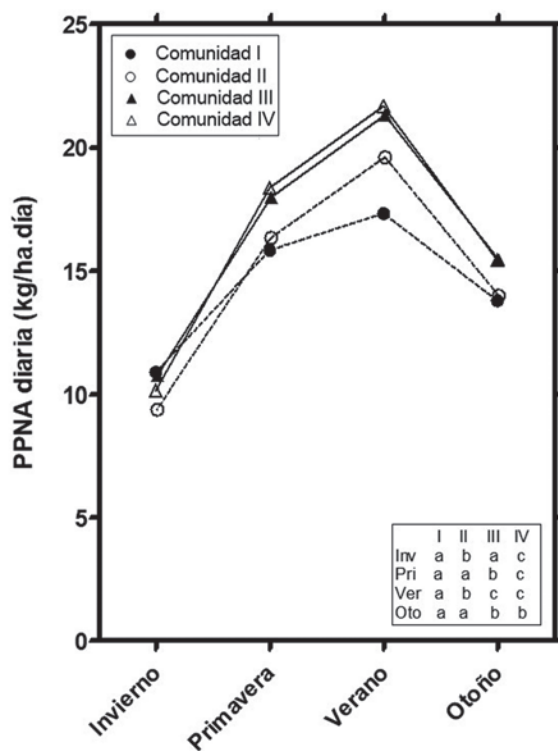


Figura 4. Productividad primaria neta aérea (PPNA) diaria por estación de cuatro comunidades de pastizal natural de Uruguay. Cada símbolo corresponde al promedio 2000-2016 de n secciones policiales (n=46, 115, 52, 135; respectivamente para las comunidades I, II, III y IV). En la tabla, las letras diferentes muestran, para cada estación, diferencias significativas entre comunidades ($p < 0,05$).

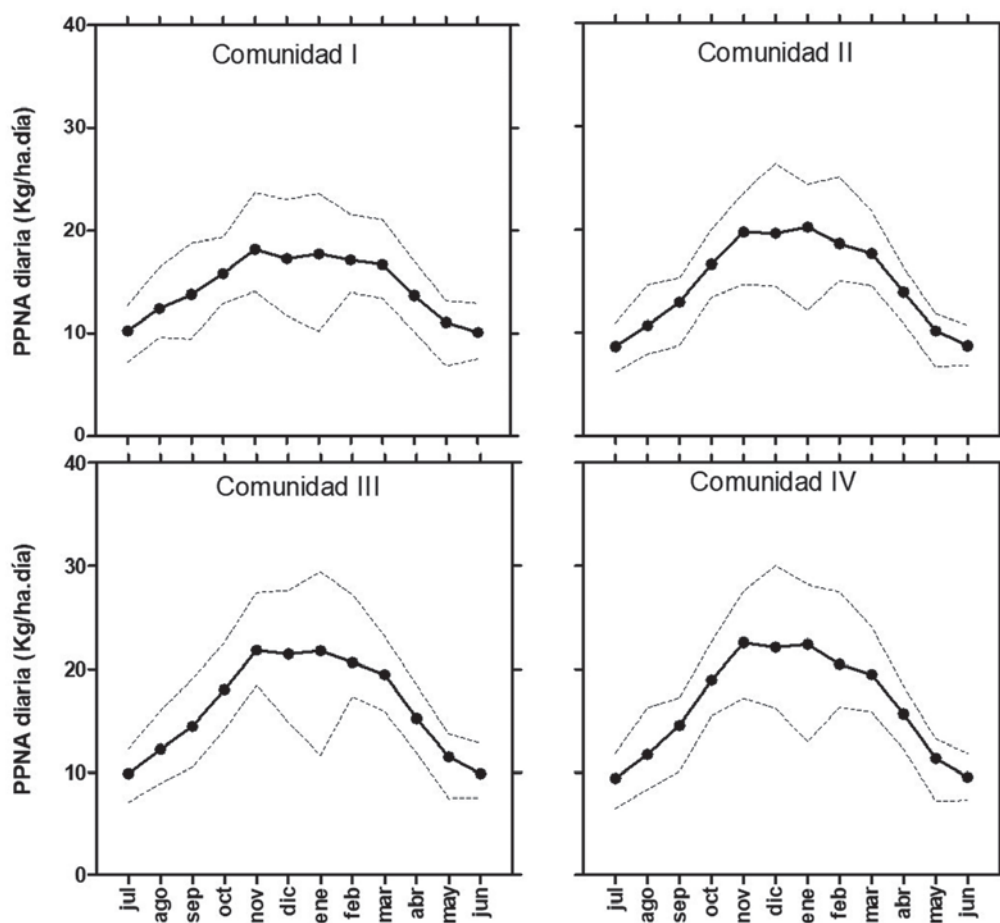


Figura 5. Productividad primaria neta aérea (PPNA) diaria de cuatro comunidades de pastizal natural de Uruguay a lo largo del año. Las líneas continuas con símbolos muestran la PPNA promedio y las punteadas la PPNA máxima y mínimas, para el período 2000-2016 ($n=17$).

muestra que en el caso de la comunidad II la proporción de años con picos de PPNA en primavera y verano fue muy similar. La comunidad III mostró un comportamiento similar, pero en este caso se observaron en algunos años dos picos anuales. La comunidad I mostró una frecuencia significativamente mayor ($p<0,005$) de años con picos primaverales (Figura 6).

La EUR estimada a partir de valores de PRI derivados de datos MODIS muestra una clara estacionalidad, con valores máximos en junio y julio y mínimos en octubre y noviembre (Figura 7). Este patrón se repite para las áreas ubicadas en distintas regiones. Además de una fuerte variación estacional, la EUR derivada del PRI muestra una importante variación interanual (Figura 8). La EUR a nivel mensual mostró una leve correla-

ción negativa con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por los tejidos verdes ($fRFAA$, Figura 9). La intensidad de la correlación negativa fue mayor en el caso de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por los tejidos verdes ($RFAA$, Figura 9).

DISCUSIÓN

En este capítulo se sintetizan a nivel de todo el territorio uruguayo las diferencias espaciales y temporales en la PPNA de pastizales naturales. A diferencia de estudios previos (Guido *et al.*, 2014, Teixeira *et al.*, 2015) los valores se discriminan por comunidad vegetal según la definición de unidades de pastizal presentada en el Capítulo 1. De las cinco comunidades definidas en ese trabajo se evaluó la

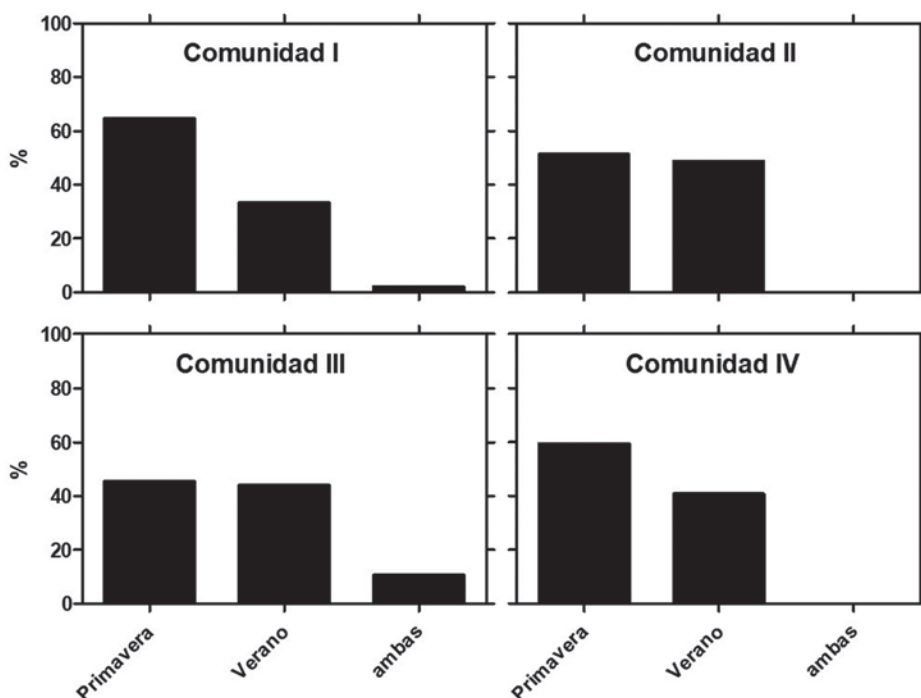


Figura 6. Frecuencia relativa (%) de secciones policiales por tipo de comunidad de pastizal natural (n=46, 115, 52, 135; respectivamente para las comunidades I, II, III y IV). Cada columna agrupa a las secciones policiales que tuvieron un pico de productividad primaria neta aérea mayoritariamente en primavera (9 o más años del período 2000-2016 con pico en octubre, noviembre y/o diciembre), en verano (9 o más años del período 2000-2016 con pico en enero, febrero y/o marzo), o en ambas estaciones. La comunidad I tuvo frecuencias en primavera y verano distintas a las esperadas por azar (χ^2 5,3; $p=0,02$), no así el resto de las comunidades ($p>0,20$).

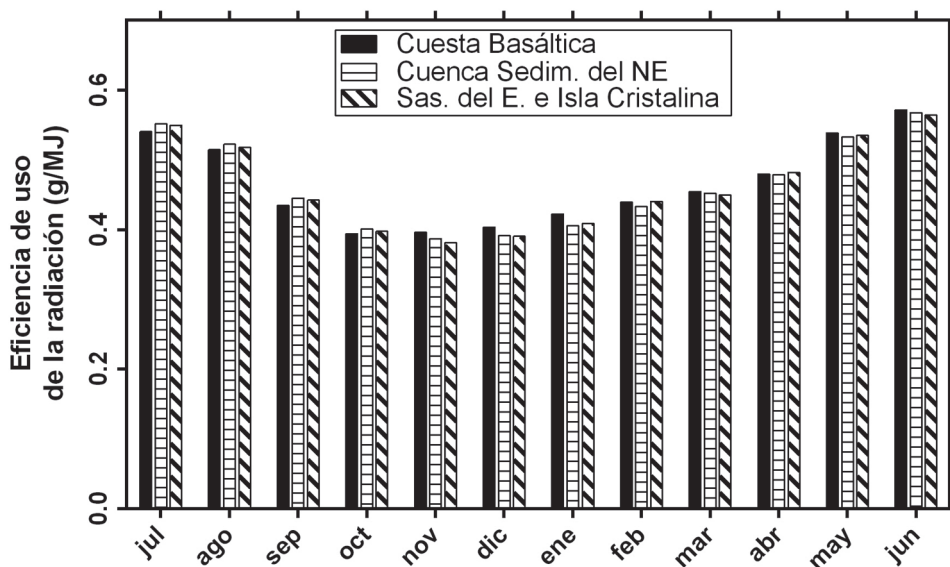


Figura 7. Eficiencia de uso de la radiación de pastizales naturales de tres regiones geomorfológicas de Uruguay a lo largo del año. Cada columna indica la eficiencia promedio (2000-2016) de n pixeles MODIS elegidos en cada región (n=146, 140 y 190; respectivamente en Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Sierras del Este e Isla Cristalina).

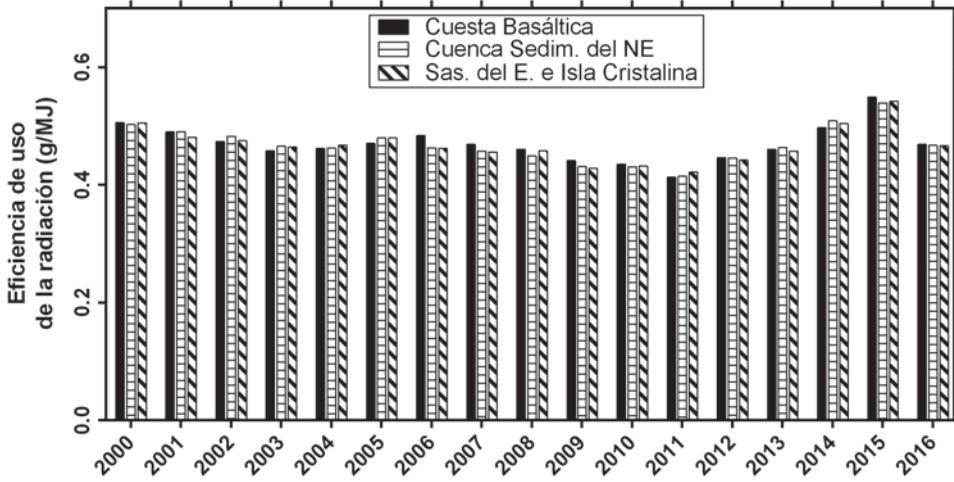


Figura 8. Eficiencia de uso de la radiación de pastizales naturales de tres regiones geomorfológicas de Uruguay en el período 2000-2016. Cada columna indica la eficiencia anual promedio de *n* píxeles MODIS elegidos en cada región (*n*=146, 140 y 190; respectivamente en Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria del Noreste y Sierras del Este e Isla Cristalina).

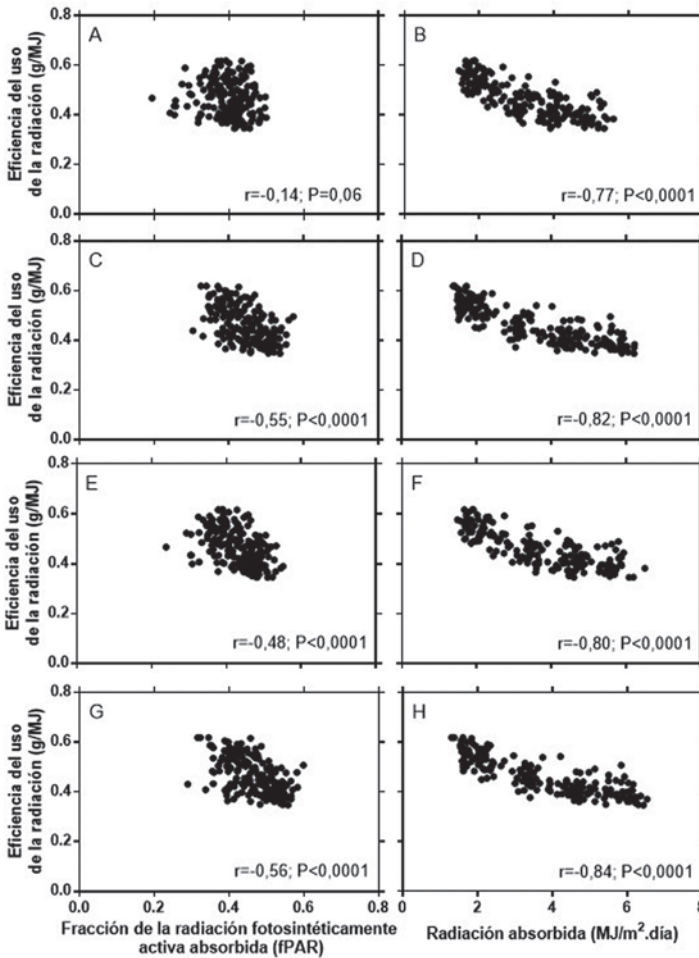


Figura 9. Relación entre la eficiencia de uso de la radiación (EUR) y la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA) o la radiación absorbida (RFAA). Cada símbolo corresponde al promedio para un mes del período 2000-2016 (*n*=192) para las comunidades I (paneles A y B), II (C y D), III (E y F) y IV (G y H). En cada panel se indica el *r* de correlación y el valor *P*.

PPNA de cuatro de ellas. La restante (Comunidad V, Pastizales altos y densos de *Chascolytrum poomorphum* – *Paspalum pumilum*) se manifiesta en el espacio en áreas de un tamaño tal que impide su evaluación mediante datos MODIS. Las diferencias entre pastizales densos y ralos fueron en promedio del 13%, una diferencia porcentual similar a la reportada por Baeza *et al.* (2011b) para pastizales densos y ralos de la Cuesta Basáltica. Como en ese estudio, las diferencias que aquí se muestran entre comunidades fueron más marcadas y estadísticamente significativas fuera de la estación invernal.

Los resultados presentados destacan diferencias regionales en la PPNA de pastizales densos (Figura 3). Los valores de productividad aumentan de SO a NE reflejando el gradiente de precipitación que se desarrolla en ese espacio geográfico. Las diferencias regionales en los pastizales ralos no se asociaron al gradiente climático sino al tipo al tipo de sustrato, observándose los menores valores promedio en las Sierras del Este e Isla Cristalina.

Las estimaciones de PPNA realizadas en este trabajo presentan una diferencia respecto de trabajos previos (Grigera *et al.*, 2007; Paruelo *et al.*, 2011; Durante *et al.*, 2017), también basadas en el uso del modelo de Monteith (1972): los valores de EUR fueron variables en el tiempo. La variabilidad temporal (tanto estacional como interanual) fue estimada con el índice PRI (*Photochemical Reflectance Index*), calculado a partir de bandas MODIS. Tanto los cambios estacionales como entre años fueron muy marcados. Respecto del mínimo estacional (en primavera tardía), la EUR resultó un 46% más alta en el invierno (Figura 7). Los valores máximos de EUR se observaron cuando el nivel de radiación fue mínimo. Los cambios estacionales observados son similares a las variaciones en valores de EUR calculados a partir de datos de cortes de biomasa (ver Paruelo *et al.*, 2010).

La correlación negativa entre EUR (estimada a partir del PRI) y la radiación absorbida por los tejidos verdes (estimada a partir del EVI y la radiación inciden-

te, Figura 9) sugiere una influencia importante de la disponibilidad del recurso (radiación) sobre la eficiencia de uso. La EUR disminuye marcadamente cuando los valores de radiación son altos y la magnitud de los déficits nutricionales e hídricos son mínimos (primavera tardía).

Los cambios estacionales en EUR tienen consecuencias muy importantes sobre la estimación de la PPNA. Considerar una EUR constante a lo largo del año genera valores 17% menores en invierno y más de 20% mayores en primavera que cuando la EUR se considera variable. La relación entre la máxima y mínima PPNA mensual pasa de 3,4 a 2,3. Las mediciones a campo de PPNA muestran relaciones entre valores máximos y mínimos de 2, o menores (Altesor *et al.*, 2005). Respecto del año con menor EUR promedio (2009) aquel que registró el máximo tuvo un valor 25% mayor. Usar un valor constante de EUR genera sobre y subestimaciones de la PPNA que varían entre -9 y 15%.

A diferencia de lo observado en la dimensión temporal, los valores de EUR resultaron similares entre áreas de pastizales de distintas regiones geomorfológicas. Esto destaca la influencia de factores climáticos. Si bien esto se condice con la ausencia de diferencias significativas entre los valores de EUR de pastizales densos y ralos presentada en el Capítulo 8, las diferencias espaciales y entre tipos de recursos pueden resultar de problemas metodológicos. Por un lado, y cómo se señala en el Capítulo 8, las estimaciones de EUR derivadas de cortes de biomasa a campo tienen una gran variabilidad y desajustes en la escala de las estimaciones de PPNA y de radiación absorbida. Por otro lado, las estimaciones de EUR derivadas de datos del sensor MODIS, dada la resolución espacial de estos, impide percibir diferencias asociadas a comunidades. Sin duda, la evaluación a campo de las diferencias espaciales de EUR asociadas a comunidades o tipos de recursos forrajeros es uno de los aspectos a trabajar para mejorar las estimaciones de PPNA a partir de sensores remotos.

AGRADECIMIENTOS

El CONICET patrocinó a M. Oyarzabal mediante una beca posdoctoral. Este trabajo fue financiado por el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (FPTA 305), la Universidad de Buenos Aires (0265BA 2014-2017) y el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI; CRN3095; Bridging Ecosystem Services and Territorial Planning BEST-P: A southern South American initiative; el cual es a su vez financiado por US National Science Foundation-Grant GEO-1128040). Mucho agradecemos a Luciana Staiano, Facundo Della Nave, Paula Galansino y Lucas Suad por colaborar en la elaboración y manejo de la base de datos.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALTESOR A, OESTERHELD M, LEONI E, LEZAMA F, RODRÍGUEZ C.** (2005). Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179 (1), 83-91.
- BAEZAS, LEZAMA F, PIÑEIRO G, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13(1): 72-85.
- BAEZA S, PARUELO JM, AYALA W.** 2011a. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros de Sierras y Lomadas del Este. *Agrociencia Uruguay*, 15(2): 48-59.
- BAEZAS, GALLEGOS, LEZAMA F, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2011b. Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA-INIA 26. pp 33-54.
- DURANTE M, PIÑEIRO G, IRISARRI JGN, OESTERHELD M.** 2017. Primary Production of Lowland Natural Grasslands and Upland Sown Pastures Across a Narrow Climatic Gradient. *Ecosystems*, 20:543-552.
- GAMON JA, PEÑUELAS J, FIELD CB.** 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 41:35-44.
- GARBULSKY MF, PEÑUELAS J, OURCIVAL JM, FILELLA I.** 2008. Estimación de la eficiencia del uso de la radiación en bosques mediterráneos a partir de datos MODIS. Uso del Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI). *Ecosistemas* 17:89-97.
- GOLLUSCIO RA, DEREGIBUSVA, PARUELO JM.** 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8:265-284.
- GOLLUSCIO R.** 2009. Receptividad ganadera: marco teórico y aplicaciones prácticas. *Ecología Austral*, 19: 215-232.
- GRIGERA G, OESTERHELD M, PACÍNF.** 2004. Monitoring forage production with MODIS data for farmers' decision making. MODIS Vegetation Workshop II
- GRIGERA G, OESTERHELD M, PACÍNF.** 2007. Monitoring forage production with MODIS data for farmers' decision making. *Agricultural Systems*, 94:637-648.
- GUIDO A, VARELA RD, BALDASSINI P, PARUELO JM.** 2014. Spatial and Temporal Variability in Aboveground Net Primary Production of Uruguayan Grasslands. *Rangeland Ecology and Management*, 67(1): 30-38.
- MCNAUGHTON SJ, OESTERHELD M, FRANK DA, WILLIAMS KJ.** 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341: 142-144.
- MONTEITH J.** 1972. Solar Radiation and Productivity in Tropical Ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9:747-766.
- OESTERHELD M, PARUELO JM, OYARZABAL M.** 2011. Estimación de la productividad primaria neta aérea a partir de diferencias de biomasa y de integración de la radiación absorbida. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA-INIA 26. pp 113-119.
- OESTERHELD M, SALA OE, MCNAUGHTON SJ.** 1992. Effect of Animal Husbandry on Herbivore-Carrying Capacity at a Regional Scale. *Nature*, 356: 234-236.

- OYARZABAL M, OESTERHELD M, GRIGERA G.** 2011. ¿Cómo estimar la eficiencia en el uso de la radiación mediante sensores remotos y cosechas de biomasa? En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA-INIA 26. pp 121-133.
- PARUELO JM, OYARZABAL M, OESTERHELD M.** 2011. El Seguimiento de los recursos forrajeros mediante sensores remotos: bases y aplicaciones. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA-INIA 26. pp 135-145.
- PARUELO JM, TEXEIRA M, STAIANO L, MASTRÁNGELO M, AMDAN L, GALLEGÓ F.** 2016. An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators*, 71: 145-154.
- PIÑEIRO G, OESTERHELD M, PARUELO JM.** 2006. Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*, 9:357-373.
- RICHMOND A, KAUFMANN R, MYNENI R.** 2007. Valuing ecosystem services: A shadow price for net primary production. *Ecological Economics*, 64(2): 454-462.
- RUNNING SW, NEMANI RR, HEINSCH FA, ZHAO M, REEVES M, HASHIMOTO DH.** 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience*, 54:547-560.
- TEXEIRA M, OYARZABAL M, PIÑEIRO G, BAEZA S, PARUELO JM.** 2015. Land cover and precipitation controls over long-term trends in carbon gains in the grassland biome of South America. *Ecosphere*, 6(10): 196.

José M Paruelo^{1,2,3,4*}; Mariano Oyarzabal^{2,3}; Gabriela Cordon²; María Gabriela Lagorio^{5,6}; Marcelo Pereira⁷

¹ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

² IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

³ Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

⁴ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

⁵ Departamento de Química Inorgánica, Analítica y Química Física. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

⁶ Instituto de Química Física de los Materiales, Medio Ambiente y Energía (INQUIMAE), CONICET, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

⁷ Instituto Plan Agropecuario, Uruguay.

Capítulo 8

Estimación de la eficiencia de uso de la radiación en recursos forrajeros perennes del Uruguay

RESUMEN

La Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR) es un determinante clave de la productividad de los sistemas pastoriles. Su estimación presenta una serie de dificultades logísticas que impiden disponer de estimaciones confiables de su variabilidad espacial y temporal en pastizales naturales. En este capítulo presentamos distintas aproximaciones metodológicas para entender la relación entre diversos parámetros de fluorescencia (fluorescencia activa y pasiva), índices espectrales y la EUR, para así mejorar el conocimiento de la variación espacial, temporal y entre

tipo de recursos forrajeros de la EUR. Por un lado, se evaluó a nivel de planta individual y de canopeo artificial la relación entre la fluorescencia inducida por el sol (SIF por sus siglas en inglés) y el índice de reflectancia fotoquímica (PRI por sus siglas en inglés). Por otro lado, se evaluó el uso del PRI derivado de los datos provistos por el sensor MODIS para describir la variabilidad temporal de la EUR medida a campo mediante cortes de biomasa. Finalmente se comparó la variación estacional del PRI para áreas correspondientes a pastizal, denso y ralo, y pasturas implantadas usando radiómetros de mano en condiciones de campo.

* jparuelo@inia.org.uy

INTRODUCCIÓN

Para mejorar la estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de los recursos forrajeros en Uruguay mediante sensores remotos y el modelo propuesto por Monteith (1977), es necesario conocer mejor la variabilidad espacial, temporal y entre tipos de coberturas de la Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR). Medir o estimar la EUR no es sencillo, y las pocas estimaciones disponibles no siempre pueden ser extrapolables a todas las estaciones de crecimiento y áreas de interés. Por un lado la medición a campo de la EUR (ver Oyarzabal *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2011) presenta una serie de problemas fundamentales que limitan su aplicación: la disponibilidad de series largas de datos, la correspondencia entre la escala espacial a la cual se realizaron los cortes de biomasa y la estimación de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) por la vegetación y finalmente los errores asociados al cálculo de la PPNA a partir de variaciones en la biomasa (Oesterheld *et al.*, 2011; Oyarzabal *et al.*, 2011).

Recientemente se han desarrollado metodologías que permiten estimar cuantitativamente la EUR a partir de mediciones no destructivas y no invasivas como la fluorescencia de clorofila y la espectroscopia de reflectancia, a través del uso de diversos índices espectrales como el PRI (Photochemical Reflectance Index) (Cordon *et al.*, 2016). Sin embargo, tanto los parámetros derivados de la fluorescencia de clorofila como los índices espectrales deben ser calibrados con mediciones de EUR. A su vez la medición de fluorescencia a campo es difícil desde el punto de vista logístico. El uso de estas nuevas metodologías tiene pocos antecedentes y su desempeño debe ser cuidadosamente evaluado antes de generalizar su uso. En este capítulo presentamos distintas aproximaciones metodológicas para entender la relación entre diversos parámetros de fluorescencia (fluorescencia activa y pasiva), PRI y la EUR, para así mejorar el conocimiento de la variación espacial, temporal y entre tipo de recursos forrajeros de la EUR.

La Eficiencia de Uso de la Radiación por parte de la vegetación

La estimación de la PPNA de recursos forrajeros perennes depende fundamentalmente de la cantidad de radiación efectivamente absorbida por los tejidos fotosintéticos (Di Bella *et al.*, 2004). Como señalábamos, esta cantidad puede estimarse a partir de la radiación incidente y de la proporción absorbida calculada en base a índices de vegetación derivados de sensores remotos (por ejemplo, el Índice de Vegetación Normalizado, NDVI por sus siglas en inglés). La eficiencia con la cual la energía absorbida es convertida en biomasa (gramos de biomasa por MJ de energía absorbida) explica una porción sustancialmente menor de la variabilidad espacial y temporal de la PPNA. Más aún, la EUR y la absorción de RFA suelen estar correlacionadas para un mismo tipo de cobertura. Sin embargo, en ocasiones la eficiencia de uso de la radiación (EUR) determina diferencias en las tasas de acumulación de biomasa que pueden ser importantes desde el punto de vista aplicado, por ejemplo, para el cálculo mensual de raciones en sistemas ganaderos.

Aquellos factores que afecten la fijación de C por parte del aparato fotosintético, pero no la generación de poder reductor y energía a partir de la transferencia de fotones modificarán la EUR. Luego de producida la absorción de fotones por parte de los fotosistemas de los tejidos verdes, la cantidad de CO₂ que se puede reducir depende de la difusión de CO₂ al cloroplasto y de la actividad de la enzima RUBISCO, responsable de la reducción del dióxido de carbono. La difusión del CO₂ a los cloroplastos depende de la resistencia al flujo o de su inversa, la conductancia foliar. El grado de apertura de los estomas es el control más importante de la resistencia foliar a la difusión del CO₂. Por su parte el estado hídrico (el potencial agua) de la hoja determinará el grado de apertura. De esto sigue que la disponibilidad de agua, a través de su efecto sobre el estado hídrico de la vegetación, afectará la EUR al operar sobre la difusión del CO₂.

Dos factores determinarán la actividad enzimática del proceso fotosintético: la concentración de RUBISCO y la temperatura. La cantidad de enzima estará fundamentalmente limitada por la disponibilidad de N y/o la eficiencia de uso de este nutriente por parte de las plantas. La temperatura afectará, a través de su Q_{10} específico, la velocidad de las reacciones.

Las distintas comunidades de pastizal en Uruguay (Lezama *et al.*, 2019) difieren en cuanto a su composición de especies y magnitud de estrés hídrico que experimentan. Estas diferencias derivan, en gran medida de la profundidad del suelo del sitio. ¿En qué medida la EUR de los pastizales ralos difiere de los densos? La respuesta a esta pregunta permitirá ajustar las estimaciones de PPNA de los recursos forrajeros perennes de la Cuesta Basáltica. Un análisis preliminar en la región muestra que los valores de EUR de pastizales tienen un rango de variación similar a los de pasturas, y que los valores más bajos se asocian a períodos de mayor estrés hídrico (Oyarzabal *et al.*, 2011).

La fluorescencia de clorofila como estimador de la eficiencia de uso de la radiación

La eficiencia de uso de la radiación (EUR) se encuentra fuertemente relacionada con los procesos de fotoprotección. La energía lumínica absorbida por las plantas que no es utilizada en el proceso fotosintético (por baja disponibilidad de moléculas de CO_2 o baja actividad enzimática) necesariamente tiene que ser disipada para evitar daños en el aparato fotosintético (Coops *et al.*, 2010). Este exceso de energía puede perderse como calor (decaimiento no radiativo) o puede ser emitido como fluorescencia (decaimiento radiativo) (Maxwell y Johnson, 2000; Cordon y Lagorio, 2006).

Existen actualmente diversas técnicas que permiten captar la emisión de fluorescencia de la clorofila. A nivel de hoja es posible utilizar fluorómetros portátiles modulados, esta es una metodología activa (el equipo posee una luz propia que le permite excitar las moléculas de clorofila de las hojas) con la cual

es posible obtener diversos parámetros fotosintéticos a partir de la señal de fluorescencia de clorofila variable en el tiempo. A nivel de cobertura es posible extraer la señal de fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF, por sus siglas en inglés) de los espectros de radiancia de la cobertura vegetal evaluada. Estudios muy recientes muestran que si bien la señal de SIF contribuye sólo en una pequeña proporción a la reflectancia total de la vegetación (menor al 3% de la radiación reflejada por la cobertura), puede aún ser detectada para así relacionarla con la asimilación del CO_2 (Moya *et al.*, 2004; Damm *et al.*, 2010; Coops *et al.*, 2010).

Índices espectrales asociados a la fluorescencia y la EUR

El índice de reflectancia fotoquímica (PRI, por sus siglas en inglés) permite monitorear el exceso de energía que se disipa como calor. El PRI fue desarrollado inicialmente para estimar cambios rápidos (en una escala temporal diaria) en los niveles relativos de los pigmentos del ciclo de las xantofilas a partir de los cambios observados en la señal espectral alrededor de 531 nm (Gamon *et al.*, 1992; Gamon *et al.*, 1997). Las xantofilas modulan el flujo de energía hacia y desde la maquinaria fotosintética. La violaxantina absorbe luz azul y la transfiere hacia los centros de reacción del fotosistema II para iniciar la fotosíntesis, mientras que anteraxantina y zeaxantina remueven el exceso de energía cuando la luz que llega a una planta excede la cantidad que puede ser utilizada en el proceso fotosintético o existe algún factor de tensión que disminuye la tasa de fijación de carbono (Grace *et al.*, 2007). Este proceso conduce a un aumento en la disipación de la energía como calor, es un mecanismo de protección contra la fotodegradación (Demmig-Adams y Adams 2006) y como muestra los cambios en la distribución de energía dentro del aparato fotosintético, provee una medida útil de la EUR fotosintética (Gamon *et al.*, 1992).

Cuando las mediciones se realizan en escalas espaciales o temporales mayores, o abarcan diferentes especies vegetales, el PRI se encuentra fuertemente

influenciado por la relación clorofila/carotenoides (Sims y Gamon, 2002; Stylinski *et al.*, 2002; Filella *et al.*, 2004). De esta manera la variación de PRI podría así ser una función combinada de cambios a corto plazo (diurnos) en los niveles del pigmento del ciclo de la xantofila y de cambios relativos de largo plazo (estacionales) del contenido de carotenoides y de clorofilas a lo largo de varias semanas (Garbulsky *et al.*, 2008; Gamon *et al.*, 2015). Ambas respuestas están fuertemente relacionadas con la actividad fotosintética, pero a diferentes ritmos y mediante el uso de diferentes mecanismos que involucran a los carotenoides (Gamon *et al.*, 2015).

Para calcular los valores de PRI de acuerdo con Gamon *et al.* (1992) se utilizan dos valores de reflectancia fijados a alrededor de 531 nm y 570 nm (ver ecuación 2). El radiómetro hiperespectral ASD Field Spec Pro FR permite obtener los valores de PRI utilizando esas bandas específicas de reflectancia con una anchura a media altura (FWHM) de 5 nm. El Sensor SRS Decagon utiliza bandas centradas en 532 nm y 570 nm, en este caso las bandas tienen un ancho de 10 nm. También es posible calcular valores de PRI con las bandas 11, 12 y 13 del sensor MODIS, esas bandas abarcan desde los 526-536 nm, 546-556 nm y 662-672 nm respectivamente.

Objetivos

El objetivo general del trabajo presentado en este capítulo es describir las diferencias temporales en EUR entre tipos de coberturas (comunidades de pastizal, intersiembras de leguminosas y

pasturas implantadas) usando distintas aproximaciones metodológicas. Estas descripciones apuntan a incorporar la variabilidad espacial, estacional e interanual en el algoritmo de estimación de la PPNA. Para ello se realizaron una serie de experimentos y análisis a distintas escalas y niveles con el objetivo de satisfacer los siguientes objetivos parciales:

1. Evaluar la relación entre la fluorescencia inducida por sol (SIF) en la banda situada a 760 nm (SIF₇₆₀) y el PRI para canopeos artificiales que simulen distintas coberturas herbáceas. Para ello se trabajó con mezclas de gramíneas C₃, C₄ y dicotiledóneas con distinta proporción de material no fotosintetizante (o seco).
2. Estimar la diferencia en la EUR promedio entre pastizales densos y ralos a partir de datos de la PPNA medidos a campo mediante cortes de biomasa y de estimaciones de radiación absorbida a partir de Índices espectrales.
3. Estimar la dinámica estacional de la EUR de los dos tipos de pastizal natural y de intersiembras a partir de datos de campo e índices espectrales.
4. Analizar los controles climáticos de la EUR estimada a partir del PRI.

MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos

Se diseñaron tres experimentos orientados a satisfacer los objetivos planteados en ellos (Tabla 1). Se estimó la EUR y el PRI usando distintas aproximaciones y a diferentes escalas.

Tabla 1. Esquema general de los experimentos realizados.

	Estimadores		Escala
	PRI	EUR	
Exp. 1	ASD	Fluorescencia (SIF ₇₆₀ /a)	Laboratorio/canopeo artificial
Exp. 2	MODIS banda 11 y 13	PPNA a campo y RFFA de MODIS	A campo, cortes de biomasa
Exp. 3	Decagon		A campo, mediciones de PRI

PRI: índice de reflectancia fotoquímica, EUR: eficiencia de uso de la radiación, SIF₇₆₀/a: rendimiento de fluorescencia aparente, PPNA: productividad primaria neta aérea, RFFA: radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación, ASD: espectrorradiómetro ASD, MODIS: bandas del sensor MODIS.

Experimento 1

En laboratorio se realizaron mediciones a nivel de hoja y de canopy en coberturas construidas con macetas de *Avena sativa* (C_3) y *Setaria italica* (C_4). Semillas de ambas especies se sembraron en macetas de 30 cm de diámetro, las cuales fueron mantenidas bajo condiciones de campo, expuestas al sol y regadas diariamente. Se agregaron nutrientes para evitar potenciales deficiencias. Se realizaron mediciones de radiancia (L) y reflectancia (R) de la cobertura vegetal con un espectro-radiómetro portátil ASD Field Spec Pro FR. El rango de longitudes de onda registrado fue de 350 nm a 2500 nm. Para cubrir la heterogeneidad del pequeño canopy la fibra óptica del radiómetro se movió sobre la cobertura armada con las macetas (5x5 macetas), cada día de medición se registraron 10 espectros de reflectancia y 10 de radiancia. La luz solar incidente (E) fue medida utilizando un blanco de calibración (Spectralon, Labsphere Inc.) de 51 x 51 cm de lado.

La fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF) fue medida en las líneas oscuras también conocidas como líneas de Fraunhofer donde la irradiancia se ve muy reducida por la absorción de energía por parte de los diferentes gases que conforman la atmósfera (Moya *et al.*, 2004). Las bandas de absorción del oxígeno molecular dentro de la atmósfera terrestre se encuentran dentro de la región donde se ubican los máximos de emisión de fluorescencia de la clorofila, exactamente a 688 nm (O_2 -B) y a 760 nm (O_2 -A).

La SIF del canopy se obtuvo a partir del método conocido como *Fraunhofer Line Discrimination*. La magnitud de la fluorescencia para la banda centrada en 760 nm (O_2 -A) se dedujo a partir de la irradiancia solar incidente (E) y la radiancia de la cobertura (L) en el fondo (in) y en el hombro (out) de la banda considerada. La señal de SIF se obtuvo a partir de la ecuación 1.

$$SIF = [E(\lambda_{out}) * L(\lambda_{in}) - L(\lambda_{out}) * E(\lambda_{in})] / [E(\lambda_{out}) - E(\lambda_{in})] \quad (1)$$

SIF tiene las mismas unidades físicas que la radiancia, $W m^{-2} nm^{-1} sr^{-1}$. Se utilizó el valor de 760 nm como valor dentro de la banda (in) mientras que afuera de la banda (out) se utilizó el valor promedio entre 750-755 nm. Los valores de SIF a 760 fueron normalizados por la irradiancia que llegaba al canopy en el momento de la medición en el borde de la línea evaluada (a). De esta manera SIF_{760}/a se convierte en el rendimiento de fluorescencia aparente, un número adimensional que es independiente del nivel de luz que llega a la superficie, mientras que la SIF depende linealmente de la intensidad de luz fotosintéticamente activa como fue demostrado por Liu y Cheng (2010).

Los valores de PRI de las coberturas se calcularon a partir de los espectros de reflectancia de acuerdo con la ecuación 2.

$$PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570}) \quad (2)$$

donde R_{531} es el valor de la reflectancia a 531 nm y R_{570} la reflectancia a 570 nm. A partir de los registros del ASD también se calculó el PRI usando las bandas del sensor TERRA-MODIS (banda 11: 526-536 nm, banda 12: 546-556 nm y banda 13: 662-672) y del sensor DECAGON (532 nm y 570 nm, FWHM = 10 nm en ambas bandas). Los valores del NDVI se calcularon de acuerdo con la ecuación 3

$$NDVI = (R_{774} - R_{677}) / (R_{774} + R_{677}) \quad (3)$$

También se calcularon los valores del NDVI simulando las bandas del sensor Decagon (630 nm y 800 nm, FWHM = 10 nm y 10 nm, respectivamente).

Se llevó a cabo una experiencia adicional sobre *Cichorium intybus* y *Setaria italica* a nivel de canopy para evaluar los resultados obtenidos con *Avena sativa* y *S. italica*. Se armaron coberturas vegetales con plantas de *C. intybus* y de *S. italica* también cultivadas en macetas. Durante las mediciones se reemplazaron paulatinamente y en forma aleatoria macetas de la cobertura por otras conteniendo paja de trigo seca dispuesta verticalmente sobre el sustrato (el mismo

sustrato que las plantas verdes). En el primer arreglo se reemplazó sólo una maceta con material seco (no fotosintetizante), subsecuentemente se reemplazaron 2, 4, 6, 8 y finalmente 10 macetas con material seco (sólo permanecieron 2 macetas con plantas). Para cada arreglo se hicieron 3 disposiciones distintas al azar del material seco. Se determinaron los espectros de reflectancia, radiancia e irradiancia de cada uno de los arreglos. A partir de estos espectros se calcularon los valores de PRI y la SIF_{760}/a .

Adicionalmente se realizaron mediciones de los parámetros fotoquímicos de las hojas derivados de la cinética de Kautsky, para ello se empleó un fluorómetro modulado Hansatech FMS1. Se realizaron al menos 10 mediciones sobre la cara adaxial de diferentes hojas para tener en cuenta la variabilidad natural de las plantas. Todas las mediciones se realizaron *in vivo*, en hojas adaptadas a la oscuridad durante 15 minutos.

El valor de fluorescencia inicial (F_0) fue obtenido iluminando las hojas con una intensidad de luz muy baja, luego se aplicó un pulso de luz hiper-saturante lo que permitió obtener el valor máximo de fluorescencia (F_m). Luego las hojas fueron expuestas a luz actínica hasta alcanzar un valor de fluorescencia estacionario (F_s). Finalmente, se aplicó un nuevo pulso de luz saturante lo que permitió obtener el valor máximo de fluorescencia de las hojas adaptadas a la luz ambiente (F_m'). Con estos datos se obtuvieron tres parámetros fotosintéticos claves: el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (PSII), la eficiencia cuántica del PSII (o rendimiento cuántico efectivo de los centros de reacción abiertos del PSII) y el parámetro de Stern-Volmer, un coeficiente de *quenching* no-fotoquímico (NPQ), relacionado con la disipación térmica (Lagorio, 2011).

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (4)$$

$$\phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m' \quad (5)$$

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m' \quad (6)$$

Experimento 2

Entre enero de 2007 y junio de 2009 se realizaron cosechas de biomasa en 4 potreros de campo natural ubicados en 3 sitios de la Cuesta Basáltica (Figura 1). Los sitios difieren tanto en términos de las comunidades dominantes como en las características edáficas (Figura 1). Dos potreros están dominados por pastizales ralos que se presentan mayoritariamente sobre suelos superficiales y medios de textura franca. Los otros dos potreros están dominados por pastizales densos sobre suelos medios y profundos de textura limo arcillosa o arenoso arcillosa. Las estimaciones de productividad primaria neta aérea (PPNA) y de radiación fotosintéticamente activa absorbida por los tejidos verdes (RFAA) se obtuvieron siguiendo el protocolo presentado por Oyarzabal *et al.* (2011) y por Baeza *et al.* (2011). La estimación de Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR) se realizó para cada período entre cortes y corresponde al cociente PPNA/RFAA.

Para cada una de los sitios se adquirieron las imágenes MODIS – Terra L1b – MOD021km V005 correspondientes a las bandas 11 (526-536 nm), 12 (546-556 nm) y 13 (662-672 nm). Con estos datos se estimaron dos índices asociados al PRI originalmente propuesto por Gamon *et al.* (1992). En ambos casos la banda de referencia es la 11. En un caso se sustrae la 12 (Garbulsy *et al.*, 2008) y en la otra la 13 (Drolet *et al.*, 2005). Las imágenes diarias tienen una resolución de 1 km y están disponibles para todo el planeta. Sin embargo, no se encuentran integradas a un producto específico, como en el caso de variables como el NDVI o el EVI, ni han sido co-registradas. Esto determina que el valor a obtener representa un área sensiblemente mayor a la de resolución del sensor, aproximadamente unas 2500 ha, y que la información provista no pueda representar un potrero específico sino la situación de un área más amplia. En este análisis se usó el valor de PRI calculado a partir de las bandas 11 y 12 ya que la banda 13 presentó con mucha frecuencia valores faltantes y anómalos.

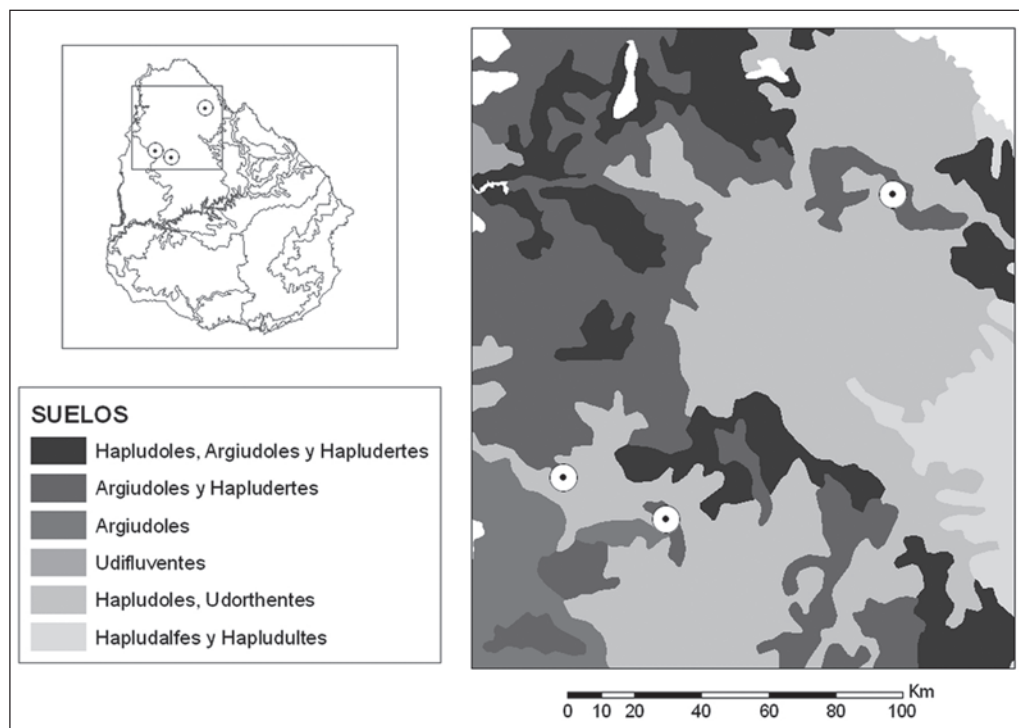


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de muestreo en la región Cuesta Basáltica donde se hicieron estimaciones de EUR a partir de cosechas secuenciales de biomasa y datos provistos por sensores remotos (Oyarzabal *et al.*, 2011).

Experimento 3

Se seleccionaron potreros ocupados por las dos comunidades de pastizal de la Cuesta Basáltica (3 potreros correspondientes a pastizales densos (comunidad meso-hidrofítica) y 3 potreros a pastizales ralos (comunidad meso-xerofítica, Lezama *et al.*, 2019, y Capítulo 1) y por pasturas implantadas (3 potreros). Todos los potreros se ubicaron en la Colonia Juan Gutiérrez en el Departamento de Paysandú. En cada uno de los sitios se realizaron periódicamente mediciones de radiación incidente y reflejada por el dosel en cuatro longitudes de onda (532 nm, 570 nm, 630 nm y 800 nm) mediante 4 sensores Decagon dispuestos de manera de registrar la radiación en un área de aproximadamente 1,5 m² (Figura 2). En cada oportunidad se realizaron 10 mediciones que fueron consideradas submuestras del potrero respectivo. Las mediciones se realizaron periódicamente entre julio y noviembre de 2015. A partir de los valores de reflectancia se calculó el NDVI y el PRI.

RESULTADOS

Experimento 1

Los valores de PRI de los canopeos fueron negativos en ambas especies y disminuyeron con el transcurso de la senescencia. El rendimiento de fluorescencia aparente a 760 nm (SIF_{760}/a) muestra la misma tendencia que el PRI en las dos especies estudiadas (*A. sativa* y *S. italica*), es decir, un descenso en la señal de fluorescencia con el transcurso del tiempo. Se halló una correlación positiva ($r^2=0,78$, $p<0,001$) entre los valores de PRI y SIF_{760}/a cuando los datos de ambas especies fueron considerados juntos (Figura 3).

Para el caso de los canopeos de *S.italica* y de *Cichorium intybus* los valores de PRI y de SIF_{760}/a de los canopeos también descendieron a medida que la proporción de material seco aumentó (Figura 4).

Se encontró una correlación positiva entre los valores de PRI del canopeo y el



Figura 2. Soporte en forma de «L», con los cuatro sensores Decagon en un extremo, que permitieron medir la radiación en cuatro longitudes de onda en un área de aproximadamente 1,5 m².

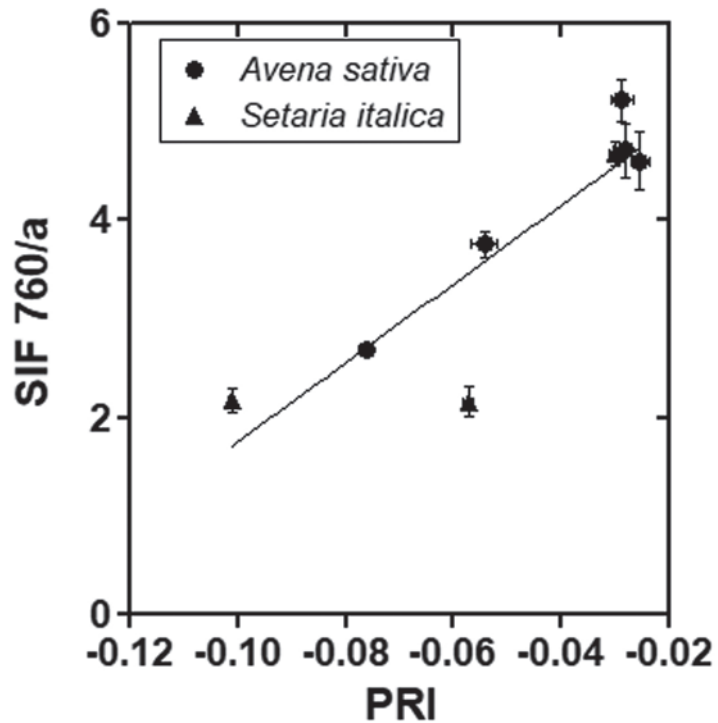


Figura 3. Relación entre PRI y SIF₇₆₀/a, ambos a nivel de canopy de *Avena sativa* (n=5) y *Setaria italica* (n=3). Ecuación de la recta: SIF₇₆₀/a = 5,75 + 39,92 * PRI, R² = 0,78, p < 0,001. Las barras corresponden al error estándar (n = 10).

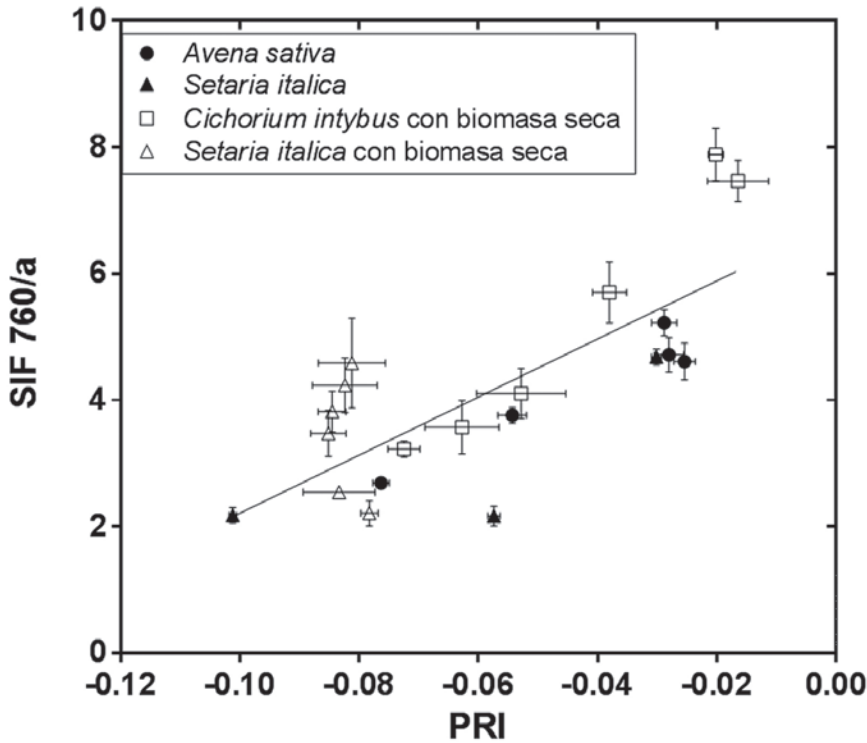


Figura 4. Relación entre PRI y SIF_{760}/a , ambos a nivel de canopeo, para *Avena sativa* (n= 5) y *Setaria italica* (n=3) en distintos momentos de senescencia y *Cichorium intybus* (n=6) y *Setaria italica* (n=6) con agregados de distintas cantidades de biomasa seca. Ecuación de la recta, $SIF_{760}/a = 6,8 + 45,9 * PRI$, $R^2 = 0,59$, $p < 0,001$. Las barras corresponden al error estándar (n = 10 y 3, respectivamente).

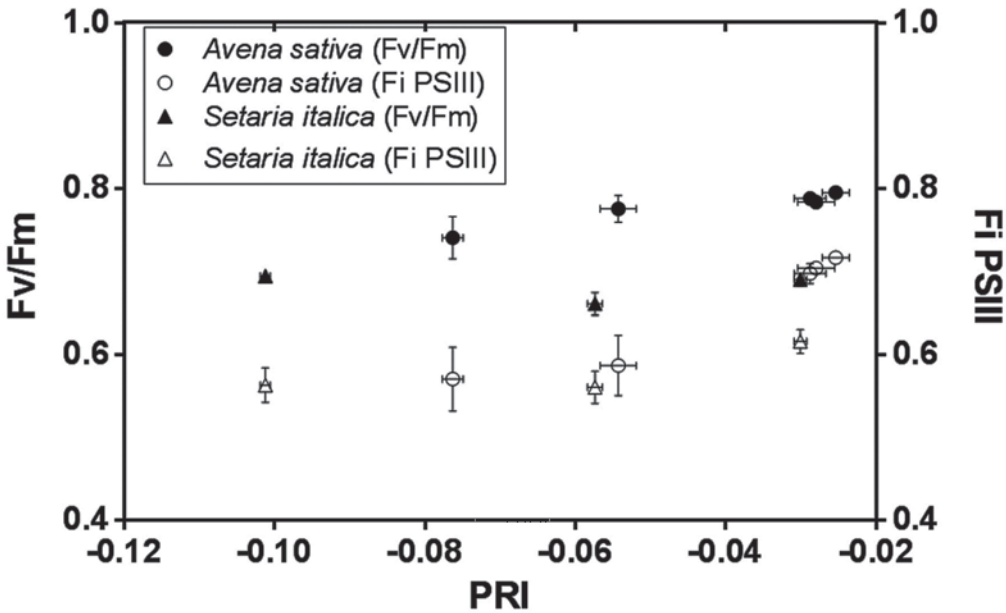


Figura 5. Relación entre los parámetros fotosintéticos (F_v/F_m y F_{iPSII}) y los valores de PRI obtenidos a nivel de canopeo. Ecuación de la recta para el rendimiento cuántico efectivo del PSII: $F_{iPSII} = 0,73 + 1,98 * PRI$, $R^2 = 0,65$, $p < 0,05$. Las barras de error representan el error estándar (n = 10).

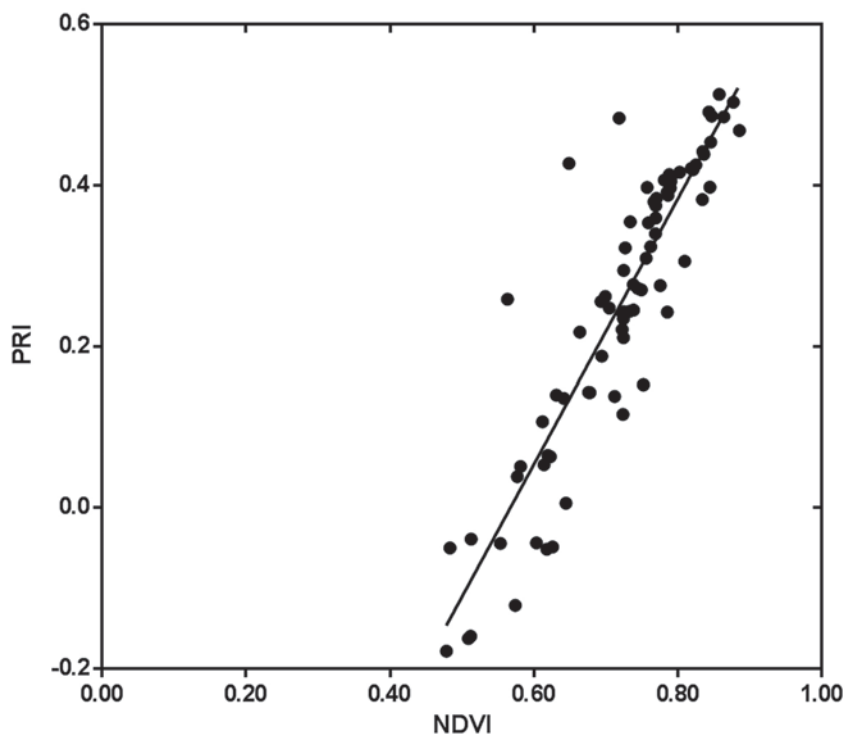


Figura 6. Relación entre el PRI y el NDVI derivados de la medición de canopeos artificiales en condiciones controladas. $PRI = 1,65 NDVI - 0,93$; $n=79$; $R^2=0,82$; $P<0,001$.

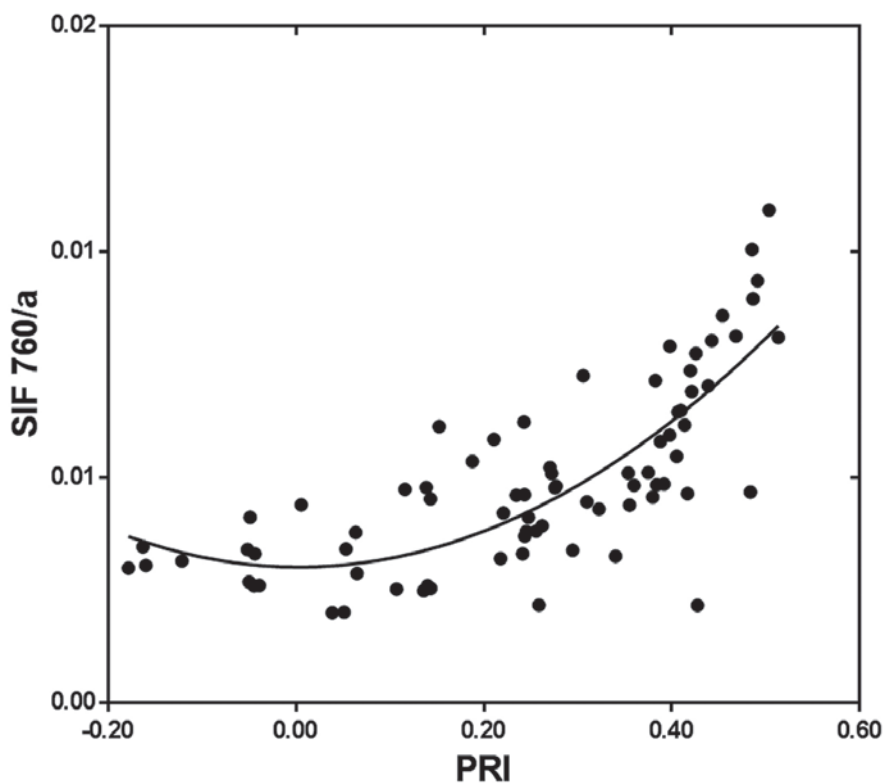


Figura 7. Relación entre PRI estimado a partir de simular las bandas 11 y 12 del sensor MODIS con los datos registrados con el espectrorradiómetro manual y la fluorescencia estimada mediante el SIF_{760}/a . $SIF_{760}/a = 0,0030 - 0,00014 PRI + 0,0205 PRI^2$; $R^2=0,61$; $n=78$.

rendimiento cuántico efectivo del PSII (F_{PSII}) medido a nivel de hoja cuando se combinaron los valores de *A. sativa* y *S. italica* (Figura 5). No se halló relación en el caso del rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m).

Los valores de PRI presentaron una correlación muy estrecha con el NDVI (Figura 6). Esto sugiere que, al menos en condiciones de laboratorio, buena parte de los cambios en EUR se corresponden con cambios en la interceptación de radiación asociada a procesos tales como senescencia o estrés.

Por su parte el PRI estimado a partir de la simulación de las bandas 11 y 12 del sensor TERRA-MODIS mostró una relación estrecha con SIF_{760}/a (Figura 7) indicando que los datos provistos por las imágenes podrían ser una alternativa para estimar variaciones espaciales y estacionales de la EUR. Los resultados basados en la banda 13 fueron similares pero el ajuste fue menor.

Experimento 2

Las dos comunidades presentaron valores promedio de EUR derivados de mediciones de PPNA a campo que no

fueron significativamente distintos ($p < 0,01$) (Figura 8). La asociación entre los valores puntuales de EUR y del PRI derivado de MODIS 11-12 no fue significativa. Sin embargo, las variaciones estacionales del PRI MODIS reflejaron un patrón esperable en base al conocimiento de los factores que operarían sobre el EUR en distintos momentos del año. La dinámica estacional fue menos clara en el caso de los datos de EUR derivados de mediciones a campo (Figura 9). En el caso de los datos MODIS el NDVI y el PRI también estuvieron correlacionados pero esta relación fue negativa y de menor magnitud que en el caso del experimento de laboratorio ($r^2 = 0,24$). El signo negativo de la correlación muestra que a campo los controles abióticos relacionados con disponibilidad de agua y temperatura operarían de manera diferente sobre la EUR y la fracción de la radiación absorbida.

Experimento 3

El PRI medido a campo a nivel de parcela (sensor Decagon, promedio de 10 parcelas aproximadamente 1,5 m²) muestra diferencias significativas ($p < 0,05$) entre comunidades de pastizal

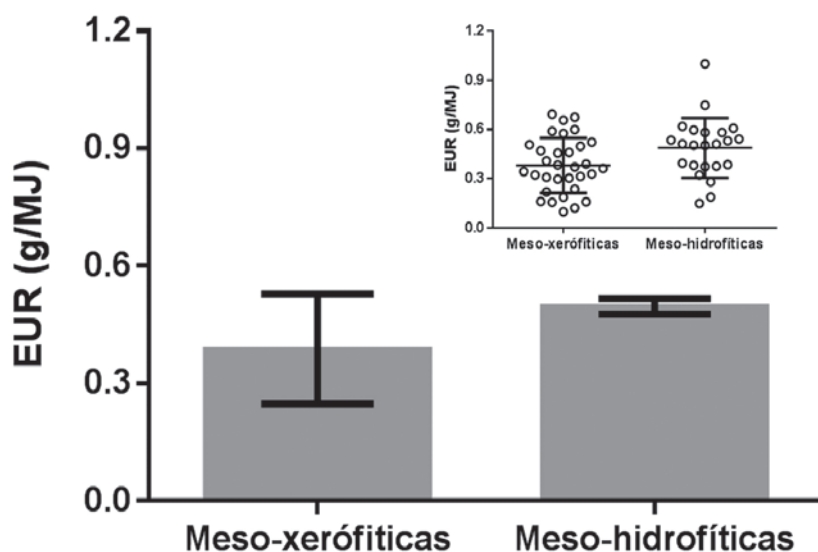


Figura 8. Eficiencia de uso de la radiación (EUR) estimada con cosechas secuenciales de biomasa y sensores remotos en dos tipos de comunidades de la región Cuesta Basáltica de Uruguay: meso-xerófitica (o pastizal ralo) y meso-hidrofítica (o pastizal denso). En el gráfico pequeño, cada punto corresponde a una fecha y las barras al promedio y error estándar. En el gráfico principal, las columnas indican el promedio y las barras el error estándar entre potrereros ($P = 0,39$).

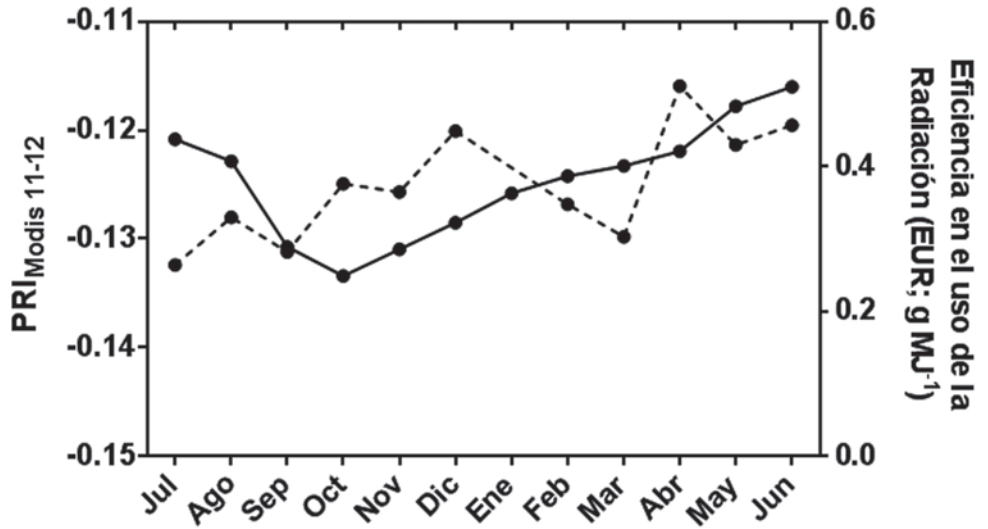


Figura 9. Dinámica estacional promedio de la Eficiencia de uso de la radiación derivada de mediciones a campo (línea punteada) y del índice PRI estimado a partir de las bandas 11 y 12 del sensor MODIS (línea llena).

(denso o meso-hidrofitica y ralo o meso-xerofítica) y pasturas implantadas (PR; Figura 10). Estas diferencias son similares a las observadas en los datos de EUR derivadas de cortes. La dinámica estacional (al menos para la porción del año estudiada) muestra un patrón similar al del PRI 11-12.

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que tanto el rendimiento cuántico del PSII (F_{PSII}) como el rendimiento de fluorescencia aparente (SIF_{760}/a) podrían emplearse para estimar la EUR de la cobertura, incluso cuando existe material vegetal en diferentes

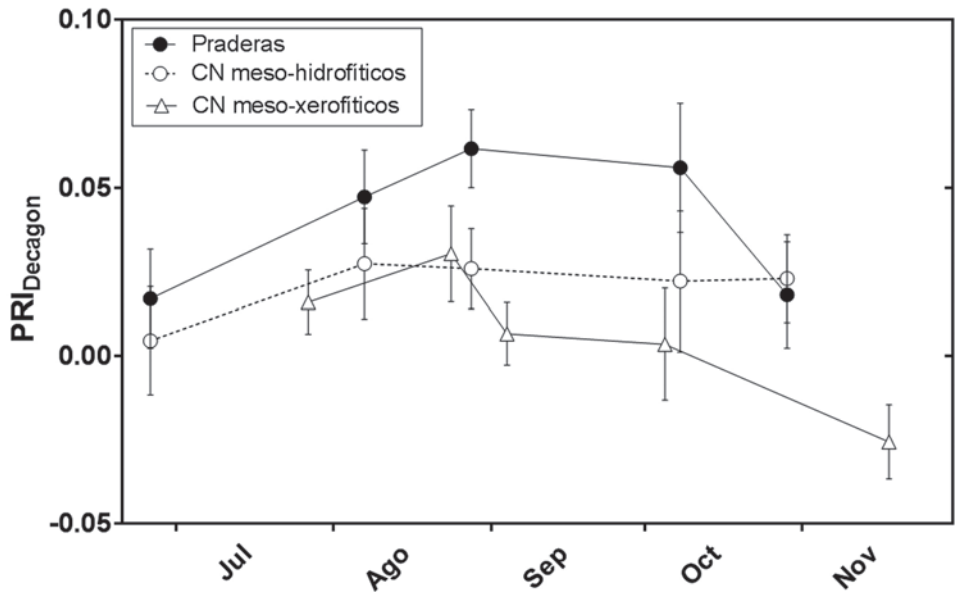


Figura 10. Dinámica estacional del índice PRI medido a campo a nivel de parcela en dos comunidades de pastizal (denso o meso-hidrofitica y ralo o meso-xerofítica) y una pradera implantada. Cada punto corresponde al promedio por mes entre julio y noviembre de 2015 de 10 parcelas de aproximadamente 1,5 m² cada una.

estados de senescencia. Las relaciones entre los valores de PRI y los estimadores de fluorescencia (F_{PSII} y SIF_{760}/a) fueron positivas en ambos casos. Por lo que un incremento en los valores de PRI (valores menos negativos) como en los parámetros de fluorescencia indicarían mayores valores de EUR. Trabajos anteriores han reportado relaciones positivas entre PRI y EUR en herbáceas a nivel de hoja (Gamon *et al.*, 1997; Guo y Trotter, 2004) y a escala de canopeo (Strachan *et al.*, 2002; Cheng *et al.*, 2013). Basados en esos trabajos y en los resultados mostrados en la figura 5, es posible asumir que incrementos en los valores de PRI (valores menos negativos) y en el rendimiento cuántico efectivo del PSII (F_{PSII}) indican mayores valores en la eficiencia fotosintética en el uso de la radiación.

En cuanto al rendimiento de fluorescencia aparente a 760 nm (SIF_{760}/a), este parámetro debería relacionarse de manera inversa con la EUR sólo cuando la vía de desactivación no fotoquímica (calor) permanece constante (Liu y Cheng, 2010). En nuestro caso, los valores de NPQ aumentaron en el tiempo (datos no mostrados). En una revisión publicada recientemente los autores sostienen que la SIF y el rendimiento cuántico del PSII varían concomitantemente en respuesta a condiciones de estrés cuando las mediciones se realizan en condiciones de alta irradiación (Porcar-Castell *et al.*, 2014). Las condiciones establecidas por los autores coinciden con las condiciones de nuestras mediciones, las cuales fueron realizadas sobre plantas senescentes siempre bajo alta irradiación de luz (entre las 11 y las 14 h). Basados en estas observaciones y bajo nuestras condiciones de medición, obtuvimos una correlación positiva entre SIF_{760}/a y F_{PSII} y por lo tanto con la EUR.

Tal como lo sugerían evidencias anteriores, el NDVI y el PRI (y por lo tanto la EUR) presentan una correlación muy fuerte para una cobertura dada, al menos en condiciones abióticas similares (radiación, temperatura). Alguno de los factores que modifican una y otra variable operan (para pastizales templados) de manera similar. Por ejemplo, un estrés nutricional reduce ambas variables. Sin embargo, en condiciones de campo la

correlación fue inversa y más débil que en laboratorio. Esto sugiere que una parte de la variabilidad tiene controles independientes para el NDVI y el PRI. De hecho, variaciones en el nivel de radiación o en el estrés hídrico (y su interacción) puede determinar variaciones de distinto signo y magnitud en la EUR y en la fracción de la radiación absorbida.

¿Por qué no se relacionan los valores de EUR medido a campo y el PRI MODIS11-12 cuando en el laboratorio mostraban una asociación clara? Una serie de factores puede explicar esto. Por un lado, diferencias en la escala espacial de las mediciones. Las parcelas de corte a campo ocupan unos pocos m^2 mientras que el valor de PRI está integrando un área de cientos de hectáreas. Hay, a su vez, problemas asociados a la escala temporal. El PRI corresponde a un valor instantáneo mientras que los datos a campo integran períodos de meses. Por otro lado, las mediciones a campo de PPNA por cosechas de biomasa presentan errores muy importantes (Sala y Austin, 2000; Oesterheld *et al.*, 2011) y parte de la variabilidad en EUR provendría de la incertidumbre asociada a esas estimaciones.

Los datos provenientes de distintas fuentes (PRI con distintas fuentes, EUR a partir de cortes) muestran que los tres recursos evaluados difieren en su valor promedio. Las pasturas implantadas presentan valores mayores que los pastizales densos y éstos son superiores a los ralos. La magnitud de la diferencia es mayor entre pasturas y campo natural que entre comunidades, tal como lo sugerían estudios previos (Oyarzabal *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2011).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAEZA S, PARUELO JM, AYALA W.** 2011. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros de Sierras y Lomadas del Este. *Agrociencia Uruguay*, 15(2): 48 – 59.
- CHENG Y-B, MIDDLETON E, ZHANG Q, HUENNRICH K, CAMPBELL P, CROPL, COOK B, KUSTAS W, DAUGHTRY C.** 2013. Integrating solar induced

- fluorescence and the photochemical reflectance index for estimating gross primary production in a cornfield. *Remote Sensing*, 5(12): 6857– 6879.
- COOPS N, HILKER T, HALL F, NICHOL C, DROLET G.** 2010. Estimation of light-use efficiency of terrestrial ecosystems from space: A status report. *BioScience*, 60(10): 788–797.
- CORDON G, LAGORIO MG.** 2006. Re-absorption of chlorophyll fluorescence in leaves revisited. A comparison of correction models. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 5(8): 735–740.
- CORDON G, LAGORIO MG, PARUELO JM.** 2016. Chlorophyll fluorescence, photochemical reflective index and normalized difference vegetative index during plant senescence. *Journal of plant physiology*, 199: 100–110.
- DAMM A, ERLER A, GIOLI B, HAMDY K, HUTJES R, KOSVANCOVA M, MERONI M, MIGLIETTA F, MOERSCHA, MORENO J, SCHICKLING A, SONNENSCHNEIDER, UDELHOVEN T, VAN DER LINDEN S, VANDERTOLC, HOSTERT P, RASCHER U.** 2010. Remote sensing of sun-induced fluorescence to improve modeling of diurnal courses of gross primary production (GPP). *Global Change Biology*, 16(1): 171 – 186.
- DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W.** 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 172(1): 11– 21.
- DIBELLA CM, PARUELO JM, BECERRA JE, BACOUR C, BARET F.** 2004. Experimental and simulated evidences of the effect of senescent biomass on the estimation of fPAR from NDVI measurements on grass canopies. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 5415 – 5427.
- DROLET GG, HUENNRICH KF, HALL FG, MIDDLETON EM, BLACK TA, BARRAG, MARGOLISHA.** 2005. A MODIS-derived photochemical reflectance index to detect inter-annual variations in the photosynthetic light-use efficiency of a boreal deciduous forest. *Remote Sensing of Environment*, 98(2): 212 – 224.
- FILELLA I, PEÑUELAS J., LLORENS L., ESTIARTE M.** 2004. Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO₂ uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sensing of Environment*, 90(3): 308 – 318.
- GAMON J., PEÑUELAS J., FIELD C.** 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of environment*, 41(1): 35 – 44.
- GAMON J, SERRANO L, SURFUS J.** 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia*, 112(4): 492 – 501.
- GAMON J, KOVALCHUK O, WONG C, HARRISA, GARRITY S.** 2015. Monitoring seasonal and diurnal changes in photosynthetic pigments with automated PRI and NDVI sensors. *Biogeosciences*, 12(13): 4149 – 4159.
- GARBULSKY M, PEÑUELAS J, OURCIVAL J, FILELLA I.** 2008. Estimación de la eficiencia del uso de la radiación en bosques mediterráneos a partir de datos MODIS. Uso del Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI). *Ecosistemas*, 17(3): 89 – 97.
- GRACE J, NICHOL C, DISNEY M, LEWIS P, QUAIFFE T, BOWYER P.** 2007. Can we measure terrestrial photosynthesis from space directly, using spectral reflectance and fluorescence? *Global Change Biology*, 13(7): 1484 – 1497.
- GUO J, TROTTER C.** 2004. Estimating photosynthetic light-use efficiency using the photochemical reflectance index: variations among species. *Functional Plant Biology*, 31(3): 255 – 265.
- LAGORIO MG.** 2011. Chlorophyll fluorescence emission spectra in photosynthetic organisms. En: Le H, Salcedo E. [Eds.]. *Chlorophyll: Structure, Production and Medicinal Uses*. Hauppauge NY: Nova Publisher. pp. 115 – 150.
- LEZAMA F, PEREIRA, M, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2019. Grasslands of Uruguay: a floristic based description of their heterogeneity. *Phytocoenologia*, DOI: 10.1127/phyto/2019/0215
- LIU L, CHENG Z.** 2010. Detection of vegetation light-use efficiency based on solar-induced chlorophyll

- fluorescence separated from canopy radiance spectrum. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 3(3): 306 – 312.
- MAXWELL K, JOHNSON G.** 2000. Chlorophyll fluorescence – A practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345): 659 – 668.
- MONTEITH JL.** 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain (and discussion). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 281(980): 277 – 294.
- MOYAI, CAMENEN L, EVAINS, GOULAS Y, CEROVIC Z, LATOUCHE G, FLEXAS J, OUNIS A.** 2004. A new instrument for passive remote sensing: 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91(2): 186 – 197.
- OESTERHELD M, PARUELO JM, OYARZABAL M.** 2011. Estimación de la productividad primaria neta aérea a partir de diferencias de biomasa y de integración de la radiación absorbida. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds.]. Pastizales naturales: Bases ecológicas para su manejo. Marcos conceptuales e investigaciones sobre la estructura y el funcionamiento de los pastizales naturales y de su aprovechamiento en sistemas ganaderos extensivos. Montevideo: Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. pp. 113 – 119.
- OYARZABAL M, OESTERHELD M, GRIGERA G.** 2011. ¿Cómo estimar la eficiencia en el uso de la radiación mediante sensores remotos y cosechas de biomasa? En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds.]. Pastizales naturales: Bases ecológicas para su manejo. Marcos conceptuales e investigaciones sobre la estructura y el funcionamiento de los pastizales naturales y de su aprovechamiento en sistemas ganaderos extensivos. Montevideo: Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. pp. 121 – 133.
- PORCAR-CASTELL A, TYYSTJÄRVI E, ATHERTON J, VANDERTOL C, FLEXAS J, PFÜNDEL EE, MORENO J, FRANKENBERG C, BERRY JA.** 2014. Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. *Journal of experimental botany*, 65(15): 4065 – 4095.
- SALA O, AUSTIN A.** 2000. Methods of Estimating Aboveground Net Primary Productivity. In: Sala O.E., Jackson R.B., Mooney H.A., Howarth R.W. (Eds) *Methods in Ecosystem Science*. Springer, New York, NY
- STRACHAN IB, PATTEY E, BOISVERT JB.** 2002. Impact of nitrogen and environmental conditions on corn as detected by hyperspectral reflectance. *Remote sensing of Environment*, 80(2): 213 – 224.
- SIMS D, GAMON J.** 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment*, 81(2-3): 337 – 354.
- STYLINSKI C, GAMON J, OECHEL W.** 2002. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia*, 131(3): 366 – 374.

Federico Pagnanini^{1*}; Mariano Oyarzabal^{1,2}; José M Paruelo^{1,2,3,4}; Marcelo Pereira⁵

¹ IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

² Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

³ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

⁴ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

⁵ Instituto Plan Agropecuario (IPA), Montevideo, Uruguay.

Capítulo 9

Productividad primaria neta aérea de pastizales de Uruguay: Variación entre años y entre sitios

RESUMEN

La productividad primaria neta aérea (PPNA), o tasa de crecimiento, representa la principal fuente de generación de alimento para el ganado. El objetivo de este capítulo fue describir la variación entre años y entre sitios de la PPNA de pastizales («campos naturales») y pastizales intersembrados («campos naturales mejorados») de seis regiones de Uruguay. Utilizamos estimaciones de PPNA generadas a partir de datos satelitales para el período 2000-2011, y las relacionamos con la precipitación y con la profundidad y un índice de productividad del suelo (índice CONEAT). Analizamos la variación entre años y entre sitios de la PPNA a una resolución espacial poco detallada (áreas de 62500 ha en seis regiones). Evaluamos también la variación de la PPNA entre sitios a una resolución más detallada (áreas de entre 6 y 1700

ha en la región Cuesta Basáltica). A resolución espacial poco detallada, la variación entre años de la PPNA anual fue explicada en el 96% de los sitios (n=49) por una relación lineal y positiva con la precipitación anual. La pendiente de esta relación lineal entre PPNA y precipitación, una medida del cambio en la PPNA frente a cambios de la precipitación, fue similar entre pastizales y pastizales intersembrados. A resolución espacial más detallada, la PPNA anual de pastizales (n=379) y de pastizales intersembrados (n=38) varió lineal y positivamente con la profundidad del suelo, y de modo unimodal con el índice CONEAT. En síntesis, la PPNA anual de cada sitio dependió principalmente de la precipitación del año, y en la Cuesta Basáltica dependió también de la profundidad del suelo. La PPNA de pastizales de la Cuesta Basáltica no se asoció linealmente con el índice CONEAT.

INTRODUCCIÓN

La productividad primaria neta aérea (PPNA) representa la tasa de generación de nueva biomasa vegetal aérea por unidad de superficie y tiempo, y es una medida de la energía disponible para los niveles tróficos superiores (McNaughton *et al.*, 1989). En sistemas pastoriles, la PPNA es el principal control de la producción ganadera, dado que determina la cantidad de forraje y la proporción consumida por el ganado (Golluscio *et al.*, 1998). Enriquecer el conocimiento sobre la variabilidad en la PPNA, y su relación con variables ambientales, resulta fundamental para un manejo sustentable de los sistemas ganaderos (Guido *et al.*, 2014).

La PPNA presenta una alta variabilidad en el espacio (entre sitios) y en el tiempo (entre años). Entre sitios, en un gradiente regional, la PPNA está asociada lineal y positivamente con la precipitación media anual (Sala *et al.*, 1988; Paruelo *et al.*, 1999). Esta relación se encuentra documentada para numerosos ecosistemas en el mundo, como por ejemplo las Grandes Llanuras de Estados Unidos (Smoliak, 1986; Lauenroth y Sala, 1992), las Planicies de Mongolia (Gilmanov, 1996: 1998) o la Pampa Inundable de Argentina (Durante *et al.*, 2017). En un rango estrecho de precipitación media anual, como el que presenta Uruguay, el poder explicativo de las precipitaciones disminuiría y tendrían mayor importancia los gradientes topográficos, edáficos y aspectos vinculados al manejo (Sala *et al.*, 1988, Paruelo *et al.*, 1997; Oosterheld *et al.*, 1999; Posse *et al.*, 2005; Baeza *et al.*, 2006; Aragon *et al.*, 2008). Entre años, hay una idea menos clara acerca de los patrones de variación de la PPNA y de sus controles (Oosterheld *et al.*, 1999). Dentro de una región, las variaciones entre años de la precipitación determinan variaciones en la PPNA (Lauenroth y Sala, 1992; Oosterheld *et al.*, 1999; Durante *et al.*, 2017). Incluso, algunos trabajos muestran cómo la precipitación de años anteriores podría explicar parte de la variación en la PPNA no explicada por la precipitación de ese mismo año (Oosterheld *et al.*, 2001).

En general, los modelos que explican la relación entre la precipitación y

la PPNA entre sitios muestran mayores pendientes que los modelos que explican esta relación entre años (Paruelo *et al.*, 1999; Jobbágy *et al.*, 2002). La pendiente de estos modelos se define como respuesta marginal a la precipitación (Verón *et al.*, 2005; 2006; 2010), y es un indicador del funcionamiento de la vegetación, una medida de cuánto cambia la PPNA ante un cambio de la precipitación. Las diferencias de pendientes entre los modelos estarían relacionadas con limitantes de la vegetación y limitaciones biogeoquímicas (Paruelo *et al.*, 1999). Las limitantes de la vegetación se dan por una baja o nula respuesta de las especies frente a los cambios en la disponibilidad de agua (Paruelo *et al.*, 1999). En cambio, las limitaciones biogeoquímicas estarían relacionadas con la disponibilidad de nutrientes (principalmente nitrógeno; Paruelo *et al.*, 1999). Adicionalmente, la profundidad del suelo, que determina la capacidad de almacenamiento de agua, también podría explicar parte de estas diferencias.

A pesar de la importancia de conocer la variación entre sitios y entre años de la PPNA, la información actual disponible para Uruguay es aún escasa (Paruelo *et al.*, 2010). Berretta *et al.* (1998) estudiaron la PPNA estacional de comunidades de pastizal en la Cuesta Basáltica; Soca *et al.* (2011) analizaron la variabilidad de la PPNA en un potrero en la región Centro Sur; Altesor *et al.* (2005) analizaron los efectos del pastoreo sobre la PPNA en potreros de esa misma región. Desde otro enfoque, Paruelo *et al.* (2010) analizaron los flujos y depósitos de C a lo largo de los gradientes ambientales y Baeza *et al.* (2006) caracterizaron los tipos funcionales de ecosistemas y compararon dicha caracterización con patrones climáticos, geomorfológicos y de usos del suelo. En un trabajo posterior, Baeza *et al.* (2011a) sugirieron que la capacidad de retención hídrica podría explicar parte de la variabilidad entre sitios de la PPNA en un gradiente regional. Por otro lado, Guido *et al.* (2014) analizaron la variabilidad entre sitios y entre años de la PPNA de pastizales entre 2000-2010, utilizando un índice espectral, el índice de vegetación mejo-

rado (EVI), en combinación con el modelo de Monteith (1972). Los resultados de Guido *et al.* (2014) mostraron una variación de la PPNA entre regiones. La PPNA aumenta desde el Norte y el Centro-Oeste hacia el Este y el Sudeste de Uruguay (Guido *et al.*, 2014). Este patrón, estaría relacionado a diferencias en la profundidad del suelo entre regiones y a las variaciones que esto provocaría sobre el agua disponible en el perfil del suelo (Guido *et al.*, 2014). Por otro lado, se desconoce la vinculación que podrían tener estos patrones con las variables e indicadores de productividad de los suelos (como por ejemplo los asociados a la cartografía CONEAT¹). Más recientemente, Teixeira *et al.*, (2015) estimaron la relación entre las ganancias de C y la precipitación en diferentes años y sitios para diferentes usos de suelo. En este volumen, se muestran también estimaciones de PPNA por tipo de comunidad de pastizal natural, en este último caso para todo Uruguay (Capítulo 7).

El objetivo general de este capítulo fue describir la variación entre sitios y entre años de la PPNA anual de pastizales y pastizales intersembrados en Uruguay. Se utilizó la base de datos de PPNA del seguimiento forrajero realizado en Uruguay (proyecto FPTA-175) por el Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección (LART) de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (Grieger *et al.*, 2007; Paruelo *et al.*, 2011).

Los objetivos específicos fueron:

- A) Evaluar, con una resolución poco detallada, la variación entre años de la PPNA anual ante cambios en la precipitación anual.
- B) Analizar, con una resolución de mayor detalle, la variación entre sitios de la PPNA promedio anual en un gradiente de profundidad del suelo y del índice CONEAT.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio abarcó seis de las diez regiones geomorfológicas que cubren todo Uruguay (Panario, 1988; Figura 1): Cuesta Basáltica, Centro Sur, Cuenca Sedimentaria del Litoral Oeste, Sistema de Planicies, Sierras del Este y Colinas del Este.

La región Cuesta Basáltica abarca aproximadamente el 21% del total de Uruguay (4,39 millones de ha; Panario *et al.*, 2011). Incluye suelos someros y profundos, entre los más representativos se encuentran Brunosoles eutríticos, Vertisoles y Litosoles (Brazeiro *et al.*, 2012). Aproximadamente el 74,7% de la superficie de esta región está cubierta de pastizales naturales; 24,8% corresponden a pastizales ralos y 49,8% a pastizales densos (Capítulo 2). La ganadería extensiva de bovinos y ovinos es la actividad principal de esta unidad (MGAP-DIEA, 2000). La región Centro Sur cubre el 12,8 % de la superficie del país (2,25 millones de ha; Panario, 1988). Los suelos dominantes son Brunosoles subeútríticos y Vertisoles (Brazeiro *et al.*, 2012). Posee un relieve ondulado con predominancia de lomas irregulares y suelos formados sobre basamento cristalino y sedimentos cuaternarios (Millot *et al.*, 1987; Panario, 1988). La mayoría de los suelos de esta región tienen profundidad moderada. Aproximadamente el 38,8% de la superficie de esta región está cubierta por pastizales naturales, mientras que un 52% de la superficie está cubierta por agricultura intensiva (Capítulo 2). La Cuenca Sedimentaria del Litoral Oeste cubre aproximadamente el 13,1% (2,2 millones de ha; Panario, 1988). Los suelos dominantes son Brunosoles éútricos y subeútríticos (Brazeiro *et al.*, 2012). Está compuesta por sedimentos de areniscas cretácicas y sedimentos terciarios, sobre los que se desarrollaron suelos de elevada fertilidad (Panario, 1988). Esta región presenta una elevada superficie (superior al 39,2%) cubierta por agricultura y forestación (Achkar *et al.*, 2012). El Sistema de Planicies cubre aproximadamente 1,6 millones de hectáreas (9% de la superficie del país). Los suelos dominantes son de profundidad moderada incluyendo Planosoles, Argisoles, Gleysoles e Histosoles (Brazeiro *et al.*,

¹La cartografía CONEAT define áreas homogéneas o «grupos CONEAT» en base a la capacidad productiva relativa de lana y carne bovina y ovina del área (Capurro, 1977). A cada área homogénea o grupo CONEAT se le asigna un índice que se calcula como la productividad secundaria del área dividida por la productividad secundaria media nacional.

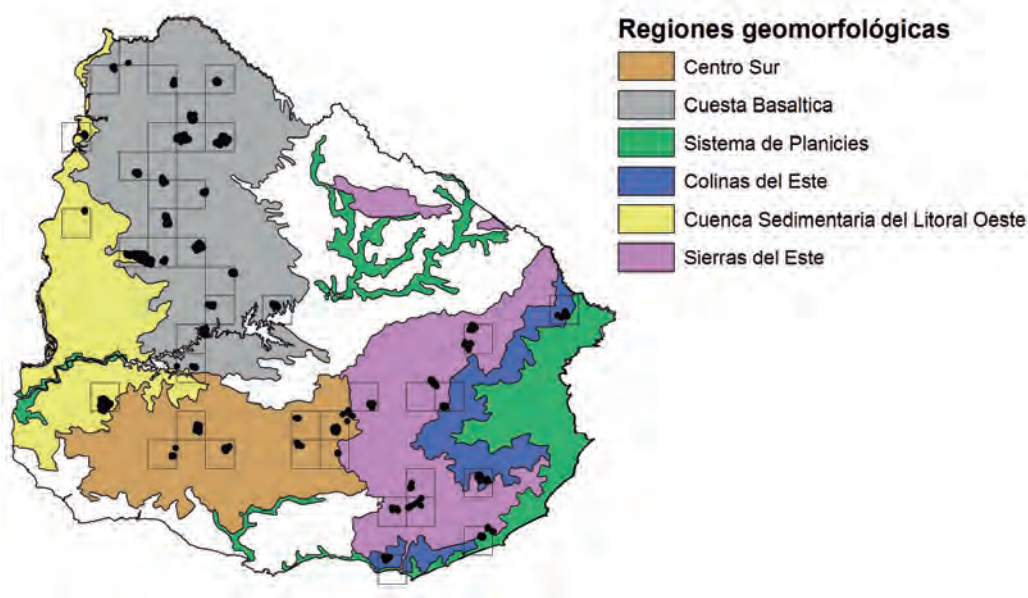


Figura 1. Píxeles TRMM (cuadrados vacíos; 62500 ha) y ubicación de los potreros (círculos negros) para los cuales se contó con al menos 8 años de datos de productividad primaria neta aérea durante el período 2000-2011 (12 datos de PPNA mensual por campaña ganadera). En colores se muestran las seis regiones geomorfológicas en donde se ubicaron los potreros. Las áreas en blanco corresponden a otras regiones no relevadas en este trabajo.

2012). La región Sierras del Este abarca aproximadamente el 14,8% del total de Uruguay (2,6 millones de ha; Panario *et al.*, 2011). Se caracteriza por presentar una gran heterogeneidad en cuanto al relieve, afloramientos rocosos y pendientes. Presenta suelos de profundidad moderada y superficiales rocosos, entre los que se incluyen Brunosoles subéutricos-dístricos y Litosoles (Brazeiro *et al.*, 2012). Los pastizales y pastizales arbustivos naturales son los tipos de vegetación dominantes en esta región (cubren aproximadamente el 90% de la superficie; Ferreira, 2001). La región Colinas del Este ocupa aproximadamente 4,7 % de la superficie del país (0,8 millones de ha). Los suelos dominantes son Brunosoles subéutricos-dístricos y Litosoles (Brazeiro *et al.*, 2012). Se caracteriza por presentar una gran heterogeneidad en cuanto al relieve, afloramientos rocosos y pendiente.

Se utilizó una base de datos de PPNA generada por un sistema satelital de seguimiento forrajero, elaborada por el Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección (IFEVA, FAUBA/CONICET) en colaboración con el Instituto Plan Agro-

pecuario (Grigera *et al.*, 2007; Paruelo *et al.*, 2011). El sistema de seguimiento forrajero estima la PPNA con una resolución de potrero y paso mensual a partir del índice de vegetación mejorado (EVI, por sus siglas en inglés de Enhanced Vegetation Index), la eficiencia del uso de la radiación (EUR) y la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) (Oosterheld *et al.*, 2011).

El EVI se obtiene del producto MOD13Q1 proveniente del sensor MODIS-Terra (<http://modis.gsfc.nasa.gov/>). El producto MOD13Q1 tiene una resolución espacial de 250 metros (píxel de 5,4 ha.) y temporal de 16 días, dando como resultado 23 imágenes por año. Los datos de EUR provienen de la literatura especializada o mediante calibraciones del modelo de Monteith (1972) a partir de cortes de biomasa (Oyarzabal *et al.*, 2011). En el área abordada por este trabajo, el seguimiento forrajero utiliza el mismo valor de eficiencia del uso de la radiación (0,365 g/MJ) para los pastizales y pastizales intersemebrados de las seis regiones geomorfológicas. Los datos de RFAi se obtuvieron de estaciones meteorológicas del INIA. En las regiones

relevadas por este trabajo, se utilizó un mismo valor mensual de RFAi.

La base de datos utilizada tiene, para cada uno de los potreros, el tipo de recurso forrajero con detalle anual. Esta información fue provista directamente por los productores de los establecimientos. Lo que habitualmente se denomina «campos naturales» o «campos brutos», para este trabajo se agruparon bajo la denominación de «pastizales». Lo denominado como «campos naturales mejorados» o «campos sembrados en cobertura», aquí se agruparon bajo la denominación de «pastizales intersembrados».

Se obtuvo la información de PPNA de 745 potreros que cubrió 12 campañas ganaderas, desde julio de 2000 a junio de 2011. Se incluyeron solo aquellos potreros con al menos 8 campañas ganaderas completas, es decir con 12 registros de PPNA mensual por campaña.

Para caracterizar la precipitación se utilizó la base de datos de la Misión de Mediciones de Lluvias Tropicales (TRMM, Tropical Rainfall Measuring Mission, por sus siglas en inglés; Huffman *et al.*, 2007). Las imágenes derivadas poseen una resolución espacial de 0,25° (píxel de 62500 ha) y temporal diaria (Lawford *et al.*, 2007; 2012). Para cada píxel se obtuvieron los valores diarios de precipitación a partir de los cuales se calcularon los valores anuales (ver más abajo).

El índice de productividad y la profundidad del suelo se obtuvieron de la cartografía de grupos CONEAT (escala cartográfica 1:20.000). La cartografía CONEAT representa áreas espacialmente explícitas conocidas como «grupos CONEAT», definidas por su capacidad productiva en términos de carne bovina, ovina y lana en pie (Capurro, 1977). Dicha cartografía fue construida a partir de la fotointerpretación de fotos aéreas, verificaciones a campo, análisis físico-químicos de los suelos y censos agropecuarios en lo referente cifras de existencias de ganado y producción de lana (Lanfranco y Sapriza, 2011). El índice de productividad de un grupo CONEAT se define a partir de la capacidad productiva media del país, a la que corresponde el índice 100 (Capurro, 1977). Así, el índice de productividad de grupos CONEAT posee un rango de 0 y 263, aumentando de acuerdo a la capaci-

dad productiva definida para cada uno de los 188 grupos (Lanfranco y Sapriza, 2011). Dado que la profundidad del suelo es una de las variables que intervienen en el cálculo del índice de productividad de los suelos (Capurro, 1977), en este trabajo se consideró al índice de productividad y a la profundidad del suelo como variables no independientes.

El análisis de la variación entre años y entre sitios de la PPNA se realizó a dos resoluciones espaciales. La variación entre años se realizó a una resolución espacial poco detallada (resolución dada por los píxeles TRMM, 62500 ha). Para esto se promedió la PPNA de cada campaña ganadera o «año» de los potreros incluidos en cada píxel TRMM, obteniendo un valor de PPNA para cada píxel y cada año (Figura 1). La sensibilidad de la PPNA a la precipitación se estimó como la pendiente de la relación entre la PPNA anual y la precipitación anual, variable denominada respuesta marginal a la precipitación (Verón *et al.*, 2006). De la misma manera, el análisis de la variación entre sitios de la PPNA con la precipitación se realizó a resolución espacial poco detallada, para esto se utilizó la PPNA y la precipitación promedio anual, obteniendo un valor de PPNA y de precipitación promedio de todo el período (2000-2011) para cada píxel TRMM. Por otra parte, el análisis de la variación entre sitios de la PPNA con la profundidad del suelo se realizó con una resolución espacial más detallada (resolución dada por los potreros del seguimiento forrajero, entre 6 y 1700 ha), y se limitó sólo a la región Cuesta Basáltica, dado que fue la única con potreros muestreados en todo el gradiente.

RESULTADOS

A una resolución poco detallada, la variación entre años de la PPNA estuvo asociada lineal y positivamente a la precipitación en 47 de los 49 píxeles (Figura 2). La precipitación anual explicó entre el 43 y el 89% de la variación entre años de la PPNA anual de pastizales de las regiones Centro Sur, Colinas del Este, Cuesta Basáltica, Sistema de Planicies, Cuenca Sedimentaria Litoral Oeste y Sierras del Este. Similarmente, la precipitación anual explicó entre el 54 y el 84% de la

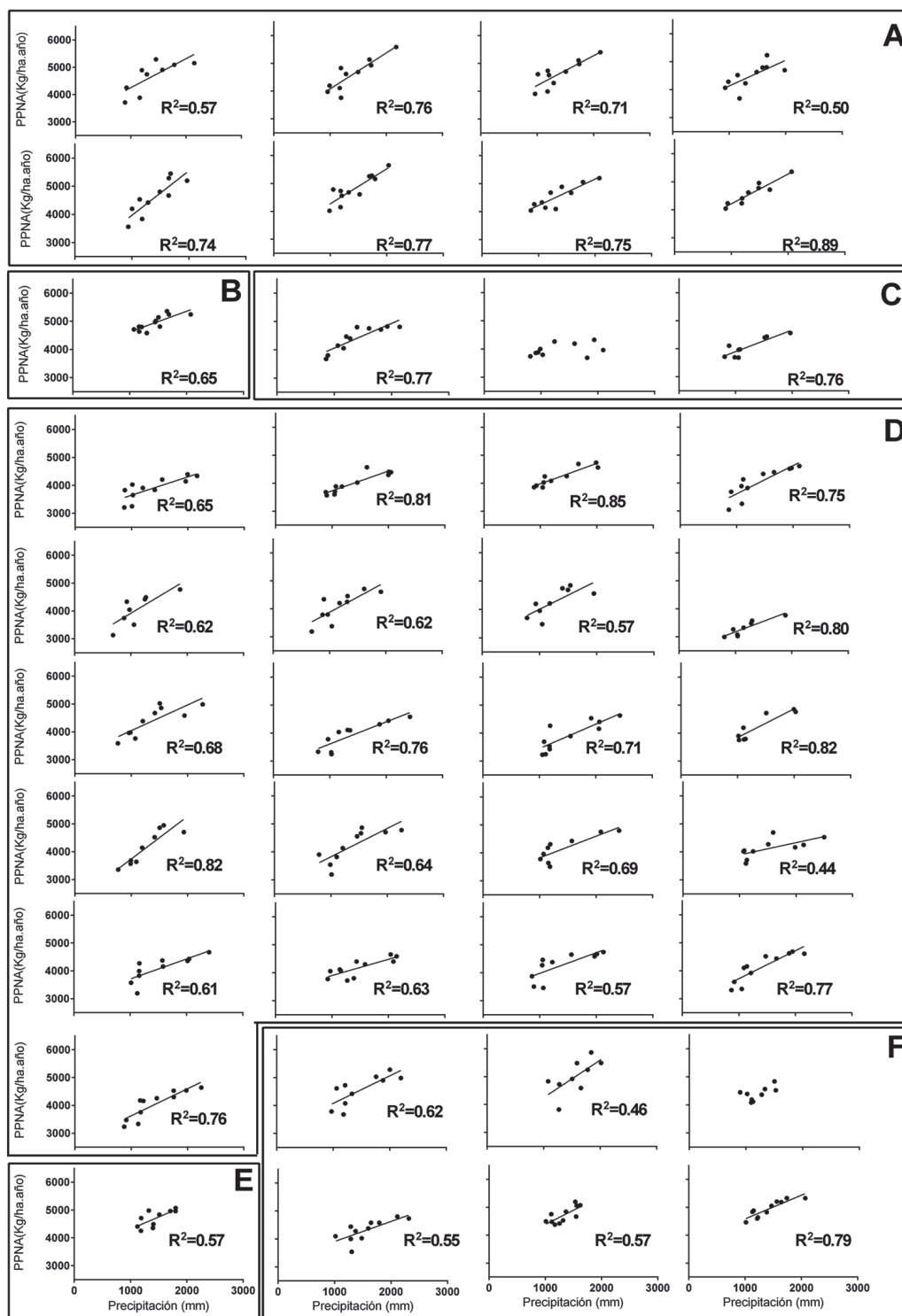


Figura 2. Productividad primaria neta aérea anual (PPNA) de pastizales en función de la precipitación anual en píxeles de 62500 ha (cada panel) en las regiones Centro Sur (A), Colinas del Este (B), Cuenca Sedimentaria del Litoral Oeste (C), Cuesta Basáltica (D), Sistema de Planicies (E) y Sierras del Este (F). Las líneas representan los modelos de ajuste lineal ($p < 0,05$).

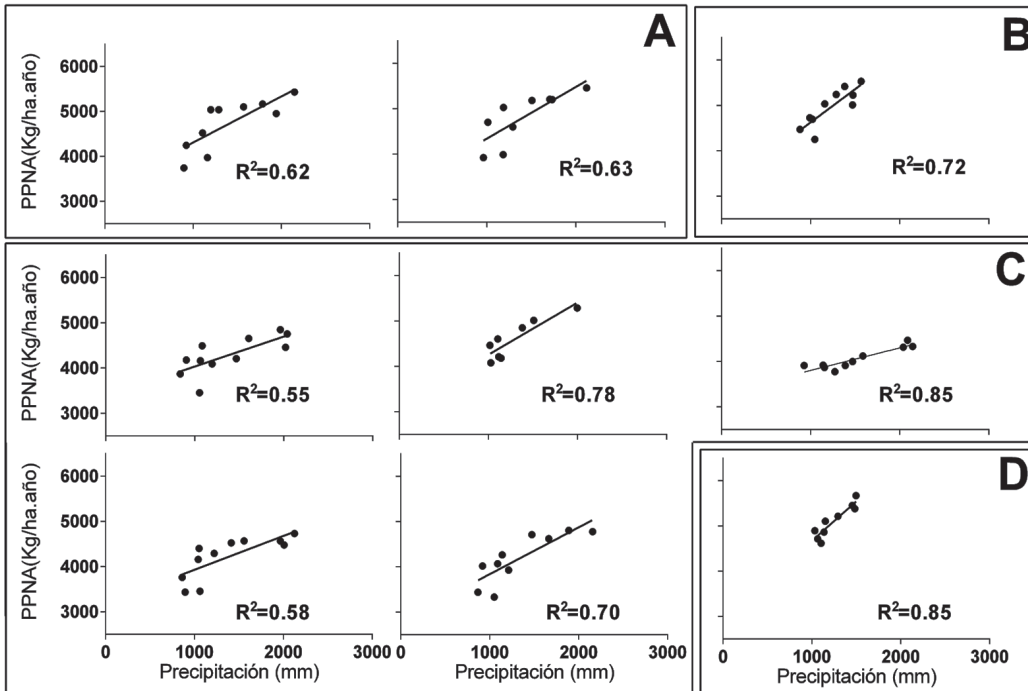


Figura 3. Productividad primaria neta aérea anual (PPNA) de pastizales intersebrados en función de la precipitación anual para píxeles de 62500 ha en las regiones Centro Sur (A), Colinas del Este (B), Cuesta Basáltica (C) y Sistema de Planicies (D). Las líneas representan los modelos de ajuste lineal ($p < 0,05$).

variación entre años de la PPNA anual de pastizales intersebrados de las regiones Centro Sur, Colinas del Este, Cuesta Basáltica y Sistema de Planicies (Figura 3).

La pendiente de la relación entre la PPNA anual y la precipitación anual fue

similar entre los pastizales de la Cuesta Basáltica ($0,88 \text{ kg.mm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$), Sierras del Este ($0,98 \text{ kg.mm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$), Centro Sur ($1,15 \text{ kg.mm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$), y los pastizales intersebrados de la Cuesta Basáltica ($0,817 \text{ kg.mm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$, $p > 0,05$; Figura 4).

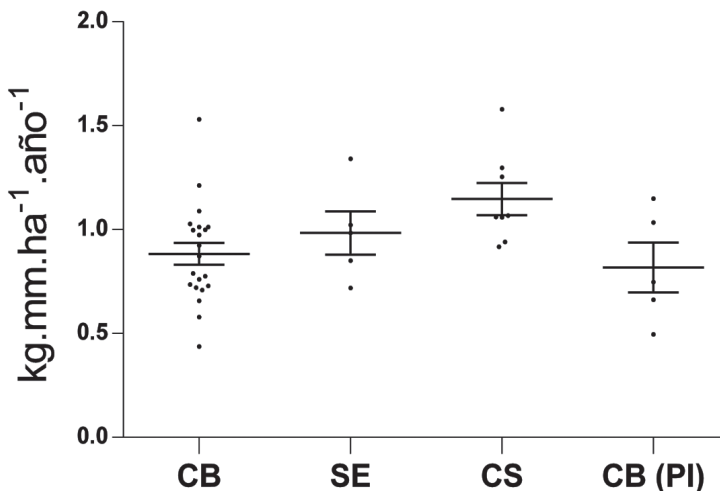


Figura 4. Pendiente de la relación entre la productividad primaria neta aérea anual y la precipitación anual para los pastizales de Cuesta Basáltica (CB) ($n=8$), Sierras del Este (SE) ($n=5$), Centro Sur (CS) ($n=8$), y los pastizales intersebrados de Cuesta Basáltica (CB PI) ($n=5$). Las barras indican la media más/menos un error estándar.

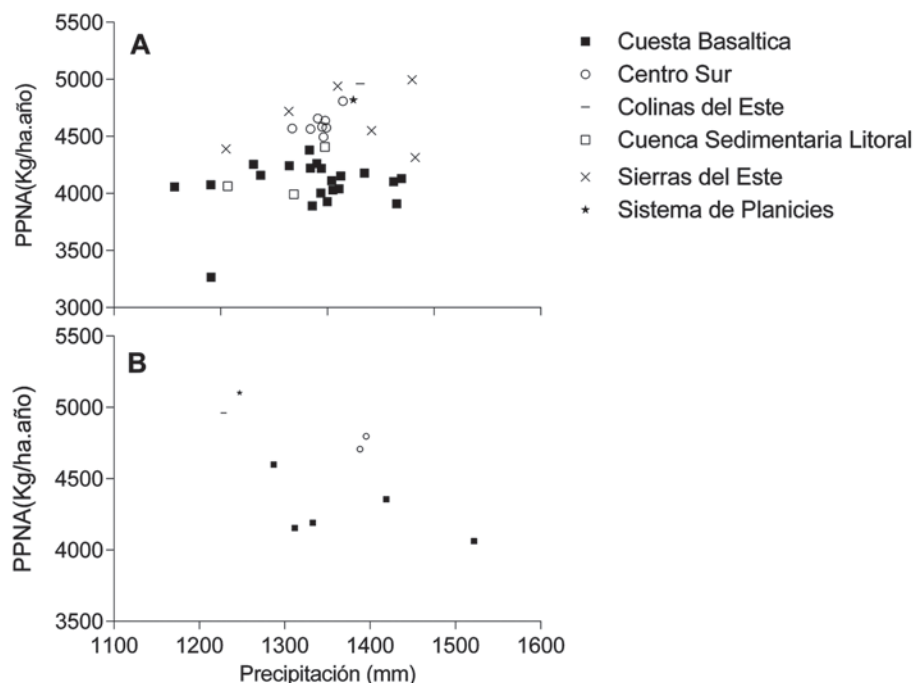


Figura 5. Productividad primaria neta aérea (PPNA) promedio anual promedio de pastizales (A; $n=8$) y pastizales interseleccionados (B; $n=8$) en función de la precipitación promedio anual. Los símbolos representan las distintas regiones geomorfológicas.

La variación de la PPNA entre sitios no fue explicada por la precipitación. La PPNA anual promedio (2000-2011) de pastizales y pastizales interseleccionados no estuvo asociada a la precipitación anual promedio ($p > 0,05$; Figura 5).

A una resolución espacial más detallada, en la Cuesta Basáltica, la variación de la PPNA anual promedio entre potreros con pastizales y pastizales interseleccionados aumentó lineal y positivamente con el aumento de la profundidad del suelo (Figura 6). La pendiente de la relación entre la PPNA

y la profundidad del suelo fue aproximadamente la mitad para pastizales ($3,72 \pm 0,56 \text{ kg.cm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) que para pastizales interseleccionados ($8,08 \pm 1,94 \text{ kg.cm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$). Un análisis igual al anterior pero restringido a un año seco (2007-08) y a uno húmedo (2008-09) mostró que la PPNA anual de los pastizales de la Cuesta Basáltica aumentó con un valor de pendiente aproximadamente cuatro veces mayor para el año seco ($4,55 \pm 0,64 \text{ kg.cm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) que para el año húmedo ($1,20 \pm 0,6 \text{ kg.cm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) (Figura 7, panel A y

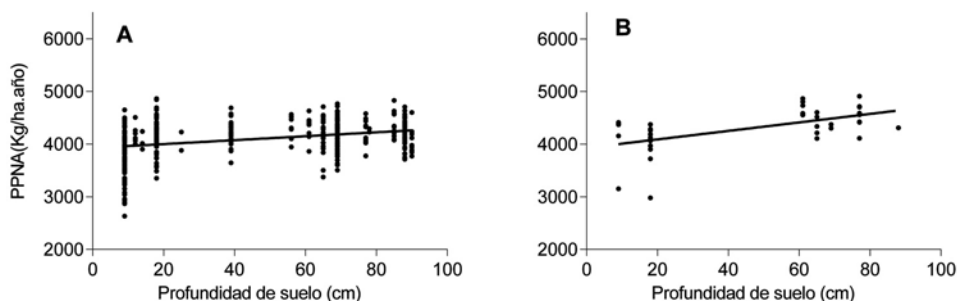


Figura 6. Productividad primaria neta aérea (PPNA) anual promedio de pastizales (A) y pastizales interseleccionados (B) de la Cuesta Basáltica en función de la profundidad del suelo de cada potrero. Pastizales (panel A; $R^2=0,10$, $p < 0,0001$, $PPNA = 3,72 * \text{prof} + 3926$), Pastizales interseleccionados (panel B; $R^2=0,32$, $p < 0,0002$, $Y = 8,08 * \text{prof} + 3930$). Las líneas representan los modelos de ajuste lineal.

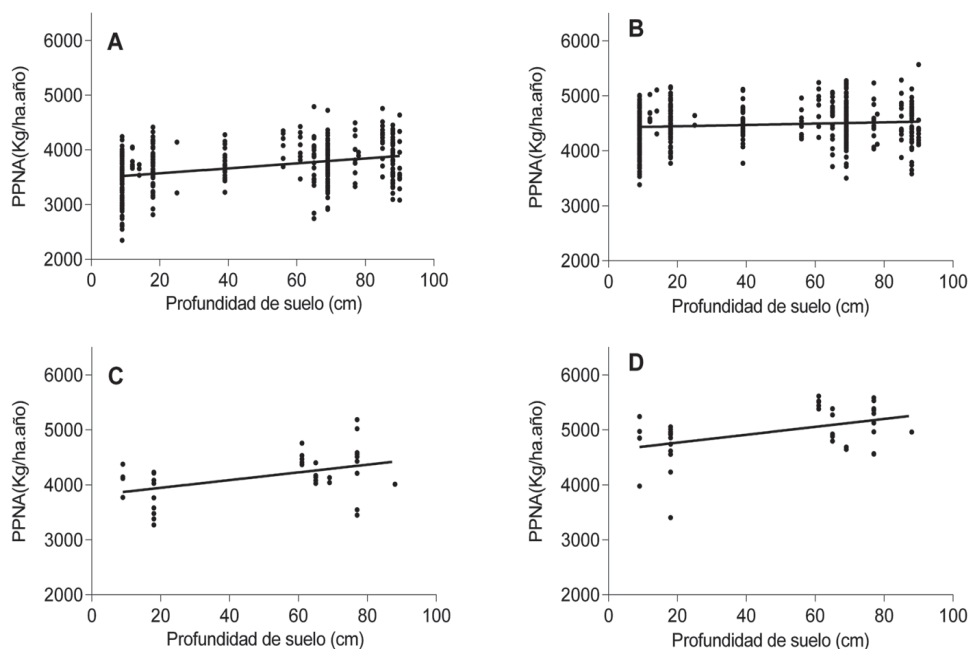


Figura 7. Productividad primaria neta aérea (PPNA) anual de potreros de pastizal en función de la profundidad del suelo para el año de menor (panel A; $R^2=0,11$, $p<0,001$, $Y = 4,55 \cdot X + 3480$) y mayor (panel B; $R^2=0,01$, $p<0,04$, $Y = 1,20 \cdot X + 4423$) precipitación anual de la serie. Productividad primaria neta aérea anual de potreros de pastizal intersebrado en función de la profundidad del suelo para el año de menor (panel C; $R^2=0,19$, $p<0,007$, $Y = 7,01 \cdot X + 3807$) y mayor (panel D; $R^2=0,19$, $p<0,005$, $Y = 7,18 \cdot X + 4624$) precipitación anual de la serie. Las líneas representan los ajustes lineales ($p<0,05$).

B). De manera análoga, la PPNA de los pastizales intersebrados de la Cuesta Basáltica aumentó lineal y positivamente en el gradiente de profundidad de suelo pero en este caso no se registraron diferencias significativas entre el año seco

($7,01 \pm 2,47 \text{ kg.cm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) y el húmedo ($7,18 \pm 2,42 \text{ kg.cm.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) (Figura 7, panel C y D).

La PPNA anual de pastizales de la Cuesta Basáltica mostró una respuesta de segundo orden al índice CONEAT (Figura 8).

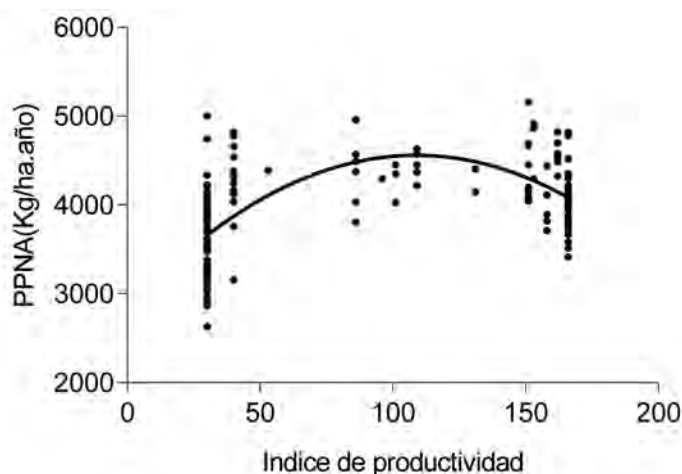


Figura 8. La productividad primaria neta aérea (PPNA) anual promedio de pastizales de la región Cuesta Basáltica en función del índice CONEAT ($R^2=0,32$). Las líneas negras corresponden a un modelo polinómico de segundo grado de ajuste significativo ($p<0,05$).

DISCUSIÓN

La PPNA de los principales recursos forrajeros de Uruguay varía tanto en el espacio (entre sitios) como en el tiempo (entre años). A resolución poco detallada, la variación entre años de la PPNA anual de pastizales y pastizales intersembrados fue explicada entre el 43 y el 84% por la variación de la precipitación (Figura 2 y 3). Esto marca la importancia de la precipitación anual en el control de la variación interanual de la PPNA de los sistemas ganaderos, lo cual es evidenciado en muchos trabajos similares en la región y en el mundo (Lauenroth y Sala, 1992; Oesterheld *et al.*, 2001; Piñeiro *et al.*, 2006a; Baeza *et al.*, 2010; Paruelo *et al.*, 2010; Guido *et al.*, 2014; Durante *et al.*, 2017).

La pendiente de la relación entre la PPNA anual y la precipitación anual no mostró diferencias entre regiones, ni tampoco entre tipos de pastizales (Figura 4). Dado que este análisis se realizó a una resolución espacial poco detallada (píxel de 62500ha), los gradientes locales de topografía y de suelo que ocurren a mayor detalle podrían explicar parte de la variabilidad no explicada a esta resolución espacial, como ocurre en la Cuesta Basáltica (ver más abajo). Por otro lado, el rango de variación de las pendientes de la relación entre la PPNA anual y la precipitación anual (0,9 a 1,6 kg.mm.ha⁻¹.año⁻¹), es similar al registrado con datos de campo para pastizales naturales por Paruelo *et al.* (1999), que también hacen referencia a la alta variabilidad de esta pendiente.

A resolución espacial poco detallada, la variación de la PPNA promedio anual entre sitios con pastizales y pastizales intersembrados no estuvo asociada a la precipitación anual (Figura 5). En general, en otros sitios alrededor del mundo, la bibliografía muestra que la precipitación es un controlador determinante de la variación de la PPNA entre sitios (Paruelo *et al.*, 1999; Jobbágy *et al.*, 2002; Guershman *et al.*, 2003). Sin embargo, para el caso específico de Uruguay, dado que el rango de variación espacial de la precipitación es muy estrecho, hay otros controles que tendrían mayor preponderancia (Baeza *et al.*, 2006; Guido *et al.*, 2014). A una resolución espacial más

detallada, este trabajo abona esta última hipótesis y muestra cómo la profundidad del suelo explica una parte significativa de la variación espacial de la PPNA anual de los pastizales y pastizales intersembrados de la Cuesta Basáltica (Figura 6). El efecto positivo de la profundidad del suelo sobre la PPNA anual estaría dado por una mayor capacidad de almacenamiento hídrico de los suelos profundos, y consecuentemente una mayor disponibilidad de agua en el perfil (Sala *et al.*, 1988; Lauenroth y Sala 1992; Guido *et al.*, 2014).

En la Cuesta Basáltica, tanto en el período seco (2007-08) como en el húmedo (2008-09), la PPNA anual aumentó linealmente con la profundidad del suelo (Figura 7). Esto fue consistente con los resultados para un año promedio (Figura 6), y refuerza la hipótesis que propone a la profundidad del suelo como un control de la variabilidad espacial de la PPNA. Adicionalmente, la PPNA anual de los pastizales aumentó con un valor de pendiente de aproximadamente el cuádruple en el año seco que en el año húmedo (Figura 7). Esta diferencia en las pendientes podría estar dada por el mayor efecto que la profundidad del suelo y la capacidad de almacenamiento tienen en situaciones de baja disponibilidad hídrica. En un año seco, los pastizales de suelos someros estarían sometidos a estrés hídrico, dado por una menor capacidad de almacenamiento y disponibilidad hídrica. En cambio, los pastizales de suelos profundos estarían sometidos a menor estrés hídrico, dado por la mayor capacidad de almacenamiento de agua y consecuentemente una mayor disponibilidad hídrica. Esto apoya la hipótesis que propone que la profundidad del suelo, a través de aumentar la capacidad de almacenamiento hídrico del perfil, tiene un efecto positivo sobre la productividad (Sala *et al.*, 1988; Lauenroth y Sala, 1992; Baeza *et al.*, 2006; Guido *et al.*, 2014). Este patrón no fue observado en pastizales intersembrados (Figura 7 C-D), aunque cubren un menor gradiente de profundidad de suelo. La PPNA anual en el período húmedo aumentó, respecto al período seco, tanto en suelos someros como en suelos profundos (Figura 7C-D), probablemente por una mayor capacidad

de respuesta de las especies intersembradas a la mayor disponibilidad hídrica.

A una más resolución detallada, la variación de la PPNA anual entre sitios de la Cuesta Basáltica mostró una respuesta de segundo grado al índice CONEAT (Figura 8 A-B). Si bien para los potreros que presentaron índices de productividad menores a 100 la PPNA adoptó una respuesta de tipo lineal y positiva, para valores del índice CONEAT superiores a 100, la PPNA tuvo una respuesta menos que proporcional respecto al aumento en el índice de productividad. El pastoreo podría tener un rol preponderante en determinar esta respuesta. La evidencia de los efectos del pastoreo en la productividad es contradictoria (Rusch y Oesterheld, 1997; Semmartin y Oesterheld, 2001; Altesor *et al.*, 2005; 2006). Por un lado, el pastoreo podría disminuir la productividad, debido a la remoción de biomasa verde y la consecuente disminución en el área foliar y la intercepción de radiación (Piñeiro, 2006a). Por otro lado, el pastoreo también podría incrementar la productividad al remover tejidos viejos que poseen menor eficiencia fotosintética (McNaughton, 1983; Knapp y Seastedt, 1986). Algunos autores señalan que estos efectos contradictorios se darían por diferencias en la extensión temporal de análisis, si bien en una extensión temporal corta (ej. 5 años) los efectos podrían ser ambiguos, a extensiones temporales más largas (ej. 40 años) los efectos serían claramente negativos y aumentarían con el paso del tiempo (Brown y Allen, 1989; Milchunas y Lauenroth, 1993). En ese contexto, es probable que los potreros de elevado índice CONEAT hayan tenido una historia de pastoreo más larga e intensa que los potreros de bajo índice CONEAT. De esta manera, el pastoreo continuo con altas cargas ganaderas durante varias décadas podría haber modificado aspectos estructurales en la vegetación (composición de especies, abundancia de tipos funcionales, distribución vertical de la biomasa, etc.) y haber afectado negativamente la productividad. Por otro lado, algunos de estos potreros pudieron haber tenido una historia agrícola previa y haber sido abandonados, lo que implicaría un estado de deterioro (por invasión de especies o pérdida de suelo) y conse-

cientemente una menor productividad. Estas hipótesis podrían ser puestas a prueba en futuros trabajos con datos de campo. En conclusión, el índice de productividad CONEAT con valor mayor a 100 no es un indicador lineal de la productividad forrajera.

Dado que se utilizó la misma eficiencia del uso de la radiación para pastizales y pastizales intersembrados (0,365 g Ms/Mj), este trabajo podría estar subestimando o sobreestimando la PPNA. Por ejemplo, Baeza *et al.* (2011b) estimaron a través de cortes sucesivos de biomasa en Sierras del Este, que la eficiencia del uso de la radiación de los pastizales sería de la mitad (0,24 g Ms/Mj) de la de pastizales intersembrados (0,48 g Ms/Mj). Por otro lado, la eficiencia del uso de la radiación también podría presentar variaciones sujetas a las temperaturas y a las precipitaciones (Piñeiro *et al.*, 2006b). Por ejemplo, Piñeiro *et al.* (2006b) reportó valores para la Pampa inundable argentina con un rango de variación a lo largo del año de hasta 6 veces, lo que estaría relacionado con el efecto de la precipitación y la temperatura. En este volumen, se presentan también estimaciones de eficiencia del uso de la radiación que varían entre años y entre estaciones, con mínimos en la primavera tardía y máximos en invierno (Capítulos 7 y 8). La ausencia de estas consideraciones podría ser alguna de las causas que explique la similitud en la PPNA anual de pastizales y pastizales intersembrados. En este sentido, consideramos que la utilización de diferentes eficiencias del uso de la radiación (calibradas para cada recurso, e incluso por ambiente), podría mejorar las estimaciones de PPNA y amplificar las diferencias registradas, tanto entre regiones como entre recursos forrajeros. De todos modos, es importante resaltar que para un mismo sitio y recurso forrajero la variación interanual la PPNA es, en términos relativos, independiente de cuál sea la eficiencia anual asignada.

La ganadería es una de las actividades económicas más importantes de Uruguay. La mayor parte de esta ganadería es de tipo extensiva y realizada sobre pastizales naturales. Esta situación plantea varios desafíos. Por un lado, está la necesidad de aumentar la eficiencia y

productividad de los sistemas ganaderos. Por otro lado, el desafío de preservar el nivel de provisión de servicios ecosistémicos de estos sistemas, principalmente de los pastizales naturales (secuestro de C, mantenimiento de la biodiversidad, rendimiento hidrológico, etc.) (Altesor *et al.*, 2011). Afrontar ambos desafíos de manera simultánea implica evitar los atajos que plantea la simplificación de los sistemas ganaderos (Paruelo *et al.*, 2010). Para esto, es necesario ampliar el conocimiento sobre su funcionamiento, y generar un marco que permita avanzar hacia un manejo adaptativo. En ese sentido, este trabajo hace un aporte al conocimiento que tenemos sobre el funcionamiento de los sistemas pastoriles, particularmente en lo que respecta a los controles espaciales y temporales de la productividad forrajera.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHKAR M, BLUM A, BARTESAGHI L, CERONI M.** 2012. Escenarios de cambio de uso del suelo en Uruguay. Informe Técnico, Convenio MGAP/PPR - Facultad de Ciencias/ Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/ CIEDUR. pp. 24.
- ALTESOR A, OESTERHELD M, LEONI E, LEZAMA F, RODRIGUEZ C.** 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1): 83-91.
- ALTESOR A, PIÑEIRO G, LEZAMA F, JACKSON RB, SARASOLA M, PARUELO JM.** 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(3): 323-332.
- ALTESOR A.** 2011. Servicios ecosistémicos de los pastizales naturales. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 220-234.
- ARAGON R, OESTERHELD M.** 2008. Linking vegetation heterogeneity and functional attributes of temperate grasslands through remote sensing. *Applied Vegetation Science*, 11(1): 117-130.
- BAEZAS S, PARUELO JM, ALTESOR A.** 2006. Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia*, 31(5): 382-388.
- BAEZAS S, LEZAMA F, PIÑEIRO G, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2010. Spatial variability of aboveground net primary production in Uruguayan Grasslands: A remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13(1): 72-85.
- BAEZAS S, LEZAMA F, PARUELO JM.** 2011a. Caracterización funcional en pastizales y su aplicación en Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 33 – 54.
- BAEZAS S, PARUELO JM, AYALA W.** 2011b. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros del este de Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 15(2): 48-59.
- BERRETTA EJ, BEMHAJA M.** 1998. Producción estacional de suelos de Basalto en la Unidad Queguay Chico. En: Berretta, E.J. [Eds.]. Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto. Serie Técnica 102, INIA, Montevideo. pp. 11–20.
- BRAZEIRO A, PANARIO D, SOUTULLO A, GUTIERREZO, SEGURAA, MAIP.** 2012. Clasificación y delimitación de las eco-regiones de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 40 pp.
- BROWN BJ, ALLEN TF. H.** 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, 54: 189-194.
- CAPURRO M.** 1977. CONEAT: Reseña de la metodología adoptada para determinar la productividad a nivel predial. Fundación de Cultura Universitaria. Montevideo. 42 pp.
- DURANTE M, PIÑEIRO G, IRISARRI JGN, OESTERHELD M.** 2017. Primary production of lowland natural grasslands and upland sown pastures across a narrow climatic gradient. *Ecosystems*, 20(3), 543-552.
- FERREIRA G.** 2001. Caracterización de los Sistemas de Producción Ganadera de Basalto, Sierras del Este, Cristalino del Centro y Este, Areniscas y Brunosoles del Noreste. En: Risso DF,

- Berretta EJ. [Eds.]. Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay. INIA, Boletín de Divulgación 76, pp 149-160.
- GILMANOV TG.** 1996. NPP Grassland: Tuva, Russia, 1978–1985. Oak Ridge. TN: Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center. Disponible en: <http://www.daac.ornl.gov>
- GILMANOV TG.** 1998. NPP Grassland: Badkhyz, Turkmenistan, 1948–1982. Oak Ridge, TN: Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center. Disponible en: <http://www.daac.ornl.gov>
- GOLLUSCIORA, DEREGIBUS VA, PARUELO JM.** 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8(2): 265-284.
- GRIGERAG, OESTERHELD M, PACÍNF.** 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems*, 94(3): 637-648.
- GUERSCHMAN JP, PARUELO JM, BURKE IC.** 2003. Land Use Impacts on the Normalized Difference Vegetation Index in Temperate Argentina. *Ecological Applications*, 13(3): 616-628.
- GUIDO A, VARELA RD, BALDASSINI P, PARUELO JM.** 2014. Spatial and Temporal Variability in Aboveground Net Primary Production of Uruguayan Grasslands. *Rangeland Ecology and Management*, 67(1): 30-38.
- HUFFMAN GJ, BOLVIN DT, NELKIN EJ, WOLFFDB, ADLER RF, GUG, STOCKER EF.** 2007. The TRMM multisatellite precipitation analysis (TMPA): Quasi-global, multiyear, combined-sensor precipitation estimates at fine scales. *Journal of hydrometeorology*, 8(1): 38-55.
- JOBBÁGY EG, SALA OE, PARUELO JM.** 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology*, 83(2): 307-319.
- KNAPP AK, SEASTEDT TR.** 1986. Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie. *BioScience*, 36(10): 662-668.
- LANFRANCO B, SAPRIZA FG.** 2011. El índice CONEAT como medida de productividad y valor de la tierra. Montevideo. Serie técnica, INIA, 187.
- LAUENROTH WK, SALA OE.** 1992 Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2(4): 397-403.
- LAWFORDRG, ROADS J, LETTENMAIER DP, ARKIN P.** 2007. GEWEX contributions to large-scale hydrometeorology. *Journal of Hydrometeorology*, 8(4): 629-641.
- LAWFORDRG, KOIKET, CRIPED, OCHIAIO.** 2012. Towards a Global Earth Observation System of Systems (GEOSS) Water Strategy. *AGU Fall Meeting*. 1: 8.
- MCNAUGHTON SJ.** 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological monographs*, 53(3): 291-320.
- MCNAUGHTON SJ, OESTERHELD M, FRANK DA, WILLIAMS KJ.** 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341(6238):142-144.
- MILCHUNAS DG, LAUENROTH WK.** 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63(4): 327-366.
- MILLOT JC, RISSO D, METHOL R.** 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Informe Técnico, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. MGAP-IPA. pp 199.
- MGAP-DIEA.** 2000. Censo General Agropecuario 2000. Dirección de Censos y Encuestas. Montevideo.
- MONTEITH J.** 1972. Solar Radiation and Productivity in Tropical Ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9(3): 747-766.
- OESTERHELD M, PARUELO JM, OYARZABAL M.** 2011. Estimación de la productividad primaria neta aérea a partir de diferencias de biomasa y de integración de la radiación absorbida. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 113-119.
- OESTERHELD M, LORETI J, SEMMARTIN M, PARUELO JM.** 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: Walker L. [Eds.]. Ecosystems of

- disturbed ground. Amsterdam, Netherlands. Elsevier. pp 287-306.
- OESTERHELD M, LORETI J, SEMMARTIN M, SALA O. E.** 2001. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 12(1): 137-142.
- OYARZABAL M, OESTERHELD M, GRIGERA G.** 2011. ¿Cómo estimar la eficiencia en el uso de la radiación mediante sensores remotos y cosechas de biomasa? Un ejemplo local. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp. 121-133.
- PANARIO D.** 1988. Geomorfología del Uruguay. Propuesta de un marco estructural y un esquema de evolución del modelado del relieve uruguayo 1. Publicación de la Facultad de Humanidades. Montevideo, Uruguay. 44 pp.
- PANARIO D, GUTIÉRREZ O, BETTUCCILS, PEEL E, OYHANTÇABAL P, RABASSA J.** 2011. Ancient landscapes of Uruguay. En: Rabassa Ollier C. [Eds]. Gondwana Landscapes in southern South America, Argentina, Uruguay and southern Brazil. Springer. Netherlands. pp 161-199.
- PARUELO JM, EPSTEIN HE, LAUENROTH WK, BURKE IC.** 1997. ANPP estimates from NDVI for the Central Grassland Region of the US. *Ecology*, 78(3): 953-958.
- PARUELO JM, LAUENROTH WK, BURKE IC, SALA O. E.** 1999. Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2(1): 64-69.
- PARUELO JM, PIÑEIRO G, BALDIG, BAEZA S, LEZAMA F, ALTESOR A, OESTERHELD M.** 2010. Carbon Stocks and Fluxes in Rangelands of the Río de la Plata Basin. *Rangeland Ecosystem Management*, 63(1): 94-108.
- PARUELO JM, OYARZABAL M, OESTERHELD M.** 2011. El Seguimiento de los recursos forrajeros mediante sensores remotos: bases y aplicaciones. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. Serie FPTA, INIA. pp 135-145.
- PIÑEIRO G.** 2006a. Biogeoquímica del carbono y nitrógeno en los pastizales pastoreados del Río de la Plata: Un análisis basado en modelos de simulación, sensores remotos y experimentos a campo [Tesis de Doctorado]. Escuela para graduados Ing. agr. Alberto Soriano- Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires. 146p.
- PIÑEIRO G, OESTERHELD M, PARUELO JM.** 2006b. Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*, 9(3): 357-373.
- POSSE G, OESTERHELD M, BELLA D, MARCELO C.** 2005. Landscape, soil and meteorological influences on canopy dynamics of northern flooding Pampa grasslands, Argentina. *Applied Vegetation Science*, 8(1): 49-56.
- RUSCH GM, OESTERHELD M.** 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*, 78: 519-526.
- SALA OE, PARTON WJ, JOYCE LA, LAUENROTH WK.** 1988. Primary production of the central grassland region of the United States: spatial pattern and major controls. *Ecology*, 69(1): 40-45.
- SEMMARTIN M, OESTERHELD M.** 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia*, 126(2): 225-230.
- SMOLIAK S.** 1986 Influence of climatic conditions on production of Stipa-Bouteloua Prairie over a 50-year Period. *Journal of Range Management*, 39: 100-103.
- SOCA P, DO CARMO M, URCHÍPIA A, CLARAMUNT M.** 2011. Variabilidad espacial y temporal de la PPNA como determinante de la producción ganadera: Experiencias locales. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA, INIA. pp 147-161.
- TEXEIRA M, OYARZABAL M., PINEIRO G, BAEZA S, PARUELO, JM.** 2015. Land cover and precipitation controls over long-term trends in carbon gains in the grassland biome of South America. *Ecosphere*, 6(10): 1-21.

VERÓN SR, OESTERHELD M, PARUELO JM.

2005. Production as a function of resource availability: slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science*, 16(3): 351-354.

VERÓN SR, PARUELO JM, OESTERHELD M.

2006. Assessing desertification. *Journal of Arid Environments*, 66(4): 751-763.

VERÓN SR, PARUELO JM. 2010.

Desertification alters the response of precipitation to changes in precipitation. *Journal of Applied Ecology*, 47(6): 1233-1241.

Marcos Texeira^{1,2*}; Mariano Oyarzábal^{1,2}; José M Paruelo^{1,2,3,4}

¹ IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

² Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

³ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

⁴ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

Capítulo 10

Relación entre la productividad primaria anual y las precipitaciones en pastizales de la Cuesta Basáltica y de las Sierras del Este (1981-2015)

RESUMEN

La productividad primaria neta aérea (PPNA), o la tasa de crecimiento de la vegetación, es un atributo clave de los ecosistemas. Representa la energía disponible para los niveles tróficos superiores y determina la producción de forraje, un servicio ecosistémico clave para la ganadería de base pastoril. La PPNA es muy variable en el espacio y en el tiempo y la dificultad para estimarla ha limitado su estudio en grandes extensiones y/o series de tiempo. El objetivo de este capítulo fue caracterizar la variación interanual de la PPNA y su relación con la precipitación en pastizales de dos regiones geomorfológicas: la Cuesta Basáltica y las Sierras del Este, para el período 1981-2015. La PPNA anual fue estimada con una resolución de 2500 ha a partir de tres productos satelitales (MODIS, LTDR y radiación-INPE) y datos de eficiencia en el uso de la radiación

obtenidos experimentalmente. La variación interanual de la PPNA fue, en prácticamente toda el área, menor a la de la precipitación. La PPNA estuvo correlacionada positiva y significativamente con la precipitación en el 47% del área estudiada. En promedio, la correlación fue un 16% más alta en las Sierras del Este que en la Cuesta Basáltica. La PPNA apareció estable en los últimos 35 años y solo un 4% del área mostró tendencias temporales significativas, en su mayoría negativas. Sin embargo, la variación entre años de la PPNA no explicada por la precipitación (y asociada a otras variables) estuvo asociada a tendencias mayoritariamente negativas y afectó al 11% del área estudiada. La diferencia en el área afectada, apunta a otros controles de la productividad como causa de las tendencias observadas, en particular cambios indirectos en el uso del suelo.

* mtexeira@agro.uba.ar

INTRODUCCIÓN

La productividad primaria neta aérea (PPNA), definida como la tasa de producción de biomasa vegetal aérea por unidad de superficie y tiempo, es una variable que integra diversos aspectos del funcionamiento de los ecosistemas y la capacidad que estos tienen para proveer distintos servicios (McNaughton *et al.*, 1989; Running, 2012; Paruelo *et al.*, 2016). La variabilidad espacio-temporal de la PPNA determina la entrada y acumulación de carbono y energía en los ecosistemas, en especial en los ecosistemas de pastizal (Piñeiro *et al.*, 2006). A su vez determina la cantidad y calidad del forraje, así como la proporción del mismo que es consumida por los herbívoros, tanto en sistemas naturales como ganaderos (Oesterheld *et al.*, 1992). A escala global y regional las diferencias en la PPNA entre sitios se encuentran asociadas positivamente con la precipitación media anual (Sala *et al.*, 1988; Durante *et al.*, 2017; Ye *et al.*, 2018). A escalas espaciales más finas, otros controles adquieren mayor preponderancia, como la topografía, las características de los suelos, los disturbios (por ejemplo el fuego y la herbivoría) y el manejo (Oesterheld *et al.*, 1999).

A lo largo del tiempo (y para un mismo sitio), la variabilidad en la PPNA también se encuentra asociada positivamente con la precipitación, aunque con una menor intensidad (Paruelo *et al.*, 1999; Jobbágy *et al.*, 2002). La menor intensidad de la relación productividad-precipitación en los modelos temporales (a lo largo del tiempo) respecto de los modelos espaciales (entre sitios), ha sido asociada a la existencia de efectos inerciales (Oesterheld *et al.*, 2001; Sala *et al.*, 2012) o a limitaciones estructurales o biogeoquímicas de la vegetación (Paruelo *et al.*, 1999). Los efectos inerciales dan cuenta del efecto que la PPNA o la precipitación del año anterior tienen sobre la PPNA actual. Las limitantes estructurales se asocian al hecho de que las respuestas de la vegetación de un sitio a la variabilidad en la precipitación se encuentran restringidas por las características de las especies. Así por ejemplo, en ambientes semiáridos, la respuesta de la PPNA a precipitaciones extremas (por ejemplo

años excepcionalmente lluviosos) puede requerir cambios significativos en la cobertura del suelo, los cuales se asocian a cambios en la composición de especies. Además la baja tasa de crecimiento relativa de las especies características de ambientes semiáridos, impide que estas utilicen eficientemente las precipitaciones en años favorables. En las regiones sub-húmedas del gradiente de precipitación (como lo son los pastizales del Río de la Plata), la dominancia de especies con una alta tasa de crecimiento relativa y una (relativamente) baja variabilidad interanual en la precipitación reducen la magnitud de esta limitación estructural. Las especies características de estos sitios, pueden «ajustar» su cobertura o su índice de área foliar (IAF) más rápidamente que las especies características de sitios semiáridos. Si bien esta cualidad permite a estas especies responder más rápidamente a la precipitación, al mismo tiempo puede aumentar la limitación por nutrientes (por ejemplo N) o luz (limitaciones biogeoquímicas).

Las caracterizaciones de la variabilidad espacial y (en especial) temporal de la PPNA a escala regional son escasas para Uruguay. Baeza *et al.* (2010) caracterizaron la variabilidad espacial y temporal de la PPNA en la Cuesta Basáltica para el período 2000-2004 en base a sensores remotos y estudios fitosociológicos. Paruelo *et al.* (2010) analizaron los flujos y reservorios de C para los pastizales del Río de la Plata, sintetizando información proveniente de estudios de distinta naturaleza (sensores remotos, estudios experimentales a campo y modelos de simulación). Guido *et al.* (2014) caracterizaron la variabilidad espacial y temporal de la PPNA para el período 2000-2010 basada en sensores remotos. Texeira *et al.*, (2015) caracterizaron espacial y temporalmente la variabilidad en la intercepción de radiación fotosintética (un componente clave de la PPNA) así como su principal control, la precipitación, para el período 1981-2013.

Los pastizales naturales representan el 65,9% (Baeza *et al.*, 2014) del área del país y la ganadería bovina y ovina extensiva son su principal uso. La ausencia de un conocimiento acabado de la variabilidad espacial y temporal (tanto inter anual como estacional) de la productividad es

una de las razones clave que impide el desarrollo de planes de manejo de pastoreo racional y sustentable (Golluscio *et al.*, 1998; Altesor *et al.*, 2011). Por otro lado estas caracterizaciones son de gran utilidad en la elaboración de planes de ordenamiento del territorio (Paruelo *et al.*, 2010) como en una evaluación de la capacidad del mismo para proveer distintos servicios ecosistémicos (Paruelo *et al.*, 2016). Los sensores remotos se han vuelto una herramienta fundamental, ya que entre otras utilidades, permiten estimar la PPNA mediante el modelo de Monteith (ver abajo), para extensiones espaciales desde locales a global, con protocolos unificados y con bajos costos económicos y logísticos.

El objetivo general de este trabajo fue caracterizar la variabilidad temporal interanual de la PPNA así como su relación con la variabilidad temporal interanual de su principal control -la precipitación- en dos regiones geomorfológicas dominadas por pastizales naturales (Cuesta Basáltica y Sierras del Este). Los objetivos específicos fueron:

- Caracterizar la PPNA en términos de su variabilidad relativa durante el período 1981-2015 (coeficiente de variación interanual de la integral anual de la PPNA, CV I-PPNA) así como su relación con el coeficiente de variación interanual de la precipitación anual (CV I-PPT) y la correlación entre la I-PPNA y la I-PPT.
- Estimar las tendencias temporales en la PPNA anual (tendencias en la I-PPNA) durante el período 1981-2015.
- Estimar las tendencias temporales en la I-PPNA no asociadas a su principal control (la precipitación anual) a escala regional.

MÉTODOS

Área de estudio y selección de sitios focales

El área de estudio correspondió a dos regiones geomorfológicas dominadas por pastizales naturales: la Cuesta Basáltica y las Sierras del Este (Panario, 1988, Figura 1). La Cuesta Basáltica, se encuentra en el centro N del país (entre los

31° 35' y 32° 12' de latitud S y los 56° 12' y 27° 20' de longitud W) y ocupa un área de 4,39 millones de hectáreas. Los suelos característicos de esta región no son aptos para el desarrollo de las actividades agrícolas y forestales. Los pastizales naturales son dominantes, con escasos montes, arbustales o arbustos aislados (Lezama *et al.*, 2019). La región Sierras del Este se localiza en el E del país (entre los 32° 04' y 34° 54' de latitud S y los 53° 43' y 55° 36' de longitud W) y ocupa un área de 2,52 millones de hectáreas. En esta región también dominan los pastizales naturales, pero los montes y arbustales son más frecuentes (Capítulo 2). En ambas regiones la principal actividad productiva es la ganadería extensiva de bovinos y ovinos (MGAP-DIEA 2000). La precipitación media anual varía entre los 1200 y 1600 mm (1980-2009) mientras que la temperatura media de enero es de 24 °C y la de julio de 11,6 °C (Castaño *et al.*, 2011).

Sobre el mapa de las regiones geomorfológicas de Uruguay (Panario, 1988), superpusimos una clasificación de usos y cobertura del suelo previamente generada (Baeza *et al.*, 2014, Texeira *et al.*, 2015). A su vez, generamos una grilla de celdas cuadradas de 0,05° de lado (2500 ha) coincidente con los píxeles de las imágenes satelitales utilizadas para obtener las estimaciones de PPNA (ver siguiente sección). Luego, seleccionamos aquellas celdas de la grilla de la Cuesta Basáltica y de las Sierras del Este en las que la cobertura de pastizales naturales fuera mayor al 75%; 1855 celdas cumplieron este requisito (1240 en Cuesta Basáltica y 615 en Sierras del Este).

Estimación de la PPNA mediante el modelo de Monteith

Estimamos la PPNA mensual para el período 1981-2015 a partir del modelo de Monteith (1972, figura 2), el cual establece que la PPNA resulta del triple producto entre la cantidad de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi), la fracción de la radiación que es absorbida por la vegetación verde (fRFA) y la eficiencia de uso de la radiación (EUR; ecuación 1).



Figura 1. Región de estudio, con las dos unidades geomorfológicas consideradas resaltadas en grises oscuros.

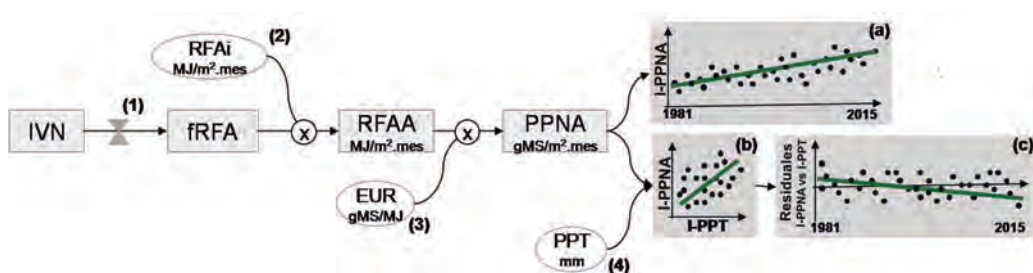


Figura 2. Esquema del algoritmo aplicado para obtener la productividad primaria neta aérea (PPNA) en base al índice de vegetación normalizado (IVN) y el modelo de Monteith, así cómo los análisis derivados: tendencias temporales a escala anual (a), modelos temporales entre integral de la PPNA (I-PPNA) y la integral de la precipitación anual (I-PPT)(b), y tendencias temporales en los residuos de la relación entre la I-PPNA y la I-PPT (c). RFAi representa la radiación fotosintéticamente activa incidente, fRFA, la fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente que es absorbida, RFAA, representa la radiación efectivamente absorbida. EUR es la eficiencia fotosintética en el uso de la radiación y PPT la precipitación. Fuentes de datos y referencias: (1) Teixeira *et al.* (2015), (2) Ceballos y de Oliveira Macedo (2014), (3) Oyarzábal *et al.* (2011) y trabajo inédito y (4) Chen *et al.* (2002).

$$PPNA = RFAi \times fRFA \times EUR \quad (1)$$

La información necesaria para aplicar este modelo (ecuación 1) la obtuvimos o derivamos de diversas fuentes (Figura 2). Obtuvimos la radiación fotosintética activa incidente (RFAi) del producto provisto por la división de sistemas ambientales de INPE (DSA, <http://satelite.cptec.inpe.br/radiacao/>). Este producto provee estimaciones de RFAi para Sudamérica para el período 2000-2016 con una resolución temporal mensual y una resolución espacial de 0,04° (Ceballos y de Oliveira Macedo, 2014). Debido a que las series de RFA derivadas de este producto no mostraron tendencias temporales, utilizamos para cada mes del período de estudio (1981-2015) la radiación promedio de cada mes de la serie 2000-2015.

La fRFA fue estimada a partir del índice de vegetación normalizado (IVN, Rouse *et al.*, 1973). Primero generamos una serie continua de IVN mensual a una resolución espacial de 0,05° (aproximadamente 25 km² o 2500 ha) para el período 1981-2015. Como ningún sensor cubre todo el período, elaboramos un empalme de información espectral provista por dos plataformas satelitales con diferentes características: LTDR y MODIS (Texeira *et al.*, 2015). El producto de IVN de LTDR ("Long Term Data Record") es producido en base a información colectada por el sensor AVHRR a bordo de la serie de satélites del NOAA (Pedelty *et al.*, 2007). Este producto cubre el período 1981-1999 y combina una alta resolución temporal (diaria) con una resolución espacial moderada (2500 ha). El IVN - LTDR se construye con los canales 1 (visible 580-680 nm) y 2 (infrarrojo cercano, 725-1100 nm) del sensor AVHRR. Este producto provee además información asociada que permite evaluar la calidad del dato de IVN registrado ("quality flags", en la terminología de LTDR). El otro producto, el IVN - MODIS (MOD13Q1) se deriva de las bandas 4 (radiación roja, 620-670 nm) y 5 (radiación infrarroja, 841-876 nm) del sensor TERRA a bordo del sistema de observación terrestre de la NASA, MODIS ("Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer"). Este producto posee una alta resolución espacial (~6 ha), una resolución temporal moderada (quin-

ce días) y está disponible desde mediados de 2000. Al igual que el producto LTDR, posee información anexa de calidad. El proceso completo por el cual unificamos ambos productos de IVN y los llevamos a una escala espacial (2500 ha) y temporal (30 días) única, está descrito en Texeira *et al.* (2015). Estimamos la fRFA en base a estos valores de la serie continua de IVN (1981-2015) asumiendo una relación no lineal entre ambos (Los *et al.*, 2000; Piñeiro *et al.*, 2006; Grigera *et al.*, 2007; Caride *et al.*, 2012). Esta relación considera el efecto de saturación observado en el IVN en canopeos densos con un alto índice de área foliar (IAF > 3) e implica una relación lineal entre la fRFA y una transformación del IVN, "el cociente simple" ("Simple Ratio index"), $SR = (1 + NDVI)/(1 - NDVI)$. Parametrizamos la relación fRFA - IVN asignando absorción nula de radiación (fRFA=0) a valores de IVN de píxeles sin vegetación (suelo desnudo) y absorción máxima (fRFA = 0,95) a valores de IVN de píxeles con alta densidad de vegetación verde (pasturas con IAF>3 y cultivos de trigo de alto rendimiento en antesis, Grigera *et al.*, 2007). La ecuación resultante fue:

$$fRFA =$$

$$\min [(SR - SR_{\min}) / (SR_{\max} - SR_{\min}), 0,95],$$

donde SR_{\min} y SR_{\max} representan los valores extremos de SR: $SR_{\min} = 1,55$ ($IVN_{\min} = 0,215$) y $SR_{\max} = 11,62$ ($IVN_{\max} = 0,842$).

El último componente del modelo (ecuación 1), la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), fue obtenida experimentalmente entre 2006 y 2009 en cuatro sitios de la Cuesta Basáltica (Oyarzábal *et al.*, 2011). Se asumió un valor constante a lo largo del año e igual a 0,365 g/MJ para ambas regiones.

Precipitación

Obtuvimos la precipitación (figura 2) del producto PREC/L ("Precipitation Reconstruction Overl Land", <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded/data.precl.html>, Chen *et al.*, 2002) provisto por la Agencia NOAA. Este producto cuenta con estimaciones mensuales de precipitación (generadas por la asimilación de datos provenientes de estacio-

nes meteorológicas, sensores remotos y modelos de simulación) desde enero de 1948 y hasta marzo de 2012, a una escala espacial de 2500 ha. Evaluamos las estimaciones provistas por este producto con información de 16 estaciones meteorológicas (Dirección Nacional de Meteorología e INIA) cuyos datos de precipitación no fueron utilizados en la generación del producto PREC/L. Los registros de precipitación de ambas fuentes mostraron una alta correlación ($r_{\text{mínimo}} = 0,508$, $r_{\text{máximo}} = 0,926$, $r_{\text{mediana}} = 0,822$)

Análisis de datos

Variación interanual de la PPNA y su relación con la precipitación

Para cada uno de los 1855 píxeles dominados por pastizales naturales, estimamos la PPNA anual (considerando la estación de crecimiento desde julio a junio del año siguiente) para el período 1981-2015 y calculamos su coeficiente de variación interanual (CV I-PPNA). Calculamos también la precipitación anual (de julio a junio del año siguiente) para el período 1981-2015, y su coeficiente de variación interanual (CV I-PPT). Comparamos la variabilidad interanual de ambas variables. Además, estimamos la correlación entre la PPNA anual y la PPT anual (ver b en Figura 2).

Tendencias temporales de la PPNA

Para cada píxel evaluamos la tendencia de la PPNA anual para el período 1981-2015 mediante regresión lineal considerando el año como variable independiente (Quinn y Keough, 2002; ver a en Figura 2). Con el fin de considerar la presencia de posibles efectos inerciales en la PPNA anual (i.e. que la PPNA de un determinado año esté asociada a la PPNA del año anterior o de años anteriores, Oesterheld *et al.*, 2001) ajustamos diferentes estructuras de error a los residuales de las regresiones lineales (Zuur *et al.*, 2009) y seleccionamos la mejor para cada píxel mediante el criterio de información de Akaike de segundo orden (AICc, Burnham y Anderson, 2002).

Tendencias en la PPNA no asociadas a la precipitación.

Para estimar las tendencias en la PPNA no asociadas a la precipitación, se aplicó el método de tendencias residuales ("restrends", Evans y Geerken, 2004; Wessels *et al.*, 2007). Este método consiste en estimar la tendencia temporal en los residuales de la regresión entre la PPNA anual y la PPT anual (ver c en Figura 2). Este método asume que las tendencias temporales en los residuales de la relación PPNA-PPT, indicarían el efecto de otras variables explicativas sobre la PPNA (por ej. el pastoreo) de las cuales no tenemos información detallada (i.e. en forma de series temporales para cada píxel).

RESULTADOS

Variación interanual de la PPNA y su relación con la precipitación.

La variación interanual de la PPNA fue similar entre regiones, con un valor promedio de 15,3% (Tabla 1) y no mostró gradientes geográficos claros (Figura 3). La mayor variabilidad interanual (~25%) ocurrió en el centro del país, coincidente con el S de Cuesta Basáltica y el NW de Sierras del Este. La menor variabilidad interanual (del 8% al 12%) ocurrió en mayoritariamente al S de las Sierras del Este.

La variabilidad interanual de la PPNA fue menor a la de la PPT. Prácticamente todos los píxeles mostraron un coeficiente de variación interanual de la PPNA menor al respectivo de la PPT (Figura 4 y Tabla 1).

Aproximadamente la mitad de los píxeles (877 o el 47%) mostró correlaciones positivas y significativas entre la PPNA anual y la PPT anual (Figura 5). En promedio, el grado de correlación (r_{promedio}) fue un 16% más alto ($p < 0,001$) en las Sierras del Este que en la Cuesta Basáltica (0,70 y 0,60 respectivamente, Tabla 1).

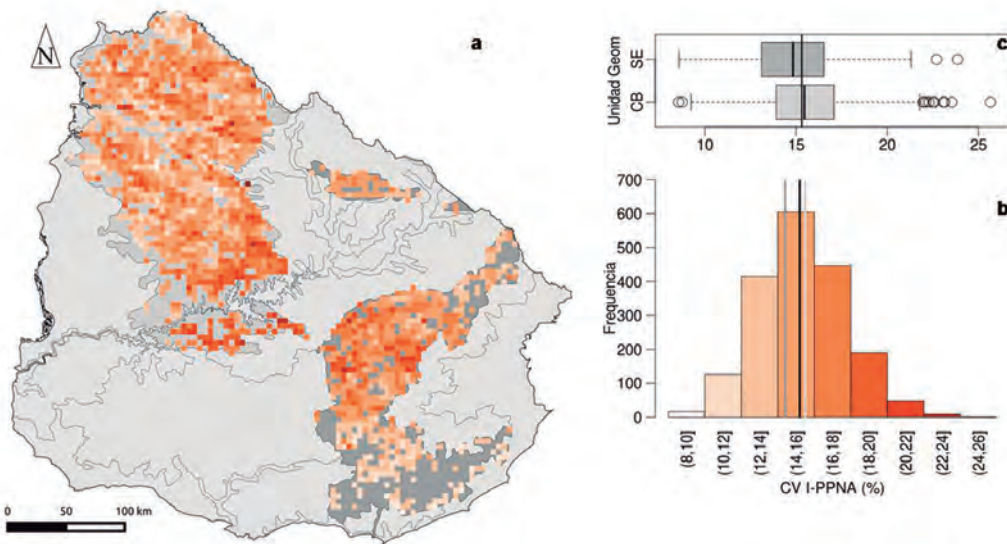


Figura 3. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) del coeficiente de variación inter anual de la I-PPNA para el período 1981-2015 (CV I-PPNA en %). El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de CV I-PPNA media en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: Cuesta Basáltica (CB, gris claro) y Sierras del Este (SE, gris oscuro). La línea negra central vertical en el histograma y en el gráfico de caja y bigotes representa el promedio de la distribución de CV I-PPNA sin discriminar entre unidades. La línea vertical de color gris oscuro en el histograma representa el promedio del CV I-PPNA en la Cuesta Basáltica, mientras que la línea vertical gris clara, el promedio para las Sierras del Este. Los límites de las cajas en el gráfico de caja y bigotes representa el rango intercuartílico (es decir entre los percentiles 25% y 75%) mientras que las líneas verticales negras la mediana (el percentil 50%) de la distribución de CV I-PPNA en cada unidad geomorfológica.

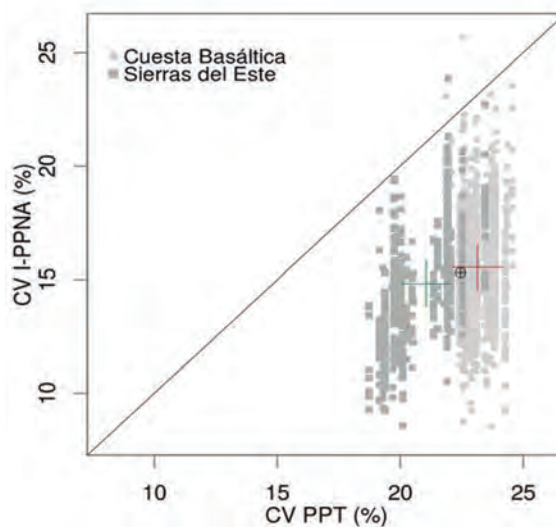


Figura 4. La relación entre el coeficiente de variación de la productividad primaria neta aérea anual [CV I-PPNA (%)] y el coeficiente de variación de la precipitación anual [CV PPT (%)] para la Cuesta Basáltica (gris claro) y las Sierras del Este (gris oscuro). La cruz pequeña enmarcada en un círculo representa el promedio de la relación (promedio CV I-PPNA versus promedio CV I-PPT) sin discriminar entre unidades geomorfológicas, mientras que la cruz de color rojo, el promedio para la Cuesta Basáltica y la cruz verde el promedio para las Sierras del Este. La relación 1:1 (CV I-PPNA = CV I-PPT) está representada por la recta negra.

Tabla 1. Media, percentiles 5 y 95 entre paréntesis y número de píxeles (n) con estimaciones del coeficiente de variación interanual de la PPNA anual (I-PPNA_{CV}) y de la precipitación anual (I-PPT_{CV}), de la correlación entre la I-PPNA y la I-PPT ($r_{(I-PPNA, I-PPT)}$), de la tendencia temporal significativa en la I-PPNA y de la tendencia residual significativa sin discriminar en unidades geomorfológicas (General) y para cada unidad geomorfológica (CB, Cuesta Basáltica, SE Sierras del Este).

	I-PPNA _{CV} (%)	I-PPT _{CV} (%)	$r_{(I-PPNA, I-PPT)}$	Tendencia I-PPNA	Tendencia residual
General	15.31 (11.55, 19.27) n=1855	22.45 (19.38, 23.87) n=1855	0.659 (0.533, 0.798) n=887	-10.160 (-16.846, 7.998) N=99	-5.408 (-7.992, 3.723) N=310
CB	15.55 (11.87, 19.34) n=1240	23.14 (22.42, 24.27) n=1240	0.602 (0.523, 0.734) n=391	-11.716 (-16.474, -7.112) N=75	-6.059 (-7.996, -4.436) N=270
SE	14.83 (10.79, 18.92) n=615	21.06 (19.15, 22.54) n=615	0.704 (0.581, 0.813) n=496	-5.313 (-16.810, 12.190) N=24	-1.018 (-7.018, 5.439) N=40

Tendencias temporales de la PPNA

La PPNA mostró tendencias temporales significativas en alrededor de un 4% del área (99 píxeles; $b_{1\text{promedio}} = -10,16 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}^2$, E.S.=0,663 $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}^2$), y estas fueron mayormente negativa (91 píxeles; Figura 6).

Las tendencias fueron diferentes entre ambas regiones geomorfológicas ($p < 0,01$), siendo un 120% más negativas en Cuesta Basáltica ($b_{1\text{promedio}} = -11,72 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}^2$, E.S.=0,325 $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}^2$) que en Sierras del Este ($b_{1\text{promedio}} = -5,313 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}^2$, E.S.=2,306 $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}^2$). Todos los modelos de regresión ajustados mostraron algún tipo de autocorrelación temporal en sus residuales (90% autocorrelación de primer orden, el 10% restante autocorrelación de orden 2), hecho que evidencia la dependencia parcial de la PPNA actual de sus valores en años previos.

Tendencias en la PPNA no asociadas a la precipitación

Las tendencias en la PPNA asociadas a otras variables independientemente de la precipitación, representaron sólo el 11% del área (310 píxeles o ~7700 km^2 , Figura 7). Estas fueron mayoritariamente negativas (292 píxeles, $b_1 \text{Restrend}_{\text{promedio}} = -5,41 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}^2$, E.S.= 0,157 $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}^2$). En Cuesta Basáltica prácticamente todos los píxeles mostraron tendencias residuales negativas (269 de 270 píxeles; $b_1 \text{Restrend}_{\text{promedio}} = -6,059 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}^2$, E.S.= 0,078 $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}^2$). En cambio, en Sierras del Este, un poco más de la mitad de los píxeles mostraron tendencias residuales negativas (23 de 40, en el sector N de la unidad) y el resto positivas (17 de 40, en la parte S; $b_1 \text{Restrend}_{\text{promedio}} = -1,018 \text{ g/m}^2 \cdot \text{año}^2$, E.S.= 0,820 $\text{g/m}^2 \cdot \text{año}^2$).

DISCUSIÓN

La variabilidad interanual de la productividad anual (CV I-PPNA) no mostró gradientes, aunque fue aproximadamente un 5% menor en las Sierras del Este que en la Cuesta Basáltica (Figura 3). El pastizal amortigua, al menos en cuanto a las ganancias de C, la variabilidad inte-

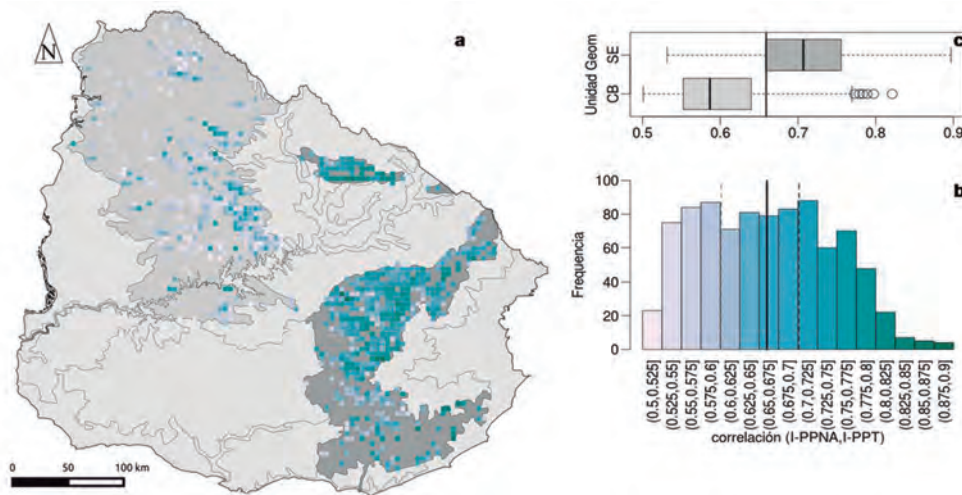


Figura 5. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) de las correlaciones significativas entre la I-PPNA (en gramos/m².año) y la I-PPT (en mm). El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de correlaciones significativas en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: Cuesta Basáltica (CB, gris claro) y Sierras del Este (SE, gris oscuro). La línea negra central vertical en el histograma y en el gráfico de caja y bigotes representa el promedio de la distribución de correlaciones significativas sin discriminar entre unidades. La línea vertical de color gris oscuro en el histograma representa el promedio de correlaciones significativas en la Cuesta Basáltica, mientras que la línea vertical gris clara, el promedio para las Sierras del Este. Los límites de las cajas en el gráfico de caja y bigotes representan el rango intercuartílico (es decir entre los percentiles 25% y 75%) mientras que las líneas verticales negras la mediana (el percentil 50%) de la distribución de correlaciones significativas en cada unidad geomorfológica.

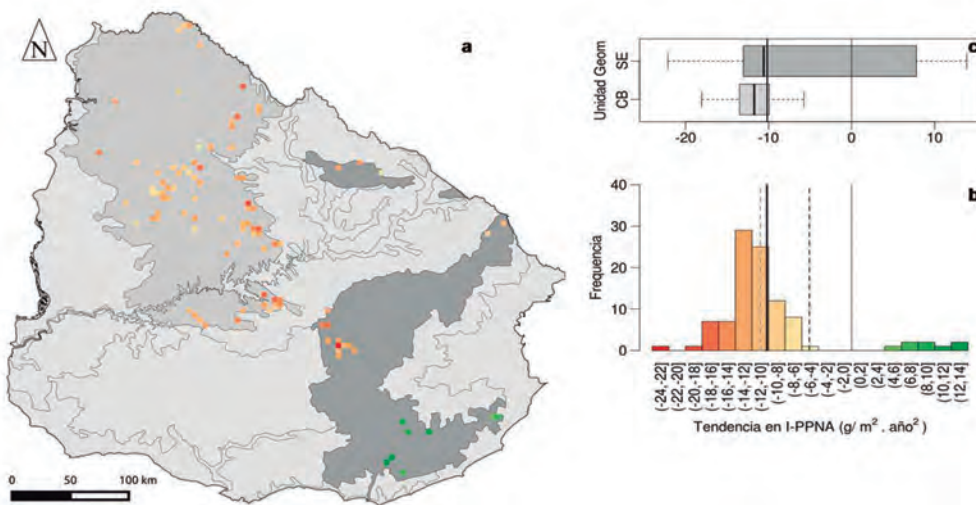


Figura 6. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) de las tendencias significativas en la I-PPNA (en gramos/m².año²) para el período 1981-2015. El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de tendencias significativas en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: Cuesta Basáltica (CB, gris claro) y Sierras del Este (SE, gris oscuro). La línea negra central vertical en el histograma y en el gráfico de caja y bigotes representa el promedio de la distribución de tendencias significativas sin discriminar entre unidades. La línea vertical de color gris oscuro en el histograma representa el promedio de tendencias significativas en la Cuesta Basáltica, mientras que la línea vertical gris clara, el promedio para las Sierras del Este. Los límites de las cajas en el gráfico de caja y bigotes representan el rango intercuartílico (es decir entre los percentiles 25% y 75%) mientras que las líneas verticales negras la mediana (el percentil 50%) de la distribución de tendencias significativas en cada unidad geomorfológica.

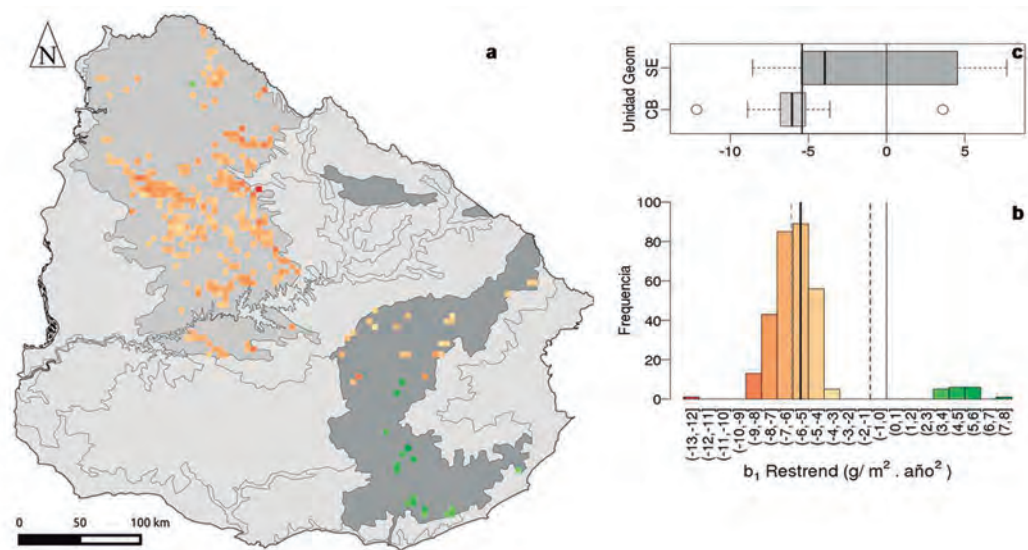


Figura 7. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) de las tendencias residuales significativas (en gramos/m².año²) para el período 1981-2015. El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de tendencias residuales significativas en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: Cuesta Basáltica (CB, gris claro) y Sierras del Este (SE, gris oscuro). La línea negra central vertical en el histograma y en el gráfico de caja y bigotes representa el promedio de la distribución de tendencias residuales significativas sin discriminar entre unidades. La línea vertical de color gris oscuro en el histograma representa el promedio de tendencias residuales significativas en la Cuesta Basáltica, mientras que la línea vertical gris clara, el promedio para las Sierras del Este. Los límites de las cajas en el gráfico de caja y bigotes representan el rango intercuartílico (es decir entre los percentiles 25% y 75%) mientras que las líneas verticales negras la mediana (el percentil 50%) de la distribución de tendencias residuales significativas en cada unidad geomorfológica.

ranual en la I-PPT (Figura 4). Este efecto se ha mostrado en otros pastizales y biomas (Paruelo y Lauenroth, 1998; Fang *et al.*, 2001).

Las correlaciones entre la PPNA anual y la PPT anual, por el contrario, mostraron un claro patrón espacial, con los mayores valores en las Sierras del Este. Este patrón resulta inesperado, dados los suelos más superficiales en la Cuesta Basáltica, hecho que a priori llevaría a pensar en una mayor dependencia de la precipitación anual (i.e. mayores correlaciones) en esta región geomorfológica. Estas diferencias espaciales confirman descripciones previas basadas en promedios con una menor representatividad temporal, acerca de la PPNA y sus controles y que relacionan las diferencias entre unidades geomorfológicas con diferencias en características edáficas (Baeza *et al.*, 2010; Lezama *et al.*, 2011; Guido *et al.*, 2014). Los suelos más superficiales de la Cuesta Basáltica, tie-

nen una menor capacidad de retención de agua que los de las Sierras del Este (Panario, 1988), lo que se traduciría en menor agua disponible para la vegetación, mayores pérdidas por percolación, y por tanto menor PPNA en promedio, más variable y con una mayor dependencia de las precipitaciones.

Las tendencias temporales en la I-PPNA, así como las tendencias residuales, i.e., aquellas no asociadas a la precipitación, también mostraron un fuerte gradiente NW-SE. Hacia el NW las tendencias en la I-PPNA y las tendencias residuales fueron mayormente negativas, con mayores valores absolutos y más frecuentes en la Cuesta Basáltica. En un estudio previo basado en estimaciones de fRFA, encontramos un patrón similar, aunque con una (mucho) mayor frecuencia de tendencias negativas (Texeira *et al.*, 2015). Esta diferencia podría ser el resultado de la utilización de componentes parciales del modelo de Monteith

(fRFA, Figura 2) en oposición a todos sus componentes (RFAi, fRFA y EUR, Figura 2), como estimadores de la PPNA. Por otro lado, Piñeiro *et al.* (2006) mostraron que este tipo de inconsistencias pueden surgir cuando el pico estacional de radiación incidente (RFAi) ocurre en un momento diferente que el pico de radiación absorbida (fRFA).

Todas las tendencias significativas en la I-PPNA presentes en la Cuesta Basáltica fueron negativas, mientras que en las Sierras del Este también se observaron tendencias positivas. En todos los casos, los modelos ajustados incluyeron errores autocorrelacionados, lo que muestra la presencia de efectos inerciales (Oesterheld *et al.*, 2001; Sala *et al.*, 2012) en la dinámica del I-PPNA en ambas regiones.

La diferencia en el área afectada por las tendencias en la I-PPNA (~2500 km², o ~4% del área de pastizales) vs. aquella afectada por tendencias residuales (>7700 km² o ~11% del área de pastizales) apuntan a que la incidencia de los cambios en la PPNA no asociados a la precipitación (por ejemplo, el manejo) serían mucho más importantes. Entre los años 2000 y 2011 ambas unidades geomorfológicas experimentaron una reducción generalizada en el área dedicada a recursos forrajeros perennes (pastizales naturales, pastizales mejorados y praderas implantadas). Alrededor del 68% de las unidades censales de la Cuesta Basáltica y del 57% de las unidades censales de las Sierras del Este exhibieron reducciones en el área de recursos forrajeros (DIEA, 2000, 2011). De hecho en el mismo período, el área de pastizales transformada a cultivos (estivales y de doble ciclo) se incrementó en un 265% (Volante *et al.*, 2015). Este incremento fue mayor en el NW del país, en el límite occidental de la Cuesta Basáltica. Estas transformaciones pueden haber resultado en algún tipo de proceso incipiente de degradación consecuencia de cambios indirectos en el uso del suelo (i.e. Overmars *et al.*, 2011): la conversión de praderas naturales en cultivos, al disminuir el área dedicada a la ganadería, puede haber aumentado la presión de pastoreo en los pastizales remanentes. Esto se traduciría en una disminución en el tiempo de la I-PPNA, no asociada a la preci-

pitación y posiblemente, en una alteración en la dinámica estacional de las ganancias de C. Estos sitios (i.e. los sitios en tonos naranjas en la figura 7) merecen una especial atención respecto a posibles acciones de manejo, restauración o conservación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTESOR A.** 2011. Servicios ecosistémicos de los pastizales naturales. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA- INIA 26. pp. 220-234.
- BAEZAS, LEZAMA F, PIÑEIRO G, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2010. Spatial variability of aboveground net primary production in Uruguayan Grasslands: A remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13(1): 72-85.
- BAEZA S, BALDASSINI P, BAGNATO C, PINTO P, PARUELO JM.** 2014. Caracterización del uso/cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia* 18:95-105.
- BURNHAM KP, ANDERSON DR.** 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer.
- CARIDE C, PIÑEIRO G, PARUELO J.** 2012. How does agricultural management modify ecosystem services in the Argentine Pampas? The effects in soil C dynamics. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 154:23-33.
- CASTAÑO JP, GIMÉNEZ A, CERONI M, FUREST J, AUNCHAYNA R.** 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay 1980-2009. Serie técnica INIA.
- CEBALLOS JC, MACEDO LO.** 2014. Uma base de dados de radiação solar na América do Sul, estimada por satélite (modelo GL1.2/CPTEC). In: V Congresso Brasileiro de Energia Solar, Recife, Pernambuco, Brasil.
- CHEN M, XIE P, JANOWIAK JE, ARKIN PA.** 2002. Global Land Precipitation: A 50-yr Monthly Analysis Based on Gauge Observations. *Journal of Hydrometeorology*, 3:249-266.
- DURANTE M, PIÑEIRO G, IRISARRI JGN, OESTERHELD M.** 2017. Primary

- production of lowland natural grasslands and upland sown pastures across a narrow climatic gradient. *Ecosystems*, 20:543-552.
- EVANS J, GEERKEN R.** 2004. Discrimination between climate and human-induced dryland degradation. *Journal of Arid Environments*, 57: 535-554.
- FANG J, PIAO S, TANG Z, PENG C, JI W.** 2001. Interannual variability in net primary production and precipitation. *Science*, 293:1723.
- GOLLUSCIORA, DEREGIBUS VA, PARUELO JM.** 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8: 265-284.
- GRIGERAG, OESTERHELD M, PACINF.** 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems*, 94:637-648.
- GUIDO A, VARELA RD, BALDASSINI P, PARUELO JM.** 2014. Spatial and temporal variability in aboveground net primary production of Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology and Management*, 67: 30-38.
- JOBBÁGYE G., SALA O. E., PARUELO J. M.** 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology*, 83: 307-319.
- KAPTUÉAT, PRIHODKOL, HANAN NP.** 2015. On greening and degradation in Sahelian watersheds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 12133-12138.
- LEZAMA F, ALTESOR A, PEREIRA M, PARUELO JM.** 2010. Descripción de la heterogeneidad florística en los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA-INIA 26. pp. 15-32.
- LEZAMA F, PEREIRA M, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2019. Phytosociology of the Uruguayan grassland. *Phytocenología*. DOI: 10.1127/phyto/2019/0215
- LOS SO, COLLATZ GJ, SELLER PJ, MALMSTRÖM CM, POLLACK NH, DEFRIESRS, BOUNOUAL, PARIISMT, TUCKER CJ, DAZLICH DA.** 2000. A global 9-yr biophysical land surface dataset from NOAA AVHRR data. *Journal of Hydrometeorology*, 1:183-99.
- MCNAUGHTONSJ, OESTERHELD M, FRANK DA, WILLIAMS KJ.** 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341:142-144.
- MGAP-DIEA.** 2000. Sistema de Información Censo Agropecuario. (<http://www2.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-sica,O,es,0>)
- MGAP-DIEA.** 2011. Censo General Agropecuario, Dirección de Estadísticas Agropecuarias. (<http://www2.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-censo-2011,O,es,0>)
- MONTEITH J.** 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9:747-766.
- OESTERHELD M, SALA O, MCNAUGHTON SJ.** 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature*, 356:234-236.
- OESTERHELD M, LORETI J, SEMMARTIN M, PARUELO JM.** 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: Walker L. [Ed.] *Ecosystems of disturbed ground*. Amsterdam, Netherlands. Elsevier. 287-306.
- OESTERHELD M, LORETI J, SEMMARTIN M, SALA OE.** 2001. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 12:137-142.
- OVERMARS KP, STEHFEST E, ROS JPM, PRINS AG.** 2011. Indirect land use change emissions related to EU biofuel consumption: an analysis based on historical data. *Environmental Science and Policy*, 14:248-257.
- OYARZÁBAL M, OESTERHELD M, GRIGERA G.** 2011. ¿Cómo estimar la eficiencia en el uso de la radiación mediante sensores remotos y cosechas de biomasa? En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM [Eds.]. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA-INIA 26. pp.121-134.
- PANARIO D.** 1988. Geomorfología el Uruguay. Departamento de publicaciones, Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

- PARUELO JM, LAUENROTH WK.** 1998. Interannual variability of NDVI and their relationship to climate for North American shrublands and grasslands. *Journal of Biogeography*, 25:721-733.
- PARUELO JM, LAUENROTH WK, BURKE IC, SALA OE.** 1999. Grassland Precipitation Use efficiency across a resource gradient. *Ecosystems*, 2:64-69.
- PARUELO JM, PIÑEIRO G, BALDIG, BAEZA S, LEZAMA F, ALTESOR A, OESTERHELD M.** 2010. Carbon Stocks and Fluxes in Rangelands of the Río de la Plata Basin. *Rangeland Ecosystem Management*, 63:89-108.
- PARUELO JM, TEXEIRA M, STAIANO L, MASTRANGELO M, AMDAN L, GALLEGOF.** 2016. An integrative index of ecosystem services provision based on remotely sensed data. *Ecological indicators*, 71:145-154.
- PIÑEIRO G, OESTERHELD M, PARUELO JM.** 2006. Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*, 9:357-373.
- QUINN GP, KEOUGH MJ.** 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press.
- ROUSE JW, HAAS RH, SCHELL JA, DEERING DW.** 1973. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. In 3rd ERTS Symposium, NASA SP-351:309-317.
- RUNNING SW.** 2012. A measurable planetary boundary for the biosphere. *Science*, 37:1458-1459.
- SALA OE, PARTON WJ, JOYCE LA, LAUENROTH WK.** 1988. Primary production of the central grassland region of the United States: Spatial pattern and major controls. *Ecology*, 69:40-45.
- SALA OE, GHERARDI L, REICHMANN L, JOBBAGYE, PETERS D.** 2012. Legacies of precipitation fluctuations on primary production: theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367:3135-3144.
- TEXEIRA M, OYARZABAL M, PIÑEIRO G, BAEZA S, PARUELO JM.** 2015. Land cover and precipitation controls over long term trends in carbon gains in the grassland biome of South America. *Ecosphere*, 6(10):1-21.
- VOLANTE NJ, MOSCIARO MJ, MORALES POCLAVA MC VALE L, CASTRILLO S, SAWCHIK J, TISCORNIA G, FUENTEM, MALDONADO I, VEGA I, TRUJILLO R, CORTÉZ L, PARUELO JM.** 2015. Expansión agrícola en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile entre 2000-2010. Caracterización espacial mediante series temporales de índices de vegetación. *RIA*, 41:179-191.
- WESSELS KJ, PRINCE SD, MALHERBE J, SMALL J, FROST PE, VAN ZYL D.** 2007. Can human induced land degradation be distinguished from the effects of rainfall variability? A case study in South Africa. *Journal of Arid Environments*, 68: 271-297.
- YE JS, PEI JY, FANG C.** 2018. Under which climate and soil conditions the plant productivity-precipitation relationship is linear or nonlinear? *Science of the Total Environment*, 616: 1174-1180.
- ZUUR AF, LENO EN, WALKER NJ, SAVELIEV AA, SMITH GM.** 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York.

Impreso en Editorial Hemisferio Sur S.R.L.
Buenos Aires 335
Montevideo - Uruguay

Depósito Legal: 373.882/19

INIA Dirección Nacional
Andes 1365, P. 12
Montevideo
Tel.: 598 2902 0550
Fax: 598 2902 3633
iniadn@dn.inia.org.uy

INIA La Estanzuela
Ruta 50, Km 11
Colonia
Tel.: 598 4574 8000
Fax: 598 4574 8012
iniale@le.inia.org.uy

INIA Las Brujas
Ruta 48, Km 10
Canelones
Tel.: 598 2367 7641
Fax: 598 2367 7609
inia_lb@lb.inia.org.uy

INIA Salto Grande
Camino al Terrible
Salto
Tel.: 598 4733 5156
Fax: 598 4732 9624
inia_sg@sg.inia.org.uy

INIA Tacuarembó
Ruta 5, Km 386
Tacuarembó
Tel.: 598 4632 2407
Fax: 598 4632 3969
iniatbo@tb.inia.org.uy

INIA Treinta y Tres
Ruta 8, Km 281
Treinta y Tres
Tel.: 598 4452 2023
Fax: 598 4452 5701
iniatt@tyt.inia.org.uy

www.inia.uy