

**Atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas áridos y semiáridos de la
Patagonia y su relación con factores abióticos y el uso antrópico**

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

Juan José Gaitán

Ingeniero Agrónomo - Universidad Nacional de Luján - 2002

Lugar de trabajo: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Centro Nacional de
Investigaciones Agropecuarias, Instituto de Suelos.



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano



Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Fernando Tomás Maestre Gil

Licenciado en Biología (Universidad de Alicante)

Doctor en Biología (Universidad de Alicante)

Co-director

Martín Roberto Aguiar

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD, Ecology (Colorado State University)

Consejero de Estudios

Esteban Gabriel Jobbágy Gampel

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD, Biology (Duke University)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Fernando Tomás Maestre Gil

Licenciado en Biología (Universidad de Alicante)

Doctor en Biología (Universidad de Alicante)

JURADO

Domingo Alcaraz Segura

Licenciado en Ciencias Ambientales (Universidad de Almería)

Doctor (Universidad de Almería)

JURADO

Martín Osterheld

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD, Biology (Syracuse University)

JURADO

Laura Yahdjian

Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 22 de diciembre de 2016

A mis padres

Agradecimientos

Al INTA por todo el apoyo y las oportunidades recibidas en estos 13 años de trabajo, para mi es un orgullo pertenecer a esta Institución.

A mi Director, Dr. Fernando Maestre, por su generosidad de haberme abierto las puertas de su laboratorio y de su grupo cuando no me conocía. Por haber aceptado ser mi Director y por su inestimable ayuda en todo este proceso.

A mi Co-director, Dr. Martín Aguiar, y a mi Consejero de Estudios, Dr. Esteban Jobbágy, por sus valiosos aportes de ideas y comentarios.

A mi compañero de INTA Bariloche, Donaldo Bran, por su confianza y apoyo permanente desde que ingresé a la Institución ... ¡muchas gracias Donald!.

A mis compañeros patagónicos de INTA, Gabriel Oliva, Daniela Ferrante, Georgina Ciari, Gustavo Buono, Virginia Massara, Viviana Nakamatsu y Jorge Salomone, por las interminables discusiones sobre qué y cómo medir las MARAS. También les agradezco la confianza de permitirme trabajar con los datos de esta red de monitoreo que con tanto esfuerzo hemos consolidado.

A mi compañero del INTA Bariloche, Guillermo Siffredi, por haberme invitado a participar de la primera reunión del “grupo MARAS” en aquellos helados días del invierno de 2004, en Río Mayo.

A mis compañeros del Laboratorio de Teledetección del INTA Bariloche, Fernando Raffo y Fernando Umaña, por ayudarme a resolver muchas preguntas sobre el procesamiento de imágenes satelitales.

A nuestro “auxiliar de primera”, Humberto Moraga, por toda su colaboración en la logística y en el trabajo de campo de las innumerables campañas de instalación de MARAS.

A las más de 100 personas de diversas Instituciones provinciales y nacionales, Universidades, Parques Nacionales, etc., que colaboraron en distintas etapas del desarrollo de la red MARAS. Imposible nombrarlos a todos, pero a todos muchísimas gracias.

A las decenas de productores ganaderos de la región que nos abrieron las puertas y nos permitieron trabajar en sus campos.

A la Escuela para Graduados de la Facultad de Agronomía de la UBA y a sus autoridades, por su buena disposición para aclarar y resolver todas mis dudas durante este largo camino.



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

Publicaciones derivadas de la tesis

- Gaitán, J.J., D. Bran, G. Oliva, G. Ciari, V. Nakamatsu, J. Salomone, D. Ferrante, G. Buono, V. Massara, G. Humano, D. Celdrán, W. Opazo, F.T. Maestre. 2013. Evaluating the performance of multiple remote sensing indices to predict the spatial variability of ecosystem structure and functioning in Patagonian steppes. *Ecological Indicators* 34: 181–191.
- Gaitán, J.J., D. Bran, G. Oliva, F.T. Maestre, M. R. Aguiar, E.G. Jobbágy, G. Buono, D. Ferrante, V. Nakamatsu, G. Ciari, J. Salomone, V. Massara. 2014. Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology* 102: 1419-1428.
- Gaitán, J.J., D. Bran, G. Oliva, F.T. Maestre, M. R. Aguiar, Esteban G. Jobbágy, G. Buono, D. Ferrante, V. Nakamatsu, G. Ciari, J. Salomone, V. Massara. 2014. Plant species richness and shrub cover attenuate drought effects on ecosystem functioning across Patagonian rangelands. *Biology Letters* 10, 20140673.
- Gaitán, J.J., D. Bran, G. Oliva, M.R. Aguiar, G. Buono, D. Ferrante, V. Nakamatsu, G. Ciari, J.M. Salomone, V. Massara, G. García Martínez, F.T. Maestre. Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in Patagonian rangelands. *Land Degradation & Development* (en prensa).

ÍNDICE GENERAL

Capítulo 1. Introducción general.....	1
1.1. Introducción general.....	2
1.2. Importancia de las zonas áridas a nivel global.....	3
1.3. El problema de la desertificación en las zonas áridas.....	6
<i>1.3.1. Definición e importancia.....</i>	<i>6</i>
<i>1.3.2. Superficie afectada.....</i>	<i>7</i>
<i>1.3.3. Causas de la desertificación.....</i>	<i>8</i>
<i>1.3.4. Necesidad de evaluación y monitoreo.....</i>	<i>9</i>
1.4. Área de estudio: la Patagonia argentina.....	10
<i>1.4.1. Características generales.....</i>	<i>10</i>
<i>1.4.2. El uso ganadero en la Patagonia extra-andina.....</i>	<i>12</i>
<i>1.4.3. El problema de la desertificación en la Patagonia extra-andina.....</i>	<i>14</i>
<i>1.4.4. Monitoreo de la desertificación en Patagonia: el sistema MARAS.....</i>	<i>15</i>
1.5. Problemas Centrales.....	19
1.6. Objetivos y organización de la tesis.....	21
Capítulo 2. Evaluación de índices derivados de sensores remotos para predecir la variabilidad espacial de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas en la estepa patagónica.....	23
2.1. Introducción.....	24
2.2. Materiales y métodos.....	28
<i>2.2.1. Área de estudio.....</i>	<i>28</i>

2.2.2. <i>Muestreo de campo</i>	28
2.2.3. <i>Datos de sensores remotos</i>	31
2.2.4. <i>Análisis estadístico</i>	31
2.3. Resultados.....	32
2.4. Discusión y conclusiones.....	41
Capítulo 3. La estructura de la vegetación es tan importante como el clima para explicar el funcionamiento de los ecosistemas en los pastizales naturales de la Patagonia	48
3.1. Introducción.....	49
3.2. Materiales y Métodos.....	53
3.2.1. <i>Área de estudio</i>	53
3.2.2. <i>Datos de la vegetación</i>	55
3.2.3. <i>Datos climáticos</i>	55
<i>Precipitación</i>	55
<i>Temperatura</i>	56
3.2.4. <i>Estimación de ANPP, PUE y PMR</i>	56
3.2.5. <i>Análisis de datos</i>	57
3.3. Resultados.....	59
3.3.1. <i>Relaciones entre el clima y la estructura de la vegetación</i>	59
3.3.2. <i>Efectos directos e indirectos del clima y la estructura de la vegetación sobre ANPP; PUE y PMR</i>	60
3.4. Discusión.....	65
3.4.1. <i>Efectos del clima sobre la estructura de la vegetación</i>	65

3.4.2. <i>Efectos directos e indirectos del clima y la estructura de la vegetación en ANPP, PUE y PMR</i>	67
3.4.3. <i>Sobre las relaciones causa-efecto usando datos observacionales</i>	70
3.5. Conclusiones.....	72
Capítulo 4. La riqueza de especies y la cobertura de arbustos atenúan los efectos de la sequía sobre el funcionamiento de los pastizales naturales de la Patagonia	74
4.1. Introducción.....	75
4.2. Materiales y métodos.....	76
4.2.1. <i>Área de estudio y muestreo de campo</i>	76
4.2.2. <i>Datos climáticos</i>	77
4.2.3. <i>Integral Anual del NDVI (NDVI-I)</i>	78
4.2.4. <i>Análisis de los datos</i>	78
4.3. Resultados.....	78
4.4. Discusión.....	80
Capítulo 5. La aridez y el sobrepastoreo tienen efectos convergentes sobre la estructura y funcionamiento de los pastizales naturales de la Patagonia	83
5.1. Introducción.....	84
5.2. Materiales y métodos.....	88
5.2.1. <i>Área de trabajo</i>	88
5.2.2. <i>Relevamiento de vegetación</i>	88
5.2.3. <i>Medición de los atributos funcionales del suelo</i>	89
5.2.4. <i>Datos climáticos</i>	91
5.2.5. <i>Estimación de la productividad primaria neta aérea (ANPP)</i>	91

5.2.6. <i>Datos de carga animal</i>	92
5.2.7. <i>Análisis de los datos</i>	93
5.3. Resultados.....	94
5.4. Discusión.....	98
5.4.1. <i>Relación entre I-NDVI y la carga animal</i>	98
5.4.2. <i>Índices LFA como indicadores del funcionamiento del suelo</i>	98
5.4.3. <i>Efectos del clima y de la presión de pastoreo sobre atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas</i>	99
5.4.4. <i>Implicancias para el manejo y conservación de los pastizales naturales</i>	103
Capítulo 6. Discusión general y conclusiones	106
6.1. Importancia relativa de factores bióticos y abióticos como controles del funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos.....	107
6.2 Respuesta de los ecosistemas frente a eventos de sequía.....	108
6.3. Efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos.....	109
6.4. Efectos del cambio global sobre los ecosistemas áridos y semiáridos e implicancias para el manejo.....	110
6.4.1. <i>Cambio climático</i>	110
6.4.2. <i>Intensificación de la ganadería</i>	111
6.5. Implicancias para el monitoreo de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia.....	112
6.6. Estudios a futuro.....	118
6.6.1. <i>Estudios a escala subregional</i>	118

6.6.2. <i>Desacople de los efectos antrópicos y de la variabilidad climática sobre la tendencia del NDVI</i>	119
6.6.3. <i>Proyección de los efectos del cambio climáticos sobre los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia</i>	120
6.7. Conclusiones generales.....	122
6.8. Recomendación final.....	123
Bibliografía	124
Anexo 2.I.....	159
Anexo 2.II.....	160
Anexo 2.III.....	161
Anexo 3.I.....	162
Anexo 3.II.....	164
Anexo 3.III.....	165
Anexo 3.IV.....	166
Anexo 4.I.....	168
Anexo 4.II.....	169
Anexo 5.I.....	170
Anexo 5.II.....	171

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Resumen de las características de los índices de vegetación utilizados. NIR, MIR, R y B son los valores de reflectancia en las bandas del infrarrojo cercano, infrarrojo medio, rojo y azul, respectivamente, obtenidos del producto MOD13Q1.....	34
Tabla 2.2. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y la cobertura vegetal. b y a son el origen y la pendiente de los modelos. Los acrónimos de los VIs están definidos en la Tabla 1. Los datos representan las medias \pm el desvío estándar.....	35
Tabla 2.3. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y la riqueza de especies perennes. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.....	36
Tabla 2.4. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y el Índice de Estabilidad. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.....	37
Tabla 2.5. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y el Índice de Infiltración. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.....	38
Tabla 2.6. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y el Índice de Reciclaje de Nutrientes. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.....	39
Tabla 3.1. Atributos estructurales y funcionales de los sitios estudiados (n=311). Las abreviaturas son como en la Figura 3.1.....	54
Tabla 5.1. Efectos estandarizados directos (SDE), indirectos (SIE) y totales (STE) de la aridez y la presión de pastoreo sobre la riqueza de especies y la cobertura de pastos y arbustos palatables y no palatables.....	97

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Ubicación de las zonas áridas, semiáridas y sub-húmedas del mundo. Fuente: Millenium Ecosystem Assessment, 2005.....	5
Figura 1.2. Áreas ecológicas y ubicación de los monitores MARAS en la región patagónica extra-andina.....	18
Figura 1.3. Diseño básico del monitor MARAS (Oliva <i>et al.</i> 2011).....	19
Figura 2.1. Ubicación del área de estudio y de los sitios de muestreo (puntos negros) y los límites de las principales provincias fitogeográficas. Ver León <i>et al.</i> (1998) para una descripción detallada de la vegetación que se encuentra en estas provincias.....	30
Figura 2.2. Ejemplos de regresiones entre los valores medidos a campo y los valores predichos por los modelos para cobertura basal de la vegetación (a), riqueza de plantas perennes (b) e índices LFA de Estabilidad (c), Infiltración (d) y Reciclaje de Nutrientes (e). Ver resumen de las validaciones realizadas de los modelos en las Tablas 2, 3, 4, 5 y 6. La relación 1:1 se muestra como una línea de puntos.....	40
Figura 3.1. Modelo conceptual <i>a priori</i> que muestra las vías por las cuales las variables climáticas pueden afectar directa o indirectamente (a través de su influencia en la estructura de la vegetación) a los atributos funcionales de los ecosistemas. Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. MAT: temperatura media anual. MAP: precipitación media anual. %PSS: proporción de la precipitación que cae en primavera-verano. GC: cobertura de pastos. SC: cobertura de arbustos. SR: riqueza de especies. ANPP: productividad primaria neta aérea. PUE: eficiencia de uso de las precipitaciones. PMR: respuesta marginal a las precipitaciones.....	53
Figura 3.2. Ubicación de los sitios de muestreo (puntos negros), con algunos ejemplos de los tipos de vegetación estudiados.....	54
Figura 3.3. Modelos de ecuaciones estructurales para (a) productividad primaria neta aérea (ANPP), (b) eficiencia de uso de las precipitaciones (PUE) y (c) respuesta marginal a las precipitaciones (PMR). Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. Los números adyacentes a las flechas son coeficientes que indican la magnitud del efecto. La ancho de las flechas es proporcional a la magnitud de los coeficientes. Flechas completas indican relaciones positivas y flechas de puntos indican relaciones negativas. Las relaciones no significativas ($p>0,05$) fueron eliminadas. Las flechas grises indican las relaciones comunes a los tres modelos; los coeficientes asociados a estas flechas son iguales en los tres modelos, y por lo tanto solo se muestran en (a). El r^2 próximo a las variables respuesta indica la proporción de la varianza explicada. Estadísticos de bondad de ajuste: prueba de Chi-cuadrado ($\chi^2=0.18$; $P=0.67$; $df=1$), Índice de Ajuste Normado (NFI=0.99) y Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA<0.0001). * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$. Las abreviaturas son como en la Figura 3.1.....	62
Figura 3.4. Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de la precipitación media anual (MAP), proporción de la precipitación que cae en primavera-verano (%PSS) y la temperatura media anual (MAT) sobre la cobertura de pastos (a), arbustos (b) y la riqueza de especies (c).....	63
Figura 3.5. Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de la precipitación media anual (MAP), proporción de la precipitación que cae en primavera-verano (%PSS), temperatura media anual (MAT), cobertura de pastos (GC) cobertura de arbustos (SC) y la riqueza de especies (SR) sobre indicadores de (a) la productividad primaria neta aérea (ANPP), (b) la eficiencia de uso de las precipitaciones (PUE) y (c) la respuesta marginal a las precipitaciones (PMR).....	64

- Figura 4.1.** Modelo de ecuaciones estructurales que muestra a la influencia de la temperatura media anual (MAT), el índice de severidad de la sequía (DSI), la cobertura de arbustos (SC), la cobertura de pastos (GC) y la riqueza de especies (SR) sobre el cambio en la integral anual del NDVI inducida por un evento de sequía (Δ NDVI-I). Los números adyacentes a las flechas son coeficientes que indican la magnitud del efecto. El ancho de las flechas es proporcional a la magnitud de los coeficientes. Flechas completas indican relaciones positivas y flechas de puntos indican relaciones negativas. Las relaciones no significativas ($p > 0,05$) fueron eliminadas. Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. Estadísticos de bondad de ajuste: prueba de Chi-cuadrado (χ^2), Índice de Ajuste Normado (NFI) y Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$79
- Figura 4.2.** Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de MAT, DSI, GC, SC y SR sobre el cambio en NDVI-I. Las abreviaturas son como en la Figura 4.1.....80
- Figura 5.1.** Ubicación de los sitios de muestreo (puntos rojos), con algunos ejemplos de los tipos de vegetación estudiados.....89
- Figura 5.2.** Relación entre la integral anual del índice NDVI (Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada) y la carga animal en 239 sitios de pastizales naturales de la Patagonia.....94
- Figura 5.3.** Modelos de ecuaciones estructurales para la variable latente ‘Funcionamiento del suelo’. Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. Los números adyacentes a las flechas son coeficientes que indican la magnitud del efecto. El ancho de las flechas es proporcional a la magnitud de los coeficientes. Flechas completas indican relaciones positivas y flechas de puntos indican relaciones negativas. Las relaciones no significativas ($p > 0,05$) fueron eliminadas. El R^2 próximo a las variables respuesta indica la proporción de la varianza explicada. Estadísticos de bondad de ajuste: prueba de Chi-cuadrado ($\chi^2 = 24,96$ ($P = 0,16$, $df = 19$), Índice de Ajuste Normado (NFI = 0,97) y Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA = 0,03). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Índice de estabilidad (STA), Índice de infiltración (INF), Índice de reciclaje de nutrientes (NUT), riqueza de especies (SR), cobertura de arbustos no palatables (US), arbustos palatables (PS), pastos no palatables (UG) y pastos palatables (PG).....96
- Figura 5.4.** Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de las variables predictoras sobre la variable latente ‘Funcionamiento del suelo’. Las abreviaturas son como en la Figura 5.3.....97
- Figura 6.1.** Tendencia de la integral anual del NDVI (NDVI-I) (a) y tasa de aumento o disminución anual de NDVI-I (%) (b) en el período 2000-2014 en la región patagónica (Tomado de Gaitán *et al.*, 2015).....116
- Figura 6.2.** Cambios proyectados en la temperatura y precipitación media anual para el período 2060-2080 en 2 escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (RCP4.5 y RCP 8.5) para la región patagónica. Elaboración propia en base al clima actual (1950-2000) tomado del modelo WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org/current>) y el promedio de las proyecciones realizadas por 17 modelos climáticos globales presentados en el 5° Reporte del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC5, 2013).....121

Abreviaturas

ANPP: productividad primaria neta aérea

APMar-Feb: precipitación acumulada entre marzo y febrero del año siguiente

ARVI: índice de vegetación atmosféricamente resistente

ASTER: radiómetro espacial avanzado de emisiones térmicas y reflexión

BC: cobertura basal de la vegetación

BSL: longitud media de los parches de suelo desnudo

DSI: índice de severidad de la sequía

DVI: índice diferencial de la vegetación

EVI: índice de vegetación mejorado

EVI2: EVI de dos bandas

GC: cobertura de pastos

IA: índice de aridez

LFA: análisis funcional del paisaje

MAP: precipitación media anual

MARAS: monitoreo ambiental para regiones áridas y semiáridas

MAT: temperatura media anual

MCGs: modelos climáticos globales

MERIS: espectrómetro de imágenes de media resolución

MGVI: índice global de vegetación de MERIS

MODIS: espectroradiómetro de imágenes de resolución moderada

MSAVI2: índice de vegetación ajustado al suelo modificado

MTCI: índice de clorofila terrestre de MERIS

NDVI: Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada

NDVI-I: integral anual del NDVI

NDWI: índice diferencial normalizado del agua

NIF: índice de ajuste normado

NP10m: números de parches de vegetación cada 10 metros

PMR: respuesta marginal a las precipitaciones

PPT: precipitación de la estación de crecimiento (julio a junio del año siguiente)

PUE: eficiencia del uso de las precipitaciones

RMSE: raíz cuadrada media del error

RMSEA: error cuadrático medio de aproximación

RVI: índice relación de la vegetación

SAVI: índice de vegetación ajustado al suelo

SC: cobertura de arbustos

SEM: modelos de ecuaciones estructurales

SOC: carbono orgánico del suelo

SR: riqueza de especies

VI: índices de vegetación

VPL: longitud media de los parches de vegetación

VPW: ancho medio de los parches de vegetación

%PSS: proporción de la precipitación que cae en primavera-verano

Título: Atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia y su relación con factores abióticos y el uso antrópico

Resumen: El avance de la desertificación es uno de los mayores problemas que afectan a la Patagonia argentina. El sobrepastoreo y las sequías recurrentes son las principales causas de la desertificación de esta región. De acuerdo a los modelos climáticos, la ocurrencia de sequías tenderá a agravarse en el futuro. Existe poca información acerca de los mecanismos que están detrás de las interacciones entre el cambio climático y la desertificación, así como sobre sus efectos sobre los ecosistemas patagónicos. Una mejor comprensión de estos aspectos ayudaría a monitorear los procesos de desertificación, proyectar sus cambios y estimar mejor sus impactos en el contexto de cambio climático en el que nos encontramos. El objetivo general de esta tesis fue analizar la relación entre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas y su interacción con el clima y el uso antrópico (pastoreo) en los ecosistemas áridos de la Patagonia argentina. El estudio se realizó sobre 320 sitios de la red “Monitoreo Ambiental para Regiones Áridas y Semiáridas” (MARAS), establecida y mantenida por el INTA a partir del año 2007. Los principales hallazgos de esta tesis son: el índice NDVI derivado del sensor MODIS es un buen estimador la estructura (cobertura vegetal) y funcionamiento (indicadores de la funcionalidad del suelo) de los ecosistemas. La estructura de la vegetación explica una porción significativa y única de la variabilidad encontrada en la productividad primaria (PPNA) de los ecosistemas estudiados, que es tan importante como la explicada por el clima a escala regional. La ocurrencia de sequías produce una disminución de la PPNA de los ecosistemas patagónicos, cuya magnitud es mayor cuanto mayor es la severidad de la sequía y la temperatura del sitio. Los efectos de la sequía, no obstante, son atenuados por una mayor riqueza de especies y cobertura de arbustos. La riqueza de especies y la cobertura de pastos (especialmente de las especies palatables) tienen un efecto positivo sobre atributos funcionales del ecosistema como la PPNA y la eficiencia de uso de las precipitaciones. El pastoreo induce una disminución de la riqueza de especies y de la cobertura de pastos palatables, y no lleva a la arbustización del ecosistema. Los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas tienden a converger con los efectos esperados que induciría el incremento de las condiciones de aridez como consecuencia del cambio climático.

Palabras clave: desertificación, cambio climático, pastoreo, monitoreo, riqueza de especies

Title: Structural and functional attributes of arid and semiarid ecosystems of Patagonia and its relation with abiotic factors and the anthropic use

Abstract: The advance of desertification is one of the major environmental problems affecting the Argentinian Patagonia. Overgrazing and recurrent droughts are the main drivers of desertification in this region. According to climate models, the occurrence of drought will increase in the future in drylands worldwide, including those from Patagonia. However, little is known on the mechanisms and interactions of climate change and desertification, and how they will affect the ecosystems of the Patagonian steppe. A better understanding of these aspects can help to monitor desertification processes, project their changes and assess their impact under climate change. The objective of this thesis was to analyze the relationship between structural and functional attributes of ecosystems and their interaction with climate and anthropogenic use (grazing) in dryland ecosystems from Argentinian Patagonia. The study was conducted on 320 sites of the MARAS (acronym of “Monitoreo Ambiental para Regiones Áridas y Semiáridas”) network, installed and maintained by INTA researchers since 2007. The main findings found were: The NDVI index derived from MODIS sensor is a good estimator of structural (plant cover) and functional (surrogates of soil functioning) attributes of ecosystems. Vegetation structural attributes such as species richness and cover explained a significant and unique portion of the variability found in ecosystem functioning at the regional scale, which is as important as that explained by climate. The occurrence of drought causes a decrease in the primary productivity of ecosystems, which is higher as temperature and drought severity increase. Drought effects were attenuated in those sites having higher species richness and shrub cover. Species richness and grass cover (especially palatable species) had a positive effect on functional attributes of the ecosystem such as primary productivity and precipitation-use efficiency. Grazing decreased species richness and the cover of palatable grasses and did not promote shrub encroachment. The effects of grazing on the structure and functioning of ecosystems converged with the expected effects induced increasing aridity due to ongoing global climate change.

Keywords: desertification, climate change, grazing, monitoring, species richness.

Capítulo 1

Introducción general

1.1. Introducción general

El desarrollo de la vida humana en nuestro planeta es totalmente dependiente de los servicios que proveen los ecosistemas. Estos servicios son los beneficios que obtiene la humanidad de los ecosistemas, e incluyen la provisión de alimentos, madera, fibras, agua, la regulación del clima, la satisfacción espiritual, el placer estético, etc. (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Debido al aumento de la población y al aceleramiento del desarrollo tecnológico y de la economía de mercado, fundamentalmente a partir del siglo pasado, los seres humanos han transformado los ecosistemas más rápida y extensamente que en ningún otro período de tiempo de la historia humana con el que se pueda comparar. Esto se debe, en gran medida, a la necesidad de resolver rápidamente las demandas crecientes de alimentos, agua dulce, madera, fibra y combustible (Barnosky *et al.*, 2012). Los cambios realizados en los ecosistemas han contribuido a obtener considerables beneficios netos en el bienestar humano y el desarrollo económico de algunos países. Sin embargo, estos beneficios se han obtenido con crecientes costos consistentes en la degradación de muchos servicios de los ecosistemas (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Actualmente, entre un tercio y la mitad de la superficie terrestre ha sido transformada por acción del hombre, más de la mitad del agua dulce superficial disponible es utilizada por la humanidad (Vitousek *et al.*, 1997) y la concentración de CO₂ en la atmósfera se incrementó desde 280 ppm previo a la revolución industrial hasta 400 ppm en el presente (NOAA, 2015). Las estimaciones actuales, indican que para el año 2050 la población humana aumentará de los actuales 7.200 millones de habitantes a 9.600 millones (ONU, 2014) y la economía mundial se cuadruplicará (The Guardian, 2011). Esto implica un incremento notable en la demanda y el consumo de recursos biológicos y físicos, lo cual tendrá un fuerte impacto en los ecosistemas y los servicios que nos prestan (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). La

creciente presión humana sobre los ecosistemas ha dado lugar a la aparición de nuevos fenómenos globales: pérdida de biodiversidad, cambios climáticos, alteraciones en el ciclo de los elementos, cambios en la cobertura de la tierra etc. En este contexto, los ecosistemas de las zonas áridas, semiáridas y subhúmedas-secas (de aquí en adelante, en esta tesis, nos referiremos a “zonas áridas” al conjunto de las zonas áridas, semiáridas y subhúmedas-secas), que son aquellas que poseen un índice de aridez (IA, obtenido a partir del cociente entre la precipitación anual media y la evapotranspiración potencial media) inferior a 0,65 (Middleton y Thomas, 1997), son especialmente sensibles a estos cambios globales que han dado origen a que en estas tierras emerja una nueva problemática: la desertificación (véase apartado I.2 en esta introducción).

El objetivo general de esta tesis es aumentar nuestro conocimiento sobre los efectos del clima y el uso antrópico (fundamentalmente a través del pastoreo del ganado doméstico) sobre los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas áridos. En este capítulo estableceré el contexto general de la tesis, describiendo las características generales e importancia de las zonas áridas y el problema de la desertificación a nivel global y en la Patagonia argentina en particular. Se describirán los problemas centrales que esta tesis pretende contribuir a resolver y finalmente se presentará la estructura de la tesis con los objetivos específicos a abordar en cada capítulo.

1.2. Importancia de las zonas áridas a nivel global

Los ecosistemas áridos se caracterizan por presentar condiciones climáticas extremas, con precipitación escasa y muy variable, temperaturas extremas y elevada evapotranspiración potencial (Whitford, 2002). En su conjunto, las zonas áridas cubren casi $6090 \cdot 10^6$ hectáreas, o el 41,3 % de la superficie terrestre. Estos ecosistemas incluyen regiones subhúmedas-secas ($0,50 < IA < 0,65$) que cubren el 8,7%; semiáridas ($0,20 < IA <$

0,50) que cubren el 15,2%; áridas ($0,05 < IA < 0,20$) que cubren el 10,6% e hiperáridas ($IA < 0,05$) que cubren el 6,6% de la superficie terrestre (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). La distribución de los ecosistemas áridos en el planeta no es homogénea, se encuentran principalmente a latitudes de 30° norte y sur, en las márgenes occidentales de los continentes y a sotavento de barreras montañosas (Figura 1.1). Los mecanismos responsables de esta distribución incluyen a los patrones de circulación atmosférica, a la estabilización de la baja atmosfera por corrientes oceánicas frías y a la desecación de masas de aire producto de lluvias orográficas (Williams y Balling, 1996). A escala continental, la mayor proporción de zonas áridas se encuentra en Oceanía (donde representan aproximadamente el 75% de la superficie). En África se encuentran predominantemente en el norte y en el sur abarcando un 66% de la superficie del continente. En Asia se hallan principalmente en el sudoeste y centro y representan el 46% de la superficie. En América se hallan en el centro y oeste de Norteamérica y en el oeste y sur de Sudamérica abarcando aproximadamente el 33% de la superficie. En Europa los ecosistemas áridos se encuentran en el sudoeste del continente y representan el 32% de la superficie. Los principales biomas que se encuentran en estas regiones corresponden, en orden de importancia, a: sabanas, pastizales, arbustales y desiertos (Reynolds *et al.*, 2005).

En comparación con ecosistemas forestales, humedales o áreas de cultivo, el potencial de los ecosistemas áridos para secuestrar carbono (C) por unidad de superficie es bajo. Sin embargo su gran representatividad areal hace que la cantidad de C fijado en ellos adquiera importancia a nivel regional y global (Lal, 2004). Los suelos de estos ecosistemas contienen alrededor de 385 Pg de C en el primer metro de profundidad (Jobbágy y Jackson 2000; Safriel y Adeel 2005), lo cual representa aproximadamente un 25% del C almacenado en los suelos a escala global (Eswaran *et al.* 1993; Batjes 1996; Jobbágy y Jackson 2000) y

~40 veces la cantidad de C emitido a la atmósfera debido a actividades humanas, estimada en 9,9 Pg C/año en 2014 (Le Quéré *et al.* 2015). Por otra parte, Poulter *et al.* (2014) hallaron que la variabilidad interanual de la cantidad de C fijado en la tierra y en los océanos está explicada, principalmente, por el crecimiento de la vegetación de los ecosistemas áridos y semiáridos.

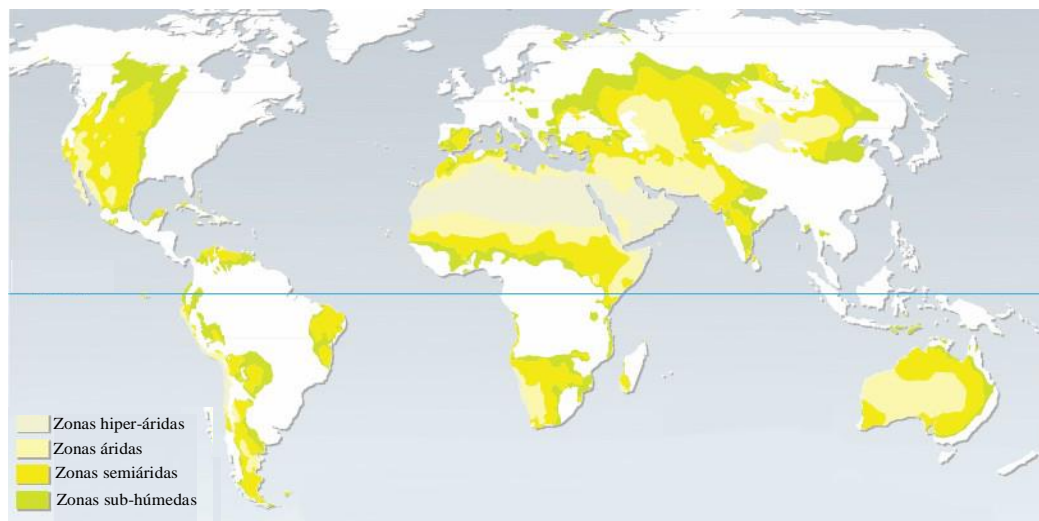


Figura 1.1. Ubicación de las zonas hiper-áridas, áridas, semiáridas y sub-húmedas del mundo. Fuente: Millennium Ecosystem Assessment, 2005.

En el año 2005 se estimaba que en las regiones áridas del planeta habitaban aproximadamente 2000 millones de personas, un 30% de la población mundial (Reynolds *et al.*, 2005), de los cuales el 90% pertenecían a países en vías de desarrollo. Algunos de estos países poseen, a su vez, las tasas de crecimiento poblacional más altas del mundo (UN, 2004). La población rural de estos países depende en gran medida de la utilización de los recursos naturales locales (Reynolds, 2001). En conjunto, estos factores imponen una presión de uso desproporcionadamente alta en comparación con regiones más húmedas (Milchunas y Lauenroth, 1993). En estas regiones, las escasas precipitaciones y su alta variabilidad interanual limitan la productividad y determinan que la mayor parte de estas

tierras no sean cultivables (Whitford, 2002). Solo el 25% de las tierras áridas del mundo se dedican a la agricultura, mientras que más del 65% de las mismas son utilizadas como tierras de pastoreo (“rangelands” en la literatura en inglés), en las cuales la vegetación natural o semi-natural es usada como fuente de forraje por el ganado doméstico (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Las zonas áridas soportan aproximadamente el 50% del stock de ganado del mundo y, por lo tanto, son muy importantes para el suministro de alimentos a escala global (Puigdefábregas, 1998).

1.3. El problema de la desertificación en las zonas áridas

1.3.1. Definición e importancia

Muchos ecosistemas de las zonas áridas son afectados por procesos que inducen cambios rápidos en la cobertura vegetal, la composición de especies, las propiedades del suelo y el funcionamiento hidrológico. Estos cambios conducen a una pérdida o disminución de los servicios ecosistémicos que brindan estas tierras comprometiendo la sostenibilidad de las comunidades que habitan en ellos. El conjunto de procesos que producen estos cambios ha sido denominado desertificación (D’Odorico *et al.*, 2013).

El concepto de desertificación surgió a principios del siglo pasado a partir de la percepción de signos de desecación y avance del desierto del Sahara sobre la zona de transición entre el desierto y la sabana conocida como el Sahel en África Occidental (Stebbing, 1935). La bibliografía clásica le adjudica a Aubreville (1949) el término “desertificación” para nombrar el proceso de tala y quema de bosques y arbustales en regiones sub-húmedas de África y la posterior erosión resultante. Hasta el presente se han propuesto más de cien definiciones de desertificación. Estas definiciones cubren una gran variedad de temas, incluyen distintas escalas espaciales y temporales y a menudo no son compatibles entre sí (Reynolds, 2001). Esta controversia que rodea a su definición se debe

al hecho de que la desertificación es un fenómeno complejo que tiene numerosas facetas, algunas de las cuales no son fácilmente identificables.

El problema de la desertificación en las tierras áridas es generalizado a escala global y ha sido señalado por la Organización de las Naciones Unidas (ONU) como uno de los “aspectos del cambio global más importantes a los que se enfrenta la humanidad”. Prueba de su importancia es el hecho de que la desertificación, al igual que ocurre con el cambio global y la biodiversidad, es objeto de una convención internacional auspiciada por la ONU, la Convención para la Lucha contra la Desertificación (UNCCD; <http://www.unccd.int/en/Pages/default.aspx>). En el marco de esta convención, los países han acordado definir a la desertificación como la “degradación de tierras en ambientes áridos, semiáridos y seco-subhúmedos, resultante de varias causas, incluyendo variaciones climáticas y actividades humanas”; y a su vez define la degradación de tierras como la “pérdida o reducción del potencial de éstas para producir bienes o servicios”. Esta definición es muy útil porque deja claro que la desertificación es un fenómeno que tiene componentes biofísicos y socioeconómicos que afectan al bienestar de las personas, comprende las dos dimensiones del problema (biofísica y socioeconómica), y enfatiza el hecho de que la degradación de la tierra no es equivalente a la degradación del suelo *per se*.

1.3.2. Superficie afectada

Las estimaciones de la superficie afectada por la desertificación muestran grandes variaciones, dependiendo de las definiciones aplicadas y de las metodologías utilizadas para evaluarla (UNEP, 1992; Safriel, 2007; Vogt *et al.*, 2011). Según la comprensión actual, la desertificación es el resultado de complejas interacciones entre factores biofísicos y humanos, los cuales pueden variar en un amplio rango de escalas temporales y espaciales, y cuya cuantificación es extremadamente difícil (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

La falta de una definición clara de la desertificación y de metodologías estandarizadas para evaluar sus causas y consecuencias ha dado como resultado diferencias en las estimaciones de su extensión espacial (Safriel, 2007; Vogt *et al.*, 2011). El Global Assessment of Human Induced Land Degradation (GLASOD) estima que la desertificación afecta a alrededor del 20% de la superficie de las zonas áridas (Oldeman, 1991; Zika *et al.*, 2009). El Millennium Ecosystem Assessment (2005) ha indicado que entre un 10 y 20% de las zonas áridas sufre algún modo de degradación. Sin embargo, otros autores han reportado diferentes estimaciones que van del 10% (Lepers *et al.*, 2005), el 38% (Mabbut *et al.*, 1984), el 64% (Dregne, 1983), y el 71% (Dregne y Chou, 1992), con África y Asia siendo las regiones más afectadas.

1.3.3. Causas de la desertificación

La desertificación se ha atribuido tanto a factores relacionados con las acciones humanas como a eventos climáticos. En la desertificación se halla todo un conjunto de procesos interrelacionados; físicos, biológicos, históricos, económicos, culturales y políticos, cuya manifestación plantea una diversidad de niveles de resolución, tanto en escala espacial como temporal. Por lo tanto, la identificación clara de las causas de la desertificación puede ser severamente obstaculizada por la interacción de los factores antropogénicos y naturales, pero también por la confusión de los cambios cíclicos de corto plazo en el medio ambiente con aquellos que representan la degradación a largo plazo. Por ejemplo, observaciones realizadas a escalas temporales cortas son citadas a menudo como evidencia de que la desertificación está ocurriendo en determinada zona. Muchos de estos estudios ignoran el hecho de que los ecosistemas áridos y semiáridos muestran una elevada variabilidad temporal y que procesos como la pérdida de vegetación debido a una sequía

temporal no es lo mismo ni está necesariamente ligada a la pérdida de la vegetación asociada a la desertificación (Reynolds, 2001; Fuller y Ottke, 2002).

Para una región dada, las causas propuestas para explicar la desertificación, incluyendo el sobrepastoreo, la ocurrencia de sequías y cambio climático, reducción en la frecuencia de fuegos, etc. (Whitford, 2002), son numerosas y frecuentemente generan controversia. Asignar la mayor importancia a una causa es complicado por las interacciones que ocurren entre los factores; por ejemplo, el pastoreo del ganado doméstico reduce la biomasa de pastos y, de esta manera, remueve el combustible fino, reduciendo la frecuencia e intensidad de fuegos, lo cual tiene un efecto positivo sobre los arbustos leñosos llevando a una arbustización del ecosistema. Estas interacciones sinérgicas pueden confundir los efectos individuales de las causas de la desertificación (Scheffer *et al.*, 2001). Sin embargo, a pesar de esto, dado que la ganadería extensiva es el principal uso de las zonas áridas, el sobrepastoreo ha sido señalado como una de las principales causas de la desertificación en varios ecosistemas de estas regiones: las estepas de Inner Mongolia en China (ej. Zhao *et al.*, 2005); los desiertos de Mojave (ej. Schlesinger *et al.*, 1990), Sonora (ej. Bryant *et al.*, 1990) y Chihuahua (ej. Grover *et al.*, 1990) en USA; los desiertos de Karoo y Kalahari en Sudáfrica (ej. Dean *et al.*, 1995), el desierto del Monte (ej. Asner *et al.*, 2003) y la estepa patagónica (ej. Soriano y Movia, 1986) en Argentina. Middleton y Thomas (1997) estiman que aproximadamente el 20% de las zonas áridas se encuentran desertificadas y que, en el 45% de ellas, el sobrepastoreo es la principal causa.

1.3.4. Necesidad de evaluación y monitoreo

Pese a contar con la UNCCD y ser un problema ambiental de primera magnitud científica, política y socioeconómica, la desertificación provoca más desacuerdo y controversia que consenso entre científicos, políticos y gestores del territorio. El Millenium

Ecosystem Assessment (2005) resalta la falta de la necesaria evaluación y monitoreo de la desertificación, y postula que sin una línea de base científicamente robusta y consistente, la identificación de prioridades y el monitoreo de los resultados de las acciones, se ven seriamente restringidos (Verstraete *et al.* 2011; Vogt *et al.* 2011). El establecimiento de programas de seguimiento a largo plazo sería una manera efectiva de evaluar el estado de los recursos naturales y la evolución de los procesos de desertificación. Estos programas serían de gran utilidad para detectar cambios tempranos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que indiquen la presencia de desertificación, lo que permitiría establecer medidas de gestión efectivas y económicamente viables. Sin embargo, la falta de una metodología que permita estimar la extensión, intensidad y evolución de la desertificación de manera objetiva, junto con la utilización caprichosa de las estimaciones existentes por parte de la prensa y el ámbito científico y político (Reynolds y Stafford Smith, 2002; Thomas, 1997), continúan generando escepticismo en la sociedad. Como consecuencia, tanto en la sociedad como en algunos círculos científicos ha crecido la percepción de que éste fenómeno no es más que un mito y se ha llegado a proponer la eliminación del uso del término “desertificación” (Dregne, 1996). A pesar de los evidentes problemas que encierra el término desertificación, su uso en ámbitos científicos, sociales y políticos no ha desaparecido. Este hecho puede constituir una evidencia de que, independientemente de los problemas semánticos en torno a su denominación, los problemas ambientales en las zonas áridas existen (Verón *et al.* 2006).

1.4. Área de estudio: la Patagonia argentina

1.4.1. Características generales

La Patagonia argentina es una vasta región de aproximadamente 80 millones de hectáreas ubicada entre los 36° y 55° de latitud sur y desde el Océano Atlántico hasta la

Cordillera de los Andes. La Patagonia presenta una importante heterogeneidad natural, dada principalmente por dos gradientes climáticos, de precipitaciones y temperaturas. El primero varía en sentido longitudinal, con abundantes lluvias hacia el límite con Chile, que decrecen rápidamente hacia el Este, se estabilizan en el sector central y vuelven a aumentar levemente hacia el Atlántico y el extremo Sur. La cordillera de los Andes constituye una barrera a la penetración de las masas de aire cargadas de humedad procedentes del Pacífico Sur. Estos vientos ascienden por la ladera occidental descargando su humedad, principalmente, en el sector chileno, y al descender por la ladera oriental van descargando la humedad que les resta. Por lo tanto en el sector argentino se observa una rápida disminución de las precipitaciones en sentido oeste-este (de más de 2000 mm en algunos sectores de la cordillera a menos de 200 mm en una distancia de aproximadamente 100 km). El régimen de precipitaciones es de tipo mediterráneo (precipitaciones concentradas en la estación fría). El NE de Patagonia y el extremo Sur son afectados también por el Atlántico y en estos sectores el régimen de precipitaciones no presenta una concentración tan definida a lo largo del año. El gradiente de temperaturas está asociado con la altimetría, con temperaturas más bajas a medida que la altura es mayor, y en menor medida con la latitud. Exceptuando el sector NE, las temperaturas medias anuales están por debajo de los 10°C (Paruelo *et al.* 1998).

La zona de estudio utilizada en esta tesis se centra en la región extra-andina de la Patagonia, que abarca aproximadamente el 90% de la región con excepción de la franja oeste sobre la cordillera de los Andes con clima húmedo y vegetación de bosques caducifolios y perennifolios. Esta región está conformada por serranías, mesetas y planicies bajo un clima semiárido a árido. Los suelos dominantes pertenecen a los órdenes Aridisoles y Entisoles, derivados de sedimentos arenosos de origen eólico y con muy escaso desarrollo

(del Valle, 1998). La vegetación corresponde a las Provincias Fitogeográficas Patagónica y del Monte (Cabrera, 1971; León *et al.* 1998). Esta última ocupa el sector NE (aproximadamente un 25% de la Patagonia extra-andina). La transición de una a otra está dada por el régimen térmico; mientras la temperatura media anual de la Patagónica es de 8 a 10 °C, la del Monte es de 14 a 16 °C. La Provincia Patagónica está formada por estepas gramíneas (géneros *Stipa*, *Festuca* y *Poa* principalmente), arbustivo-gramíneas y arbustivas bajas (géneros *Mulinum*, *Senecio*, *Nassauvia* y *Junellia* entre los principales), con coberturas menores al 60%. En la Provincia del Monte dominan estepas arbustivas altas (géneros *Larrea*, *Prosopis*, *Atriplex*, *Chuquiraga*), con coberturas menores al 40%.

1.4.2. El uso ganadero en la Patagonia extra-andina

La principal actividad agropecuaria en la región patagónica extra-andina es el uso ganadero extensivo, donde los pastizales naturales son utilizados como fuente de forraje para el ganado doméstico (Golluscio *et al.* 1998). Esta actividad comenzó a fines del siglo XIX, luego de las campañas militares que sometieron a los pueblos originarios. Las tierras fueron redistribuidas a través de diferentes leyes y procedimientos, y finalmente ocupadas por distintos actores sociales, que incluyeron desde pobladores originarios relocalizados hasta grandes empresas latifundistas. Esta distribución original generó una estructura fundiaria que en gran parte permanece en la actualidad, más heterogénea en el norte de la Patagonia, que en el sur (Oliva *et al.*, en prensa).

A pocos años de iniciada la actividad, el stock de ganado ovino en la Patagonia alcanzó los 20 millones de cabezas (1912) y se mantuvo por encima de las 15 millones de cabezas hasta fines de los años 50 del siglo pasado. A partir de ese momento, el impacto de la desertificación en la región comenzó a expresarse en la disminución del número de cabezas (Golluscio *et al.* 1998; Andrade, 2002; MINAGRI, 2015). Coincidentemente, a

nivel internacional se redujo el precio de la lana y aumentó el precio de los insumos del sector, lo que provocó una fuerte disminución en la rentabilidad de los establecimientos ganaderos. A principios del siglo XX, la ganadería era la principal actividad económica de la región, pero en la actualidad representa poco más del 5% del Producto Bruto Geográfico. Actualmente la región está escasamente poblada, con unos 2 millones de habitantes concentrados en las ciudades, y apenas 200.000 pobladores en áreas rurales (INDEC 2016). La tierra está dividida en unos 12.500 establecimientos rurales, existiendo una gran variación en el tamaño de los mismos (MECON, 2002). Teniendo en cuenta que la rentabilidad depende en gran medida del tamaño de las majadas, se considera que por debajo de 1000 ovinos, los establecimientos no son empresariales y corresponden a sistemas de economía familiar y de subsistencia. Este tipo de establecimientos representa el 66% del total y están ubicados principalmente en el norte de la Patagonia. Los establecimientos de mayor tamaño (estancias) son importantes porque administran una gran parte de la tierra y de la hacienda; unos 600 establecimientos con más de 6000 animales manejan aproximadamente un 40% de las existencias totales. Actualmente las existencias ganaderas en la región son de alrededor de 9 millones de ovinos, 0,8 millones de cabezas de bovinos, 0,8 millones de caprinos y 0,16 millones de equinos. El ganado bovino se concentra principalmente en el NE de Patagonia y en los valles cordilleranos y el caprino en el norte de la región. Las mayores densidades de herbívoros se dan en los extremos N (Neuquén) y S (Tierra del Fuego), con una carga animal equivalente a 0,6 y 0,8 ovinos por hectárea, respectivamente. La carga animal total es mínima (menos de 0,2 ovinos por hectárea) en la provincia de Santa Cruz, pero influye en este valor una gran extensión de campos abandonados (Oliva *et al.*, en prensa).

1.4.3. El problema de la desertificación en la Patagonia extra-andina

El avance de la desertificación es uno de los mayores problemas ambientales que afectan a la Patagonia extra-andina (del Valle *et al.*, 1998) con fuertes y variadas consecuencias económicas y sociales (Aagesen, 2000; Andrade, 2002; Andrade, 2012). La excesiva presión de pastoreo ha sido señalada como una de las principales causas de la desertificación de estas tierras (León y Aguiar, 1985; Soriano y Movia, 1986; Bertiller y Bisigato, 1998). Los primeros colonos realizaron un manejo de los pastizales naturales basado en experiencias que habían sido generadas en ecosistemas muy diferentes a los cuales pretendieron aplicarse. En general, se habría sobrevalorando la receptividad de los campos de pastoreo, sobrecargando los mismos e induciendo cambios indeseados en los ecosistemas (Paruelo, 1993). Este manejo produjo profundos cambios en la cobertura, proporción de grupos funcionales y composición florística de la vegetación (ej. León y Aguiar, 1985; Soriano, 1988; Perelman *et al.*, 1997; Bisigato y Bertiller, 1997; Bisigato *et al.*, 2005; Tadey, 2009; Peter *et al.*, 2012; Bär Lamas *et al.*, 2013). Estos cambios en la vegetación han acelerado los procesos de erosión hídrica y eólica (Rostagno, 1989; Beeskow *et al.*, 1995; Parizek *et al.*, 2002; Chartier y Rostagno, 2006; Bisigato *et al.*, 2008; Chartier *et al.*, 2011) produciendo cambios en las propiedades edáficas (Mazzarino *et al.*, 1996; Rostagno y Degorgue, 2011) que podrían limitar o impedir la recuperación de la vegetación (Bertiller, 1996; Defossé *et al.*, 1997; Bisigato y Bertiller, 2004) si bien en algunos casos la exclusión del pastoreo ha permitido la recuperación de la vegetación (Funk *et al.*, 2012).

En la década de los 90, en el marco del Proyecto de Cooperación Técnica entre Argentina y Alemania, se realizaron considerables esfuerzos en el análisis y evaluación del estado de la desertificación en la Patagonia (INTA-GTZ, 1995). Se realizaron estudios en

áreas piloto, mediante la interpretación y clasificación de imágenes satelitales y evaluaciones de campo siguiendo la metodología propuesta por FAO (1984). Del Valle *et al.* (1998) extrapolaron la información de las áreas piloto a toda la región, y encontraron que el 94% de la Patagonia presentaba signos de desertificación, 9% en la categoría leve, 17% en la moderada, 35% en la moderada a severa, 23% en la severa y 8,5% en la muy severa. Sin embargo, la metodología de FAO ha recibido numerosas críticas debido a la naturaleza subjetiva de los datos empleados (Agnew y Warren, 1993). Otro problema de esta evaluación es que en la Patagonia prácticamente no existen sitios que no hayan sido pastoreados, y que por tanto sirvan como ecosistemas de referencia. Esto impide discernir aridez de desertificación, lo cual limita la utilidad de la cartografía y la evaluación regional disponible actualmente. Esfuerzos más recientes involucran la utilización de imágenes satelitales y fotografías aéreas con alta resolución espacial (Ares *et al.*, 2003a; Ares *et al.*, 2003b; Blanco *et al.*, 2008; del Valle *et al.*, 2010). No obstante, estos estudios se han realizado en áreas de relativamente reducida extensión y la posibilidad de expandirlos a toda la región es limitada por la disponibilidad de recursos humanos y económicos. Por lo tanto, si bien no se discute que la región patagónica ha sufrido cambios durante el último siglo, que han llevado a la degradación y a la desertificación de algunas zonas, aún se desconoce la extensión y la intensidad de dichos cambios. Probablemente, lo más importante es que tampoco se dispone de un sistema regional que permita seguir la dinámica temporal de largo plazo de los ecosistemas. Este sistema ayudaría a definir con más certeza la extensión y la intensidad del proceso de desertificación.

1.4.4. Monitoreo de la desertificación en Patagonia: el sistema MARAS

La evaluación y ajuste de las prácticas de manejo en zonas áridas y semiáridas bajo uso pastoril, como los pastizales de la Patagonia, requiere de sistemas de monitoreo de la

condición o funcionalidad de los ecosistemas (Pyke *et al.*, 2002; Herrick *et al.*, 2005). La medición directa de la funcionalidad de los ecosistemas, por ejemplo mediante la cuantificación de la retención de agua y nutrientes dentro del paisaje es muy costosa en términos de tiempo y dinero (Valentin *et al.*, 1999). Por lo tanto, en los últimos años se han desarrollado metodologías para el monitoreo de este tipo de ecosistemas basadas en la evaluación de indicadores de fácil y rápida valoración, tales como atributos de la vegetación y características físicas y biológicas de la superficie del suelo relacionados con procesos del ecosistema (Herrick *et al.*, 2005; Tongway y Hindley, 2004).

En los primeros años de la década de 2000, un grupo investigadores de distintas Estaciones Experimentales del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en la Patagonia comenzaron a desarrollar el sistema MARAS (Monitoreo Ambiental para Regiones Áridas y Semiáridas) con la finalidad de contar con un sistema regional de monitoreo a largo plazo que permita detectar la tendencia del proceso de desertificación y proporcione alertas tempranas que ayuden a tomar decisiones de manejo para frenar y revertir el problema. El sistema está basado en la metodología australiana LFA (Landscape Function Analysis) desarrollada por David Tongway y colaboradores (Tongway 1995; Tongway y Hindley, 2004). Hasta el presente se llevan instalados 350 monitores en toda la región (Figura 1.2), desde Neuquén hasta Tierra del Fuego, abarcando un amplio rango de condiciones climáticas (temperatura media anual entre 5 y 16°C, precipitación media anual entre 150 y 800 mm) y de tipos de ecosistemas (incluyendo semidesiertos y estepas gramíneas, arbustivas y arbustivo-gramíneas pertenecientes a dos provincias fitogeográficas: Patagonia y Monte). Esta tesis analiza los datos obtenidos al momento de la instalación de los sitios MARAS y representan la línea base sobre la que se describirá la dinámica temporal. En la práctica, el estado de los ecosistemas en el momento de la

evaluación de los sitios MARAS corresponde al balance de la historia de pastoreo doméstico, regímenes de disturbio (Por ej. erupciones volcánicas, fuegos, etc.) y el clima de las últimas décadas.

El diseño del monitor MARAS consiste de un poste inicial, un trapecio de 5 x 13,5 x 13 metros de lado y tres transectas paralelas (distanciadas a 6,5 metros entre sí) de 50 metros de longitud (Figura 1.3). Desde el poste inicial se toma una fotografía al trapecio, estas fotografías se usan para monitorear en forma cualitativa los cambios de la vegetación. Al estar tomadas desde puntos fijos y utilizando ópticas similares son útiles para ver cambios fisonómicos y complementan los indicadores de cambio de los métodos cuantitativos. Sobre dos de las transectas se realizan censos de vegetación de acuerdo al método de intercepción de puntos (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). En cada transecta se baja una aguja cada 20 cm y se registra el tipo de cobertura interceptada (especie vegetal, suelo desnudo o mantillo). En la transecta restante se registra la longitud de los interparches (zonas abiertas sin vegetación vascular) y la longitud, ancho y altura de los parches vegetados. También sobre esta transecta se realizan evaluaciones de 11 indicadores del estado de la superficie del suelo, en los primeros 10 interparches de la transecta. Los 11 indicadores que definen el estado del suelo, se combinan entonces en tres índices de funcionamiento del suelo (índices LFA): (1) estabilidad o resistencia a la erosión, (2) infiltración o capacidad para almacenar agua y (3) reciclaje de nutrientes. Complementariamente se toman dos muestras compuestas de suelo (0-10 cm de profundidad) de dos micrositios: centro de parches vegetados y centro de interparches. En laboratorio se determinó el contenido de carbono orgánico, nitrógeno total, pH, conductividad eléctrica y textura de estas muestras. Para más detalles sobre la metodología ver el “Manual para la instalación y lectura de monitores MARAS” (Oliva *et al.*, 2011).

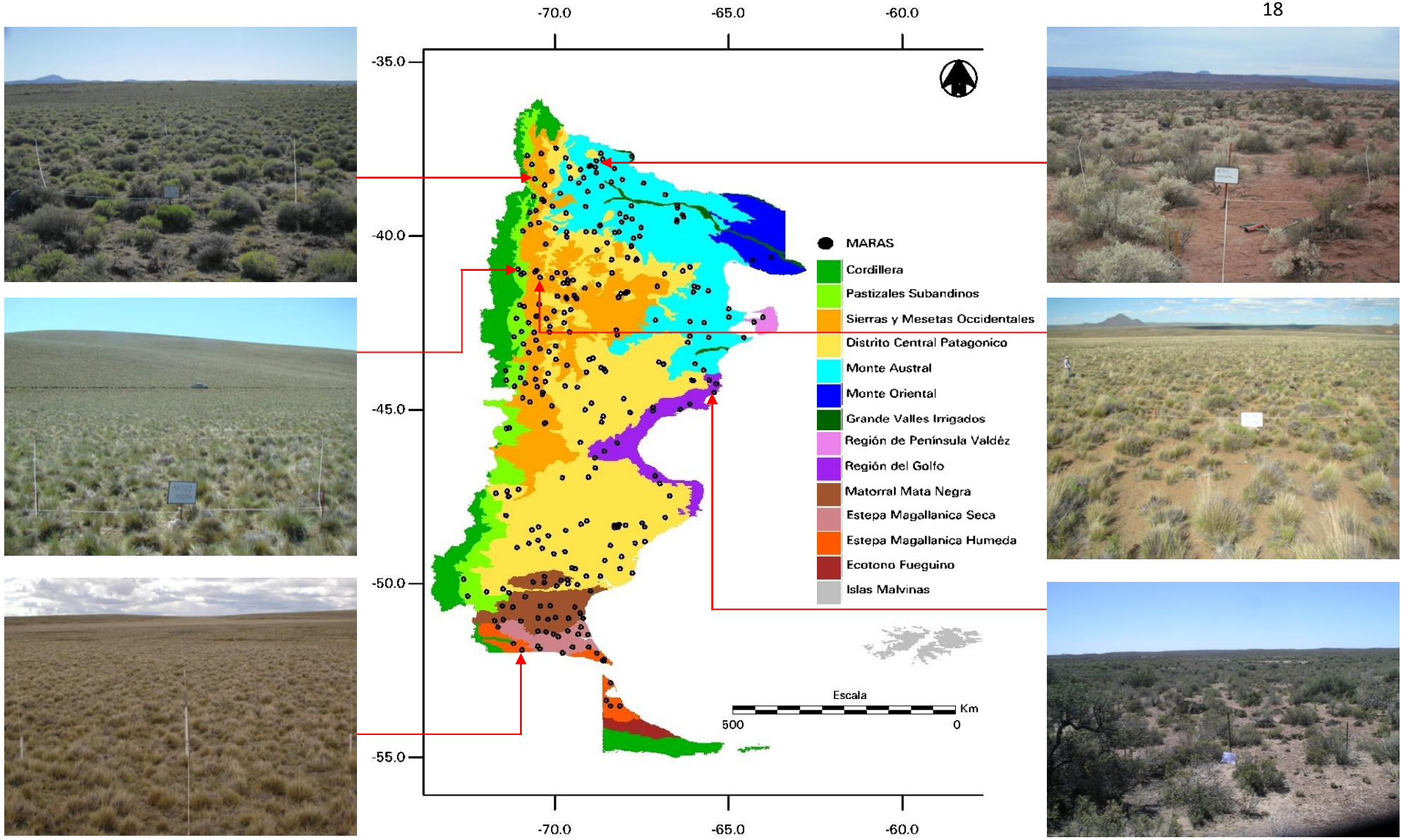


Figura 1.2. Áreas ecológicas y ubicación de los monitores MARAS en la región patagónica extra-andina.

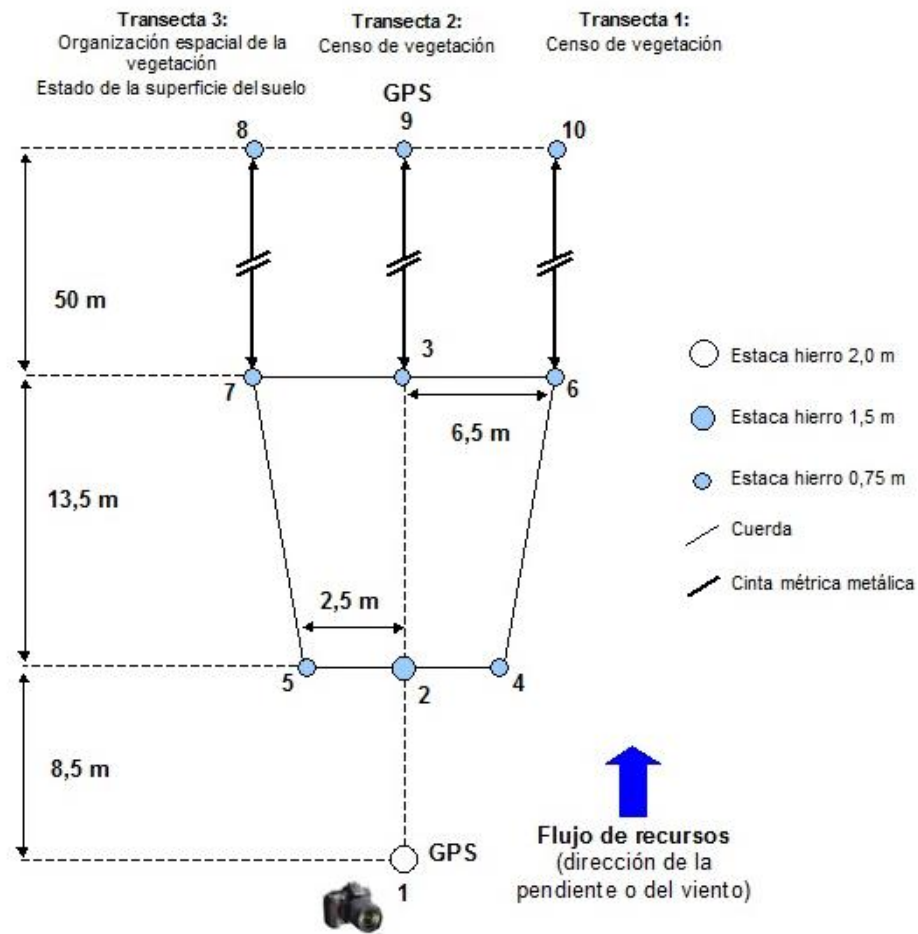


Figura 1.3. Diseño básico del monitor MARAS (Oliva *et al.* 2011).

1.5. Problemas Centrales

El sistema MARAS pretende constituir un sistema de monitoreo a largo plazo del estado y la evolución de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia. La instalación y evaluación de los monitores MARAS es costosa en tiempo y en recursos, lo que limita el número de monitores que podrán ser monitoreados periódicamente. La extrapolación de la información de los mismos hacia áreas más grandes es un objetivo importante del sistema de MARAS. Por lo tanto, esta red de monitoreo basada en indicadores de suelo y vegetación tomados a campo debe ser complementada con índices derivados de sensores

remotos. El uso de estos índices tiene algunas ventajas sobre el uso de indicadores estructurales clásicos (como la riqueza de especies o la fisionomía de la vegetación): i) responden más rápido frente a perturbaciones de origen antrópico o naturales (Milchunas y Lauenroth, 1995) y ii) permiten usar imágenes satelitales para monitorear grandes áreas bajo una aproximación común (Mildrexler *et al.*, 2007). Un elemento clave en la interpretación de los índices obtenidos de sensores remotos es la calibración y validación con datos de vegetación y suelos obtenidos *in situ*, y la red de sitios MARAS ofrece una gran oportunidad para ello.

El sistema MARAS, complementado con datos de sensores remotos, permitirá detectar cambios espacio-temporales en la estructura y funcionamiento de los pastizales naturales de la Patagonia. Estos cambios que ocurren en los ecosistemas están íntimamente relacionados con el cambio climático y el uso antrópico (principalmente el pastoreo del ganado doméstico) y sus efectos sobre la funcionalidad de los ecosistemas están modulados por atributos estructurales de las comunidades (por ejemplo, cobertura vegetal, riqueza de especies, proporción de grupos funcionales tales como pastos y arbustos o especies palatables y no palatables). Comprender los cambios que ocurren en la estructura de los ecosistemas y su impacto en el funcionamiento de los mismos es muy importante dado que su capacidad de proveer servicios ecosistémicos (como producción de forraje para el ganado, secuestro de carbono, regulación hídrica de las cuencas, hábitat para la fauna silvestre, espacios de recreación, etc.) depende, en gran medida, de este funcionamiento (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Para comprender mejor e interpretar estos cambios necesitamos aumentar nuestro conocimiento sobre los impactos que el clima y el uso antrópico poseen sobre los atributos funcionales de los ecosistemas y de qué manera los atributos estructurales de los mismos modulan estas relaciones a escala regional. Esto no es

una tarea sencilla dado que existen interacciones dinámicas y complejas entre los factores que controlan la funcionalidad de los ecosistemas y sería muy difícil evaluarlos mediante estudios manipulativos. La red de sitios MARAS, en la cual se han evaluado los atributos estructurales y funcionales de más de 300 sitios, dispersos en un amplio gradiente de condiciones climáticas y con diferentes intensidades de uso ganadero, es ideal para realizar estudios que aborden estas problemáticas a escala regional. Mejorar nuestra comprensión de las interrelaciones entre el clima, el uso antrópico y la estructura y funcionamiento de los ecosistemas es clave para diseñar prácticas de manejo sustentable de las zonas áridas a nivel global. Por lo tanto, esta tesis, que se realiza a escala regional sobre uno de los ecosistemas áridos más extensos del mundo como lo es la estepa patagónica, además de responder a problemáticas regionales de la Patagonia aportará conocimientos importantes que contribuirán a una mejor comprensión de la ecología de las zonas áridas a nivel global.

1.6. Objetivos y organización de la tesis

El objetivo general de esta tesis es analizar la relación entre los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas y su interacción con el clima y el uso antrópico (pastoreo) en las zonas áridas. La tesis está organizada en seis capítulos. Los objetivos específicos de cada capítulo se describen a continuación.

Capítulo 2: este capítulo tiene dos objetivos: i) evaluar si es posible predecir la variabilidad espacial de la estructura (riqueza de especies y la cobertura vegetal) y del funcionamiento (índices LFA) de los ecosistemas áridos usando índices de vegetación (VIs) obtenidos a partir de datos del sensor MODIS; y ii) evaluar cuál de los VIs es el mejor predictor de estos atributos de los ecosistemas.

Capítulo 3: evaluar la importancia relativa de clima (temperatura y precipitación) y la estructura de la vegetación (riqueza de especies y la cobertura de pastos y arbustos) como

factores de control de indicadores del funcionamiento de los ecosistemas derivados de sensores remotos: la integral anual del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI-I; como indicador de la productividad primaria neta aérea), la eficiencia del uso de las precipitaciones y la respuesta marginal a las precipitaciones.

Capítulo 4: evaluar cómo la severidad de la sequía y la temperatura (factores abióticos) y la estructura de la vegetación (factores bióticos) modulan el impacto de un evento de sequía sobre un indicador del funcionamiento de los ecosistemas: la integral anual del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI-I).

Capítulo 5: este capítulo tiene dos objetivos: i) evaluar cómo la aridez y la presión de pastoreo afectan la estructura de la vegetación (riqueza de especies y cobertura de pastos y arbustos palatables y no palatables) y atributos funcionales de los ecosistemas (índices LFA); y ii) evaluar la relación entre los índices LFA y variables claves asociadas al funcionamiento del suelo (contenido de carbono orgánico, nitrógeno total, arcilla, limo y arena).

Capítulo 6: en este capítulo se discuten en términos generales los principales resultados obtenidos en el marco de esta tesis, se evalúan las futuras aplicaciones que de ellos se derivan y se sintetizan las principales conclusiones.

Evaluación de índices derivados de sensores remotos para predecir la variabilidad espacial de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas en la estepa patagónica

2.1. Introducción

Las zonas áridas cubren aproximadamente el 41% de la superficie de la Tierra y son el hogar de más del 38% de la población mundial (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Debido a las restricciones climáticas, sólo el 25% de las zonas áridas del mundo se dedican a la agricultura, sin embargo, son de vital importancia para la ganadería, ya que el 65% de las zonas áridas son utilizadas para el pastoreo de ganado doméstico sobre la vegetación natural (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Estas áreas representan el 78% de la superficie mundial dedicada al pastoreo (Asner *et al.*, 2004), y soportan más del 50% del ganado doméstico del mundo (Puigdefabregas, 1998).

La gestión y el ajuste de las prácticas de manejo del suelo en las zonas áridas requiere de un monitoreo periódico de la funcionalidad de los ecosistemas (Pyke *et al.*, 2002). Esto es particularmente importante para las zonas que están sujetas a usos del suelo que pueden desencadenar procesos de desertificación, tales como el pastoreo (Asner *et al.*, 2004). La medición *in situ* de la funcionalidad de los ecosistema requiere la evaluación de variables tales como la retención de agua y de nutrientes en los paisajes (Valentin *et al.*, 1999), la productividad de la vegetación (McNaughton *et al.*, 1989) y las propiedades del suelo relacionadas con el ciclo de los nutrientes (Maestre *et al.*, 2012). Estas mediciones demandan mucho tiempo, son costosas y requieren equipos y conocimientos técnicos que pueden no estar siempre disponibles, particularmente en los países en desarrollo. Por lo tanto, las metodologías basadas en indicadores de medición sencilla se están utilizando cada vez con mayor frecuencia en el monitoreo de las zonas áridas (de Soyza *et al.*, 1997; Herrick *et al.*, 2002; Pyke *et. al*, 2002). En las últimas décadas, se han desarrollado una serie de metodologías con este objetivo, las cuales se basan en la medición de atributos estructurales de la vegetación y características de la superficie del suelo relacionadas al

funcionamiento de los ecosistemas (National Research Council, 1994; Herrick *et al.*, 2005; Tongway y Hindley, 2004). Una de estas metodologías que ha atraído más atención a la fecha es el Análisis Funcional del Paisaje (LFA, acrónimo en inglés de Landscape Function Analysis), desarrollada en Australia por David Tongway y colaboradores (Tongway 1995, Tongway y Hindley, 2004). El LFA utiliza atributos de fácil medición de la estructura de la vegetación e indicadores de la superficie del suelo para evaluar la funcionalidad del ecosistema. Estos indicadores se combinan en tres índices (estabilidad, infiltración y reciclaje de nutrientes), que evalúan el grado en que los recursos del suelo tienden a ser conservados, utilizados y reciclados dentro del ecosistema. Varios estudios han demostrado relaciones significativas entre los índices LFA y medidas cuantitativas de estas funciones en varios ecosistemas de diferentes países, entre ellos Australia (Holm *et al.*, 2002), Irán (Ata Rezaei *et al.*, 2006), Sudáfrica (Parker *et al.*, 2009), España (Maestre y Puche, 2009; Mayor y Bautista, 2012) y Túnez (Derbel *et al.*, 2009). La metodología LFA ha sido seleccionada para desarrollar el sistema MARAS (acrónimo de "Monitoreo Ambiental para Regiones Áridas y Semiáridas"), una red, a gran escala, de sitios de monitoreo a largo plazo de la Patagonia argentina. Esta red tienen como objetivo detectar cambios tempranos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que podrían indicar el inicio de procesos de desertificación (Oliva *et al.*, 2011). Los primeros sitios MARAS se establecieron y se midieron en 2008, y hasta principios del año 2013 se habían medido alrededor de 200 MARAS. El esfuerzo y el tiempo necesario para tomar los datos de campo del sistema MARAS es costoso, lo cual limita el número de sitios que se pueden medir de forma rutinaria.

La extrapolación de las mediciones realizadas en parcelas pequeñas hacia áreas más grandes es un objetivo importante del sistema MARAS, al igual que en iniciativas

similares, tales como el Sistema de Monitoreo de los Pastizales del Oeste de Australia (WARMS, en su acrónimo en inglés; Pringle *et al.*, 2006) o el sistema de Evaluación de la Degradación de las Tierras Secas (LADA, en su acrónimo en inglés; Nachtergaele y Licon-Manzur, 2009). Los sensores remotos son herramientas muy importantes para lograr este objetivo (Ludwig *et al.*, 2007; Reynolds *et al.*, 2007). Los datos tomados a campo facilitan la interpretación y extrapolación de las imágenes de satélite, dado que permiten calibrar modelos empíricos que relacionan la estructura y funcionalidad de los ecosistemas con los datos derivados de los sensores remotos (Wessman, 1994).

Los índices de vegetación (VIs), obtenidos de imágenes satelitales, son transformaciones matemáticas de medidas de reflectancia en diferentes bandas espectrales, especialmente las bandas del visible (generalmente rojo) e infrarrojo cercano, y son ampliamente utilizados para obtener información sobre las características de la superficie terrestre (Jackson y Huete, 1991). Con los años, se han propuesto un gran número de VIs de diversa complejidad, cada uno con sus ventajas y limitaciones (Bannari *et al.*, 1995). El VI más comúnmente utilizado es el Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI en inglés, Rouse *et al.*, 1973). Diferentes proporciones de cobertura vegetal y suelo desnudo pueden afectar la relación entre el NDVI y atributos de la vegetación en zonas con escasa vegetación, como las zonas áridas (Huete y Jackson, 1988). El NDVI también es sensible a la atenuación y dispersión por gases atmosféricos y partículas de aerosol (Carlson y Ripley, 1997). Por lo tanto, varios VIs alternativos se han desarrollado para tratar de corregir los efectos del suelo desnudo (por ejemplo, el Índice de Vegetación Ajustado al Suelo -SAVI- Huete, 1988) o la atmósfera (por ejemplo, el Índice de Vegetación Atmosféricamente Resistente -ARVI-, Kaufman y Tanre, 1992). Una amplia gama de sensores remotos se ha utilizado para la construcción de VIs. Entre ellos, el sensor

MODIS (Espectroradiómetro de Imágenes de Resolución Moderada) posee un adecuado balance entre la resolución espacial y temporal, proporcionando productos gratuitos, georeferenciados y corregidos atmosféricamente, con resoluciones espaciales de hasta 250 metros, y con resoluciones temporales que van de uno a 16 días (Justice *et al.*, 1998). Por lo tanto, el uso de imágenes MODIS para calibrar modelos empíricos que relacionen indicadores, medidos a campo, de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas con VIs es muy atractivo, sobre todo cuando existen limitaciones económicas y/o limitaciones técnicas que impiden el uso de las imágenes con mayor resolución espacial.

Estudios recientes han demostrado que el NDVI puede predecir satisfactoriamente los índices LFA en minas restauradas de Australia (Ong *et al.*, 2009) y en pastizales semiáridos de España (García- Gómez y Maestre, 2011). Sin embargo, de acuerdo a nuestro conocimiento, no se han realizado estudios que evalúen la capacidad de otros VIs, además del NDVI, para predecir los índices LFA, u otros atributos de la funcionalidad de los ecosistemas. Nuestro propósito fue realizar esto mediante la evaluación de las relaciones entre los índices LFA, las principales características de la vegetación perenne (cobertura basal y riqueza de especies) y varios VIs obtenidos del sensor MODIS en una gran superficie (800.000 km²) en la estepa patagónica. Los objetivos de este estudio fueron: i) probar si es posible predecir la variabilidad espacial de la estructura (riqueza de especies y la cobertura vegetal) y del funcionamiento (índices LFA) de los ecosistemas, sobre una gran área, usando VIs obtenidos a partir de datos del sensor MODIS, y ii) evaluar cuál de los VIs es el mejor predictor de estos atributos de los ecosistemas.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el sector árido, semiárido y subhúmedo-seco de la Patagonia, en el sur de Argentina. Este sector representa aproximadamente el 90% de la superficie de la Patagonia (a excepción de una franja a lo largo de la cordillera de los Andes en el oeste, con clima húmedo y vegetación de bosques). La precipitación y la temperatura media anual se hallan entre 150 y 600 mm y entre 5 y 16 °C, respectivamente. El paisaje se compone de un sistema de sierras, colinas y mesetas de superficies planas. La vegetación está dominada por estepas arbustivo-graminosas dominadas por arbustos de baja estatura como *Mulinum spinosum* Cav., *Senecio filaginoides* DC., *S. bracteolatus* Hook. & Arn. y *Junellia tridens* (Lag.) Moldenke y gramíneas de los géneros *Stipa*, *Poa* y *Festuca* (Provincia Fitogeográfica Patagonica, Figura 2.1) y por arbustales altos dominados por *Larrea divaricata* Cav., *L. cuneifolia* Cav. y *L. nitida* Cav. (Provincia Fitogeográfica de Monte, Figura 2.1). La vegetación ha sido sobrepastoreada por el ganado doméstico introducido desde principios del siglo XX (León y Aguiar, 1985), dando lugar a la ocurrencia de procesos de desertificación en toda el área de estudio. De acuerdo con la metodología de evaluación de la desertificación de la FAO (FAO, 1984) del Valle *et al.* (1998) estimaron que el 35,4%, el 23,5% y el 8,5% de las estepas patagónicas mostraron un estado de desertificación medio-grave, grave y muy grave, respectivamente.

2.2.2. Muestreo de campo

El estudio se realizó en 194 sitios de la red MARAS ubicados en la Patagonia extrandina (Figura 2.1). Los sitios fueron ubicados dentro de establecimientos ganaderos con un manejo del ganado representativo de la región, y entre 0,5 km y 1,5 km de distancia de las aguadas. Dado que el área muestreada a campo es más pequeña que el tamaño de píxel

MODIS (ver debajo), localizamos los sitios en áreas homogéneas para asegurar que el área muestreada sea representativa de los píxeles MODIS (Anexo 2.I). Se evaluó el estado estructural y funcional de cada sitio mediante el uso de una versión modificada de la metodología LFA (Tongway y Hindley, 2004). Las evaluaciones se llevaron a cabo entre 2008-2012 y se realizaron durante la temporada de crecimiento (septiembre-febrero). En cada sitio, ubicamos tres transectas de 50 metros de longitud orientadas en la dirección del flujo principal de los recursos (pendiente o la dirección del viento). En dos de las transectas, realizamos censos de vegetación con el método de intercepción de puntos (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). En cada transecta, registramos el tipo de intercepción (especie vegetal, suelo desnudo o mantillo) cada 20 cm (500 registros en cada sitio). El número de especies de plantas perennes presentes en las transectas se utilizó como indicador de la riqueza de especies. En la transecta restante, tomamos un registro continuo del comienzo y final de cada parche de vegetación. Además, a cada parche se le midió su ancho máximo perpendicular a la línea de la transecta. A partir de estos datos obtuvimos los siguientes atributos de la estructura de la vegetación: cobertura basal de los parches de vegetación (BC), número de parches de vegetación cada 10 m de transecta (NP10m), longitud (VPL) y ancho (VPW) medio de los parches de vegetación y longitud media de los parches de suelo desnudo (BSL). En los análisis posteriores solo usamos BC dado que está correlacionada con las otras variables ($r_{NP10m} = 0,49$, $p < 0.001$; $r_{VPL} = 0,49$, $p < 0.001$; $r_{VPW} = 0,20$, $p < 0.001$; $r_{BSL} = -0,67$, $p < 0.001$, $n = 194$). También sobre esta transecta, en los primeros 10 parches de suelo desnudo mayores a 40 cm de longitud, se evaluaron 11 indicadores del estado de la superficie del suelo: cobertura total del suelo, cobertura aérea de pastos y arbustos perennes, cobertura, origen y descomposición del mantillo, cobertura de costras biológicas, presencia y rotura de costras, tipo y severidad de erosión, cobertura

de materiales depositados, rugosidad de la superficie del suelo, resistencia mecánica a la perturbación, test de estabilidad de los agregados del suelo y textura al tacto (Oliva *et al.*, 2011). Estos datos se combinaron para obtener los tres índices LFA: estabilidad, infiltración y reciclaje de nutrientes. Los detalles sobre cómo se combinan estos indicadores para obtener los índices LFA ya han sido publicados (Tongway y Hindley, 2004), y por lo tanto no se repetirán aquí.

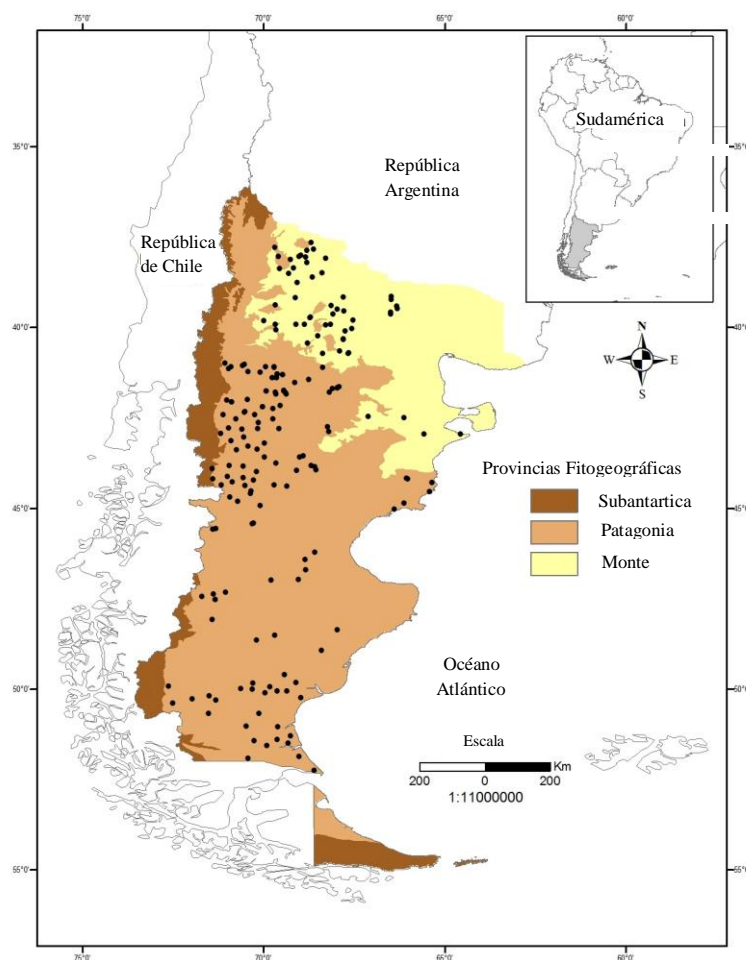


Figura 2.1. Ubicación del área de estudio, de los sitios de muestreo (puntos negros) y los límites de las Provincias Fitogeográficas. Ver León *et al.* (1998) para una descripción detallada de la vegetación que se encuentra en estas provincias.

2.2.3. Datos de sensores remotos

Los datos satelitales para cada sitio fueron adquiridos de MODIS Land Subsets (2010): http://daac.ornl.gov/cgi-bin/MODIS/GLBVIZ_1_Glb/modis_subset_order_global_co15.pl. Se utilizó el producto MOD13Q1, que proporciona 23 datos por año (cada 16 días) con un tamaño de píxel aproximado de 250 m × 250 m. Estos datos están geométrica y atmosféricamente corregidos, e incluyen un índice de calidad (fiabilidad, que van desde la calidad 0 [buena calidad de dato] a 4 [dato faltante]) en base a las condiciones ambientales en las que fue registrado (Justice *et al.*, 1998). Para cada sitio, se utilizaron 12 imágenes del producto MOD13Q1 de la estación de crecimiento (septiembre-febrero) correspondiente al año en que se tomaron los datos de campo. Se obtuvieron los siguientes datos: fiabilidad de los píxeles y reflectancia en las porciones del espectro electromagnético azul (459-479 nm = B) y rojo (R = 620 a 670 nm) visible e infrarrojo cercano (NIR = 841-876) y medio (MIR = 2105-2155 nm). Los datos fueron extraídos para el píxel que contiene el sitio muestreado a campo. Además, para 65 sitios seleccionados al azar, se extrajeron los datos de una matriz de 3 × 3 de píxeles para probar si el área muestreada es homogénea y representativa de un área mayor. Cuando el parámetro de fiabilidad fue mayor que 1, los datos de reflectancia fueron reemplazados por la media de las fechas más cercanas con fiabilidad 0 o 1 para evitar el uso de datos de mala calidad. Esto fue necesario en menos del 5% de los datos. Los datos de reflectancia de las 12 fechas fueron promediados, y este promedio se utilizó para calcular nueve de los VIs más citados en la literatura (por ejemplo, Silleos *et al.*, 2006) y cuyo cálculo es posible a partir de los datos de MODIS (Tabla 2.1).

2.2.4. Análisis estadístico

Utilizamos regresiones lineales para evaluar las relaciones entre los datos de campo (índices LFA y atributos de la vegetación) y los VIs. Para evaluar el resultado de los

modelos de regresión realizados, se utilizó un procedimiento de validación cruzada. Para ello, se seleccionaron al azar 154 sitios (79,4% de nuestra base de datos) para generar cada modelo predictivo y los 40 sitios restantes (20,6%) se destinaron para la validación. Repetimos este proceso 300 veces para calcular el promedio y desviación estándar de los parámetros del modelo y su validación. Mediante la comparación de los valores predichos frente a los valores observados se calcularon los siguientes indicadores (Cohen *et al.*, 2003): la raíz cuadrada media del error (RMSE), coeficiente de variación de RMSE, sesgo general (overall bias), y la relación de varianza (variance ratio). Los análisis estadísticos se realizaron con SPSS para Windows, versión 17.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, EE.UU.).

2.3. Resultados

El área de estudio mostró fuertes contrastes ambientales, lo cual se reflejó en la alta variabilidad de los atributos estructurales de la vegetación: la cobertura basal de los parches de vegetación varió entre 4,5% y 98,5%, y la riqueza de especies de plantas perennes varió entre 2 y 36 especies. También se encontró una alta variabilidad en los tres índices LFA: estabilidad, infiltración y reciclaje de nutrientes, que variaron entre 17,9% y 68,2%, 25,5% y 68,5% y 11,1% y 59,2%, respectivamente (Anexo 2.II).

Hallamos una estrecha relación entre los VIs calculados para el píxel en el que se realizó el muestreo de campo en cada sitio y los VIs calculados como el promedio de una matriz de 3×3 píxeles centrados en el punto de muestreo (Anexo 2.III). Esto sugiere que los sitios de muestreo se ubicaron en zonas suficientemente homogéneas para evitar cualquier desajuste de escala entre el muestreo de campo y los datos MODIS.

En general, las regresiones ajustadas a las variables estructurales y funcionales analizadas mostraron que NDVI, seguido por ARVI y RVI, produjo los coeficientes de determinación (R^2) más altos y el RMSE más bajo y, por lo tanto, fue el mejor predictor de

estos atributos de los ecosistemas (Tablas 2.2-6). Los índices SAVI, MSAVI2, EVI y EVI2 tuvieron una capacidad predictiva intermedia, la cual fue muy similar entre ellos, mientras que DVI fue un predictor generalmente más débil de los atributos evaluados. Finalmente, el índice con capacidad predictiva más pobre fue el NDWI (Tablas 2.2-6).

El NDVI explicó aproximadamente el 30% y el 40% de la variabilidad que se halló en la riqueza de especies (Tabla 2.3 y Figura 2.2b) y en la cobertura basal (Tabla 2.2 y Figura 2.2a), respectivamente. Los modelos ajustados para los índices de LFA de infiltración y reciclaje de nutrientes fueron significativos en el 100% de los casos, y explicaron aproximadamente el 38% y el 50% de la variabilidad hallada, respectivamente (Tablas 2.5 y 2.6, Figuras. 2.2d y 2.2e). El índice de estabilidad se relacionó débilmente con los VIs, dado que NDVI fue capaz de predecir alrededor de un 15% de su variabilidad, y sólo el 63,6% de los modelos de validación fueron significativos (Tabla 2.4 y Figura 2.2c). Para los otros atributos estructurales y funcionales medidos, los modelos ajustados fueron validados con éxito, ya que las relaciones entre los valores predichos y observados fueron significativas en más del 90% de los casos. Las predicciones realizadas a través de NDVI mostraron una media similar a la encontrada en el conjunto de datos observados (el sesgo general fue cercano a cero en todos los casos) y menor variabilidad (la relación de varianzas se halló entre 0,56 y 0,69; Tablas 2.2-6).

Tabla 2.1. Resumen de las características de los índices de vegetación utilizados. NIR, MIR, R y B son los valores de reflectancia en las bandas del infrarrojo cercano, infrarrojo medio, rojo y azul, respectivamente, obtenidos del producto MOD13Q1.

Acronímico del Índice	Algoritmo	Descripción y uso	Referencia
NDVI: Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada	$NIR-R / NIR+R$	Este índice es uno de los más antiguos, más conocido y más frecuentemente usado. La combinación de su formulación que utiliza la diferencia normalizada y el uso de las porciones del espectro donde la clorofila tiene la mayor absorción y reflectancia hacen que sea un índice robusto en un amplio rango de condiciones. Puede, sin embargo, saturarse en condiciones de vegetación densa cuando el índice de área foliar es alto.	Rouse <i>et al.</i> (1973)
RVI: Índice Relación de la Vegetación	NIR/R	Es uno de los índices más simples. RVI es la relación de las bandas de mayor reflectancia y absorción de la clorofila, esto hace que sea un índice fácil de comprender y efectivo en un amplio rango de condiciones.	Jordan (1969)
DVI: Índice Diferencial de la Vegetación	$NIR-R$	Este índice es menos afectado por el suelo desnudo que el NDVI, especialmente cuando la cobertura vegetal es baja. Sin embargo, este índice no da información adecuada cuando las longitudes de onda reflejadas son afectadas por la topografía, la atmósfera o por sombras.	Tucker (1979)
NDWI: Índice Diferencial Normalizado del Agua	$NIR-MIR / NIR+MIR$	Este índice es sensible a los cambios en el contenido de agua en los tejidos vegetales, pero es menos sensible a los efectos de la atmósfera que el NDVI. Al igual que en el NDVI, no elimina por completo los efectos de reflectancia del suelo desnudo.	Gao (1996)
SAVI: Índice de Vegetación Ajustado al Suelo	$NIR-R / (NIR+R+L) * (1+L)$	El SAVI minimiza las variaciones de brillo inducidas por el suelo. L es un factor de corrección que varía entre 0 (cuando la cobertura vegetal es muy alta) a 1 (cuando la cobertura vegetal es muy baja). El valor de L más utilizado normalmente es de 0,5 (cobertura vegetal intermedia).	Huete (1988)
MSAVI2: Índice de Vegetación Ajustado al Suelo Modificado	$[2 * NIR + 1 - ((2 * NIR + 1)^2 - 8 * (NIR - R))^{1/2}] / 2$	Este índice es una modificación del NDVI para zonas con baja cobertura vegetal (< 40%). Es un índice particularmente importante para zonas con suelos que poseen diferente comportamiento espectral. El MSAVI2 elimina la necesidad de la especificación del factor L por parte del usuario.	Qi <i>et al.</i> (1994)
ARVI: Índice de Vegetación Atmosféricamente Resistente	$NIR - (2 * R - B) / NIR + (2 * R - B)$	El índice ARVI introduce una mejora al NDVI al ser un índice relativamente resistente a los agentes atmosféricos (por ejemplo, aerosoles). Utiliza la reflectancia en la banda del azul para corregir la reflectancia en la banda del rojo ocasionada por la dispersión atmosférica. Es un índice especialmente útil en regiones con altos contenidos de aerosoles atmosféricos.	Kaufman, and Tanre (1992)
EVI: Índice de Vegetación Mejorado	$2.5 * NIR - R / (NIR + C1 * R - C2 * B + L)$	Es un índice que mejora el NDVI al tener corregir los efectos del suelo desnudo y de los aerosoles atmosféricos. En el algoritmo del EVI calculado a partir de datos del sensor MODIS, los coeficientes son: L=1, C1 = 6, C2 = 7.5.	Huete <i>et al.</i> (2002)
EVI2: EVI de dos bandas	$2.5 * (NIR - R) / (NIR + 2.4 * R + 1)$	El índice EVI requiere, para su cálculo, la banda del azul y es sensible a las variaciones de reflectancia de la misma, lo cual limita su consistencia a través de diferentes sensores. En cambio, el índice EVI2 no requiere la reflectancia en la banda del azul, dado que ha sido desarrollado aprovechando las propiedades de autocorrelación que existe entre las reflectancias en las bandas del rojo y del azul.	Jiang <i>et al.</i> (2008)

Tabla 2.2. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y la cobertura basal de la vegetación. b y a son el origen y la pendiente de los modelos. Los acrónimos de los VIs están definidos en la Tabla 1. Los datos representan las medias \pm el desvío estándar.

	NDVI	RVI	DVI	NDWI	SAVI	MSAVI	ARVI	EVI	EVI2
Predicción [¶]									
R ²	0.39 \pm 0.03	0.31 \pm 0.04	0.18 \pm 0.03	0.01 \pm 0.01	0.25 \pm 0.03	0.23 \pm 0.03	0.32 \pm 0.04	0.25 \pm 0.03	0.24 \pm 0.03
% de modelos significativos (p<0.05)	100.0	100.0	100.0	2.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
b	1.88 \pm 1.34	-19.45 \pm 3.18	9.47 \pm 1.60	30.60 \pm 0.98	6.36 \pm 1.61	8.27 \pm 1.57	32.03 \pm 2.49	7.27 \pm 1.56	7.58 \pm 1.57
a	154.31 \pm 14.42	33.69 \pm 2.17	386.03 \pm 43.64	-11.29 \pm 21.45	235.92 \pm 25.07	257.81 \pm 28.06	120.51 \pm 12.08	246.19 \pm 26.19	246.61 \pm 26.48
Validación*									
R ²	0.39 \pm 0.13	0.30 \pm 0.14	0.18 \pm 0.10	0.07 \pm 0.07	0.25 \pm 0.11	0.22 \pm 0.11	0.32 \pm 0.13	0.25 \pm 0.11	0.24 \pm 0.11
% de modelos significativos (p<0.05)	98.7	97.4	81.2	24.0	90.9	87.0	96.8	91.6	90.3
RMSE	14.65 \pm 1.39	15.63 \pm 1.73	16.99 \pm 1.75	18.95 \pm 2.54	16.29 \pm 1.66	16.52 \pm 1.69	15.48 \pm 1.59	16.29 \pm 1.68	16.36 \pm 1.67
CV RMSE	0.48 \pm 0.04	0.51 \pm 0.05	0.55 \pm 0.05	0.61 \pm 0.07	0.53 \pm 0.05	0.54 \pm 0.05	0.50 \pm 0.05	0.53 \pm 0.05	0.53 \pm 0.05
Bias	-0.03 \pm 2.62	-0.07 \pm 2.74	-0.09 \pm 2.94	-0.14 \pm 3.32	-0.09 \pm 2.83	-0.09 \pm 2.86	-0.06 \pm 2.73	-0.08 \pm 2.83	-0.09 \pm 2.84
Variance ratio	0.61 \pm 0.10	0.53 \pm 0.13	0.43 \pm 0.09	0.06 \pm 0.07	0.49 \pm 0.10	0.47 \pm 0.10	0.56 \pm 0.10	0.49 \pm 0.10	0.48 \pm 0.10

[¶] n = 154

* n = 40

Tabla 2.3. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y la riqueza de especies perennes. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.

	NDVI	RVI	DVI	NDWI	SAVI	MSAVI	ARVI	EVI	EVI2
Predicción [¶]									
R ²	0.31 ± 0.05	0.30 ± 0.05	0.21 ± 0.04	0.02 ± 0.02	0.26 ± 0.04	0.25 ± 0.04	0.30 ± 0.05	0.27 ± 0.04	0.26 ± 0.04
% de modelos significativos (p<0.05)	100.0	100.0	100.0	51.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
<i>b</i>	5.52 ± 0.56	-1.73 ± 1.14	6.35 ± 0.66	13.53 ± 0.31	5.71 ± 0.64	6.16 ± 0.63	13.55 ± 0.62	5.88 ± 0.62	6.03 ± 0.62
<i>a</i>	40.97 ± 4.66	10.02 ± 0.80	123.99 ± 16.63	11.14 ± 6.12	72.35 ± 9.02	80.54 ± 10.27	34.74 ± 4.02	76.57 ± 9.50	76.17 ± 9.57
Validación*									
R ²	0.30 ± 0.16	0.29 ± 0.16	0.22 ± 0.14	0.07 ± 0.09	0.27 ± 0.15	0.25 ± 0.15	0.29 ± 0.16	0.27 ± 0.16	0.26 ± 0.15
% de modelos significativos (p<0.05)	88.3	86.4	77.3	24.7	85.1	81.8	88.3	85.1	85.1
RMSE	4.65 ± 0.63	4.66 ± 0.60	4.96 ± 0.64	5.56 ± 0.82	4.81 ± 0.62	4.85 ± 0.62	4.69 ± 0.61	4.78 ± 0.61	4.82 ± 0.61
CV RMSE	0.35 ± 0.05	0.35 ± 0.05	0.37 ± 0.05	0.42 ± 0.05	0.36 ± 0.05	0.37 ± 0.05	0.35 ± 0.05	0.36 ± 0.05	0.36 ± 0.05
Bias	0.00 ± 0.81	0.01 ± 0.82	-0.03 ± 0.89	-0.04 ± 1.04	-0.02 ± 0.85	-0.02 ± 0.87	-0.01 ± 0.82	-0.02 ± 0.85	-0.02 ± 0.86
Variance ratio	0.56 ± 0.11	0.55 ± 0.14	0.46 ± 0.12	0.14 ± 0.07	0.52 ± 0.13	0.50 ± 0.13	0.55 ± 0.12	0.52 ± 0.13	0.51 ± 0.13

[¶] n = 154

* n = 40

Tabla 2.4. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y el Índice de Estabilidad. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.

	NDVI	RVI	DVI	NDWI	SAVI	MSAVI	ARVI	EVI	EVI2
Predicción [¶]									
R ²	0.13 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.09 ± 0.02	0.00 ± 0.00	0.11 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.12 ± 0.02	0.11 ± 0.02
% de modelos significativos (p<0.05)	100.0	100.0	100.0	0.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
<i>b</i>	35.53 ± 1.14	28.57 ± 2.60	36.37 ± 1.20	44.76 ± 0.49	35.66 ± 1.22	36.30 ± 1.20	45.31 ± 1.11	35.77 ± 1.21	36.11 ± 1.20
<i>a</i>	49.69 ± 6.89	10.93 ± 1.74	153.29 ± 23.84	-5.16 ± 6.18	88.67 ± 13.20	97.80 ± 15.08	43.70 ± 6.18	94.91 ± 14.24	92.73 ± 14.09
Validación*									
R ²	0.15 ± 0.09	0.14 ± 0.09	0.11 ± 0.08	0.02 ± 0.03	0.13 ± 0.09	0.12 ± 0.08	0.14 ± 0.10	0.14 ± 0.09	0.13 ± 0.09
% de modelos significativos (p<0.05)	63.6	59.7	46.1	3.2	57.8	51.9	71.4	59.7	56.5
RMSE	9.95 ± 0.86	10.12 ± 0.91	10.17 ± 0.94	10.65 ± 0.97	10.05 ± 0.92	10.10 ± 0.93	9.91 ± 0.86	10.02 ± 0.93	10.07 ± 0.92
CV RMSE	0.22 ± 0.02	0.23 ± 0.02	0.23 ± 0.02	0.24 ± 0.02	0.22 ± 0.02	0.23 ± 0.02	0.22 ± 0.02	0.22 ± 0.02	0.22 ± 0.02
Bias	-0.11 ± 1.87	-0.09 ± 1.90	-0.11 ± 1.89	-0.07 ± 2.02	-0.11 ± 1.88	-0.11 ± 1.88	-0.10 ± 1.87	-0.10 ± 1.87	-0.11 ± 1.88
Variance ratio	0.35 ± 0.10	0.31 ± 0.13	0.29 ± 0.09	0.04 ± 0.04	0.33 ± 0.10	0.31 ± 0.10	0.35 ± 0.11	0.33 ± 0.10	0.32 ± 0.10

[¶] n = 154

* n = 40

Tabla 2.5. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y el Índice de Infiltración. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.

	NDVI	RVI	DVI	NDWI	SAVI	MSAVI	ARVI	EVI	EVI2
Predicción [¶]									
R ²	0.36 ± 0.04	0.33 ± 0.04	0.16 ± 0.03	0.02 ± 0.01	0.25 ± 0.03	0.22 ± 0.03	0.34 ± 0.04	0.24 ± 0.03	0.24 ± 0.03
% de modelos significativos (p<0.05)	100.0	100.0	100.0	39.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
<i>b</i>	34.51 ± 0.54	26.12 ± 0.95	37.25 ± 0.66	44.62 ± 0.33	35.79 ± 0.62	36.54 ± 0.61	44.65 ± 0.19	36.17 ± 0.62	36.23 ± 0.60
<i>a</i>	52.49 ± 2.76	12.18 ± 0.62	128.14 ± 12.12	11.45 ± 6.69	82.51 ± 5.92	89.16 ± 6.91	43.72 ± 2.46	85.43 ± 6.32	86.08 ± 6.32
Validación*									
R ²	0.38 ± 0.13	0.35 ± 0.13	0.18 ± 0.11	0.06 ± 0.08	0.26 ± 0.12	0.24 ± 0.12	0.36 ± 0.14	0.26 ± 0.12	0.25 ± 0.12
% de modelos significativos (p<0.05)	99.4	98.7	72.1	18.2	92.9	85.1	98.7	90.3	90.3
RMSE	5.02 ± 0.56	5.15 ± 0.57	5.83 ± 0.68	6.43 ± 0.77	5.51 ± 0.61	5.61 ± 0.63	5.10 ± 0.54	5.53 ± 0.60	5.54 ± 0.61
CV RMSE	0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.13 ± 0.02	0.14 ± 0.02	0.12 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.12 ± 0.01
Bias	-0.20 ± 0.90	-0.21 ± 0.94	-0.22 ± 1.07	-0.23 ± 1.20	-0.22 ± 1.00	-0.22 ± 1.02	-0.22 ± 0.92	-0.22 ± 1.00	-0.22 ± 1.01
Variance ratio	0.61 ± 0.11	0.57 ± 0.13	0.41 ± 0.09	0.12 ± 0.05	0.50 ± 0.11	0.47 ± 0.10	0.58 ± 0.10	0.49 ± 0.11	0.49 ± 0.11

[¶] n = 154

* n = 40

Tabla 2.6. Resumen de los 300 modelos realizados para predecir y validar las relaciones entre los índices de vegetación (VIs) y el Índice de Reciclaje de Nutrientes. El resto de la leyenda es como en la Tabla 2.2.

	NDVI	RVI	DVI	NDWI	SAVI	MSAVI	ARVI	EVI	EVI2
Predicción [¶]									
R ²	0.49 ± 0.03	0.41 ± 0.03	0.28 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.37 ± 0.03	0.33 ± 0.03	0.45 ± 0.04	0.36 ± 0.03	0.35 ± 0.03
% de modelos significativos (p<0.05)	100.0	100.0	100.0	98.3	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
<i>b</i>	14.99 ± 0.60	3.85 ± 1.37	17.66 ± 0.73	29.03 ± 0.45	16.18 ± 0.73	17.18 ± 0.72	29.56 ± 1.26	16.68 ± 0.74	16.84 ± 0.71
<i>a</i>	74.31 ± 6.79	16.83 ± 0.94	203.81 ± 21.38	2.32 ± 9.74	123.01 ± 12.27	134.40 ± 13.73	61.78 ± 5.83	128.06 ± 13.04	128.36 ± 12.96
Validación*									
R ²	0.50 ± 0.11	0.43 ± 0.12	0.29 ± 0.11	0.06 ± 0.06	0.38 ± 0.12	0.35 ± 0.12	0.46 ± 0.13	0.38 ± 0.12	0.37 ± 0.12
% de modelos significativos (p<0.05)	100.0	100.0	96.8	23.4	100.0	100.0	79.0	100.0	100.0
RMSE	5.74 ± 0.58	6.19 ± 0.63	6.89 ± 0.75	8.24 ± 1.03	6.44 ± 0.69	6.60 ± 0.71	5.96 ± 0.64	6.46 ± 0.69	6.49 ± 0.69
CV RMSE	0.20 ± 0.02	0.21 ± 0.02	0.24 ± 0.03	0.28 ± 0.03	0.22 ± 0.02	0.23 ± 0.02	0.21 ± 0.02	0.22 ± 0.02	0.22 ± 0.02
Bias	-0.02 ± 1.02	0.02 ± 1.10	-0.06 ± 1.21	-0.12 ± 1.42	-0.04 ± 1.12	-0.04 ± 1.15	-0.01 ± 1.06	-0.04 ± 1.13	-0.04 ± 1.13
Variance ratio	0.69 ± 0.12	0.63 ± 0.17	0.51 ± 0.11	0.07 ± 0.04	0.59 ± 0.12	0.56 ± 0.12	0.66 ± 0.13	0.59 ± 0.13	0.58 ± 0.12

[¶] n = 154

* n = 40

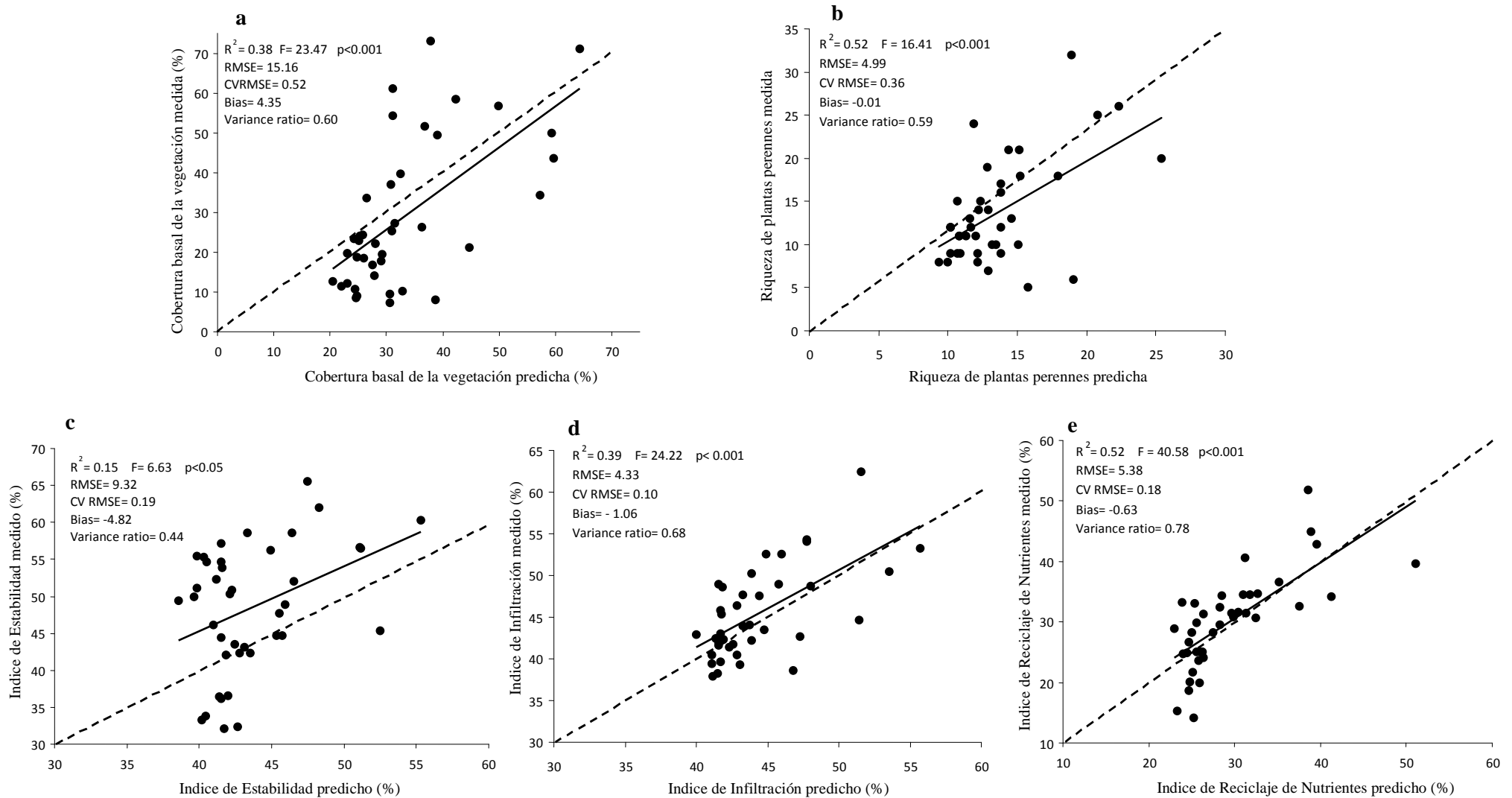


Figura 2.2. Ejemplos de regresiones entre los valores medidos a campo y los valores predichos por los modelos para cobertura basal de la vegetación (a), riqueza de plantas perennes (b) e índices LFA de Estabilidad (c), Infiltración (d) y Reciclaje de Nutrientes (e). Ver resumen de las validaciones realizadas de los modelos en las Tablas 2, 3, 4, 5 y 6. La línea de puntos indica la relación 1:1.

2.4. Discusión y conclusiones

En este estudio, se comparó la capacidad de varios VIs para estimar la variabilidad espacial de atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas. El NDVI fue el índice que mejor predijo la cobertura basal de la vegetación. Esto probablemente se deba a que los otros VIs fallan en resolver las limitaciones que posee el NDVI. El índice SAVI fue desarrollado como un intento de reducir una de estas limitaciones: el efecto del suelo desnudo sobre los datos espectrales. Este índice incluye un factor de ajuste L , el cual es función de la densidad de la vegetación. El valor del factor L es crítico para minimizar los efectos de las propiedades ópticas del suelo sobre la reflectancia de la vegetación. Huete (1988) sugirió un valor óptimo de $L = 0,5$ para sitios con cobertura de vegetación intermedias. Sin embargo, esta asunción no fue muy apropiada para nuestra área de estudio debido a que: i) la geología y suelos de la estepa patagónica son muy heterogéneos (del Valle, 1998), y diferentes suelos tienen diferente comportamiento espectral; y ii) la cobertura vegetal fue muy variable a lo largo del área de estudio (Anexo 2.II). Por lo tanto, esta variabilidad en los suelos y en la cobertura vegetal reduce la fiabilidad de los valores del índice SAVI. En un intento de mejorar el SAVI, Qi *et al.* (1994) desarrollaron el índice MSAVI2, donde el factor L no es constante y varía inversamente con la cantidad de vegetación presente. Sin embargo, esta mejora no evita el ruido causado por los diferentes tipos de suelo. El RVI es matemáticamente equivalente al NDVI, pero Jackson y Huete (1991) mostraron que NDVI es más sensible que el RVI a las bajas coberturas de vegetación, y menos sensible a las altas coberturas. En nuestra área de estudio, donde el 73,7% de los sitios tienen menos de 40% de cobertura vegetal, el NDVI no satura y, por lo tanto, es mejor predictor que RVI. Roujean y Breon (1995) encontraron que el índice DVI fue menos afectado por el suelo desnudo que el NDVI

especialmente a valores bajos de cobertura vegetal. Sin embargo, el DVI fue más afectado por las propiedades espectrales y direccionales del canopy de la vegetación que el NDVI. Los sitios del presente estudio van desde las estepas gramíneas bajas hasta arbustales altos con propiedades del canopy muy diferentes, lo cual puede tener un fuerte efecto sobre el DVI. Para minimizar los efectos de la atmósfera sobre el NDVI, debido a las variaciones en el contenido de aerosoles, Kaufman y Tanre (1992) desarrollaron el índice ARVI, que incluye correcciones para la dispersión molecular y la absorción del ozono. El ARVI es más útil en regiones con alto contenido de aerosoles atmosféricos, incluidas las regiones tropicales contaminadas por el humo proveniente de los desmontes y quemadas para la agricultura. Este no es el caso de la estepa patagónica, donde la atmósfera durante la estación de crecimiento es relativamente transparente. El EVI mejora la sensibilidad en las regiones con vegetación densa, donde el NDVI puede llegar a saturar, y, además, corrige los efectos del suelo desnudo y reduce la influencia de la atmósfera mediante el uso de la reflectancia en la banda del azul (Huete *et al.*, 2002). El EVI2 es similar al EVI, pero no requiere la reflectancia en la banda azul; este índice aprovecha la relación matemática, sin una base física, entre las reflectancias en las longitudes de onda del rojo y del azul (Jiang *et al.*, 2008). El EVI y EVI2 son, por lo tanto, más útiles en aquellas regiones con alta biomasa y/o alto contenido de aerosoles atmosféricos. El NDWI varía de acuerdo con el contenido relativo de agua de las hojas (Gao, 1996), y por lo tanto podría ser útil en la detección de estrés hídrico o sequía. El estado hídrico de la vegetación puede cambiar considerablemente en corto plazo (Schwinning y Sala, 2004) y, por lo tanto, este VI no es un buen indicador de variables más "lentas", tales como las medidas aquí. Esto podría explicar por qué el NDWI fue el predictor más débil de la cobertura basal de la vegetación.

En las zonas áridas, se ha hallado que la cobertura vegetal está relacionada con diferentes indicadores del funcionamiento de los ecosistemas, tales como la reserva y el ciclo de nutrientes del suelo (Maestre y Escudero, 2009), la actividad microbiana (Smith *et al.*, 1994) y la infiltración de agua en el suelo (Vásquez -Méndez *et al.*, 2010). Por lo tanto, no es sorprendente haber encontrado que los VIs (principalmente NDVI) se relacionaron con los índices LFA. Paredes (2011) analizó, en 18 sitios en el sur de la Patagonia, la relación entre la biomasa y cobertura de la vegetación con algunos de los VIs utilizado en este estudio (NDVI, RVI, IVE, SAVI, MSAVI2 y NDWI) y otros no evaluados aquí (OSAVI - Rondeaux *et al.*, 1996- e IPVI -Crippen, 1990-), y también observó que el NDVI fue el VI que mejor se correlacionó con dichos atributos de la vegetación. García-Gómez y Maestre (2011) calibraron los índices LFA y la cobertura vegetal con el NDVI obtenido del Radiómetro Espacial Avanzado de Emisiones Térmicas y Reflexión (ASTER, en inglés), en estepas semiáridas del centro de España. Cuando validaron los modelos ajustados, estos autores encontraron valores de R^2 entre 0,53 y 0,75. En nuestro estudio, el NDVI se relacionó linealmente con los índices LFA de infiltración y reciclaje de nutrientes (R^2 promedio = 0,36 y 0,49, respectivamente), mientras que la relación con el índice de estabilidad fue débil (R^2 promedio = 0,13). En las zonas áridas, la vegetación protege al suelo de los procesos de degradación tales como la erosión hídrica y eólica. Sin embargo, la débil relación entre los VIs y el índice LFA de estabilidad encontrado aquí sugiere que otros factores, además de la vegetación, tienen influencia sobre la estabilidad del suelo. El índice de estabilidad está asociado con la cobertura de vegetación, mantillo, costras biológicas del suelo y fragmentos gruesos (Tongway y Hindley, 2004). Las costras biológicas juegan un papel importante en la estabilización del suelo y en la prevención de la erosión en las zonas áridas (Evans y Johansen, 1999). También se han encontrado

relaciones positivas entre el NDVI y la actividad fotosintética de las costras biológicas (Burgheimer *et al.*, 2006). Esto podría explicar la relación positiva entre el NDVI y el índice de estabilidad hallada por García-Gómez y Maestre (2011), dado que las costras biológicas son abundantes en los ecosistemas estudiados por estos autores, donde pueden llegar a cubrir hasta un 30% del suelo (Maestre *et al.*, 2009, Castillo-Monroy *et al.*, 2011). En nuestra área de estudio, sin embargo, la cobertura de costras biológicas es muy baja (<2 % en todos nuestros sitios de estudio), dado que la textura arenosa del suelo y los fuertes vientos característicos de la región no facilitan el desarrollo de estas comunidades (Belnap y Lange, 2003). La estabilidad del suelo en estos ecosistemas puede, entonces, estar dada por factores abióticos, tales como la formación de los pavimentos de desierto (Cerdà, 2001), que son muy comunes en nuestra área de estudio debido a la prevalencia de la erosión eólica (Rostagno y Degorgue, 2011). Por lo tanto, sitios con diferente cobertura vegetal pueden alcanzar valores similares de índice de estabilidad; en algunos casos, la estabilidad está dada por la cobertura vegetal, y en otros por la presencia de pavimentos de desierto. De manera tal que las variaciones en el índice de estabilidad pueden no estar relacionadas con las variaciones en la cobertura vegetal, y por lo tanto este atributo funcional no se puede predecir satisfactoriamente a partir de los VIs.

El NDVI predijo el 31% de la variabilidad en la riqueza de especies de plantas, un resultado probablemente dado por la relación lineal positiva entre la cobertura vegetal y la riqueza de especies observada en nuestros sitios ($r = 0,60$, $p < 0,001$). Los atributos de la biodiversidad de plantas han sido propuestos como un buen predictor del funcionamiento de los ecosistemas en las zonas áridas (Maestre *et al.*, 2012), y también están relacionados con la aparición de los procesos de desertificación en estas áreas (Jauffret y Lavorel, 2003). La forma de la relación entre la riqueza de especies de plantas y la productividad primaria

neta, la biomasa o la cobertura vegetal, y el mecanismo causal detrás del patrón observado es un tema de gran interés en ecología (Grace, 1999; Waide *et al.*, 1999; Mittelbach *et al.*, 2001). De acuerdo a las hipótesis más difundidas, la riqueza de especies primero se incrementa y luego disminuye con la productividad, produciendo una relación de tipo unimodal (por ejemplo, Grime, 1973; Rosenzweig, 1992). Según Grime (1973), la riqueza máxima se alcanza con un nivel de biomasa de $500 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$. En la estepa patagónica, la biomasa vegetal suele oscilar entre $10 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ y $400 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (Paruelo *et al.*, 2004), por lo que se encontraría dentro del rango donde se podría esperar una relación lineal y positiva entre la riqueza de especies y la biomasa. Esto podría explicar la relación positiva que encontramos en este estudio entre la riqueza de especies de plantas con la cobertura vegetal y el NDVI a escala regional. Independientemente de los mecanismos subyacentes a las relaciones encontradas, que no pueden ser dilucidados con las mediciones tomadas en este estudio, nuestros resultados muestran que los VIs podrían utilizarse para predecir las variaciones en la riqueza de especies en los ecosistemas de las zonas áridas. Dada la importancia de la biodiversidad para la evaluación del funcionamiento de los ecosistemas, son necesarias futuras investigaciones sobre la forma en que se podría monitorear esta variable mediante sensores remotos. Nuestros resultados muestran el potencial de las imágenes MODIS para evaluar la variabilidad de los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas sobre grandes áreas, sin embargo esto tiene algunas limitaciones que deben ser tenidas en cuenta: i) el promedio de los modelos ajustados tiene en todos los casos valores de R^2 menores a 0,50. Modelos con mayor capacidad de predicción podrían ser generados por el uso de herramientas de teledetección más avanzadas, tales como sensores que recogen datos en un gran número de canales espectrales de porciones estrechas del espectro electromagnético. Utilizando este tipo de datos hiperespectrales, los

VIs se podrían mejorar mediante el uso de bandas estrechas que los hagan menos sensible a las variaciones en las condiciones de iluminación, la geometría de observación, las propiedades del suelo y la interferencia atmosférica. Índices desarrollados a partir del sensor Espectrómetro de Imágenes de Media Resolución (MERIS, en inglés), como el MTCI (Índice de Clorofila Terrestre de MERIS, Dash y Curran, 2004) o el MGVI (Índice Global de Vegetación de MERIS, Gobron *et al.*, 1999), pueden ser utilizados como una alternativa a los VIs derivados de MODIS. Las imágenes del sensor MERIS tienen 15 bandas en porciones estrechas (~10 nm) de los sectores visible e infrarrojo cercano del espectro electromagnético, poseen una resolución espacial moderada (tamaño de pixel ~300 m) y una cobertura global con una resolución temporal de dos a tres días (Rast *et al.*, 1999). Sin embargo, este sensor ya no se encuentra operativo (http://www.esa.int/Our_Activities/Observing_the_Earth/Envisat/ESA_declares_end_of_mission_for_Envisat), por lo que el monitoreo a futuro con estos índices no es posible. Otras fuentes de imágenes hiperespectrales, por el momento, son muy costosas y cubren áreas pequeñas, por lo tanto no podrían ser utilizadas para monitorear grandes superficies si no se cuenta con los recursos económicos necesarios, ii) El NDVI puede cambiar rápidamente con las condiciones ambientales (por ejemplo, después de una lluvia), por lo tanto podría no ser un buen indicador de los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas (los cuales cambian más lentamente). Esta limitación podría reducirse usando la media del NDVI de la estación de crecimiento en lugar del NDVI de una sola fecha, tal como realizamos en este estudio, y iii) otra posible limitación de las imágenes MODIS es su resolución espacial (tamaño del pixel de 250 m × 250 m), lo cual podría hacer a estas imágenes inapropiadas para su uso en ecosistemas cuya heterogeneidad espacial posee una escala de grano más fino.

En general, los resultados de este estudio sugieren que los VIs obtenidos del sensor MODIS, y NDVI en particular, pueden ser utilizados para estimar la variabilidad espacial de importantes atributos funcionales y estructurales de los ecosistemas en la estepa patagónica a escala regional. Nuestros resultados son un paso importante hacia la generalización del uso de las imágenes MODIS, las cuales son gratuitas y poseen un buen balance entre la resolución espacial y temporal, para monitorear los cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que podrían estar relacionados con el inicio de los procesos de desertificación en las zonas áridas. Para lograr este objetivo, el siguiente paso será repetir los muestreos de campo en cada sitio, y evaluar el desempeño del NDVI para predecir los cambios temporales medidos en los atributos de los ecosistemas.

La estructura de la vegetación es tan importante como el clima para explicar el funcionamiento de los ecosistemas en los pastizales naturales de la Patagonia

3.1. Introducción

Los ecosistemas de las zonas áridas cubren aproximadamente el 41% de la superficie terrestre y proporcionan hábitat y otros servicios ecosistémicos a un tercio de la población mundial (Millennium Ecosystem Assessment 2005). A nivel global, las zonas áridas son principalmente utilizadas como tierras de pastoreo, en las cuales la vegetación natural es utilizada como fuente de forraje por el ganado doméstico (Asner *et al.* 2004). La productividad primaria neta aérea (ANPP) es un atributo clave de los ecosistemas dado que está estrechamente relacionada con el flujo de energía y los ciclos de carbono y nutrientes (Chase *et al.* 2000), y, por lo tanto, ha sido propuesta como un estimador integral del funcionamiento ecosistémico (McNaughton *et al.* 1989). Una mejor comprensión sobre los factores que controlan la ANPP permitiría avanzar en el conocimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Huxman *et al.* 2004), particularmente en las tierras de pastoreo. En estos ecosistemas, la magnitud y estacionalidad de ANPP determina la disponibilidad de forraje y restringe la capacidad de carga de herbívoros (Oesterheld *et al.* 1992). Por lo tanto, comprender qué factores controlan los patrones espacio-temporales de ANPP puede ayudar en gran medida a los responsables de la gestión del manejo de las tierras de pastoreo a promover un uso más eficiente y sustentable de los pastizales (Graetz 1991). Además, clarificar de qué manera el clima afecta la ANPP es crítico para predecir el impacto del cambio climático global sobre el funcionamiento y la provisión de servicios ecosistémicos de las zonas áridas (Knapp *et al.* 2002).

En los últimos años ha habido un progreso significativo en la comprensión de los factores que controlan la ANPP de las zonas áridas a tanto a escala regional como a escala continental, derivado principalmente de análisis correlativos (por ejemplo, Sala *et al.*, 1988; Paruelo *et al.*, 1999; Bai *et al.*, 2008). Estos estudios han revelado que una gran

proporción de la variación en la ANPP se puede explicar por su relación positiva con la precipitación media anual. Otros dos atributos de los ecosistema que relacionan ANPP y precipitación han sido propuestos: la eficiencia del uso de las precipitaciones (PUE, cociente entre la ANPP anual y la precipitación anual; Le Houérou 1984) y la respuesta marginal a las precipitaciones (PMR, la pendiente de la relación entre la precipitación anual y la ANPP anual; Verón *et al.*, 2005). Le Houérou (1984) propuso que PUE es una medida integral eficaz para evaluar la respuesta de ANPP a los cambios espacio-temporales en la precipitación. Este autor sugiere que PUE tiene un valor estable en las zonas áridas de todo el mundo. En consecuencia, desvíos espacio-temporales del valor medio de PUE podrían ser interpretados como un indicador de desertificación (Justice *et al.*, 1991; Prince *et al.*, 1998). Sin embargo, varios estudios han demostrado que PUE varía con los cambios en las precipitaciones, la temperatura, el contenido de nutrientes y características de la vegetación (Paruelo *et al.*, 1999; Huxman *et al.*, 2004; Bai *et al.*, 2008). Verón *et al.* (2005) demostraron que PUE es una medida de la eficiencia, ya que expresa la cantidad de ANPP derivada de todas las entradas de precipitación, mientras que PMR proporciona información sobre la sensibilidad de la vegetación a los cambios interanuales en la precipitación.

La mayor parte de nuestro conocimiento acerca de los factores que controlan ANPP en las zonas áridas proviene de estudios llevados a cabo a través de gradientes ambientales naturales (por ejemplo, Sala *et al.*, 1988; Paruelo *et al.*, 1999; Ma *et al.*, 2010). Si bien estos gradientes proporcionan una valiosa herramienta para la comprensión de los mecanismos que controlan los procesos ecosistémicos, tales como ANPP (Sagarin y Pauchard, 2010), múltiples factores bióticos y abióticos co-varían a lo largo de los gradientes naturales, y a menudo es difícil separar sus efectos independientes. Esto puede

conducir a errores en la interpretación de algunos resultados; por ejemplo, algunos estudios han demostrado que PUE disminuye (Huxman *et al.*, 2004) o aumenta (Bai *et al.*, 2008) con el incremento de la precipitación media anual. Estos resultados contrastantes pueden deberse a que otros factores de control pueden confundir los efectos de la precipitación sobre ANPP y PUE. Algunos de estos factores son características estructurales de la vegetación, tales como la riqueza de especies y el balance entre pastos y arbustos, los cuales desempeñan un rol importante como factores de control del funcionamiento de los ecosistemas en las zonas áridas (Aguiar *et al.*, 1996; Eldridge *et al.*, 2011; Maestre *et al.*, 2012). De hecho, atributos tales como la riqueza de especies a menudo han sido propuestos como críticos para mantener y mejorar ANPP y funciones relacionadas de los ecosistemas en los pastizales en todo el mundo (por ejemplo, Flombaun y Sala, 2008; Zavaleta *et al.*, 2010). Del mismo modo, la densidad de plantas ha sido hallada como un factor de control significativo de la respuesta de ANPP frente a eventos de sequía en pastizales semiáridos (Yahdjian y Sala, 2006). A pesar de la reconocida importancia de la estructura de la vegetación como un importante control del funcionamiento de los ecosistemas, en la actualidad faltan estudios que evalúen cómo la riqueza de especies y la cobertura modulan el control que ejerce el clima sobre ANPP, PUE y PMR a escala regional. Tales estudios son necesarios para mejorar la precisión de los modelos que tienen como objetivo predecir los cambios en ANPP en respuesta al clima (por ejemplo, Lee *et al.*, 2010), en particular en el contexto de los cambios rápidos que están ocurriendo en el clima y en la vegetación (Grimm *et al.* 2013).

En este estudio se evaluó la importancia relativa de factores abióticos (clima) y bióticos (estructura de la vegetación) como controles de las variaciones regionales en ANPP, PUE y PMR. Para ello, aprovechamos la heterogeneidad en la estructura de la

vegetación y la amplia variación climática que se encuentran en los pastizales naturales de la Patagonia, uno de los ecosistemas de tierras de pastoreo más grandes del mundo. Específicamente, se evaluó cómo la temperatura y la cantidad y distribución estacional de la precipitación pueden interactuar con la cobertura de pastos y arbustos y con la riqueza de especies para influir sobre ANPP, PUE y PMR; para ello se utilizó un modelo *a priori* de causas-efectos (Figura 3.1) y se analizó mediante modelos de ecuaciones estructurales (SEM; Grace, 2006). El modelo *a priori* se basa en el conocimiento generado en estudios anteriores, tanto experimentales como observacionales, realizados en varios ecosistemas de zonas áridas del mundo (por ejemplo, Sala *et al.*, 1988; Paruelo *et al.*, 1999; Bai *et al.*, 2008; Flombaum y Sala, 2008; Zavaleta *et al.*, 2010). En los ecosistemas relativamente poco disturbados, el clima ejerce el principal control sobre la estructura y funcionamiento del ecosistema a escalas geográficas amplias (Chapin *et al.*, 2011). Sin embargo, en los pastizales de Patagonia, más de 100 años de pastoreo han inducido fuertes cambios en la estructura de los ecosistemas (por ejemplo, León y Aguiar, 1985; Bisigato y Bertiller, 1997), lo cual podría debilitar la relación entre el clima y la estructura de la vegetación, y por lo tanto incrementar el rol de los atributos estructurales como factores de control del funcionamiento de los ecosistemas. Por tanto, nuestra hipótesis es que la estructura de la vegetación es tan importante como el clima como factor de control de las variaciones en ANPP, PUE y PMR de los pastizales naturales de la Patagonia.

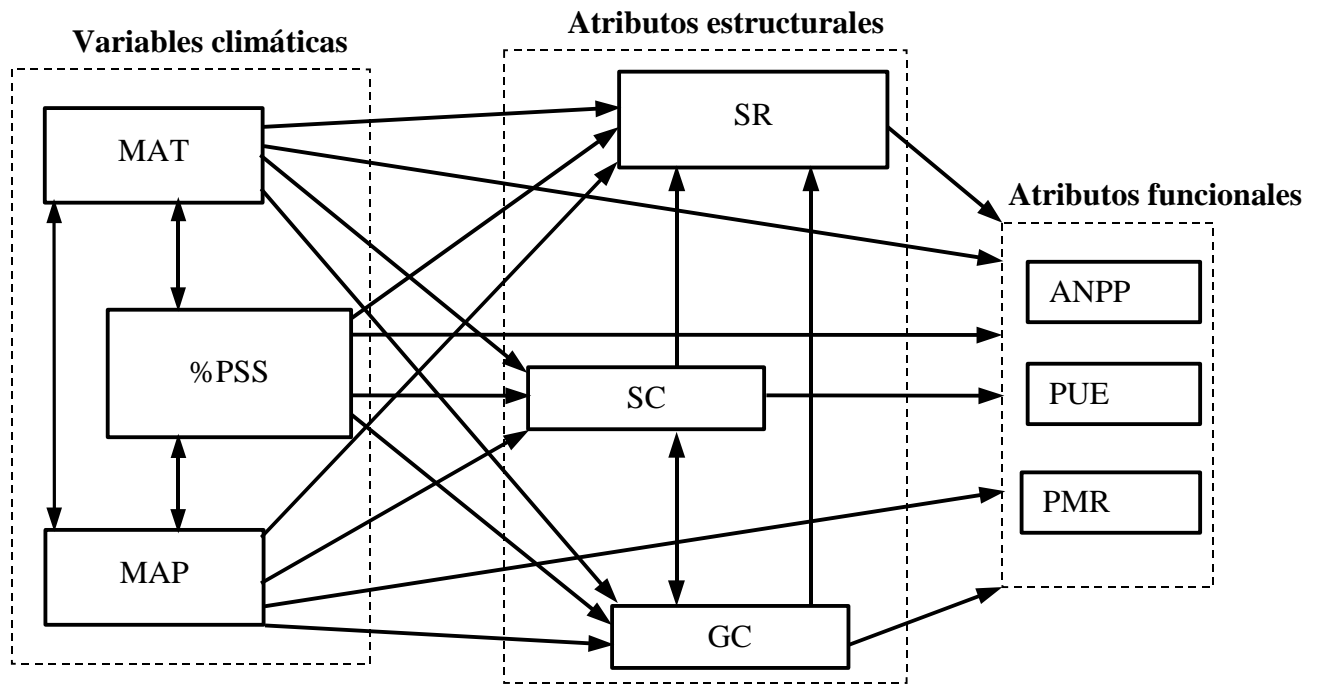


Figura 3.1. Modelo conceptual *a priori* que muestra las vías por las cuales las variables climáticas pueden afectar directa o indirectamente (a través de su influencia en la estructura de la vegetación) a los atributos funcionales de los ecosistemas. Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. MAT: temperatura media anual. MAP: precipitación media anual. %PSS: proporción de la precipitación que cae en primavera-verano. GC: cobertura de pastos. SC: cobertura de arbustos. SR: riqueza de especies. ANPP: productividad primaria neta aérea. PUE: eficiencia de uso de las precipitaciones. PMR: respuesta marginal a las precipitaciones.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Área de estudio

El área de estudio comprende aproximadamente 800.000 km² que representan el 90% de la superficie de la región patagónica (sur de la República Argentina, Figura 3.2, Tabla 3.1). La vegetación está dominada por estepas gramíneas, estepas arbustivo-gramíneas, arbustales y semidesiertos (Soriano, 1956). Los suelos dominantes son de texturas arenosas y franco-arenosas y pertenecen principalmente a los ordenes Aridisoles y Entisoles (del Valle, 1998). La precipitación y la temperatura media anual se hallan entre 100 y 750 mm y entre 4.5°C y 16°C, respectivamente. El pastoreo con herbívoros domésticos es el uso antrópico más extendido en la región.

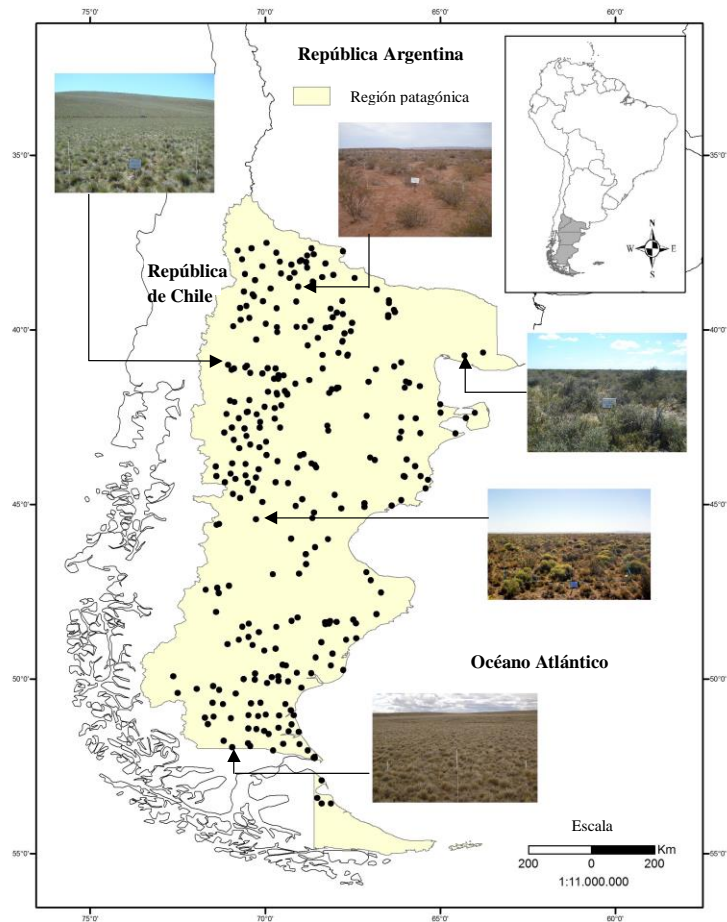


Figura 3.2. Ubicación de los sitios de muestreo (puntos negros), con algunos ejemplos de los tipos de vegetación estudiados.

Tabla 3.1. Atributos estructurales y funcionales de los sitios estudiados (n=311). Las abreviaturas son como en la Figura 3.1.

Variable	Media	Desvío estandar	Mínimo	Máximo
MAP (mm.año ⁻¹)	261.8	107.5	110	742
%PSS	40.8	6.9	24.2	55.0
MAT (°C)	9.6	2.4	4.7	15.5
GC (%)	17.9	16.6	0	93.4
SC (%)	21.5	11.2	0	65.6
SR (número de especies)	15	6.8	2	40
ANPP (sin unidades)	5.2	1.8	2.3	12.9
PUE × 10 ³ (sin unidades)	21.0	6.7	7.1	52.4
PMR × 10 ³ (sin unidades)	4.0	2.2	0.057	13.6

3.2.2. Datos de la vegetación

Se estudiaron 311 sitios, que forman parte de la red MARAS (acrónimo de “Monitoreo Ambiental para Zonas Áridas y Semiáridas”) (Figura 3.2; Oliva *et al.*, 2011). Los sitios están ubicados en zonas planas (pendiente <10%) dentro de establecimientos ganaderos que poseen la diversidad de ganado y el tipo de manejo de los pastizales típicos de la región. Dado que el área muestreada en cada sitio es más pequeña que el tamaño de píxel del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) que se utilizó para estimar ANPP (ver más abajo), los sitios de muestreo fueron ubicados en áreas homogéneas para asegurar que el área muestreada sea representativa de los píxeles de MODIS (Gaitán *et al.*, 2013). Dentro de cada sitio, se colocaron dos transectas de 50 m de largo sobre las cuales se realizó el censo de vegetación de acuerdo al método de intercepción de puntos (Müller-Dombois y Ellenberg 1974). A lo largo de cada transecta, se registró el tipo cobertura (especies de plantas, suelo desnudo o mantillo) interceptada cada 20 cm (500 registros por sitio). El número de especies de plantas perennes registrado en estas transectas se utilizó como indicador de la riqueza de especies. El porcentaje de cobertura de una especie dada se calculó como el número total de registros para esa especie en relación a los 500 registros del sitio. Los datos de cobertura de cada especie fueron agrupados en dos grupos funcionales: pastos y arbustos; los cuales representaron el 94,4% \pm 7,6 (media \pm desviación estándar) de la cobertura total de la vegetación en el total de los sitios de estudio.

3.2.3. Datos climáticos

Precipitación

Se obtuvieron mapas mensuales de precipitación a lo largo del área de estudio desde enero de 2000 hasta diciembre de 2011 mediante la interpolación de datos de

precipitación mensual de 185 estaciones meteorológicas utilizando el método Ordinary Kriging (Goovaerts 1997, ver Anexo 3.I). A partir de estos mapas, se extrajeron los datos de precipitación mensual estimada para cada sitio y se calculó la precipitación media anual y la proporción de la precipitación anual que cae durante la primavera y el verano (octubre-marzo).

Temperatura

La temperatura para cada sitio se estimó utilizando el producto del sensor MODIS “Land Surface Temperature (LST) and Emissivity” (MOD11A2), que proporciona estimaciones de temperatura del día y la noche con una resolución espacial de un kilómetro cada ocho días (Wan y Li 1997). Las estimaciones de temperatura derivadas de MOD11A2 son un muy buen indicador de la temperatura registrada en estaciones climáticas del área de estudio ($r^2 = 0,93$; Gaitán *et al.*, 2011). Por lo tanto, se utilizaron los datos MOD11A2 para obtener la temperatura media anual del período 2000-2011 para cada sitio.

3.2.4. Estimación de ANPP, PUE y PMR

Se utilizó el Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI) para estimar la ANPP en nuestros sitios de estudio. Varios estudios han demostrado que la integral anual del NDVI (NDVI-I) es un buen estimador de ANPP (Tucker *et al.*, 1983; Prince, 1991). En la estepa patagónica, Paruelo *et al.* (2004) encontraron una relación altamente significativa ($r^2 = 0,84$; $p < 0,001$) entre el NDVI y la ANPP medida a través de cortes de biomasa. Los datos de NDVI para cada sitio fueron adquiridos utilizando el producto MOD13Q1 del sensor MODIS, que proporciona 23 datos por año (cada 16 días) con un tamaño de píxel de 250 m × 250 m. Estos datos están geométrica y atmosféricamente corregidos, e incluyen un índice de fiabilidad de la calidad de los datos en función de las condiciones ambientales en las que fueron registrados. Este índice de

fiabilidad varía entre 0 (dato de buena calidad) hasta 4 (dato ausente o de mala calidad) (Justice *et al.* 2002). Como sustituto de la ANPP para las 11 estaciones de crecimiento (2000-2001 a 2010 -2011), se calculó NDVI-I como la sumatoria de los 23 datos de NDVI desde julio hasta junio del año siguiente. Cuando el índice de fiabilidad del pixel fue mayor que 1, y para evitar el uso de datos de mala calidad, los datos de NDVI fueron sustituidos por la media de las fechas más cercanas con índice de 0 o 1. Este reemplazo fue necesario en menos del 5% de los datos utilizados.

Se calculó PUE para cada sitio como el cociente entre la ANPP media de las 11 estaciones de crecimiento y su correspondiente precipitación media anual. Para calcular PMR, primero se analizó la relación entre la precipitación anual y la ANPP mediante regresión lineal simple. Para ello, 70 períodos diferentes de precipitaciones acumuladas, que van desde 6 a 12 meses, fueron considerados (Anexo 3.II). La precipitación acumulada durante los doce meses de marzo a febrero del año siguiente ($AP_{\text{Mar-Feb}}$) fue el período que mejor explicó las variaciones interanuales de ANPP (r^2 medio = 0,41; $p < 0,05$ en el 72% de los sitios estudiados; Anexo 3.II). Por lo tanto, la PMR para cada sitio se calculó como la pendiente de la regresión lineal entre $AP_{\text{Mar-Feb}}$ y ANPP.

3.2.5. Análisis de datos

Se utilizó SEM para evaluar la importancia relativa y los efectos directos e indirectos del clima y la estructura de la vegetación (riqueza de especies y cobertura de pastos y arbustos) como factores de control de las variaciones en ANPP, PUE y PMR (Figura 3.1). No se incluyeron en el modelo *a priori* variables estructurales tales como la relación entre especies C_3 and C_4 y la cobertura y diversidad de especies anuales dado que solo tres especies de pastos C_4 fueron halladas en nuestros sitios de estudio (lo cual corresponde a menos del 4% del número de especies de pastos registradas) y la cobertura

media de especies anuales fue inferior al 1%. Se construyeron modelos separados para ANPP, PUE y PMR. Se utilizaron los estadísticos χ^2 , el Índice de Ajuste Normado (NIF) y el Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA) como medidas de la bondad de ajuste del modelo a nuestros datos (Grace, 2006). La estimación de los coeficientes del modelo se realizó mediante la técnica de máxima verosimilitud, estos coeficientes son equivalentes al coeficiente de regresión parcial estandarizado, y se interpretan como el efecto relativo de una variable sobre otra (Grace, 2006).

Para tener en cuenta los posibles efectos causados por la estructura espacial de los datos, se analizó la autocorrelación espacial de los residuales de los modelos SEM realizados. Dado que se halló autocorrelación espacial a escalas espaciales pequeñas en estos residuos (Anexo 3.III), se realizaron modelos SEM adicionales en los que solo se incluyeron sitios separados por distancias mayores a 40 km, que es la distancia en la cual la autocorrelación espacial en ANPP, PUE y PMR fue más fuerte (según el análisis de correlogramas, datos no mostrados). Los residuales de estos modelos SEM reducidos, realizados con 192 sitios, no mostraron autocorrelación espacial (Anexo 3.III) Los coeficientes de estos modelos fueron muy similares a los de los modelos que incluyeron todos los sitios (Anexo 3.IV). Por lo tanto, concluimos que la autocorrelación espacial observada a escalas espaciales pequeñas no afectó significativamente nuestros resultados, y por lo tanto, en este estudio, sólo presentamos los resultados de los modelos que contienen todos los sitios de muestreo.

El análisis de Ordinary kriging fue realizado con ArcGIS 10.0 (ESRI, 2011), el análisis SEM fue realizado con AMOS 18.0.0 (SPSS 2009) y el análisis de autocorrelación fue realizado con GS⁺ Version 9 (Gamma Software Design, 2008).

3.3. Resultados

El modelo *a priori* SEM explicó entre el 50% y el 60% de la variación en la cobertura de pastos y en la riqueza de especies; en cambio, sólo fue capaz de explicar menos del 15% de la variación en la cobertura de arbustos. Además, los SEM explicaron más del 60% de la variación hallada en ANPP y PUE, mientras que sólo explicaron ~30% de la variación en PMR.

3.3.1. Relaciones entre el clima y la estructura de la vegetación

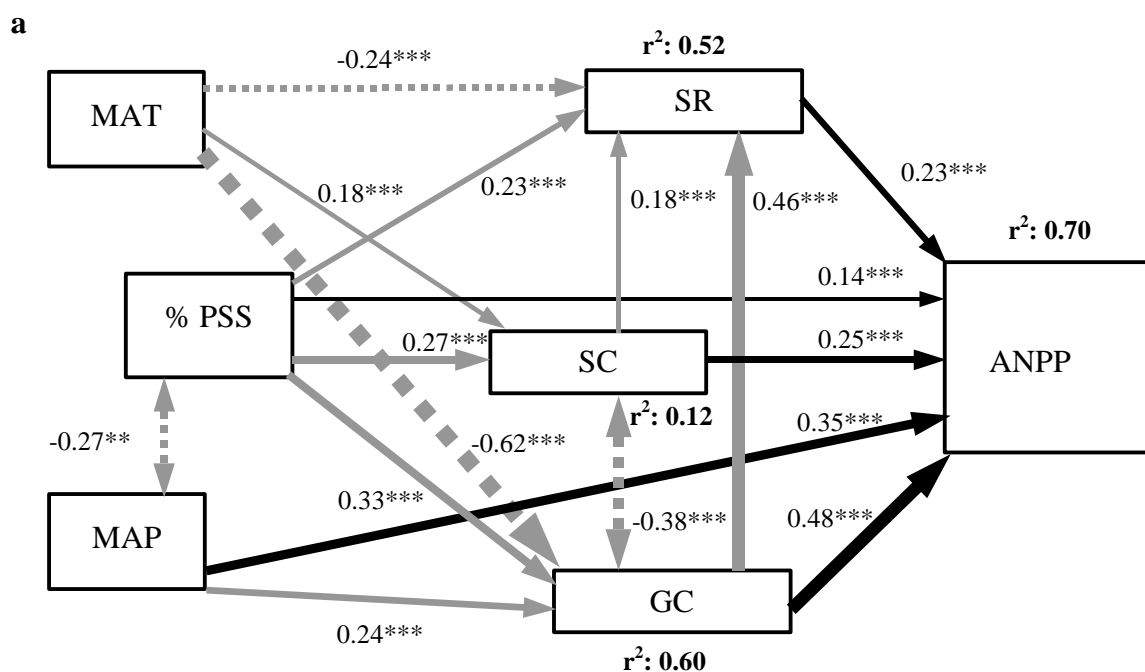
La temperatura tuvo un efecto positivo directo fuerte y un efecto negativo moderado sobre la cobertura de pastos y arbustos, respectivamente (Figura 3.3). La temperatura también tuvo un fuerte efecto negativo sobre la riqueza de especies; aproximadamente la mitad de este efecto fue directo, y la otra mitad estuvo mediada por su relación con la cobertura de pastos y con la cobertura de arbustos, las cuales también se relacionaron con la riqueza de especies (véase más adelante; Figuras 3.3 y 3.4). La distribución estacional de la precipitación mostró una relación más estrecha con la estructura de la vegetación que la precipitación media anual. La proporción de la precipitación que cae en primavera-verano se relacionó positivamente con la cobertura de pastos, la cobertura de arbustos y la riqueza de especies, mientras que la precipitación media anual sólo tuvo una relación positiva sobre la cobertura de pastos (Figura 3.3). El efecto positivo directo de la proporción de la precipitación de primavera-verano sobre la cobertura de pastos fue ligeramente superior al efecto sobre la cobertura de arbustos. La proporción de la precipitación de primavera-verano también se relacionó positivamente con la riqueza de especies; cerca de la mitad de esta relación fue directa y la otra mitad fue indirecta (Figura 3.4c). Tanto la cobertura de pastos como la de arbustos tuvieron un efecto positivo sobre la riqueza de especies, pero la magnitud del efecto de la cobertura de pastos

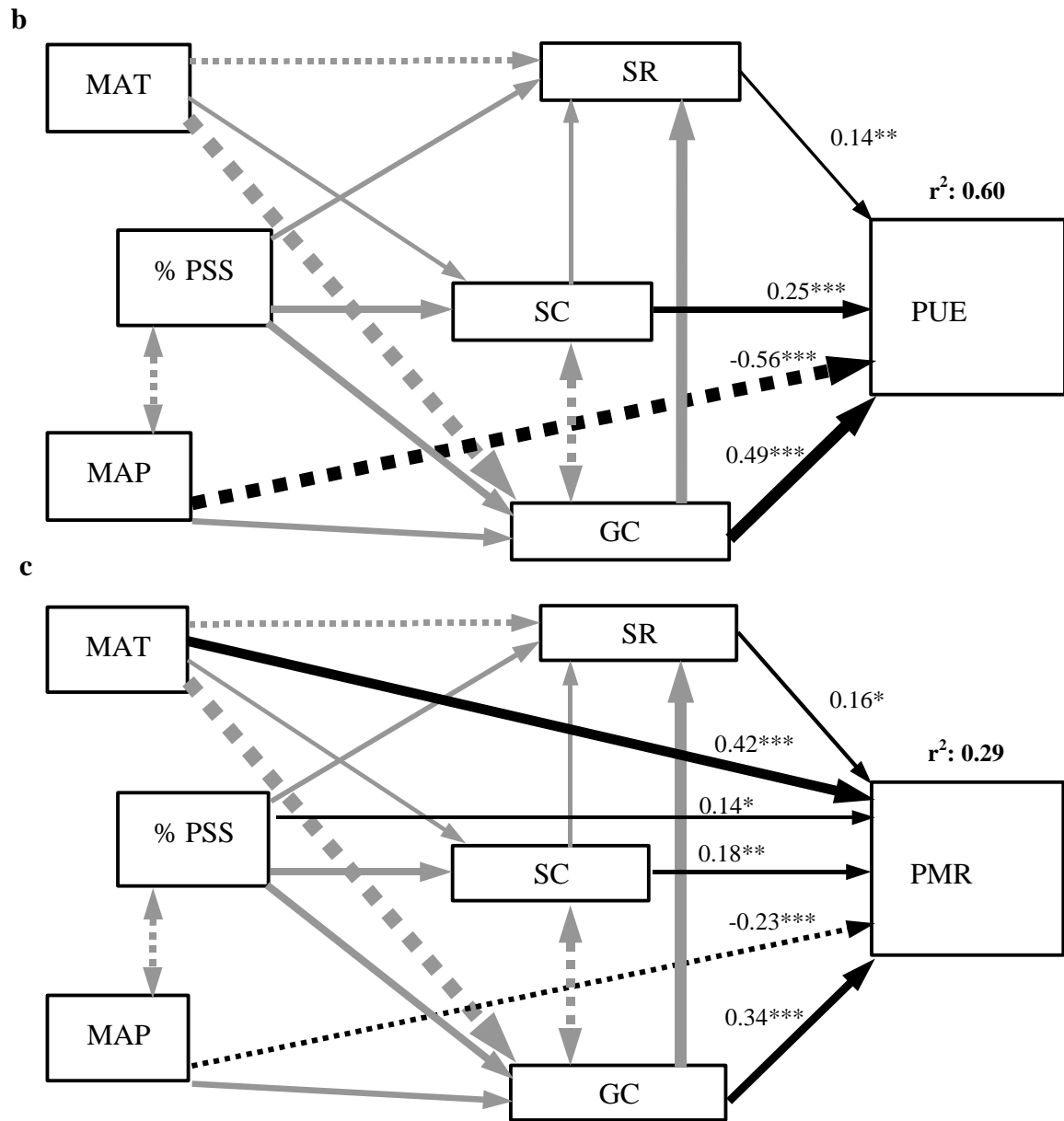
fue más del doble que la de la cobertura de arbustos (Figura 3.3). La cobertura de pastos y la de arbustos se correlacionaron negativamente (Figura 3.3).

3.3.2. Efectos directos e indirectos del clima y la estructura de la vegetación sobre ANPP; PUE y PMR

El efecto estandarizado total derivado de los SEM mostró que los atributos estructurales de la vegetación y las variables climáticas tuvieron similar peso como factores de control de las variaciones en los atributos funcionales de los ecosistemas. La cobertura de pastos tuvo el mayor efecto total sobre ANPP (0,58), PUE (0,55) y PMR (0,41). Entre las variables climáticas, la precipitación media anual tuvo el mayor efecto sobre ANPP (0,51) y PUE (-0,41), mientras que la proporción de la precipitación que cae en primavera-verano fue la variable climática que mayor efecto tuvo sobre PMR (0,36; Figura 3.5). Aproximadamente el 85% del efecto que tuvo la cobertura de pastos sobre los atributos funcionales fue directo; el resto fue indirecto, mediado por su relación con la riqueza de especies. La cobertura de arbustos y la riqueza de especies también tuvieron un efecto positivo directo sobre ANPP, PUE y PMR, pero la magnitud de estos efectos fueron de alrededor del 30% y 50% del efecto de la cobertura de pastos (Figura 3.5). La mayor parte del efecto de la precipitación sobre ANPP fue directo (~66%), y el resto fue mediado por el efecto positivo que la precipitación tiene sobre la cobertura de pastos (Figura 3.3 y Figura 3.5a). La relación positiva entre la precipitación y la cobertura de pastos compensó parcialmente entre un 25% y un 50%, el efecto directo negativo que la precipitación tuvo sobre PUE y PMR, respectivamente (Figura 3.5b,c). La temperatura media anual tuvo un fuerte efecto negativo indirecto sobre ANPP y PUE, el cual fue mediado por el efecto negativo que la temperatura tuvo sobre la cobertura de pastos y la riqueza de especies y por el efecto positivo que tuvo sobre la cobertura de arbustos (Figura 3.5a,b). La temperatura

también tuvo un efecto positivo directo sobre PMR, el cual fue parcialmente compensado (~60%) por su efecto negativo sobre la cobertura de pastos y la riqueza de especies (Figura 3.5c). La proporción de la precipitación que cae en primavera-verano mostró un fuerte efecto positivo sobre ANPP, PUE y PMR. La mayor parte de estos efectos fue indirecto, mediado principalmente por el efecto positivo sobre la cobertura de pastos y, en menor medida, sobre la cobertura de arbustos y la riqueza de especies (Figura 3.5a,b,c.). La proporción de la precipitación de primavera-verano también tuvo un efecto positivo directo sobre ANPP y PMR (Figura 3.5a,c).





3.3. Modelos de ecuaciones estructurales para (a) productividad primaria neta aérea (ANPP), (b) eficiencia de uso de las precipitaciones (PUE) y (c) respuesta marginal a las precipitaciones (PMR). Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. Los números adyacentes a las flechas son coeficientes que indican la magnitud del efecto. El ancho de las flechas es proporcional a la magnitud de los coeficientes. Flechas completas indican relaciones positivas y flechas de puntos indican relaciones negativas. Las relaciones no significativas ($p > 0,05$) fueron eliminadas. Las flechas grises indican las relaciones comunes a los tres modelos; los coeficientes asociados a estas flechas son iguales en los tres modelos, y por lo tanto solo se muestran en (a). El r^2 próximo a las variables respuesta indica la proporción de la varianza explicada. Estadísticos de bondad de ajuste: prueba de Chi-cuadrado ($\chi^2=0,18$; $P=0,67$; $df=1$), Índice de Ajuste Normado (NFI=0,99) y Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA<0,0001). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Las abreviaturas son como en la Figura 3.1.

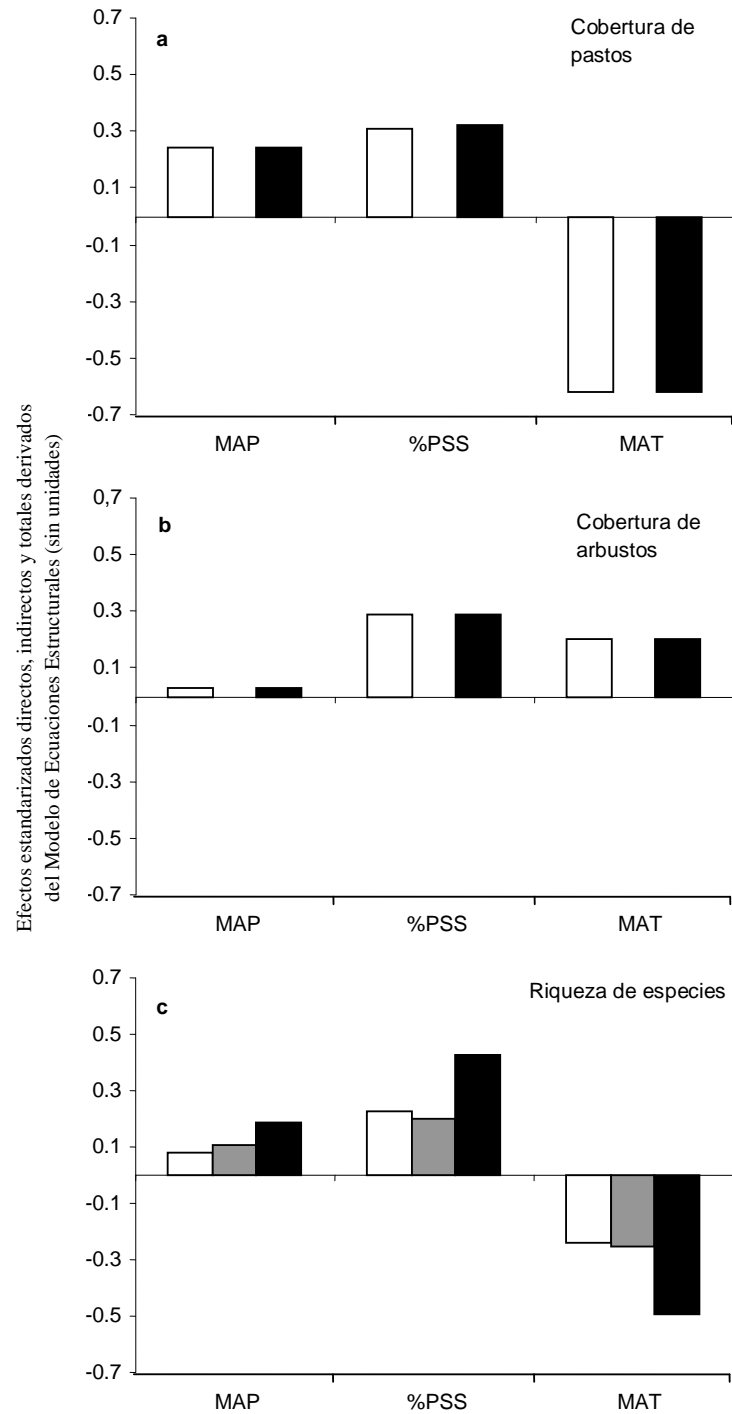


Figura 3.4. Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de la precipitación media anual (MAP), proporción de la precipitación que cae en primavera-verano (%PSS) y la temperatura media anual (MAT) sobre la cobertura de pastos (a), la cobertura de arbustos (b) y la riqueza de especies (c).

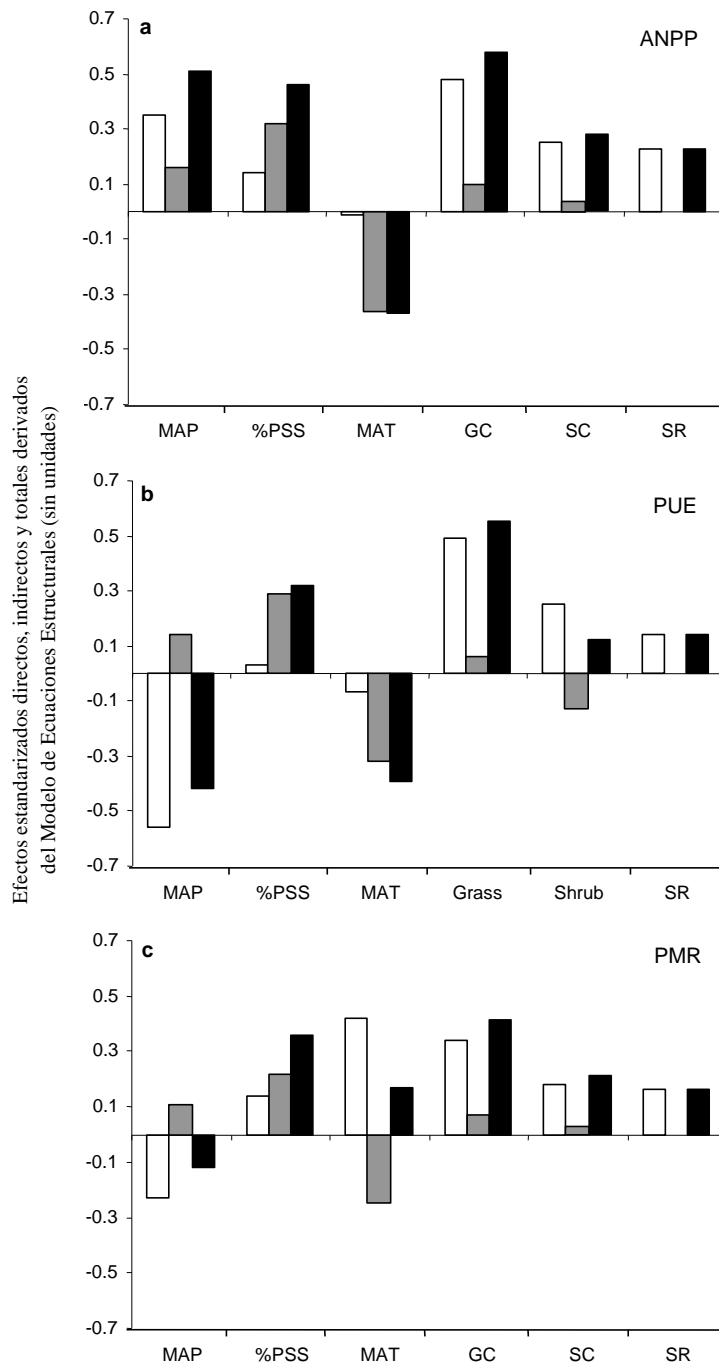


Figura 3.5. Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de la precipitación media anual (MAP), proporción de la precipitación que cae en primavera-verano (%PSS), temperatura media anual (MAT), cobertura de pastos (GC), cobertura de arbustos (SC) y la riqueza de especies (SR) sobre indicadores de (a) la productividad primaria neta aérea (ANPP), (b) la eficiencia de uso de las precipitaciones (PUE) y (c) la respuesta marginal a las precipitaciones (PMR).

3.4. Discusión

Nuestros resultados proporcionan un importante avance en el conocimiento de las relaciones entre el clima y la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, lo que sería muy difícil de obtener mediante experimentos factoriales a pequeña escala o estudios empíricos bivariados. De acuerdo a nuestras hipótesis, hallamos que los atributos estructurales de la vegetación explicaron una porción significativa y única (es decir, independiente de la explicada por el clima) de la variabilidad hallada en los atributos funcionales de los ecosistemas a escala regional, la cual fue tan importante como la explicada por el clima. Estos resultados realzan la importancia de tener en cuenta tanto las variables climáticas como la estructura de la vegetación cuando se modela la ANPP y funciones relacionadas a escala regional, y sugieren que el impacto humano (por ejemplo a través del manejo del pastoreo) puede tener un fuerte impacto en la dinámica de la ANPP a través de las modificaciones inducidas en la estructura de la vegetación.

3.4.1. Efectos del clima sobre la estructura de la vegetación

Se encontró que la temperatura y la cantidad y la distribución estacional de la precipitación fueron controles importantes de la estructura de la vegetación en los pastizales naturales de la Patagonia. Sin embargo, el clima explicó menos del 60% de la variación de la cobertura de pastos y de la riqueza de especies, y menos del 15% de la variación de la cobertura de arbustos. Estos resultados sugieren que otros factores, como el uso antrópico, y las características geomorfológicas y edáficas (Jobbágy *et al.*, 1996) ejercen un control significativo sobre la estructura de la vegetación. La introducción de la ganadería en la Patagonia hace más de 100 años ha inducido cambios en la estructura de la vegetación de los pastizales (por ejemplo, León y Aguiar, 1985; Bisigato y Bertiller, 1997).

Estos cambios podrían explicar, al menos parcialmente, estas variaciones en los atributos estructurales de la vegetación que no fueron explicados por el clima.

En nuestra área de estudio, la cobertura de arbustos aumentó, y la cobertura de pastos y la riqueza de especies disminuyeron, hacia las zonas más calidas, más secas y con un régimen de precipitaciones concentradas en invierno. Otros estudios han mostrado cómo la vegetación de la estepa patagónica varía de pastizales gramíneos a arbustales a lo largo de gradientes de disminución de las precipitaciones (Bertiller *et al.*, 1995; Jobbágy *et al.*, 1996). Esto podría ser debido al extenso sistema radical de los arbustos, lo que les permite utilizar el agua almacenada en las capas más profundas del suelo (Fernández y Paruelo, 1988). Nuestros resultados apoyan el modelo conceptual propuesto por Sala *et al.* (1997) para describir el balance pastos/arbustos en las zonas áridas. Según este modelo, las precipitaciones de verano favorecerán especies como los pastos que tienen raíces poco profundas. Las precipitaciones de invierno es más probable que infiltren en el suelo y el agua se almacene en capas subsuperficiales, favoreciendo las especies de raíces profundas, tales como los arbustos.

Tanto los factores bióticos (cobertura de pastos y arbustos) como los abióticos (variables climáticas) tuvieron influencia sobre la riqueza de especies, explicando un 52% de su variación. La riqueza de especies aumentó con la cobertura vegetal, aunque el impacto de la cobertura de pastos fue mayor que la de arbustos. La temperatura media anual fue la variable climática que tuvo mayor efecto (negativo) sobre la riqueza de especies, mientras que la proporción de la precipitación que cae en primavera-verano y la precipitación media anual tuvieron efectos positivos. La magnitud de los efectos directos e indirectos de la temperatura sobre la riqueza de especies fue similar. La evapotranspiración y el estrés por sequía se incrementan al aumentar la temperatura en ecosistemas limitados

por agua, esto podría explicar la relación negativa que encontramos entre la temperatura y la riqueza de especies. La proporción de la precipitación que cae en primavera-verano mostró una relación positiva con la riqueza de especies; aproximadamente la mitad de este efecto fue indirecto (a través de su impacto positivo en la cobertura de pastos), y la otra mitad fue un efecto directo. La distribución intra-anual de precipitación ha sido reconocida como un factor de control de la riqueza de especies, dado que las plantas han diversificado las estrategias de uso frente a la distribución estacional de la precipitación (Dodd *et al.*, 1998). En nuestros sitios de estudio, el patrón de distribución de la precipitación varió desde lluvias marcadamente otoño-invernales (hasta 75,8% de la precipitación caída en este período) hasta una distribución uniforme durante todo el año (45,0% de la precipitación caída en otoño-invierno). La distribución uniforme de las lluvias durante el año podría favorecer la coexistencia de especies que explotan los recursos de agua del suelo con diferentes estrategias espacio-temporales, mientras que la precipitación altamente concentrada en invierno podría limitar la misma.

3.4.2. Efectos directos e indirectos del clima y la estructura de la vegetación en ANPP, PUE y PMR

La cobertura vegetal fue el principal factor de control de las variaciones en el funcionamiento del ecosistema y tuvo un efecto positivo en la ANPP, PUE y PMR. En los ecosistemas con escasa vegetación (cobertura vegetal total <100%), como los analizados en este estudio, la cobertura vegetal puede ser un buen indicador del índice de área foliar (IAF). Estudios previos han encontrado relaciones positivas entre la cobertura y la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación cuando la cobertura es menor al 100% (Chen *et al.*, 2009). Carlson y Ripley (1997) sugirieron también que la cobertura vegetal, más que el IAF, es la principal variable que determina el flujo de energía

en estos ecosistemas. Por otra parte, a medida que aumenta la cobertura vegetal, las pérdidas de agua (por evaporación, drenaje profundo y escurrimiento) disminuyen, y la absorción por las plantas aumenta (Aguiar y Sala, 1999). También es de destacar que el efecto total de la cobertura de pastos sobre ANPP, PUE y PMR fue el doble que el de la cobertura de arbustos, lo cual sugiere que la invasión, o el enriquecimiento relativo de la cobertura de arbustos podría causar una reducción de la ANPP, PUE y PMR (Verón y Paruelo, 2010). Aguiar *et al.* (1996) calcularon que el reemplazo de pastos por arbustos en la estepa patagónica produjo una reducción del 43% en la ANPP, esto se debería a la incapacidad de los arbustos para utilizar el agua que se libera por la eliminación de los pastos. Los pastos tienen raíces poco profundas y tasas relativas de crecimiento más altas, mientras que los arbustos tienen raíces profundas y menores tasas relativas de crecimiento (Verón y Paruelo, 2010). Esto hace que los arbustos sean más tolerante a la sequía, mientras que los pastos son más sensibles pero pueden hacer un uso más rápido de los recursos disponibles.

La riqueza de especies tuvo un efecto positivo en ANPP, PUE y PMR. Varios estudios manipulativos realizados bajo condiciones controladas han hallado relaciones positivas entre la riqueza de especies y ANPP (ver la revisión reciente de Cardinale *et al.* 2011). En cambio, estudios observacionales realizados en ecosistemas naturales han producido resultados variables, desde relaciones positivas, negativas y del tipo unimodal (Mittelbach *et al.* 2001). Parte de estos resultados contradictorios puede provenir del hecho de que esta relación está influenciada por la interacción de múltiples factores que co-varían a través de gradientes naturales. Por ejemplo, Bai *et al.* (2007) encontraron una relación positiva entre la riqueza de especies y ANPP en un amplio gradiente natural en Inner Mongolia. Sin embargo, Ma *et al.* (2010) encontraron, en la misma zona, que ambas

variables co-varían en paralelo con la precipitación media anual y que una vez que se eliminó este efecto, la riqueza de especies y la ANPP ya no estaban correlacionadas. En nuestro estudio, tras considerar los efectos de otros factores, encontramos que la riqueza de especies explicó una parte significativa y única de la variabilidad (15-25%) hallada en ANPP, PUE y PMR (Fig. 3). Nuestros resultados destacan la importancia de la riqueza de especies para el mantenimiento del funcionamiento de los ecosistemas de pastizales naturales en las zonas áridas, y proporcionan evidencia empírica acerca del importante rol de la riqueza en la provisión de servicios ecosistémicos claves vinculados a la ANPP en estas áreas (Cardinale *et al.*, 2012).

La precipitación fue la variable climática que tuvo el mayor efecto (positivo) en ANPP. Este resultado ajusta con varios estudios realizados en ecosistemas de zonas áridas a escalas regionales y globales (por ejemplo, Sala *et al.* 1988; Paruelo *et al.* 1999; Yang *et al.* 2008). Un aspecto novedoso de nuestro estudio fue la cuantificación de los efectos directos e indirectos de la precipitación media anual sobre ANPP. Se encontró que más de dos tercios del efecto total de la precipitación en ANPP fue directo, y el otro tercio fue indirecto (a través de los efectos de la precipitación sobre la estructura de la vegetación). Por otro lado, la precipitación tuvo un efecto negativo sobre PUE y PMR, aunque estos efectos fueron parcialmente compensados por su efecto positivo sobre la cobertura de pastos. Estudios previos han encontrado relaciones negativas (Huxman *et al.*, 2004), positivas (Bai *et al.*, 2008) o unimodales (Paruelo *et al.*, 1999) entre la precipitación y PUE. Dos razones alternativas podrían explicar nuestros resultados: (i) A medida que el estrés hídrico se reduce, la disponibilidad de otros recursos (por ejemplo, nutrientes o luz) puede limitar la ANPP (Huxman *et al.*, 2004), y (ii) Paruelo *et al.* (2000) mostraron que la proporción de la pérdida de agua por drenaje profundo aumenta con la precipitación en la

Patagonia. Esto podría limitar la conversión de la precipitación en biomasa, y por lo tanto reducir la PUE a medida que aumenta la precipitación. La proporción de la precipitación que cae en primavera-verano tuvo un efecto total positivo sobre ANPP, PUE y PMR, el cual fue principalmente indirecto (mediado por su impacto en la estructura de la vegetación), aunque el efecto directo también fue significativo. Estos resultados indican que la productividad es mayor cuando la estación de las lluvias coincide con la estación cálida, lo cual permite un uso más eficiente de la precipitación al reducirse las pérdidas por drenaje profundo. La temperatura tuvo un fuerte efecto indirecto negativo sobre ANPP y PUE a través de su impacto en los atributos estructurales (efecto negativo sobre la cobertura de pastos y la riqueza de especies y el efecto positivo sobre la cobertura de arbustos). Epstein *et al.* (1996) también encontraron una relación negativa entre la temperatura y la productividad, y lo atribuyeron al aumento de las pérdidas de agua por evaporación directa desde el suelo al incrementarse la temperatura, lo cual reduciría la ANPP. En nuestro estudio, este efecto fue probablemente mediado por el efecto que la temperatura tuvo sobre la riqueza de especies y el balance pastos/arbustos. La temperatura ejerció un efecto directo positivo sobre PMR, que fue parcialmente compensado por el efecto indirecto negativo a través de los atributos estructurales. Una temperatura más alta podría aumentar PMR debido al aumento de las tasas de crecimiento de las plantas, que podrían estar restringidas en los ecosistemas fríos, tales como los ecosistemas de la Patagonia analizados en este estudio (Ma *et al.*, 2010).

3.4.3. Sobre las relaciones causa-efecto usando datos observacionales

Reconocemos la dificultad de separar las influencias climáticas y no climáticas sobre el funcionamiento de los ecosistemas a escala regional, cuando los factores de control de las variables de interés (ANPP, PUE y PMR en nuestro caso) co-varían. Esta

dificultad podría ser resuelta mediante experimentos manipulativos bajo condiciones controladas. En la Patagonia, varios estudios con experimentos manipulativos han analizado la interacción entre el clima y atributos estructurales como factores del control del funcionamiento de los ecosistemas (por ejemplo, Sala *et al.*, 1989; Golluscio *et al.*, 1998; Yahdjian y Sala, 2006). Sin embargo, estos estudios se han llevado a cabo sólo a escala local debido a la dificultad de replicar a escala regional experimentos costosos y muy demandantes en recursos humanos. En nuestro estudio, para considerar los posibles efectos de la co-variación de los factores que controlan el funcionamiento de los ecosistemas, utilizamos SEM. Esta metodología se está siendo cada vez más utilizada en ecología para separar los efectos directos e indirectos que ejercen los factores de control sobre las variables de interés (por ejemplo, la Grace, 2006; Jonsson y Wardle, 2010; Grace *et al.*, 2010), sobre todo cuando se trata de gradientes geográficos regionales y globales donde el clima tiene una influencia tanto sobre los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas (por ejemplo, Delgado-Baquerizo *et al.* 2013, Bowker *et al.* 2013, Carnicer *et al.* 2014, Cavieres *et al.* 2014). Los SEM tienen ventajas sobre los análisis convencionales donde se analizan las relaciones en forma univariada, dado que esto puede llevar a errores de interpretación cuando las variables no son totalmente independientes (ver, por ejemplo, Bai *et al.*, 2007 y Ma *et al.*, 2010). Los problemas de los análisis univariados bajo estas circunstancias incluyen: (i) no se analizan y no se resuelven las covarianzas entre las variables explicativas que interactúan y (ii) la imposibilidad de asignar una capacidad explicativa única a los factores individuales (Grace y Bollen, 2005). Para evitar estos problemas, los SEM pueden analizar hipótesis multivariantes para comprender las respuestas controladas por múltiples factores (Grace, 2006). Si bien reconocemos que los SEM no pueden reemplazar los experimentos, y que la definición de

relaciones causa-efecto a partir de datos observacionales, como los nuestros, es siempre dificultoso (Grace, 2006), mediante el uso de esta técnica y un modelo *a priori* robusto basado en teorías sólidas y antecedentes previos, podríamos separar los efectos directos e indirectos del clima y la estructura de la vegetación sobre ANPP, PUE y PMR en los ecosistemas estudiados.

3.5. Conclusiones

Un aspecto novedoso de este estudio radica en su escala regional y el gran número de sitios de campo muestreados a lo largo de un área extensa que comprende una amplia variación en las condiciones ambientales. Nuestros resultados tienen importantes implicancias para el manejo y conservación de los pastizales naturales en el contexto del cambio climático global. Los modelos regionales de cambio climático para el sur de Sudamérica (incluyendo la Patagonia) para el próximo siglo predicen un aumento en condiciones áridas debido a una disminución de las precipitaciones y un incremento de las temperaturas (Nuñez *et al.*, 2008). De acuerdo con nuestros resultados, estos cambios climáticos pueden tener un impacto negativo en la sustentabilidad de la ganadería en los pastizales patagónicos, debido a su fuerte impacto en los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas. Estos efectos del cambio climático sobre la funcionalidad de los ecosistemas serían tanto directos como indirectos, dado que es probable que el cambio climático produzca un incremento en la proporción de arbustos (generalmente menos palatables que los pastos) y una disminución en la proporción de cobertura y riqueza de pastos. En consecuencia, es probable que los pastizales patagónicos se vuelvan menos productivos y menos eficientes en la conversión de precipitación en biomasa vegetal. El pastoreo tiene fuertes efectos sobre la estructura de la vegetación, y puede producir cambios en el balance pastos/arbustos y en la riqueza de especies (Milchunas y Lauenroth

1993; Sankaran *et al.*, 2013). Por lo tanto, el sobrepastoreo puede acentuar los efectos del cambio climático y promover la desertificación. El manejo adecuado de la carga animal y el uso de pastoreo rotativo puede compensar o mitigar estos efectos negativos del cambio climático.

Mantener e incrementar la riqueza de especies, en particular la de pastos, también puede ser utilizado como una herramienta de manejo para compensar algunos de estos efectos. Además de su rol en los aspectos funcionales de los ecosistemas evaluados en este estudio, es importante conservar la riqueza de especies debido a sus efectos o asociación con varios otros atributos funcionales de los ecosistemas en las zonas áridas (por ejemplo, Maestre *et al.* 2012; Cardinale *et al.*, 2012). Por último, el uso de sistemas de monitoreo a largo plazo, tales como el sistema MARAS, el cual integra relevamientos de datos a campo, datos de sensores remotos, datos climáticos y un marco interpretativo multivariado, podría ser una herramienta útil para detectar y proporcionar a los responsable de la gestión y manejo de las tierras y a las agencias gubernamentales señales de "alerta temprana" que indiquen el inicio de los procesos de desertificación debido al uso antrópico y/o al cambio climático.

Capítulo 4

**La riqueza de especies y la cobertura de arbustos atenúan los efectos de la sequía
sobre el funcionamiento de los pastizales naturales de la Patagonia**

4.1. Introducción

Los pastizales naturales cubren aproximadamente el 25% de la superficie terrestre, por lo que constituyen el tipo de cobertura más extendido a nivel global (Asner *et al.*, 2004). Alrededor del 78% de los pastizales naturales se encuentran en las zonas áridas (zonas hiper-áridas, áridas, semiáridas y subhúmedas-secas), las cuales son pastoreadas por el ganado doméstico (Asner *et al.*, 2004). La productividad primaria neta aérea (ANPP) es un atributo clave de estos ecosistemas, ya que determina la disponibilidad de forraje, y por lo tanto la capacidad de carga de herbívoros (Oesterheld *et al.*, 1992); por otra parte, está estrechamente relacionada con el flujo de energía y los ciclos de nutrientes y carbono, y por lo tanto ha sido propuesta como una variable integradora del funcionamiento de los ecosistemas (McNaughton *et al.*, 1989).

Las zonas áridas se caracterizan por una alta variabilidad climática interanual, y las sequías son fenómenos frecuentes en estos ambientes (Noy-Meir, 1973). La extensión, gravedad, duración y frecuencia de las sequías aumentarán como consecuencia del cambio climático global (Dai, 2012), afectando negativamente la sostenibilidad de los pastizales y, de esta manera, el sustento de más de 200 millones de hogares (FAO, 2009). Por lo tanto, la comprensión de las respuestas de la ANPP frente a la sequía es de suma importancia para el desarrollo de estrategias eficaces de gestión de los recursos naturales y la mitigación del cambio climático.

La precipitación media anual ejerce un fuerte control sobre el funcionamiento de los ecosistemas a escala regional (Sala *et al.*, 1988). Además, hay evidencias crecientes de que los atributos bióticos, como la cobertura y la riqueza de especies, también influyen en el funcionamiento de los ecosistemas (Gaitán *et al.*, 2014). La relación entre la diversidad y la ANPP en respuesta a la sequía ha sido evaluada en parcelas experimentales (Tilman y

Downing, 1994), sin embargo existen pocos conocimientos acerca de cómo los atributos bióticos modulan esta relación a escalas regionales (Heisler-White *et al.*, 2009). En este estudio evaluamos en qué medida el impacto de un evento de sequía sobre el funcionamiento ecosistémico se vio afectado por factores abióticos (severidad de la sequía y temperatura) y factores bióticos (atributos estructurales de la vegetación) en los pastizales naturales de la Patagonia. Utilizamos la integral anual del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI-I) como un indicador del funcionamiento de los ecosistemas. Este índice ha demostrado ser un buen indicador de la ANPP, ya que está directamente relacionado con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (Tucker y Sellers, 1986). Pusimos a prueba las siguientes hipótesis: i) a mayor severidad de sequía, mayor disminución de NDVI-I; ii) esta disminución es mayor en los sitios más cálidos, debido a una mayor evaporación de agua con temperaturas más altas; iii) los arbustos son más resistentes a la sequía que los pastos, por lo que la disminución de NDVI-I es menor en los sitios con mayor cobertura relativa de arbustos; iv) a mayor riqueza de especies de plantas se atenúan los efectos de la sequía sobre NDVI-I.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Área de estudio y muestreo de campo

El área de estudio comprende un territorio de 800.000 km² ubicado en la Patagonia (sur de la República Argentina). La vegetación está dominada por pastizales gramíneos, estepas arbustivo-gramíneas y arbustales, con coberturas de la vegetación que oscilan entre 15 y 60%. Los suelos son principalmente de texturas arenosas y franco-arenosas. La precipitación media anual (MAP) y la temperatura media anual (MAT) se hallan entre 100 y 750 mm y entre 4,5 y 16°C, respectivamente. El pastoreo por herbívoros domésticos es el sistema de uso de la tierra más extendido en la región. Se estudiaron 311 sitios (Figura

3.2), que forman parte de un sistema de monitoreo a largo plazo de estos pastizales (Gaitán *et al.*, 2013). En cada sitio, se realizó un censo de la vegetación mediante el método de intercepción de puntos (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974) a lo largo de dos transectas de 50 m de longitud. En cada transecta, registramos el tipo de intercepción (especies de plantas, suelo desnudo o mantillo) cada 20 cm (500 registros por sitio). A partir de estos datos, se calculó el porcentaje de cobertura de pastos y arbustos. La cobertura media de especies anuales fue inferior al 1%, por lo que sólo se utilizó el número de especies perennes como indicador de la riqueza de especies (SR). El muestreo de campo se realizó entre 2008 y 2012 durante los meses de septiembre a febrero.

4.2.2. Datos climáticos

Se obtuvieron datos de precipitaciones mensuales desde enero de 2000 hasta diciembre de 2011, para cada sitio, mediante la interpolación de datos de 185 estaciones meteorológicas utilizando el método de Ordinary Kriging (Gaitán *et al.*, 2014). A partir de estas estimaciones, se calculó la precipitación de la estación de crecimiento (de julio a junio del año siguiente, PPT) y el promedio de precipitación (MAP) de las 11 estaciones de crecimiento para cada sitio. Se calculó un Índice de Severidad de la Sequía (DSI) para cada estación de crecimiento y cada sitio como:

$$DSI = 100 \times PPT / MAP.$$

Estaciones de crecimiento con valores de DSI entre 40 y 55 se consideran severamente secas, entre 55 y 80 moderadamente secas y entre 80 y 110 no secas (Morid *et al.*, 2006). Se identificó sólo una sequía moderada en la estación 2007-2008, cuando la media de DSI, para los 311 sitios estudiados, fue 67 (Anexo 4.I). Por lo tanto, se analizaron los cambios en el NDVI-I durante dicha estación de crecimiento.

Se estimó MAT a partir de datos del sensor MODIS (producto MOD11A2), que proporciona estimaciones de temperatura con una resolución espacial de 1 km cada ocho días (Wan y Li, 1997).

4.2.3. Integral Anual del NDVI (NDVI-I)

Se obtuvieron datos de NDVI del producto MOD13Q1 del sensor MODIS, el cual proporciona datos cada 16 días con una resolución espacial de 250 m. Para cada sitio y cada año, se calculó NDVI-I como el área bajo la curva resultante de las 23 imágenes desde julio hasta junio del año siguiente. A partir de los 11 datos de NDVI-I, correspondientes a las 11 estaciones de crecimiento analizadas, se obtuvo la media de NDVI-I ($NDVI-I_{Mean}$). Se calculó el cambio relativo en NDVI-I inducida por la sequía de la estación de crecimiento 2007-2008 ($\Delta NDVI-I$) como:

$$\Delta NDVI-I = 1 - (NDVI-I_{2007-2008} / NDVI-I_{Mean}).$$

4.2.4. Análisis de los datos

Para poner a prueba nuestras hipótesis, se utilizó un modelo *a priori* que muestra las relaciones hipotéticas entre $\Delta NDVI-I$ (nuestra variable dependiente) y los factores bióticos y abióticos (variables independientes) en una red de relaciones (Anexo 4.II), y se analizó utilizando Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM; Grace, 2006). Esto permitió evaluar la importancia relativa y los efectos directos e indirectos de los factores abióticos y bióticos como factores de control de $\Delta NDVI-I$.

4.3. Resultados

El modelo SEM se ajustó satisfactoriamente a nuestros datos, y explicó ~40% de la variación en $\Delta NDVI-I$ (Figura 4.1). La temperatura media anual mostró la relación más fuerte (y positiva) con $\Delta NDVI-I$ y todo su efecto fue directo (figuras 4.1 y 4.2). El Índice

de Severidad de Sequía tuvo una relación negativa con Δ NDVI-I, pero la magnitud de su efecto directo fue aproximadamente un 40% inferior a la MAT (Figura 4.2). La riqueza de especies y la cobertura de arbustos mostraron una relación negativa significativa con Δ NDVI-I. El tamaño de estos efectos fue de aproximadamente el 30% del de MAT (Figuras 4.1 y 4.2). La cobertura de pastos no mostró una relación significativa con Δ NDVI-I (Figura 4.1).

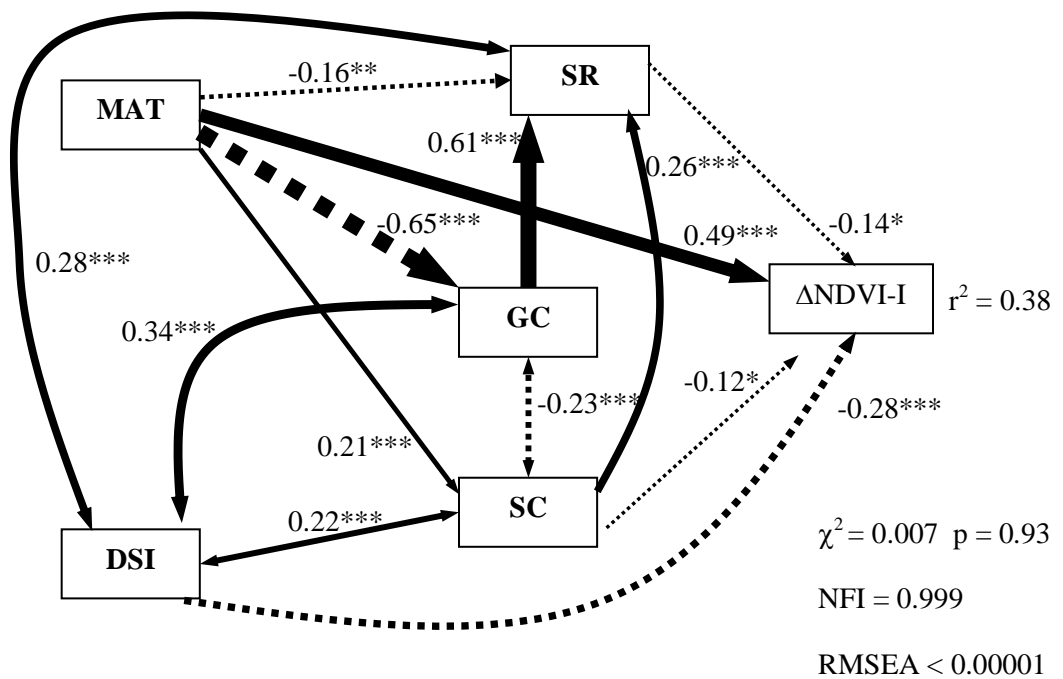


Figura 4.1. Modelo de ecuaciones estructurales que muestra la influencia de la temperatura media anual (MAT), el índice de severidad de la sequía (DSI), la cobertura de arbustos (SC), la cobertura de pastos (GC) y la riqueza de especies (SR) sobre el cambio en la integral anual del NDVI inducida por un evento de sequía (Δ NDVI-I). Los números adyacentes a las flechas son coeficientes que indican la magnitud del efecto. El ancho de las flechas es proporcional a la magnitud de los coeficientes. Flechas completas indican relaciones positivas y flechas de puntos indican relaciones negativas. Las relaciones no significativas ($p > 0,05$) fueron eliminadas. Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. Estadísticos de bondad de ajuste: prueba de Chi-cuadrado (χ^2), Índice de Ajuste Normado (NFI) y Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

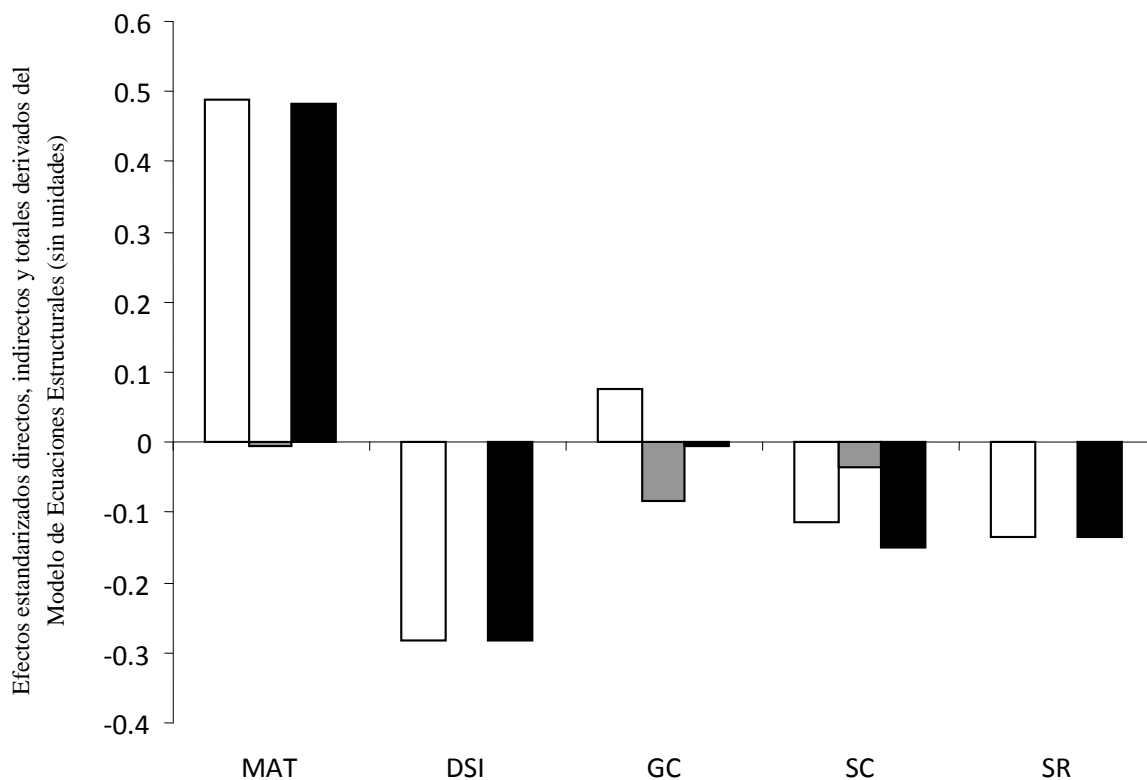


Figura 4.2. Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de MAT, DSI, GC, SC y SR sobre el cambio en NDVI-I. Las abreviaturas son como en la Figura 4.1.

4.4. Discusión

Nuestras observaciones a través de un amplio rango de condiciones ambientales y su tratamiento multivariado proporcionaron nuevos conocimientos acerca de cómo el clima y la vegetación controlan los efectos de la sequía sobre NDVI-I. En un estudio previo se encontró que NDVI-I estaba positivamente relacionado con la cobertura vegetal (Gaitán *et al.*, 2013). En los ecosistemas con vegetación discontinua, como los que hemos estudiado aquí, la cobertura vegetal está estrechamente relacionada con los atributos funcionales de ecosistema, como por ejemplo ANPP (Flombaum y Sala, 2009), el almacenamiento y reciclaje de nutrientes (Maestre y Escudero, 2009) y la infiltración de agua en el suelo y la escorrentía (Vásquez-Méndez *et al.*, 2010). Tal como se predijo en

nuestras hipótesis, se encontró que la disminución de NDVI-I fue más acentuada al aumentar la severidad de la sequía y la temperatura, y que estos efectos fueron atenuados por la cobertura de arbustos y la riqueza de especies. Estos resultados sugieren que dos consecuencias importantes del cambio ambiental global, como el calentamiento climático y la pérdida de especies, podrían aumentar la vulnerabilidad de los ecosistemas de la estepa patagónica a la sequía, las cuales probablemente se harán más recurrentes e intensas en el futuro (Dai, 2012).

Estrechas relaciones positivas entre MAP y ANPP se han encontrado en las zonas áridas a escala regional (ej. Sala *et al.*, 1988). Por lo tanto, no fue sorprendente encontrar una relación positiva entre la magnitud de la disminución de las precipitaciones y la disminución de NDVI-I durante un año seco (relación negativa DSI- Δ NDVI-I en la Figura 4.1). La pérdida de agua por evaporación aumenta con la temperatura (Epstein *et al.*, 1996), lo cual probablemente aumenta los efectos de la severidad de la sequía sobre la productividad, como se muestra por la fuerte relación positiva entre MAT y Δ NDVI-I.

Como se esperaba, la disminución en NDVI-I fue menor en sitios con mayor cobertura relativa de arbustos. Los arbustos tienen raíces más profundas que los pastos, lo cual les permite acceder al agua acumulada en las capas más profundas del suelo (Schenk y Jackson, 2002), y una menor tasa de crecimiento relativo y de dinámica foliar que los pastos, lo cual hace que los arbustos sean menos vulnerables a la escasez de agua (Verón y Paruelo, 2010). Nuestros resultados ajustan con los resultados de experimentos manipulativos llevados a cabo en la estepa patagónica, donde una reducción en la precipitación produjo una disminución de la ANPP de los pastos, pero no de los arbustos (Yahdjian y Sala, 2006). La riqueza de especies atenuó el efecto negativo de la sequía

sobre NDVI-I. Ecosistemas más diversos tienen mayor probabilidad de tener especies tolerantes a la sequía, y una utilización más completa de los recursos disponibles debido a la complementariedad de nichos y las interacciones sinérgicas entre las especies (Loreau *et al.*, 2001). Independientemente del mecanismo involucrado, nuestros resultados concuerdan con estudios experimentales que muestran que una mayor riqueza de especies está asociada con una menor sensibilidad de la ANPP frente a la sequía (Tilman y Downing, 1994). Nuestros resultados indican que la riqueza de especies y la cobertura de arbustos pueden contribuir a amortiguar los efectos negativos de la sequía en la ANPP, por lo tanto, estos atributos de la vegetación deben ser mantenidos a través de las prácticas de manejo del pastoreo en estos ecosistemas. Estas prácticas podrían incrementar la resistencia de los pastizales frente a la sequía, un fenómeno cada vez más importante en el contexto del cambio climático global en curso, y podrían tener un impacto positivo en la provisión de servicios ecosistémicos fundamentales de los que dependen millones de personas en todo el mundo.

La aridez y el sobrepastoreo tienen efectos convergentes sobre la estructura y funcionamiento de los pastizales naturales de la Patagonia

5.1. Introducción

El pastoreo del ganado doméstico es uno de los principales factores que controlan la estructura y funcionamiento de los pastizales naturales a nivel global (Asner *et al.* 2004). Los efectos del pastoreo son, sin embargo, variables entre los ecosistemas, y dependen de factores tales como la identidad y densidad de los herbívoros, el régimen de pastoreo y el atributo/proceso del ecosistema considerado (Milchunas y Lauenroth 1993). Por ejemplo, el efecto del pastoreo sobre la riqueza de especies va desde positivo (McNaughton 1993) hasta negativo (Oliva *et al.* 1998). De forma similar, de acuerdo a la selectividad de los herbívoros, en algunos ecosistemas el pastoreo promueve una disminución en las especies que son preferencialmente consumidas (especies palatables) y un incremento en las especies que son evitadas (especies no palatables) (Hendricks *et al.* 2005). Sin embargo, varios estudios también han demostrado que el pastoreo puede incrementar la abundancia de especies altamente palatables (ej. McNaughton 1983). Resultados divergentes también han sido hallados en relación a los efectos del pastoreo sobre el balance pastos-arbustos (ej. Scholes y Archer 1997; Nano y Clarke 2010).

Las zonas áridas cubren alrededor del 41% de la superficie de la Tierra, y son el hogar de más de dos mil millones de personas (MEA 2005). En los ecosistemas de las zonas áridas, la estructura de la vegetación ejerce un fuerte control sobre procesos tales como el reciclaje de nutrientes, el funcionamiento hidrológico y el flujo de energía (Aguiar y Sala 1999). Por lo tanto, los cambios en la estructura de la vegetación inducidos por el pastoreo pueden promover fuertes cambios en el funcionamiento de los ecosistemas (Adler *et al.* 2001). Además de estos efectos indirectos, el pastoreo puede tener efectos directos sobre el funcionamiento de los ecosistemas; por ejemplo, los herbívoros afectan las

propiedades físicas del suelo a través del pisoteo (Steffens *et al.* 2008), y modifican las tasas de descomposición de la materia orgánica y el reciclaje de nutrientes mediante la deposición de orina y heces (Frank y Evans 1997). Una mejor comprensión de los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de las zonas áridas es crítico para sostener el suministro global de alimentos, dado que ~65% de las zonas áridas son utilizadas como áreas de pastoreo (MEA 2005).

El sobrepastoreo es frecuentemente señalado como la principal causa de desertificación de las zonas áridas a nivel global, dado que reduce la cobertura de la vegetación, promueve cambios en la composición de especies, incrementa la compactación y erosión del suelo (Asner *et al.* 2004; D'Odorico *et al.* 2013). En los ecosistemas degradados, la mayor parte del agua se pierde por escurrimiento, drenaje profundo y evaporación directa, de manera que la eficiencia de uso de las precipitaciones se reduce (Le Houérou 1984); por lo tanto, la productividad de forraje y la producción ganadera también disminuyen. En consecuencia, la comprensión de los factores que controlan los efectos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación y los procesos de los ecosistemas que, tales como el reciclaje de nutrientes y el funcionamiento hidrológico, mantienen su capacidad de proveer forraje (Milton *et al.* 1994), puede proporcionar conocimientos fundamentales a los gestores de las tierras y a los responsables de las políticas para promover un uso más sostenible de los pastizales naturales (Augustine y McNaughton 1998).

La evaluación y el ajuste de las prácticas de manejo del pastoreo requieren de un monitoreo permanente de la funcionalidad de los ecosistemas (Pyke *et al.* 2002). La medición *in situ* de procesos funcionales de los ecosistemas, tales como la retención de agua y nutrientes dentro de los paisajes (Valentin *et al.* 1999) o la productividad de la vegetación (Cox *et al.* 2006), demanda mucho tiempo, es costosa, y puede requerir

equipamiento de campo o laboratorio que muchas veces no está disponible, particularmente en los países en desarrollo. Para superar esto, diferentes metodologías, para el monitoreo de los pastizales, basadas en indicadores fáciles de medir, como atributos estructurales de la vegetación y las características físicas y biológicas de la superficie del suelo relacionadas con el funcionamiento de los ecosistemas, se han desarrollado en las últimas dos décadas (ej. NRC 1994; Tongway y Hindley 2004; Herrick *et al.* 2005). Una de estas metodologías, que está recibiendo creciente atención en los últimos años, es el Análisis Funcional del Paisaje (LFA, acrónimo en inglés de Landscape Function Analysis), desarrollada para los pastizales naturales de Australia (Tongway y Hindley 2004). El LFA utiliza indicadores, fácilmente observables de la vegetación y de la superficie del suelo para evaluar el funcionamiento de los ecosistemas. Los indicadores del suelo se combinan en tres índices (estabilidad, infiltración y reciclaje de nutrientes), los cuales evalúan el grado con el cual los recursos tienden a ser retenidos, utilizados y reciclados dentro del ecosistema (Tongway y Hindley 2004). Varios estudios han demostrado relaciones significativas entre los índices LFA y mediciones cuantitativas de estas funciones en diferentes ecosistemas (Ata Rezaei *et al.* 2006; Maestre y Puche 2009; Mayor y Bautista 2012; sin embargo ver Searbon 2005).

La Patagonia argentina (sur de Sudamérica) es uno de los ecosistemas de pastizales naturales más grandes del mundo. En esta región, el guanaco (*Lama guanicoe*) es el mayor herbívoro y estuvo presente en gran número en los últimos ~10.000 años antes de que el pastoreo, principalmente con ovinos, comenzara hace alrededor de 130 años (Lauenroth 1998). Por lo tanto, se ha hipotetizado, que los pastizales de la Patagonia tienen una larga historia evolutiva de herbivoría (Lauenroth 1998). La fuerte presión de selección causada por la herbivoría podría haber sido complementada con la selección ejercida por la aridez

del clima de la región, dando como resultado la presencia de plantas que han desarrollado defensas contra la herbivoría y la aridez (Milchunas *et al.* 1988). De acuerdo con esto, en cierta medida, los pastizales de la Patagonia serían resistentes al pastoreo; sin embargo, hay evidencias que hacen pensar que el sobrepastoreo es la principal fuerza antropogénica que conduce a la desertificación de estas tierras (del Valle *et al.* 1998). Varios estudios han mostrado que la intensificación comercial del pastoreo ha inducido fuertes cambios en los ecosistemas de la Patagonia (ej. Aguiar *et al.* 1996; Perelman *et al.* 1997; Bisigato y Bertiller 1997); sin embargo, estos estudios se basan en un número limitado de sitios. Por lo tanto, faltan estudios que evalúen los efectos del pastoreo sobre la funcionalidad de estos ecosistemas a escala regional, y los factores que controlan estos efectos. Para ello, utilizamos la red MARAS (acrónimo de "Monitoreo Ambiental para Regiones Áridas y Semiáridas") (Oliva *et al.* 2011), que consiste en 350 sitios de monitoreo ubicados en un amplio rango de condiciones ambientales en la Patagonia. Esta red de monitoreo está conceptualmente basada en la metodología LFA, sin embargo los índices LFA de funcionamiento del suelo aún no han sido validados en esta región. Este es un paso fundamental para testear si estos índices reflejan adecuadamente los procesos y funciones que intentan representar en los ecosistemas de las zonas áridas de la Patagonia. Por lo tanto, en este estudio nuestros objetivos fueron: i) evaluar cómo el clima interactúa con la presión de pastoreo e influyen sobre la estructura de la vegetación y el funcionamiento del suelo en los pastizales naturales de la Patagonia, y ii) evaluar las relaciones entre los índices LFA y variables claves de funcionamiento del suelo (carbono orgánico, N total, contenido de arcilla, limo y arena).

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Área de estudio

El área de estudio comprende un territorio de 800.000 km² de zonas áridas de la Patagonia, en el sur de la República Argentina. La precipitación y la temperatura media anual se hallan entre 100 mm y 700 mm y entre 4,5°C y 16°C, respectivamente. La vegetación está dominada por pastizales gramíneos, estepas arbustivo-gramíneas y arbustales. Los suelos son de texturas arenosas y franco-arenosas principalmente, con escaso desarrollo de horizontes pedogenéticos, y pertenecen principalmente a los órdenes Aridisoles y Entisoles (del Valle 1998).

5.2.2. Relevamiento de vegetación

De los 350 sitios disponibles de la red MARAS, en este estudio utilizamos 239 para los cuales contamos con datos de presión de pastoreo (ver debajo, Figura 1). Estos sitios fueron ubicados en áreas planas (pendiente < 10%) dentro de establecimientos ganaderos, y poseen la diversidad de ganado y condiciones de manejo del pastoreo típicas de la región patagónica. Dentro de cada sitio, colocamos dos transectas de 50 metros de longitud sobre las cuales se realizó el relevamiento de vegetación utilizando el método de intercepción de puntos (Müller-Dombois y Ellenberg 1974). A lo largo de cada transecta, registramos el tipo de intercepción sobre la superficie (especie vegetal, suelo desnudo o mantillo) cada 20 cm (500 registros por sitio). El número de especies de plantas perennes registrado fue utilizado como indicador de la riqueza de especies. El porcentaje de cobertura de cada especie fue calculado como el número de registros de la especie en relación a los 500 registros del sitio. Cada especie fue clasificada, de acuerdo a su preferencia por el ganado, en 6 clases, desde 0 hasta 5 (0: muy baja preferencia; 5: muy alta preferencia) (Somlo *et al.*

1985; Nakamatsu *et al.* 1998). Los valores de cobertura específica fueron agrupados en pastos y arbustos ‘no palatables’ (clases 0+1) y ‘palatables’ (clases 4+5).

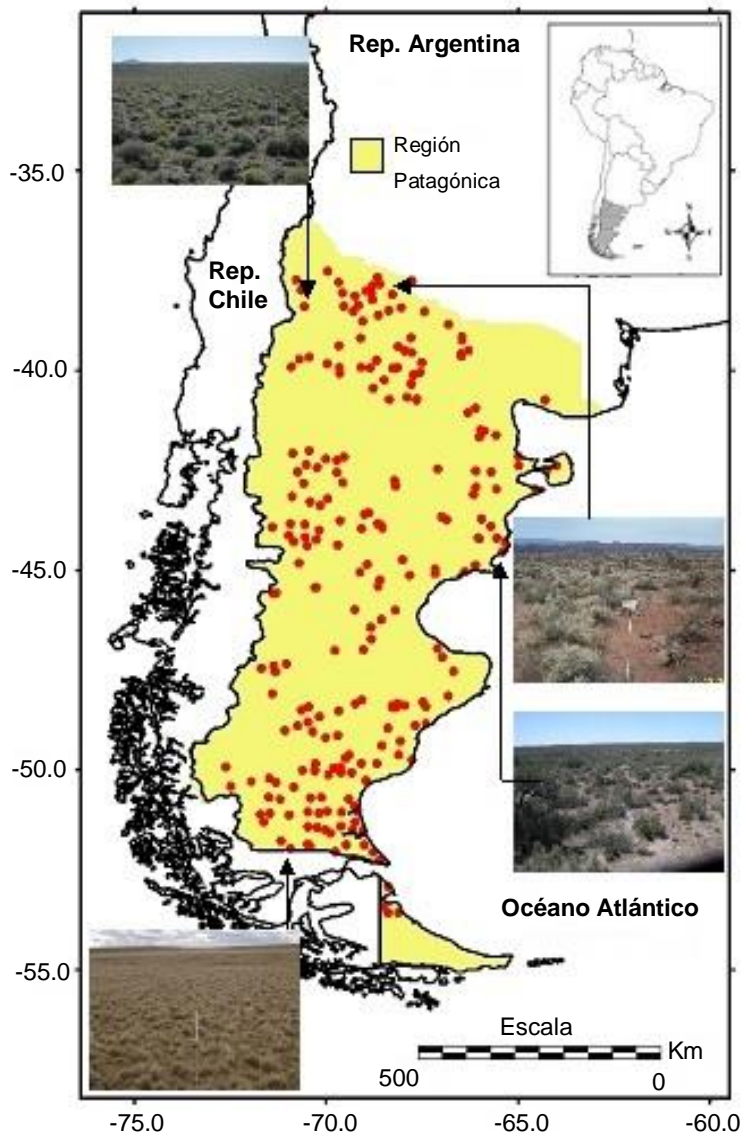


Figura 5.1. Ubicación de los sitios de muestreo (puntos rojos), con algunos ejemplos de los tipos de vegetación estudiados.

5.2.3. Medición de los atributos funcionales del suelo

En cada sitio, colocamos una tercera transecta de 50 metros de longitud. En los primeros 10 parches de suelo desnudo ubicados a lo largo de esta transecta, medimos 11 indicadores del estado de la superficie del suelo: cobertura total del suelo, cobertura aérea de pastos y arbustos perennes, cobertura, origen y descomposición del mantillo, cobertura de costras biológicas, presencia y rotura de costras, tipo y severidad de erosión, cobertura de materiales depositados, rugosidad de la superficie del suelo, resistencia mecánica a la perturbación, test de estabilidad de los agregados del suelo y textura al tacto. Estos indicadores fueron evaluados de acuerdo al protocolo de Oliva *et al.* (2011), el cual se basa en el manual original de la metodología LFA de Tongway y Hindley (2004). Los indicadores evaluados en el campo fueron combinados para obtener los tres índices LFA: estabilidad, infiltración y reciclaje de nutrientes. Los detalles sobre cómo se combinan estos indicadores para obtener los índices LFA ya han sido publicados (Tongway y Hindley, 2004), y por lo tanto no se repetirán aquí.

En cada sitio tomamos cinco submuestras (0-10 cm) del centro de parches de suelo desnudo elegidos al azar, estas submuestras fueron mezcladas para obtener una muestra compuesta por sitio. Después de ser colectadas en el campo, las muestras de suelo fueron llevadas al laboratorio, donde fueron secadas al aire, tamizadas (malla de 2 mm) y almacenadas hasta su análisis químico. Sobre las muestras se realizaron las siguientes determinaciones, como indicadores del funcionamiento del suelo, en un subconjunto de sitios: carbono orgánico del suelo (SOC, método de Walkley-Black; 255 sitios), N total (método de Kjeldhal; 215 sitios) y contenido de arcilla, limo y arena (método de la pipeta; 167 sitios). SOC y N total se correlacionaron positivamente (Pearson $r = 0,93$, $P < 0,0001$), mientras que arena-arcilla y arena-limo se correlacionaron negativamente (Pearson $r =$

-0,84 y -0,95, respectivamente, $P < 0,0001$). Por lo tanto, para los siguientes análisis solamente utilizamos SOC y el contenido de arena, las cuales han sido mostradas como variables que desempeñan un rol clave como control de la disponibilidad de agua en el suelo, estructura de la comunidad y procesos biogeoquímicos en los ecosistemas de las zonas áridas (Lal 2004; Mills *et al.* 2009).

5.2.4. Datos climáticos

La aridez [$1 - \text{aridity index (AI)}$, donde AI es precipitación/evapotranspiración potencial] de cada sitio fue obtenida de la base de datos Global Potential Evapotranspiration (Zomer *et al.* 2008), la cual se basa en interpolaciones provistas por la base de datos WorldClim (Hijmans *et al.* 2005).

5.2.5. Estimación de la productividad primaria neta aérea (ANPP)

Utilizamos un *proxy* de la ANPP derivado de sensores remotos, la integral anual del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (I-NDVI) la cual ha sido mostrada como un buen estimador de la ANPP (Prince 1991). Utilizamos los datos de NDVI del producto MOD13Q1 del sensor MODIS, el cual proporciona 23 datos por año (cada 16 días) con un tamaño de pixel de aproximadamente $250 \text{ m} \times 250 \text{ m}$. Calculamos NDVI-I, para 11 estaciones de crecimiento (desde 2000-2001 hasta 2010-2011) como la sumatoria de los 23 datos anuales desde julio hasta junio del año siguiente. La media de NDVI-I de las 11 estaciones de crecimiento fue utilizada como nuestro *proxy* de la ANPP para cada sitio. Los datos fueron extraídos para el pixel que contiene el sitio donde se tomaron los datos de campo; esto produce un desajuste de escalas entre los datos de carga animal (los cuales se refieren a la superficie de los establecimientos ganaderos, ver debajo) y los datos de NDVI-I. Sin embargo, pensamos que este desajuste de escalas es reducido dado que los sitios

muestreados a campo fueron ubicados en la comunidad vegetal más representativa de cada establecimiento ganadero. Para testear esto, comparamos el dato de NDVI-I del pixel muestreado en el campo con el dato de NDVI-I calculado para un área cuadrada de 5000 hectáreas centrada en el sitio de muestreo, realizamos esta comparación para 85 sitios seleccionados al azar. Utilizamos una superficie de 5000 hectáreas dado que éste es el tamaño medio de los establecimientos ganaderos de la Patagonia (MECON 2002). Hallamos una relación estrecha entre los valores de NDVI-I del pixel muestreado y NDVI-I del área de 5000 hectáreas, lo cual indica que este *proxy* de la ANPP en el sitio muestreado a campo es representativo de todo el establecimiento ganadero (Anexo 5.1)

5.2.6. Datos de carga animal

Los datos de carga animal de los establecimientos ganaderos fueron obtenidos mediante encuestas a los productores. En la encuesta se consultó la superficie total del establecimiento y el número, promedio para los últimos cinco años, de ovejas, vacas, cabras y caballos. Calculamos la carga animal como la biomasa de ganado por hectárea. La biomasa de ganado fue estimada como el producto entre el número de animales de cada especie y el peso individual medio de cada una de ellas (de acuerdo a los datos del Censo Nacional Agropecuario, MECON 2002): 37 kg para las ovejas, 400 kg para las vacas, 17 kg para las cabras y 200 kg para los caballos.

Oesterheld *et al.* (1998) hallaron una relación positiva entre NDVI-I y la carga animal en pastizales naturales de Argentina. Según estos autores esta relación puede servir para: i) inferir la carga animal “promedio” que se podría esperar en un determinado sitio de acuerdo a un patrón empírico regional y ii) indicar casos potenciales de sobrepastoreo o subutilización en sitios particulares. Utilizamos esta aproximación para estimar un *proxy* de presión de pastoreo. Analizamos la relación NDVI-I vs. carga animal, y luego utilizamos

los residuales de esta relación como nuestro *proxy* de presión de pastoreo (Oesterheld *et al.* 1998). Valores positivos de estos residuales podrían indicar sobrepastoreo (carga animal observada mayor que la carga animal “promedio” que podría ser esperada para ese sitio en particular de acuerdo al patrón empírico regional), mientras que valores negativos indicarían subutilización.

5.2.7. Análisis de los datos

Realizamos análisis de correlación de Pearson entre los índices LFA y las variables del suelo. Utilizamos Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM) para evaluar la importancia relativa y los efectos directos/indirectos de la aridez y de la presión de pastoreo como controles de las variaciones en los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas. Los SEM consisten en la evaluación de modelos *a priori* desarrollados para comprender cómo múltiples factores afectan a nuestra variable de interés (Grace 2006). Usamos como variable respuesta una variable latente: funcionamiento del suelo. Las variables latentes, generalmente son utilizadas para representar conceptos que no son medibles directamente, sino que, en su lugar, están relacionados con una o más variables o indicadores medidos (Grace 2006). Es este estudio, utilizamos los tres índices LFA como indicadores de la variable latente. De acuerdo al conocimiento actual, propusimos un modelo *a priori* que muestra las relaciones hipotéticas entre las variables (Anexo 5.2) y probamos su ajuste a nuestros datos. Utilizamos χ^2 , NFI (Índice de Ajuste Normado) y RMSEA (Error Cuadrático Medio de Aproximación) como medidas del ajuste del modelo (Grace 2006). La estimación de los coeficientes del modelo se realizó mediante la técnica de máxima verosimilitud, estos coeficientes son equivalentes al coeficiente de regresión parcial estandarizado, y se interpretan como el efecto relativo de una variable sobre otra (Grace 2006). Los análisis de correlación y de regresión se realizaron con SPSS para Windows,

versión 17.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, EE.UU.). Los análisis SEM se realizaron con AMOS 18.0.0 (SPSS 2009).

5.3. Resultados

La integral anual del NDVI se relacionó positivamente con la carga animal (Figura 5.2). Los tres índices LFA se relacionaron significativamente con los mayoría de las variables de suelo medidas. SOC fue la variable que mostró la mayor asociación (positiva) con los tres índices LFA (Pearson $r = 0,38, 0,50$ y $0,64$ para estabilidad, infiltración y reciclaje de nutrientes, respectivamente, $n = 255, P < 0,001$ en todos los casos). Los índices de estabilidad y reciclaje de nutrientes, además, se correlacionaron negativamente con el contenido de arena (Pearson $r = -0,36$ y $-0,28$, respectivamente; $n = 167, P < 0,001$ en ambos casos).

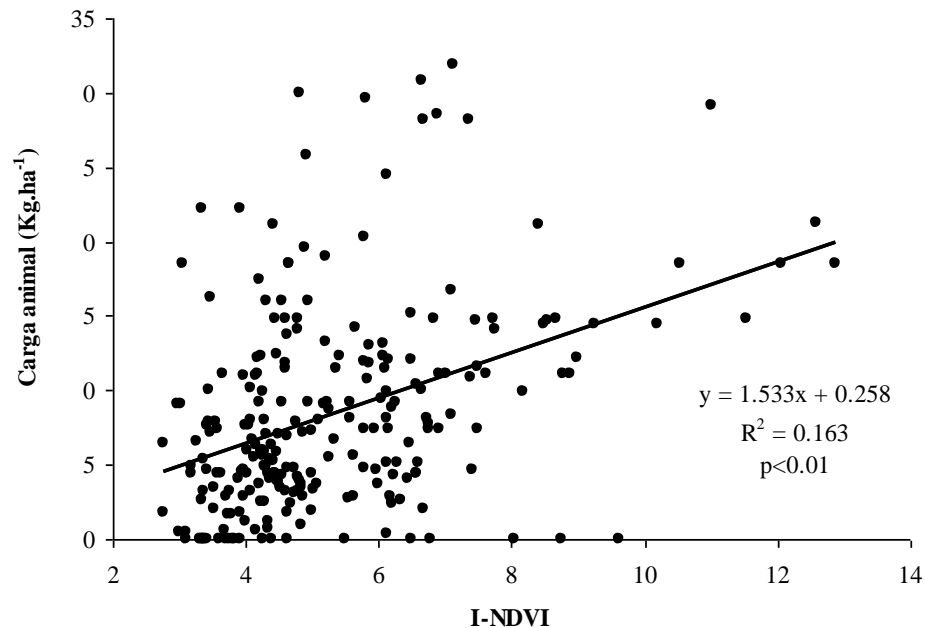


Figura 5.2. Relación entre la integral anual del índice NDVI (Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada) y la carga animal en 239 sitios de pastizales naturales de la Patagonia.

Nuestro modelo SEM *a priori* fue consistente con nuestros datos, como lo indican los diferentes test de bondad de ajuste utilizados (Figura 5.3). Este modelo explicó el 65%, de la variación hallada en el funcionamiento del suelo. Además, nuestro modelo SEM explicó entre el 20% y 50% de la variación hallada en la cobertura de pastos palatables y la riqueza de especies, respectivamente. Sin embargo, estos valores disminuyeron hasta <5% para la cobertura de pastos no palatables y de arbustos palatables y no palatables.

La aridez tuvo una relación negativa directa con la riqueza de especies y la cobertura de pastos palatables y un efecto positivo directo sobre la cobertura de arbustos palatables (Fig. 3). La aridez también mostró una relación significativa directa y negativa con el funcionamiento del suelo. La presión de pastoreo tuvo un efecto directo negativo sobre la cobertura de pastos palatables y sobre la riqueza de especies. La presión de pastoreo no mostró relación directa con el funcionamiento del suelo, pero tuvo un efecto indirecto negativo sobre éste, mediado por el efecto directo positivo que la cobertura de pastos palatables y la riqueza de especies tuvieron sobre esta variable.

La aridez fue la variable que mayor efecto total tuvo sobre los atributos estructurales de la vegetación, excepto sobre la cobertura de pastos no palatables, donde la presión de pastoreo tuvo mayor efecto total (Tabla 5.1). La aridez fue también la variable con el mayor efecto total (negativo) sobre el funcionamiento del suelo. Alrededor del 60% de este efecto total fue directo y el resto fue mediado por la estructura de la vegetación (Fig. 4). La cobertura de pastos palatables y la riqueza de especies tuvieron un efecto positivo en el funcionamiento del suelo, el cual fue de aproximadamente un 70% y un 40%, respectivamente, del efecto total que tuvo la aridez. La presión de pastoreo solo tuvo un efecto indirecto negativo en el funcionamiento del suelo, el cual fue de aproximadamente un 25% del efecto total de la aridez (Fig. 4).

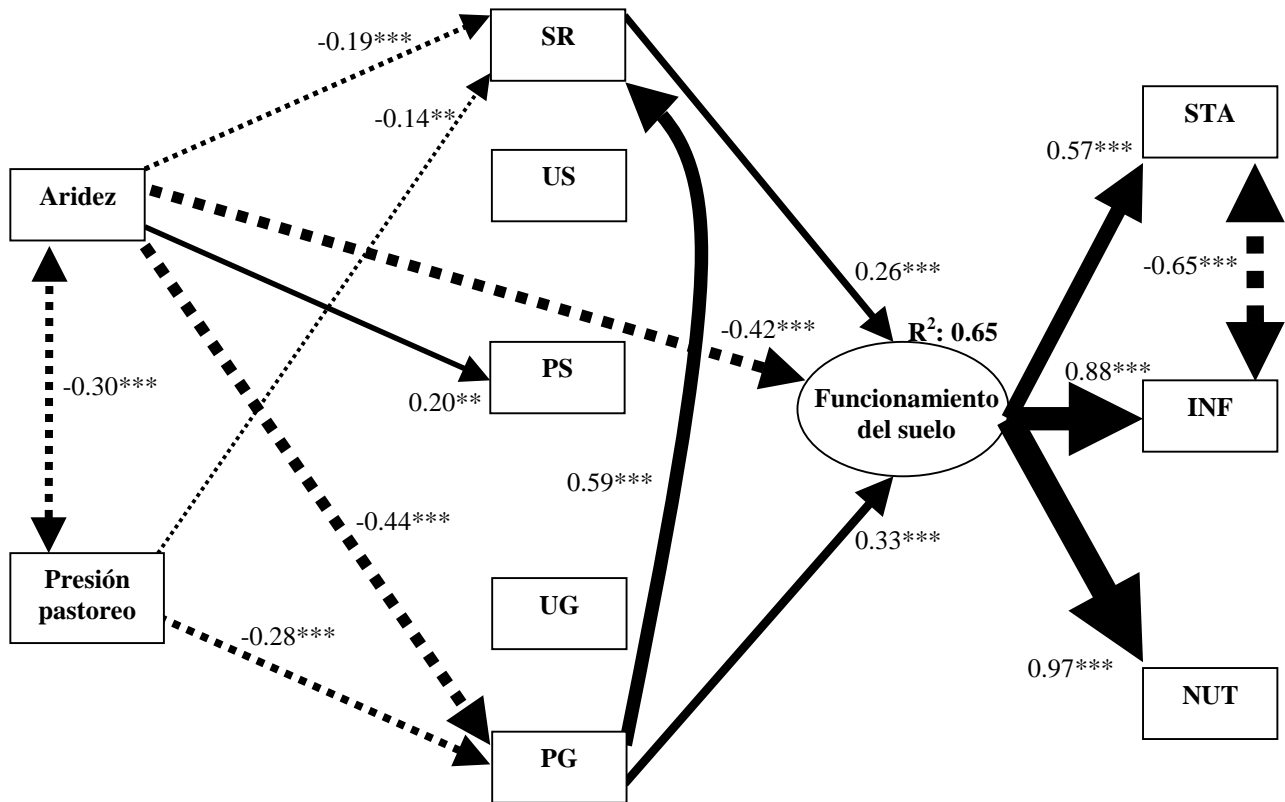


Figura 5.3. Modelos de ecuaciones estructurales para la variable latente ‘Funcionamiento del suelo’. Flechas en un solo sentido indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Flechas bidireccionales indican correlación sin relación causal. Los números adyacentes a las flechas son coeficientes que indican la magnitud del efecto. El ancho de las flechas es proporcional a la magnitud de los coeficientes. Flechas completas indican relaciones positivas y flechas de puntos indican relaciones negativas. Las relaciones no significativas ($p > 0.05$) fueron eliminadas. El R^2 próximo a las variables respuesta indica la proporción de la varianza explicada. Estadísticos de bondad de ajuste: prueba de Chi-cuadrado ($\chi^2=24.96$ ($P=0.16$, $df=19$), Índice de Ajuste Normado (NFI=0.97) y Error Cuadrático Medio de Aproximación (RMSEA=0.03). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Índice de estabilidad (STA), Índice de infiltración (INF), Índice de reciclaje de nutrientes (NUT), riqueza de especies (SR), cobertura de arbustos no palatables (US), arbustos palatables (PS), pastos no palatables (UG) y pastos palatables (PG).

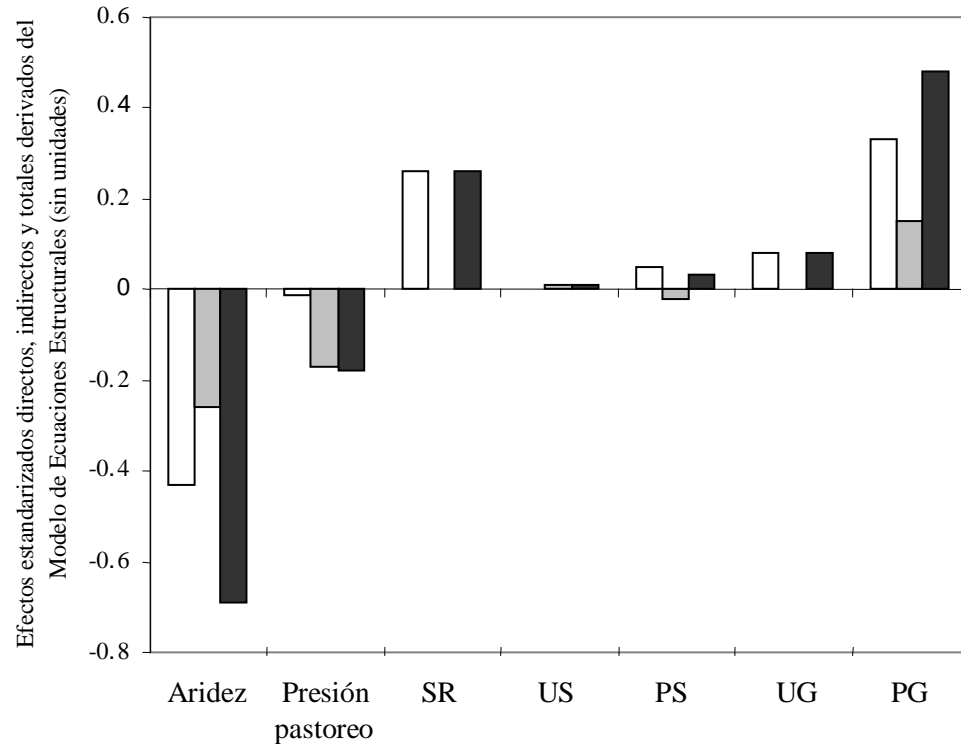


Figura 5.4. Efectos estandarizados directos (blanco), indirectos (gris) y totales (negro) de las variables predictoras sobre la variable latente 'Funcionamiento del suelo'. Las abreviaturas son como en la Figura 5.3.

Tabla 5.1. Efectos estandarizados directos (SDE), indirectos (SIE) y totales (STE) de la aridez y la presión de pastoreo sobre la riqueza de especies y la cobertura de pastos y arbustos palatables y no palatables.

		Aridity	Grazing pressure
Riqueza de especies	SDE	-0.19	-0.14
	SIE	-0.27	-0.16
	STE	-0.46	-0.30
Arbustos palatables	SDE	0.20	-0.03
	SIE	-	-
	STE	0.20	-0.03
Arbustos no palatables	SDE	0.09	-0.05
	SIE	-	-
	STE	0.09	-0.05
Pastos palatables	SDE	-0.45	-0.28
	SIE	-	-
	STE	-0.45	-0.28
Pastos no palatables	SDE	0.01	0.10
	SIE	-	-
	STE	0.01	0.10

5.4. Discusión

Nuestro estudio representa, según nuestro conocimiento, el primer intento de evaluar los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, y cómo el clima los controla, a escala regional en la estepa patagónica. A diferencia de anteriores estudios de casos que evalúan los efectos de pastoreo (ej. Aguiar *et al.* 1996; Cipriotti y Aguiar 2012), este estudio incluye un gran número de sitios evaluados a campo y distribuidos en una gran área que comprende una amplia variación de condiciones ambientales. Nuestros resultados tienen implicancias importantes para la gestión y conservación de estos pastizales; en especial, en el contexto del cambio climático en curso. Además, hallamos que indicadores fáciles de medir, como los índices LFA, son buenos *proxys* de atributos funcionales de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia.

5.4.1. Relación entre NDVI-I y la carga animal

Oesterheld *et al.* (1998) encontraron una muy fuerte relación positiva ($r^2 = 0,90$) entre NDVI-I y la carga animal. En nuestro estudio, encontramos también una relación positiva entre estas variables, aunque mucho más débil ($r^2 = 0,16$). Esto puede ser debido a las diferencias de escala entre ambos estudios; Oesterheld *et al.* (1998) trabajaron con los datos agregados a nivel de departamento, mientras que en este estudio utilizamos los datos a nivel de establecimiento ganadero. A nivel de establecimiento, otros factores, además de la productividad primaria, pueden afectar la carga animal (por ejemplo, las decisiones del productor, fenómenos climáticos, depredación, etc.). A pesar de este ruido, fue posible obtener un modelo empírico regional significativo que nos permite estimar la sobre o sub-utilización de cada sitio en relación con su potencial productivo.

5.4.2. Índices LFA como indicadores del funcionamiento del suelo

Las relaciones observadas entre los índices LFA y las variables del suelo ajustan con lo observado en otros estudios de ecosistemas de zonas áridas que muestran que éstos índices están bien relacionados con medidas cuantitativas de procesos de los ecosistemas como la capacidad de infiltración, la estabilidad de los agregados del suelo, el contenido de C, N y P, la respiración del suelo y la ANPP (ej. Ata Rezaei *et al.* 2006; Maestre y Puche 2009; Mayor y Bautista 2012). En nuestro estudio, el SOC se correlacionó estrecha y positivamente con los tres índices LFA. Estos resultados no son sorprendentes, dado que muchas de las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos dependen o están directamente relacionadas con SOC; interviniendo, por ejemplo, en procesos tales como los ciclos biogeoquímicos de varios nutrientes (McGill y Cole 1981) y la formación y estabilización de los agregados del suelo (Tisdall y Oades 1982). Por otra parte, el índice de estabilidad se relacionó negativamente con el contenido de arena. Los suelos que contienen mayores contenidos de arcilla y limo pueden tener una mayor unión entre las partículas, lo que lleva a una mayor estabilidad de los agregados del suelo (Walker 2012). Nuestros resultados sugieren que los índices LFA son útiles para estimar el estado de procesos funcionales clave del suelo, que han sido propuestos como indicadores de la salud de los ecosistemas en pastizales de todo el mundo (Pyke *et al.* 2002; Akiyama y Kawamura 2007).

5.4.3. Efectos de la aridez y de la presión de pastoreo sobre atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas

La aridez fue la variable que tuvo mayor efecto sobre los atributos estructurales de vegetación. Hallamos una tendencia hacia un incremento y una disminución en la cobertura de arbustos y de pastos, respectivamente, hacia los sitios más secos. El estrés por sequía

aumenta con la aridez en estos ecosistemas limitados por agua (Armas *et al.* 2011), lo que podría explicar el predominio de especies de raíces profundas, tales como arbustos, en los sitios más secos. Además, hallamos una disminución en la cobertura de pastos palatables, mientras que la cobertura de pastos no palatables no fue afectada por el incremento en la aridez. Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis de que la aridez y el pastoreo han sido presiones de selección convergentes sobre los pastos, de tal manera que los rasgos seleccionados para tolerar la aridez serían útiles para ayudar a las plantas a evitar o tolerar la herbivoría, y viceversa (Coughenour 1985; Milchunas *et al.* 1988). Además, nuestros resultados ajustan con un estudio previo en los pastizales naturales de la Patagonia que mostró que las especies no palatables de pastos dominan en sitios áridos y las especies palatables lo hacen en sitios subhúmedos-secos (Adler *et al.* 2004).

El aumento de la presión de pastoreo se relacionó con una menor cobertura de pastos palatables, pero no tuvo relación significativa con la de pastos no palatables. Estos resultados sugieren que a medida que aumenta la presión de pastoreo, el principal cambio que ocurre dentro de este grupo funcional es un aumento relativo en la cobertura de pastos no palatables. Sin embargo, no descartamos que el tamaño del efecto del pastoreo sobre la cobertura de pastos palatables y no palatables pudiese ser mayor si tenemos en cuenta el pastoreo histórico además del pastoreo actual. Reconocemos que esto es una limitación en nuestro enfoque, dado que la mayoría de los establecimientos ganaderos de la Patagonia no tienen registros históricos, se analizaron los datos de la carga animal promedio de los últimos 5 años. Esta región ha sido pastoreada por más de 100 años, durante los cuales el stock global fue variable: el máximo número de cabezas de ovinos fue de 18 millones en 1958, mientras que en 2014 fue de alrededor de 9 millones de cabezas (MINAGRI 2015). Por lo tanto, los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas podrían estar

afectados no sólo por la presión de pastoreo reciente, sino también por el pastoreo histórico.

La conversión de pastizales gramíneos a arbustales es un fenómeno global (Eldridge *et al.* 2011) que a menudo se asocia con el aumento de la presión de pastoreo (Buffington y Herbel 1965; Burrows 1990; Scholes y Archer 1997; Peng *et al.* 2013). En pastizales subhúmedos de la Patagonia, algunos estudios han encontrado evidencias de que el pastoreo tiende a reducir la cobertura de pastos palatables y a aumentar la de arbustos (Aguar *et al.* 1996; Bertiller *et al.* 1995). Sin embargo, en nuestro estudio, la cobertura de arbustos (tanto palatables como no palatables) no mostró ninguna relación con la presión de pastoreo. Este resultado sugiere que la invasión de arbustos, inducida por el pastoreo, no es un fenómeno general en los pastizales patagónicos. Nuestros resultados coinciden con estudios previos de caso realizados en ecosistemas áridos de la Patagonia, que también han encontrado que el pastoreo no desencadena un proceso de invasión de arbustos (Adler *et al.* 2005; Cipriotti y Aguar 2012).

Hallamos que la riqueza de especies disminuye a medida que aumenta la presión de pastoreo. Este resultado es consistente con las predicciones de Milchunas y Lauenroth (1993). Según estos autores, en ambientes áridos con suelos pobres en nutrientes y una larga historia evolutiva de pastoreo (como los pastizales patagónicos; Adler *et al.* 2005), se espera que el pastoreo tenga un impacto negativo en la riqueza de especies. Esto puede ser dado por el aumento de las tasas de extinción local debido a modificaciones inducidas por el pastoreo en los atributos del suelo y de la vegetación, que pueden afectar el reclutamiento de plantas mediante la alteración de las propiedades microclimáticas y/o de la capa superficial del suelo y promover una mayor mortalidad principalmente durante la fase de reclutamiento (Milton *et al.* 1994).

El pastoreo no tuvo efectos directos sobre el funcionamiento del suelo, como habíamos propuesto en nuestro modelo *a priori*; sin embargo, tuvo efectos negativos indirectos sobre este atributo funcional, mediados por su efecto negativo sobre la riqueza de especies y la cobertura de pastos palatables. El efecto positivo de la riqueza de especies sobre el funcionamiento del suelo es consistente con hallazgos previos en esta región que muestran un efecto positivo de la riqueza de especies sobre atributos funcionales como ANPP (Gaitán *et al.* 2014a) y que una mayor riqueza de especies se asocia con una menor sensibilidad de ANPP frente a la sequía (Gaitán *et al.* 2014b). Nuestros resultados también ajustan con la creciente literatura que muestra los efectos positivos de la diversidad de plantas y su cobertura sobre el funcionamiento de los ecosistemas a múltiples escalas espaciales en las zonas áridas (ej. Maestre *et al.* 2012; Soliveres *et al.* 2014; Gherardi y Sala 2015). Del mismo modo, la cobertura de pastos palatables (pero no la de pastos no palatables) tuvo un efecto positivo sobre el funcionamiento del suelo. Este resultado podría estar dado por los vínculos existentes entre la palatabilidad, la tasa de crecimiento, y la descomposición del mantillo (Agustín y McNaughton 1998). Generalmente, las especies no palatables tienen mayores contenidos de componentes (tales como lignina y compuestos fenólicos) que reducen la preferencia por parte de los herbívoros y al mismo tiempo reducen su tasa de crecimiento y la descomposición de su mantillo, en relación con las especies más palatables (Wardle, Bonner y Barker, 2002). Por lo tanto, ecosistemas dominados por pastos palatables pueden tener mayores tasas de reciclaje de nutrientes y de carbono (Moretto *et al.* 2001). Además, a medida que aumenta la presión de pastoreo, la proporción de biomasa de los pastos palatables consumidas por los herbívoros también aumenta; por lo tanto, el ingreso de materia orgánica al suelo disminuye. Esto puede provocar una disminución del stock de SOC y por lo tanto de las funciones del suelo

asociados a él (como la estabilidad y la capacidad de infiltración, como se discutió anteriormente). No encontramos efectos directos del pastoreo sobre los atributos funcionales del suelo, esto es un resultado sorprendente, dado que se sabe que en algunos ecosistemas el pisoteo de los herbívoros rompe las costras físicas y biológicas y, por lo tanto, altera la redistribución de nutrientes y agua en el suelo y aumenta la erosión (Warren y Eldridge 2003; Allington y Vallone 2010). La falta de efectos directos del pastoreo sobre los índices LFA posiblemente se deba a que en la Patagonia dominan suelos de textura gruesa (en nuestros sitios de estudio del contenido medio de arena fue 70,5%, SD = 16,6%), que no facilitan el desarrollo de costras físicas y biológicas (Belnap 2006). Por lo tanto, el efecto directo del pastoreo sobre el suelo, a través del pisoteo, puede ser reducido en estos ecosistemas.

5.4.4. Implicancias para el manejo y conservación de los pastizales naturales

Nuestros resultados proporcionan conocimientos importantes sobre las relaciones entre el clima, la presión de pastoreo y la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. A medida que aumentan la aridez y la presión de pastoreo, la cobertura de pastos palatables y la riqueza de especies disminuyen. Contrariamente a lo que se ha reportado en otros ecosistemas de pastizales naturales del mundo (ej. Buffington y Herbal 1965; Scholes y Archer, 1997; Peng *et al.* 2013), el aumento en la cobertura de arbustos en la Patagonia parece estar positivamente relacionado con el incremento de la aridez, pero no con el pastoreo. Nuestros resultados indican que el sobrepastoreo podría cambiar la composición de la vegetación hacia un predominio de especies evitadas por los herbívoros, lo que podría reducir la productividad de forraje y, en consecuencia, también la sostenibilidad de los sistemas ganaderos. Además, nuestros resultados tienen implicancias importantes en el contexto del cambio climático en curso, dado que los modelos regionales de cambio

climático predican un aumento de la temperatura (y, por lo tanto, de la aridez dado que la evapotranspiración aumenta con la temperatura) en los pastizales patagónicos durante la segunda mitad de este siglo (Nuñez *et al.* 2009). Nuestros hallazgos sugieren que el incremento en las condiciones de aridez, tal como lo previsto para las zonas áridas de todo el mundo (Huang *et al.* 2016), podría acentuar los efectos negativos del sobrepastoreo sobre el funcionamiento de los ecosistemas mediante la inducción de una reducción en la riqueza de especies y en la cobertura de pastos palatables, las cuales ejercen efectos positivos en las funciones del suelo relacionadas con la estabilidad, la infiltración y el reciclaje de nutrientes. Estos cambios reducirán la capacidad de los pastizales patagónicos de proveer otros servicios ecosistémicos esenciales, además de la producción de forraje, tales como el secuestro de carbono y la regulación hidrológica de las cuencas. Sin embargo, advertimos que el uso de nuestros resultados para pronosticar los cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas en respuesta al aumento de la aridez debe hacerse con precaución. Esto se debe a la respuesta de los ecosistemas, tales como los estudiados aquí, frente a los cambios temporales en las variables climáticas puede diferir de la respuesta observada a través de gradientes climáticos espaciales (por ejemplo, Lauenroth & Sala 1992). Nuestros resultados también indican que mantener e incrementar la cobertura de pastos palatables y la riqueza de especies mediante prácticas adecuadas de manejo del pastoreo podría ayudar a mitigar los efectos negativos del cambio climático sobre el funcionamiento de los ecosistemas. El ajuste del manejo del pastoreo requiere de un monitoreo continuo del estado de los pastizales, para lo cual los productores o administradores de las tierras deberían evaluar periódicamente la composición de la vegetación (cobertura de grupos funcionales: arbustos y pastos palatables y no palatables) y el estado de la superficie del suelo, a través de indicadores de evaluación sencilla, tales

como los índices LFA, los cuales han probado ser buenos predictores del funcionamiento de los ecosistemas.

Capítulo 6

Discusión general y conclusiones

A continuación, en este capítulo final de la tesis, realizaré una discusión general de los principales resultados hallados en los capítulos precedentes. Se analizará la contribución al conocimiento de la ecología de los ecosistemas áridos y semiáridos en general, se brindarán hipótesis acerca de los efectos del cambio global sobre estos ecosistemas y algunas implicancias para su manejo y conservación. Se discutirán las implicancias de los resultados de esta tesis para el futuro de la red MARAS y el monitoreo de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia. Se plantearán algunas necesidades de investigación a futuro, se explicitarán las principales conclusiones de esta tesis y finalmente se brindarán algunas recomendaciones.

6.1. Importancia relativa de factores bióticos y abióticos como controles del funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos

A través de décadas de investigación se han estudiado diferentes factores bióticos y abióticos que controlan el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos a escala regional y global. A pesar de los avances realizados, es sorprendentemente poco lo que se sabe acerca de la importancia relativa, las interacciones y los efectos directos e indirectos de los diferentes factores que controlan la funcionalidad de estos ecosistemas. Debido a las escalas temporales y espaciales de los procesos involucrados que impide la realización de experimentos manipulativos la mayor parte de nuestro conocimiento sobre estos aspectos proviene de análisis correlativos derivados de estudios observacionales realizados a través de gradientes ambientales naturales (por ej. Paruelo *et al.* 1998; Bai *et al.* 2008). Varios de estos estudios han mostrado que la precipitación media anual ejerce un fuerte control sobre un atributo clave de la funcionalidad de los ecosistemas, como es la productividad primaria neta aérea (PPNA) (por ej. Sala *et al.* 1988, Milchunas & Lauenroth 1993; Jobbágy *et al.* 2002; Yang *et al.* 2008). Sin embargo, en estos estudios no se han analizado las

interrelaciones de la precipitación con otros factores importantes que controlan la PPNA. Por ejemplo, el pastoreo, otras variables climáticas (como la temperatura y la estacionalidad de las precipitaciones) y atributos bióticos co-varian con la precipitación a lo largo de los gradientes ambientales y pueden confundir o llevar a interpretaciones erróneas cuando se analizan las relaciones en forma bivariada (por ej. ver Bai *et al.* 2007 y Ma *et al.* 2010). Esta tesis supone un importante avance en este sentido dado que mediante el análisis multivariado de gran número de sitios (más de 300), a lo largo de un amplio gradiente de condiciones ambientales, en uno de los ecosistemas áridos y semiáridos más extensos del mundo (la estepa patagónica) pudimos evaluar de qué manera la estructura de la vegetación modula la respuesta del funcionamiento de los ecosistemas frente al clima. Hallamos que los atributos estructurales de la vegetación (riqueza de especies y cobertura de pastos y arbustos) explicaron una porción significativa e independiente de la variabilidad de atributos funcionales de los ecosistemas que fue de magnitud similar a la explicada por las variables climáticas (temperatura y cantidad y distribución de las precipitaciones) (Capítulo 3).

6.2 Respuesta de los ecosistemas frente a eventos de sequía

Los ecosistemas áridos y semiáridos se caracterizan por la escasez y variabilidad de las precipitaciones, por lo que la ocurrencia de sequías es un fenómeno frecuente en estos ecosistemas (Noy-Meir, 1973) . En el capítulo 4 de esta tesis demostramos que la riqueza de especies vegetales y la cobertura de arbustos son atributos cruciales para amortiguar los efectos de la sequía sobre el funcionamiento de los ecosistemas. De acuerdo a nuestros resultados el impacto de la sequía sobre la productividad de los ecosistemas es mayor cuanto mayor es la intensidad de la sequía y la temperatura. Este efecto negativo del clima es atenuado cuanto mayor es la riqueza de especies vegetales y la cobertura de arbustos. La

importancia de la riqueza de especies para amortiguar los efectos negativos de la sequía había sido demostrada anteriormente en estudios realizados bajo condiciones controladas en invernadero. (por ej. Tilman y Downing, 1994). Esta tesis es el primer estudio, a escala regional y basado en un gran número de sitios, en demostrar esto en las condiciones de campo de los ecosistemas áridos y semiáridos.

6.3. Efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos

El pastoreo del ganado doméstico es uno de los principales factores que controlan la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos a nivel global (Asner *et al.* 2004). Hasta el presente se han realizado importantes avances en comprender los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas (por ej. Milchunas y Lauenroth 1993). Sin embargo no se han realizado estudios que evalúen la importancia relativa y los efectos directos e indirectos del pastoreo, el clima y la estructura de la vegetación sobre el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos a escala regional. Esta tesis representa un avance en este sentido dado que en el capítulo 5 evaluamos dichas interrelaciones. El principal hallazgo de este estudio fue que la aridez y la presión de pastoreo tienen un efecto convergente sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. La aridez y la presión de pastoreo mostraron un efecto negativo sobre la riqueza de especies y la cobertura de pastos palatables y esto, a su vez, tiene un impacto negativo sobre atributos funcionales de los ecosistemas. En mi opinión esta es la primera vez que se muestran datos, provenientes de una red de más de 200 sitios a escala regional, que apoyan la hipótesis que señala que la aridez y el pastoreo ejercen presiones de selección convergentes. De acuerdo a esta hipótesis, la aridez produce una selección de plantas con caracteres que además les ayudan a tolerar o evitar el pastoreo, y viceversa.

6.4. Efectos del cambio global sobre los ecosistemas áridos y semiáridos e implicancias para el manejo

De acuerdo a los resultados de esta tesis se hipotetizan los cambios esperados en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos en relación a dos de los aspectos más importantes del cambio global: el cambio climático y la intensificación de la ganadería. De acuerdo a los cambios proyectados se brindan algunas normas generales de manejo del pastoreo que permitirían mitigar los impactos negativos.

6.4.1. Cambio climático

En lo que resta del presente siglo es esperable un cambio en el clima en respuesta a las emisiones de gases con efecto invernadero (IPCC, 2013). De acuerdo a las proyecciones, para finales del presente siglo las temperaturas medias se incrementarán entre 3,2°C y 3,7°C en las zonas áridas y semiáridas. Aunque hay más incertidumbre sobre los cambios proyectados en las precipitaciones, que sugieren cambios del $\pm 25\%$ en la precipitación media anual dependiendo de la región donde nos encontremos, se espera un incremento de los eventos extremos de precipitación (Easterling *et al.*, 2000), mientras que la extensión, gravedad, duración y frecuencia de las sequías en los ecosistemas áridos tenderán a aumentar (Dai, 2013; Cook *et al.*, 2015). Observaciones recientes indican que se está produciendo una disminución generalizada de la humedad del suelo en las zonas áridas a nivel global (Feng y Zhang, 2015). Es bastante probable que esta tendencia se acentúe en el futuro, ya que recientes modelos apuntan a que la humedad del suelo disminuirá un 15% para finales del siglo (Dai, 2013). Huang *et al.* (2016) predicen que el área ocupada por las zonas áridas se expandirá globalmente entre un 11% y un 23% hacia finales del presente siglo.

Los resultados de esta tesis sugieren que el incremento en las condiciones de aridez tendrán impactos en la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas y en los servicios que ellos proveen a la humanidad. Los incrementos esperados en la temperatura y en las condiciones de aridez sugieren un incremento en la cobertura de arbustos y una disminución en la cobertura total de pastos (Capítulo 3), dada por una disminución en la cobertura de pastos palatables (Capítulo 5). También es de esperar una disminución en la riqueza de especies (Capítulo 3). Además, es esperable que los cambios climáticos tengan efectos directos e indirectos (mediados por sus efectos en la estructura de la vegetación) sobre la funcionalidad de estos ecosistemas. De acuerdo a nuestros resultados, es probable que en los ecosistemas áridos y semiáridos disminuya la productividad primaria neta aérea (Capítulo 3) y la productividad forrajera (Capítulo 5), y que éstos sean menos eficientes en la conversión de precipitación en biomasa vegetal (Capítulo 3). También se verían afectados los procesos funcionales del suelo, como el reciclaje de nutrientes, la infiltración y la estabilidad frente a los procesos erosivos (Capítulo 5). El incremento de la temperatura y de la severidad de las sequías también tendría un efecto negativo sobre la productividad primaria de estos ecosistemas (Capítulo 4).

6.4.2. Intensificación de la ganadería

El uso más frecuente de los ecosistemas áridos es la ganadería extensiva (Asner *et al.* 2004). El incremento de la demanda global de alimentos ha llevado a mover las fronteras agrícolas hacia zonas marginales y consecuentemente se han trasladado muchas de las empresas ganaderas hacia zonas áridas y semiáridas del mundo (Thornton 2010). Esta intensificación de la ganadería podría implicar un incremento en la intensidad de pastoreo de estos ecosistemas o cambios en las especies en pastoreo. Los resultados de esta tesis sugieren que el sobrepastoreo potenciaría los cambios estructurales y funcionales

inducidos por el cambio climático. Estos cambios harían, a futuro, que los ecosistemas áridos y semiáridos sean menos productivos y más sensibles frente a los procesos erosivos, lo cual tendría un impacto negativo en los servicios ambientales que ellos brindan, especialmente en la sustentabilidad de la actividad ganadera. El manejo del pastoreo debería permitir mantener e incrementar la cobertura de pastos (especialmente de las especies palatables) y la riqueza de especies, dado el rol que estos atributos tienen sobre la funcionalidad de los ecosistemas, lo cual contribuiría a mitigar los impactos negativos del cambio climático.

6.5. Implicancias para el monitoreo de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia

Para luchar contra los problemas inducidos por los procesos de cambio global en las zonas áridas se requieren sistemas de monitoreo de los ecosistemas que permitan establecer las prioridades de gestión en estas áreas y evaluar los resultados de las acciones (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Muchos estudios han propuesto una gran variedad de indicadores para el monitoreo de las zonas áridas basados en la medición a campo de atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas, entre los que se incluyen: la cobertura total de la vegetación (Taylor, 1986; Maestre y Escudero, 2009), cambios en la composición de especies de la vegetación (Krogh *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2006), la riqueza de especies (Landsberg y Crowley, 2004; Cox *et al.*, 2006; Maestre *et al.*, 2012), la productividad primaria neta aérea de la vegetación (McNaughton *et al.*, 1989; Cox *et al.*, 2006), el patrón espacial de la vegetación (Kéfi *et al.*, 2007) y la cobertura, tamaño y conectividad de los parches de suelo desnudo (Weltz *et al.*, 1998; de Soyza *et al.*, 1998; Cerda, 1999). También se han propuesto indicadores edáficos tales como el reciclaje, balance (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2013) y heterogeneidad espacial (Schlesinger *et al.*,

1990) de nutrientes, contenido de carbono orgánico (Manley *et al.*, 1995), compactación del suelo (Castellano y Valone, 2007) e indicadores de pérdida de suelo por erosión hídrica y eólica (Hudson, 1993; Parizek *et al.*, 2002).

Dada la complejidad, interacciones y retroalimentaciones de los procesos de desertificación (Turnbull *et al.*, 2008; Ravi *et al.*, 2010; D’Odorico *et al.*, 2013) los cambios que ocurren en los ecosistemas son de tipo “multivariado”, por lo tanto los sistemas de monitoreo deben incluir varios indicadores que permitan captar tales cambios (Karr, 1992). Por ejemplo, Rowe *et al.* (2002) identificaron más de 60 indicadores relevantes para el monitoreo de los pastizales naturales en América del Norte. Es por ello que los sistemas de monitoreo desarrollados para las zonas áridas involucran la medición de varios de los indicadores edáficos y de la vegetación señalados anteriormente (National Research Council, 1994; Pyke *et al.*, 2002; Tongway y Hindley, 2004; Herrick *et al.*, 2005, Oliva *et al.*, 2011). Esto, más que una ventaja supone un problema dado que incrementa la necesidad de tiempo y recursos humanos, materiales y económicos necesarios para instalar y evaluar periódicamente los sitios de monitoreo, lo que limita la implementación de programas de monitoreo a largo plazo a escala nacional o regional. Estas limitaciones son especialmente patentes en los países en desarrollo, que a su vez son los que poseen mayores proporciones de zonas áridas y en general son los más afectados por los procesos de desertificación y cambio global. Por estas razones, se han implementado muy pocos programas de monitoreo a largo plazo en las zonas áridas, que comprendan áreas extensas y que involucren la medición de un gran número de sitios permanentes. Ejemplos de estos son el programa WARMS en el oeste de Australia, que cuenta con más de 1000 sitios de monitoreo a largo plazo (Watson *et al.*, 2007; Russell, 2007; Novelly *et al.*, 2008) y el

programa MARAS en la región patagónica de Argentina que, hasta el presente, posee 350 sitios de monitoreo (Oliva *et al.*, 2011; Gaitán *et al.*, 2013; Gaitán *et al.*, 2014a,b).

Además de los sistemas de monitoreo basados en el relevamiento de indicadores a campo, en los últimos años se han desarrollado metodologías para el monitoreo de las tierras basadas en el uso de índices de vegetación derivados de sensores remotos, como estimadores de atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas. Varios estudios han analizado la tendencia de los índices de vegetación derivados de diferentes sensores y en diferentes períodos de tiempo a escala nacional (Gaitán *et al.*, 2015), regional (Tucker *et al.*, 2001; Goetz *et al.*, 2005; Baldi *et al.*, 2008) y global (Nemani *et al.*, 2003; Running *et al.*, 2004; de Jong *et al.*, 2011; Fensholt *et al.*, 2012). La utilización de los sensores remotos tiene la ventaja de que permiten monitorear grandes áreas con un bajo costo y utilizando una aproximación común (Mildrexler *et al.*, 2007), por lo que no es necesario definir protocolos de inter o extrapolación de observaciones puntuales (Paruelo, 2008). Así, el análisis de bases de datos de imágenes de satélite de largo plazo constituyen una herramienta para monitorear los cambios que ocurren en los ecosistemas (Alcaraz-Segura *et al.*, 2008). Para la interpretación correcta de los cambios reflejados por los índices de vegetación, un paso clave es la calibración y validación de estos índices con datos *in situ*. En esta tesis se ha avanzado en este sentido, dado que ha permitido complementar los indicadores de campo de la red MARAS con índices derivados del sensor MODIS. En el capítulo 2 se mostró que el NDVI es, de los muchos índices de vegetación que han sido desarrollados, el que mejor se relaciona con atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia. Este índice explicó entre un 30% y un 40% de la variabilidad espacial de atributos estructurales (riqueza de especies y cobertura basal de la vegetación), entre un 35% y un 50% de la variabilidad espacial de los índices

LFA de infiltración y reciclaje de nutrientes y una fracción menor (~15%) del índice de estabilidad. Los índices LFA de funcionamiento del suelo, basados en la evaluación visual de indicadores simples, han mostrado relaciones significativas con medidas cuantitativas de las funciones que intentan representar en múltiples ecosistemas de zonas áridas (Holm *et al.*, 2002; Ata Rezaei *et al.*, 2006, Derbel *et al.*, 2009; Parker *et al.*, 2009; Maestre y Puche, 2009; Mayor y Bautista, 2012; Derak *et al.*, 2015). Esto también fue hallado en Patagonia, donde estos índices mostraron una buena asociación con el contenido de carbono orgánico y de arena del suelo (Capítulo 5), determinantes clave para el funcionamiento de las zonas áridas (Manley, 1995; Lal, 2004; Mills *et al.*, 2009; Maestre *et al.*, 2012, Delgado-Baquerizo *et al.*, 2013). Nuestros resultados son consistentes con muchos estudios que han mostrado que el NDVI es el índice de vegetación más ampliamente utilizado dado que ha presentado relaciones significativas con atributos clave de la estructura y funcionalidad de los ecosistemas, como la cantidad de biomasa (Tucker *et al.*, 1985), el índice de área foliar (Steltzer y Welker, 2006) y la productividad primaria neta aérea (Prince, 1991; Paruelo *et al.*, 1997).

Los modelos calibrados en el Capítulo 2 muestran que el índice NDVI es un buen estimador de la variabilidad espacial de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia. Sin embargo, la validez de estos modelos aún no ha sido probada en el tiempo. Este es un aspecto a investigar a futuro, cuando que se cuente con una segunda evaluación de campo de los sitios MARAS. Una vez que se cuente con estos datos se podrá evaluar si, a través de los modelos calibrados, las variaciones en el tiempo del índice NDVI permiten estimar correctamente las variaciones en el tiempo de los atributos señalados. Si el ajuste es bueno se podrán “traducir” los cambios temporales de

los valores del NDVI en cambios temporales en atributos con un significado biológico y más fácilmente interpretables. En un estudio relacionado con esta tesis, analizamos la tendencia de la integral anual del NDVI en el período 2000-2014 para detectar áreas con tendencias significativas positivas y negativas y áreas sin tendencia, como un indicador de los cambios que ocurren en los ecosistemas. Además, para las áreas con tendencias significativas calculamos las tasas de cambio de este índice (Figura 6.1; Gaitán *et al.*, 2015). En el caso de que los modelos espaciales entre NDVI y los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas muestren un ajuste satisfactorio en el tiempo, se podría, por ejemplo, “traducir” el mapa de la tasa de cambio de NDVI en un mapa de la tasa de cambio de la cobertura vegetal.

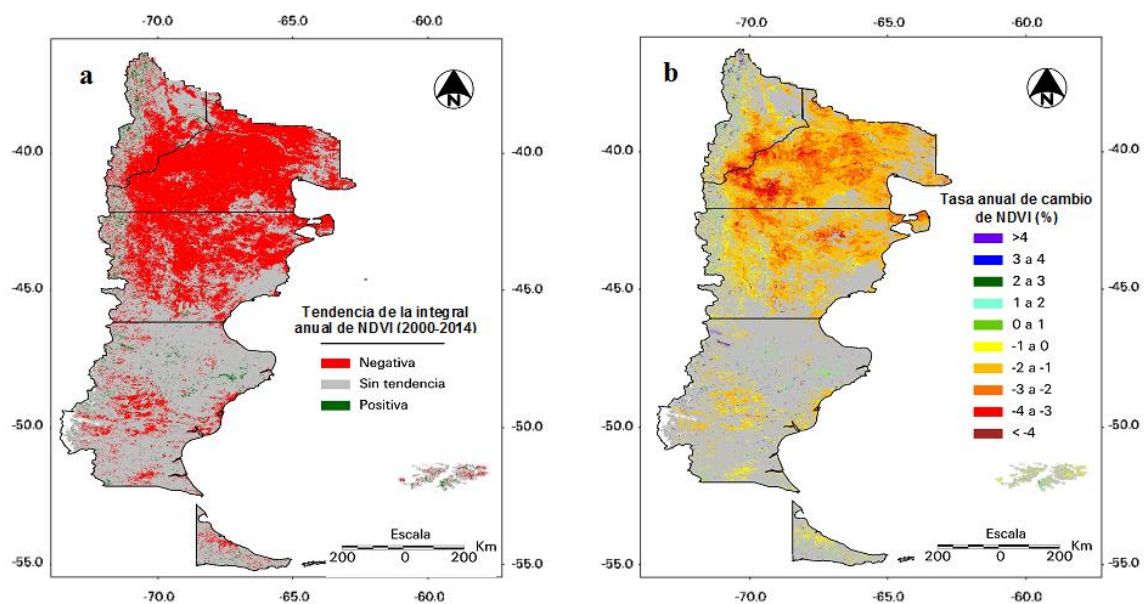


Figura 6.1. Tendencia de la integral anual del NDVI (NDVI-I) (a) y tasa de aumento o disminución anual de NDVI-I (%) (b) en el período 2000-2014 en la región patagónica (Tomado de Gaitán *et al.*, 2015).

Por otra parte, y continuando con el hipotético caso de que el NDVI permita estimar cambios temporales en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, surge la pregunta: ¿es posible monitorear los ecosistemas áridos de la Patagonia solo a través del

índice NDVI del sensor MODIS y, de esta manera, evitar los costos de los relevamientos de campo de los sitios del sistema MARAS?. Los resultados de esta tesis sugieren que el pastoreo por parte del ganado doméstico, que es el uso antrópico más extendido en la región, induce una disminución en la cobertura de pastos palatables y un incremento en la cobertura de pastos no palatables sin un cambio significativo en la cobertura total (Capítulo 5). Estos cambios tienen un impacto negativo en la provisión de forraje para los animales y, por lo tanto, impactan negativamente en la productividad de los sistemas ganaderos, afectando la economía y calidad de vida de las personas que de ellos dependen. Dado que el NDVI está relacionado con la cobertura total de la vegetación y la productividad primaria neta aérea, sus variaciones podrían no reflejar adecuadamente los cambios a nivel de la composición de especies. Algunos sistemas desarrollados, basados en el análisis de la tendencia del NDVI como *proxy* para monitorear la degradación de las tierras a escala global (ej. Bai *et al.*, 2008), han recibido la crítica de que los cambios en este índice no estarían asociados a los procesos de desertificación en algunos ecosistemas de las zonas áridas. Varios estudios han mostrado que el sobrepastoreo ha promovido un reemplazo de los pastos por arbustos (Eldridge *et al.*, 2013); sin embargo, en algunos de estos ecosistemas, estos cambios no han implicado una disminución de la productividad primaria neta aérea (Huenneke *et al.*, 2002) o incluso la han incrementado (Knapp *et al.*, 2008). En estos casos, el análisis de la tendencia de NDVI podría inducir interpretaciones equivocadas. Por lo tanto, y retomando la pregunta planteada anteriormente, mi respuesta es que el análisis de los cambios en el NDVI por sí mismo no es suficiente para monitorear los ecosistemas áridos de la Patagonia. Dada la naturaleza “multivariante” de los cambios que ocurren en los ecosistemas, algunos de estos cambios (como el reemplazo de pastos palatables por pastos no palatables) podrían no ser adecuadamente capturados por el NDVI,

lo cual llevaría a interpretaciones erróneas. En mi opinión, el análisis de tendencia del índice NDVI se complementa y se potencia con la evaluación periódica y permanente de la red de sitios MARAS, dado que, al posibilitar un análisis global de la región, permitiría extrapolar algunos atributos medidos en las MARAS (como por ejemplo, la cobertura vegetal, la riqueza de especies y los índices LFA). Mientras que los cambios en estos atributos, observados en los sitios MARAS, ayudarían a una correcta interpretación del significado ecológico de las variaciones en el índice NDVI.

6.6. Estudios a futuro

A continuación se plantean algunos estudios, a realizar a futuro, que se derivan de los resultados de esta tesis.

6.6.1. Estudios a escala subregional

En el Capítulo 5 hallamos que en los ecosistemas áridos de la Patagonia el pastoreo no induce un incremento en la cobertura de arbustos a expensas de la cobertura de pastos. Este fenómeno ha sido señalado en muchos pastizales de zonas áridas del mundo como uno de los principales efectos del sobrepastoreo y que ha llevado a la desertificación de estas tierras (Buffington y Herbel, 1965; Schlesinger *et al.*, 1990; Scholes y Archer, 1997; Van Auken, 2000; Eldridge *et al.*, 2011; Peng *et al.*, 2013). Otros estudios, realizados a escala local en la Patagonia, también han señalado que el fenómeno de arbustización no ocurre en esta región (Cippriotti y Aguiar, 2012). Sin embargo, en algunas subregiones se ha hallado un incremento en la cobertura de arbustos, por ejemplo en los pastizales subandinos (León y Aguiar, 1985; Bertiller, 1994) y en el Monte austral (Beeskow *et al.*, 1995; Bisigato y Bertiller, 1997). Por lo tanto se propone realizar a futuro estudios a nivel subregional, por ejemplo de acuerdo a las Áreas Ecológicas en que se ha subdividido a la Patagonia (INTA,

2005), que permitan detectar procesos particulares que afectan determinados tipos de ecosistemas y que pueden verse enmascarados en un análisis global de toda la región (ej. Oliva *et al.*, 2016).

6.6.2. Desacople de los efectos antrópicos y de la variabilidad climática sobre la tendencia del NDVI

En el Capítulo 3 hallamos que las precipitaciones ejercen un control importante sobre la integral anual del índice NDVI (como *proxy* de productividad primaria neta aérea), mientras que en el Capítulo 4 observamos que la región ha sido afectada por un ciclo de sequía a partir del año 2007. Esto podría explicar la tendencia negativa del índice NDVI en el período 2000-2014, especialmente en el norte de la región (Figura 6.1). Por lo tanto, para una mejor interpretación de las causas que provocaron la tendencia negativa del NDVI se debería intentar aislar el efecto que las variaciones de las precipitaciones tienen sobre este índice. Para ello se propone realizar a futuro un estudio en el cual se establezca, a nivel de cada pixel de las imágenes satelitales, la relación precipitación-NDVI y luego se analice la tendencia temporal de los residuales de dicha relación. Algunos estudios previos han utilizado esta aproximación como una manera de separar los efectos del uso antrópico y de la variabilidad climática sobre la productividad primaria de los ecosistemas (Evans y Geerken, 2004; Herrmann *et al.*, 2005; Wessels *et al.*, 2007).

6.6.3. Proyección de los efectos del cambio climáticos sobre los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia

De acuerdo a los Modelos Climáticos Globales (MCGs) los cambios esperados en el clima durante el presente siglo no afectarán homogéneamente a toda la región patagónica.

Para evaluar la variabilidad espacial de dichos cambios, utilizamos 17 MCGs presentados en el 5° Reporte del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPPC5, 2013), en 2 escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (RCP4.5 y RCP 8.5) para el período 2061-2080. Estos modelos muestran incrementos de la temperatura media anual de 2-3°C en el sur de la región y de 4-5°C en el norte en el escenario RCP4.5. Mientras que en el escenario RCP8.5 los cambios serían más acentuados: 4-5°C en el sur y 6-7°C en el norte. En cuanto a la precipitación media anual en ambos escenarios se proyecta una disminución, excepto en los extremos norte y sur de la región donde se esperan incrementos de hasta un 10%. En el centro y oeste de la región ocurrirían las disminuciones más acentuadas, que podrían llegar a 10-20% (Figura 6.2). Dado que el clima ha mostrado ejercer un control importante sobre los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas, propongo, como investigación a futuro, desarrollar modelos que permitan estimar y cartografiar las variaciones a futuro en tales atributos en función de las proyecciones climáticas. Esto permitiría identificar las áreas donde podrían ocurrir los cambios más acentuados y, en función de ello, orientar y priorizar el desarrollo de políticas tendientes a la adaptación y mitigación de estos impactos.

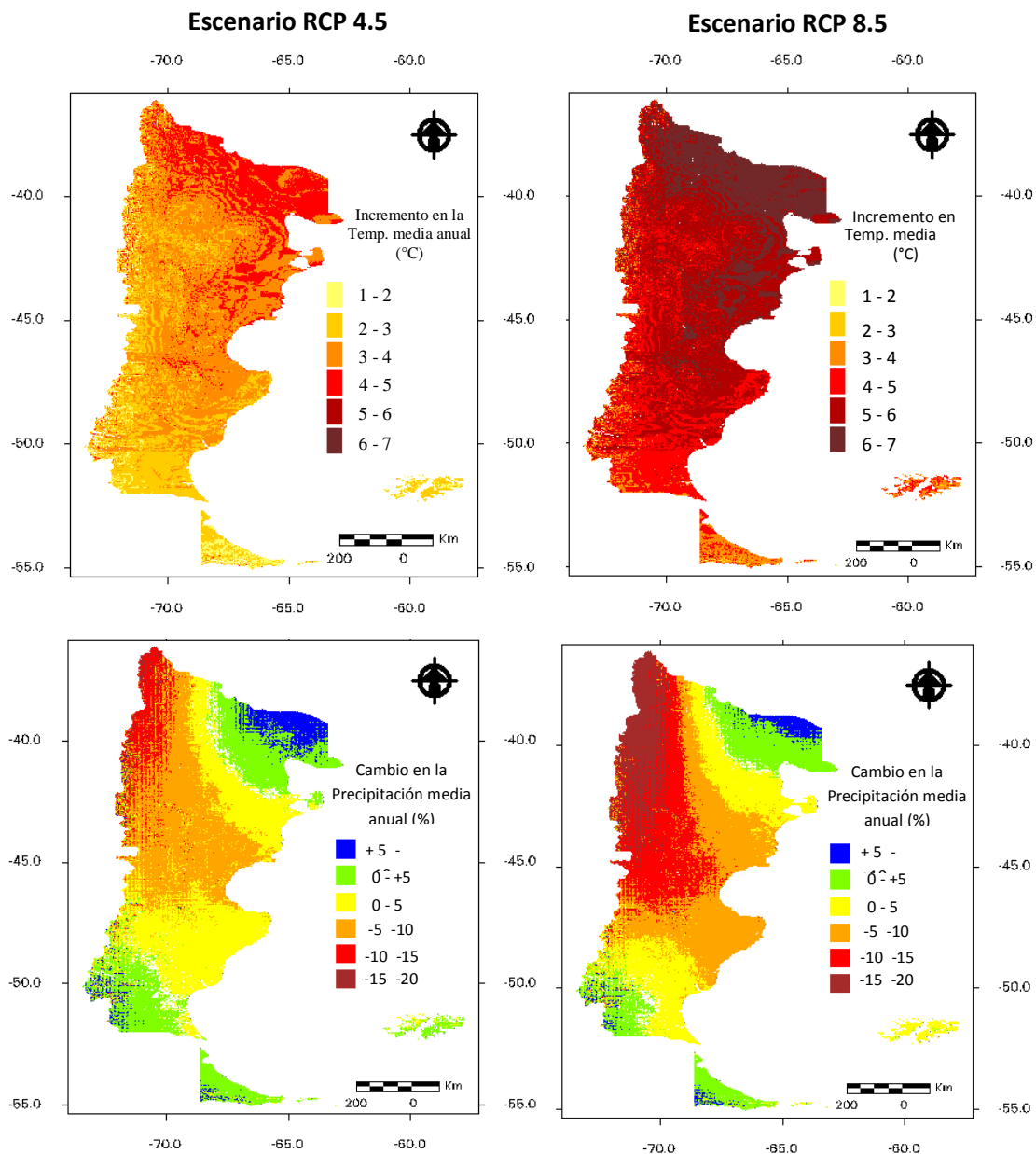


Figura 6.2. Cambios proyectados en la temperatura y precipitación media anual para el período 2060-2080 en 2 escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (RCP4.5 y RCP 8.5) para la región patagónica. Elaboración propia en base al clima actual (1950-2000) tomado del modelo WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org/current>) y el promedio de las proyecciones realizadas por 17 modelos climáticos globales presentados en el 5° Reporte del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC5, 2013), disponibles en: <http://www.worldclim.org/cmip5>.

6.7. Conclusiones generales

1. El índice NDVI derivado del sensor MODIS, fue el índice de vegetación que mejor estima los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia.
2. El índice NDVI es una herramienta adecuada para la estimación de la variabilidad espacial de los atributos estructurales y funcionales de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia a escala regional.
3. Los índices LFA han mostrado su utilidad como indicadores de medición sencilla para estimar procesos complejos de funcionamiento del suelo.
4. La estructura de la vegetación explica una porción significativa y única de la variabilidad de los atributos funcionales de los ecosistemas, que es tan importante como la explicada por el clima a escala regional.
5. La ocurrencia de una sequía produce una disminución de la productividad primaria de los ecosistemas cuya magnitud es mayor cuanto mayor es la severidad de la sequía y la temperatura media del sitio.
6. Una mayor riqueza de especies y de cobertura de arbustos atenúan los efectos de la sequía sobre la productividad primaria de los ecosistemas.
7. La riqueza de especies y la cobertura de pastos (especialmente de las especies palatables) tienen un efecto positivo sobre atributos funcionales del ecosistema tales como la productividad primaria, la eficiencia de uso de las precipitaciones y los índices LFA de funcionamiento del suelo.
8. El pastoreo induce una disminución de la riqueza de especies y de la cobertura de pastos palatables.

9. El pastoreo no produjo un incremento en la cobertura de arbustos.
10. Los efectos del pastoreo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia tienden a converger con los efectos esperados que inducirían el incremento de las condiciones de aridez como consecuencia del cambio climático global.

6.8. Recomendación final

Para finalizar quiero dejar una opinión que me he formado durante el desarrollo de toda esta tesis y que quisiera dejar a modo de recomendación para los decisores de los organismos de Ciencia y Técnica y de los organismos encargados del desarrollo y aplicación de políticas ambientales en nuestro país: es sumamente necesario que la República Argentina cuente con un sistema de monitoreo de sus zonas áridas que ayude a tomar decisiones de manejo para frenar y revertir los efectos negativos del cambio climático y de la desertificación. El programa MARAS, complementado con el análisis de imágenes satelitales e información climática, ha comenzado a aportar, como se ha mostrado en esta tesis, y continuará aportando información valiosa para la gestión, con el objetivo de lograr un uso sustentable de los recursos naturales de la región patagónica. Además, potencia la capacidad negociadora del país ante las distintas convenciones y protocolos internacionales. Prueba de ello es que la Honorable Cámara de Diputados de la Nación ha declarado su beneplácito por el desarrollo del sistema MARAS (Resolución 5799-D-2013 del 20/08/2013). Es por esto que la continuidad a largo plazo y la expansión de este sistema al resto de las zonas áridas de nuestro país no debería quedar sujeta a la existencia de proyectos de corta duración (generalmente 3 a 5 años) sino que debería transformarse en un sistema permanente de monitoreo financiado mediante el presupuesto general de tales organismos.

Bibliografía

- Aagesen, D. (2000). Crisis and conservation at the end of the world: sheep ranching in Argentine Patagonia. *Environ. Conserv.*, 27, 208-215.
- Adler, P., Raff, D., Lauenroth, W. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128, 465-479.
- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Burke, I.C. (2004) Functional traits of graminoids in semiarid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, 41, 653-663.
- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Sala, O.E., Burke, I.C., Lauenroth, W.K. (2005) Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 15, 774-792.
- Agnew, C.T., Warren, A. (1993). The sand trap. Páginas 517-525 en J. Hatton, P.B. Plouffe, editores. *The culture of science*. Macmillan, New York.
- Aguiar, M.R. Sala, O.E. (1999) Patch structure, dynamics, and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology y Evolution*, 14, 273–277.
- Aguiar, M.R., Paruelo, J.M., Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. (1996) Ecosystems responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7, 381–390.
- Akiyama, T., Kawamura, K. (2007) Grassland degradation in China: methods of monitoring, management and restoration. *Grassland Science*, 53, 1-17.
- Alcaraz-Segura, D., Baldi G., Durante P., Garbulsky M.F. (2008). Análisis de la dinámica temporal del NDVI en áreas protegidas: tres casos de estudio a distintas escalas espaciales, temporales y de gestión. *Ecosistemas*, 17, 108-117.

- Allington, G.R., Valone, T.J. (2010) Reversal of desertification: the role of physical and chemical soil properties. *Journal of Arid Environments*, 74, 973-977.
- Andrade, L. (2002). Territorio y ganadería en la Patagonia Argentina: desertificación y rentabilidad en la meseta central de Santa Cruz. *Economía, Sociedad y Territorio*, 3, 675-706.
- Andrade, L. (2012). Producción y ambiente en la meseta central de Santa Cruz, Patagonia austral en Argentina: desencadenantes e impacto de la desertificación. *Ambiente y Desarrollo*, 16, 73-92.
- Ares, J., Bertiller, M., Bisigato, A. (2003). Estimates of dryland degradation in Argentina with Fourier signatures from low-altitude monochromatic images with high spatial resolution. *Landscape Ecol.*, 18, 51-63.
- Ares, J., del Valle, H., Bisigato A. (2003b). Detection of process-related changes in plant patterns at extended spatial scales during early dryland desertification. *Global Change Biol.*, 9, 1643-1659.
- Armas, C., Rodríguez-Echeverría, S., & Pugnaire, F.I. (2011). A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 22, 818-827.
- Asner, G.P., Borghi, C.E., Ojeda, R.A. (2003). Desertification in central Argentina: changes in ecosystem carbon and nitrogen from imaging spectroscopy. *Ecological Applications*, 13, 629-648.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., Harris, A.T. (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29, 261-299.

- Ata Rezaei, S., Arzani, H., Tongway, D. (2006) Assessing rangeland capability in Iran using landscape function indices based on soil surface attributes. *Journal of Arid Environments*, 65, 460-473.
- Aubreville, A. (1949). *Climats, forets et desertification de l' Afrique Tropicale*. Societe de Editions Geographiques, Maritimes et Coloniales, Paris.
- Augustine, D.J., McNaughton. S.J. (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of wildlife management*, 62, 1165-1183.
- Bai, Y., Wu, J., Pan, Q., Huang, J., Wang, Q., Li, F., Buyantuyev, A., Han, X. (2007) Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, 44, 1023–1034.
- Bai, Y.F., Wu, J.G., Xing, Q., Pan, Q.M., Huang, J.H., Yang, D.L., Han, X.G. (2008) Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Bai, Z.G., Dent, D.L., Olsson, L., Schaepman, M.E. (2008). Proxy global assessment of land degradation. *Soil Use and Management*, 24, 223-234.
- Baldi, G., Noretto, M. D., Aragón, R., Aversa, F., Paruelo, J. M., y Jobbágy, E. G. (2008). Long-term satellite NDVI data sets: evaluating their ability to detect ecosystem functional changes in South America. *Sensors*, 8, 5397-5425.
- Bannari, A., Morin, D., Bonn, F., Huete, A.R., (1995). A review of vegetation indices. *Remote Sens. Rev.* 13, 95-120.
- Bär Lamas. M., Larreguy, C., Carrera, A., Bertiller, M. (2013). Changes in plant cover and functional traits indexed by grazing in the arid Patagonian Monte. *Acta Oecologica*, 51, 66-73.

- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., ... & Martinez, N.D. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486, 52-58.
- Batjes, N.H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 47, 151-163.
- Beeskow, A.M., Elissalde, N.O., y Rostagno, C.M. (1995). Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, 48, 517-522.
- Belnap, J. (2006) The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes*, 20, 3159-3178.
- Belnap, J., Lange, O.L., (eds), (2003). *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Bertiller, M.B. (1996). Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia. The state and dynamics of the soil seed bank. *Environmental Manag.*, 20, 123-132.
- Bertiller, M.B. (1994). Modelos ecológicos alternativos de la dinámica de la vegetación en ecosistemas de pastizales: un caso de estudio en la Patagonia. *Rev. Arg. de Prod. Animal*, 14, 15-23.
- Bertiller, M.B., Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8, 191-200.
- Bertiller, M.B., Elissalde, N.O., Rostagno, C.M. y Defossé, G.E (1995) Environmental patterns and plant species distribution along a gradient of precipitation in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 29, 85-97.
- Bisigato A., Bertiller, M.B. (2004). Seedling recruitment of perennial grasses in degraded areas of the Patagonian Monte. *Journal of Range Management*, 57, 191-196.

- Bisigato, A., Laphitz, R., Carrera, A. (2008). Non-linear relationship between grazing pressure and conservation of soil resources in Patagonian Monte shrublands. *Journal of Arid Environments*, 72, 1464-1475.
- Bisigato, A.J. y Bertiller, M.B. (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36, 639-653.
- Bisigato, A.J., Bertiller, M.B., Ares, J.O., Pazos, G.O. (2005). Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, 28, 561-572.
- Blanco, P.D., Rostagno, C.M., del Valle, H.F., Beeskow, A.M., Wiegand, T. (2008). Grazing impacts in vegetated dunefields: predictions from spatial pattern analysis. *Rangeland Ecology y Management* , 61, 194-203.
- Bowker, M.A., Maestre, F.T., Mau, R.L. (2013) Diversity and patch-size distributions of biological soil crusts regulate dryland ecosystem multifunctionality. *Ecosystems*, 16, 923-933.
- Bryant, N.A., Johnson, L.F., Brazel, A.J., Balling, R.C., Hutchinson, C.F., y Beck, L.R. (1990). Measuring the effect of overgrazing in the Sonoran Desert. *Climatic Change*, 17, 243-264.
- Buffington, L.C., Herbel, C.H. (1965) Vegetational changes on a semidesert grassland range from 1858 to 1963. *Ecological Monographs*, 35, 139-164.
- Burgheimer, J., Wilske, B., Maseyk, K., Karnieli, A., Zaady, E., Yakir, D., Kesselmeier J., (2006). Relationships between Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and carbon fluxes of biological soil crusts assessed by ground measurements. *J. Arid Environ.* 64, 651-669.

- Burrows, W.H., Carter, J.O., Scanlan, J.C., Anderson, E.R. (1990) Management of savannas for livestock production in north-east Australia: contrasts across the tree-grass continuum. *Journal of Biogeography*, 503-512.
- Cabrera, A.L. (1971). *Fitogeografía de la República Argentina*. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 14, 1-42.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., et al. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98, 572-592.
- Carlson, T.N. y Ripley, D.A. (1997) On the relation between NDVI, fractional vegetation cover and Leaf Area Index. *Remote Sensing Environmet*, 62, 241-252.
- Carnicer, J., Coll, M., Pons, X., Ninyerola, M., Vayreda, J., Peñuelas, J. (2014) Large-scale recruitment limitation in Mediterranean pines: the role of *Quercus ilex* and forest successional advance as key regional drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 371-384.
- Castellano, M.J. y Valone, T.J. (2007). Livestock, soil compaction and water infiltration rate: evaluating a potential desertification recovery mechanism. *Journal of Arid Environments*, 71, 97-108.
- Castillo-Monroy, A.P., Maestre, F.T., Rey, A., Soliveres S., García-Palacios P., (2011). Biological soil crusts are the main contributor to soil CO₂ efflux and modulate its spatio-temporal variability in a semi-arid ecosystem. *Ecosystems* 14, 835-847.
- Cavieres, L.A., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Cook, B.J., et al. (2014) Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters*, 17, 193-202.

- Cerda, A. (1999). Parent material and vegetation affect soil erosion in eastern Spain. *Soil Science Society of America Journal*, 63, 362-368.
- Cerdà, A., (2001). Effects of rock fragments cover in infiltration, interrill runoff and erosion. *Eur. J. Soil Sci.* 52, 59-68.
- Chapin, F.S., Matson, P.A. y Vitousek, P.M. (2011) The ecosystem concept. *Principles of terrestrial ecosystem ecology* (eds S.P. Chapin, P.A. Matson), pp 3–22. Springer, NY.
- Chartier, M.P., Rostagno, C.M. (2006). Soil erosion thresholds and alternative states in northeastern Patagonian rangelands. *Rangeland Ecology and Management.*, 59, 616-624.
- Chartier, M.P., Rostagno, C.M., Pazos, G.E. (2011). Effects of soil degradation on infiltration rates in grazed semiarid rangelands of northeastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75, 656-661.
- Chase, T.N., Pielke, R.A., Kittel, T.G.F., Nemani, R.R. y Running SW (2000) Simulated impacts of historical land cover changes on global climate in northern winter. *Climate Dynamics*, 16, 93–105.
- Chen, W., Li, J., Zhang, Y., Zhou, F., Koehler, K., Leblanc, S., Fraser, R., Olthof, I., Zhang, Y.S. y Wang J. (2009) Relating biomass and leaf area index to non-destructive measurements in order to monitor changes in Arctic vegetation. *Arctic*, 62, 281 – 294.
- Christensen, J. H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, R., ... y Dethloff, K. (2007). Regional climate projections. *Climate Change, 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, University Press, Cambridge, Chapter 11, 847-940.

- Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. (2012) Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semiarid Patagonian steppes. *Applied Vegetation Science*, 15, 35-47.
- Cohen, W.B., Maier-Sperger, T.K., Gower, S.T., Turner, D.P., (2003). An improved strategy for regression of biophysical variables and Landsat ETM+ data. *Remote Sens. Environ.* 84, 561-571.
- Cook, B.I., Ault, T.R., Smerdon, J.E. (2015). Unprecedented 21st century drought risk in the American Southwest and Central Plains. *Science Advances*, 1, e1400082.
- Coughenour, M.B. (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 852-863.
- Cox, S.B., Bloch, C.P., Stevens, R.D., Huenneke, L.F. (2006) Productivity and species richness in an arid ecosystem : a long-term perspective. *Plant Ecology*, 186, 1-12.
- Crippen, R. E., (1990). Calculating the vegetation index faster. *Remote Sens. Environ.* 34, 71-73.
- D'Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K.F., Ravi, S., Runyan, C.W. (2013) Global desertification: drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, 51, 326-344.
- Dai A. (2012) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat. Clim. Chang.*, 3, 52-58.
- Dash, J., Curran, P.J., (2004). The MERIS Terrestrial Chlorophyll Index. *Int. J. Remote Sens.* 25, 5003-5013.
- de Jong, R., de Bruin, S., de Wit, A., Schaepman, M.E., Dent, D.L. (2011). Analysis of monotonic greening and browning trends from global NDVI time-series. *Remote Sensing of Environment*, 115, 692-702.

- de Soyza, A.G., Whitford, W.G., Herrick, J.E., (1997). Sensitivity testing of indicators of ecosystem health. *Ecosyst. Health* 3, 44-53.
- de Soyza, A.G., Whitford, W.G., Herrick, J.E., Van Zee, J.W., Havstad, K.M. (1998). Early warning indicators of desertification: examples of tests in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 39, 101-112.
- Dean, W.R.J., Hoffinan, M.T., Meadows, M.E., Milton, S.J. (1995). Desertification in the semi-arid Karoo, South Africa: review and reassessment. *Journal of Arid Environments*, 30, 247-264.
- Defossé, G.E., Robberecht, R., Bertiller, M.B. (1997). Seedlings dynamics of *Festuca* spp. in a grassland of Patagonia, Argentina, as affected by competition, microsites, and grazing. *Journal of Range Management*, 50, 73-79.
- del Valle H.F. (1998) Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8, 103-124.
- del Valle H.F., Blanco P.D., Metternicht G.I. y Zinck J.A. (2010). Radar Remote Sensing of wind-driven land degradation processes in northeastern Patagonia. *Journal of Environmental Quality*, 39, 62-75.
- del Valle, H.F., Elissalde, N.O., Gagliardini, D.A., Milovich, J. (1998) Status of desertification in the Patagonian region: assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Land Research and Management*, 12, 95-121.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Gallardo, A., Bowker, M. A., et al. (2013). Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 502, 672-676.
- Derak, M., Maestre, F.T., Quero, J.L., Ochoa, V., Escolar, C., Soliveres, S., García-Palacios, P. (2015). Caractérisation du fonctionnement des steppes d'alfa marocaines par le méthode de l'analyse fontionnelle du paysage. *Ecologia Mediterranea*, 41, 61-72.

- Derbel, S., Cortina, J., Chaieb, M. (2009). *Acacia saligna* plantation impact on soil surface properties and vascular plant species composition in central Tunisia. *Arid Land Research and Management*, 23, 28–46.
- Dodd, M.B., Lauenroth, W.K., Welker, J.M. (1998) Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia*, 117, 504–512.
- Dregne H.E., Chou, N.T. (1992). *Global Desertification Dimensions and Costs*. In: H.E. Dregne (Editor), *Degradation and restoration of arid lands*. Lubbock: Texas Tech. University.
- Dregne, H.E. (1983). *Desertification of arid lands (Vol. 3)*. Taylor y Francis.
- Dregne, H.E. (1996). Desertification: challenges ahead. *Annals of Arid Zones*, 35, 305-311.
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., Mearns, L. O. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289, 2068-2074.
- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F. Whitford, W.G. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14, 709-722.
- Epstein, H.E., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. y Coffin, D.P. (1996) Ecological responses of dominant grasses along two climatic gradients in the Great Plains of the United States. *Journal of Vegetation Science*, 7, 777-788.
- ESRI (2011) *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Eswaran, H., Van Den Berg, E., Reich, P. (1993). Organic carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 192-194.

- Evans, R.D., Johansen, J.R., (1999). Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Crit. Rev. Plant Sci.* 18, 183–225.
- FAO. (1984). *Provisional Methodology for Assessment and Mapping of Desertification*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, United Nations Environmental Programme, Rome. Pp 73.
- FAO. (2009) *Review of evidence on drylands pastoral systems and climate change. Implications and opportunities for mitigation and adaptation*. Land and water discussion paper 8. Rome.
- Feng, H., Zhang, M. (2015). Global land moisture trends: drier in dry and wetter in wet over land. *Scientific Reports*, 5, 18018.
- Fensholt, R., Langanke, T., Rasmussen, K., Reenberg, A., et al. (2012). Greenness in semi-arid areas across the globe 1981–2007—An earth observing satellite based analysis of trends and drivers. *Remote Sensing of Environment*, 121, 144-158.
- Fernández, R.J. y Paruelo, J.M. (1988) Root systems of two Patagonian shrubs: A quantitative description using a geometrical method. *Journal of Range Management*, 41, 220-223.
- Flombaum P, Sala OE. (2009). Cover is a good predictor of aboveground biomass in arid systems. *J. Arid Environ.*, 73, 597-598.
- Flombaum, P., Sala, O.E. (2008) Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 6087–90.
- Frank, D., Evans, R. (1997) Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology*, 78, 2238-2248.

- Fuller, D.O., Ottke, C. (2002). Land cover, rainfall and land-surface albedo in West Africa. *Climatic Change*, 54, 181-204.
- Funk, F.A., Peter, G., Loydi, A., Kröpfl, A., Distel, R. (2012). Recuperación estructural y funcional de los espacios entre arbustos al cabo de 10 años de exclusión del pastoreo en una estepa semiárida del noreste de la Patagonia. *Ecología Austral*, 22, 195-202.
- Gaitán J.J., Bran D., Azcona C. (2015) Tendencia del NDVI en el período 2000-2014 como indicador de la degradación de tierras en Argentina: ventajas y limitaciones. *Agriscientia*, 32, 83-93.
- Gaitán J.J., Bran, D., Oliva, G., Ciari, G., et al. (2013) Evaluating the performance of multiple remote sensing indices to predict the spatial variability of ecosystem structure and functioning in Patagonian steppes. *Ecological Indicators*, 34, 181–191.
- Gaitán, J., Bran, D., Oliva, G., Maestre, F. et al. (2014a) Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology*, 102, 1419-1428.
- Gaitán, J., Bran, D., Oliva, G., Maestre, F. et al. (2014b) Plant species richness and shrub cover attenuate drought effects on ecosystem functioning across Patagonian rangelands. *Biology Letters*, 10, 20140673.
- Gaitán, J.J., Raffo, F., Umaña, F. (2011). Estimación de la temperatura de la superficie terrestre mediante imágenes satelitales en el norte de la Patagonia. *Comunicación Técnica N°32, Agrometeorología, INTA EEA Bariloche*, 11 pp.
- Gamma Design Software (2008) *GS+ Geostatistics for the Environmental Sciences*, Version 9.0. Gamma Design Software, Plainwell, MI, USA.
- Gao, B.C., (1996). NDWI a normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water form space. *Remote Sens. Environ.* 58, 257-266.

- García-Gómez, M., Maestre, F.T. (2011). Remote sensing data predict indicators of soil functioning in semi-arid steppes, central Spain. *Ecol. Indic.* 11, 1476-1481.
- Gherardi, L., Sala, O. (2015) Enhanced precipitation variability decreases grass-and increases shrub-productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 12735-12740.
- Gobron, N., Pinty, B., Verstraete, M.M., Govaerts, Y., (1999). The MERIS Global Vegetation Index (MGVI): description and preliminary application. *Int. J. Remote Sens.* 20, 1917-1927.
- Goetz, S.J., Bunn, A.G., Fiske, G.J., Houghton, R.A. (2005). Satellite-observed photosynthetic trends across boreal North America associated with climate and fire disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 13521-13525.
- Golluscio, R., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. (1998) Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 115, 17-25.
- Golluscio, R.A., Deregibus, V.A., Paruelo, J.M. (1998). Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8, 265-284.
- Goovaerts, P. (1997). *Geostatistics for Natural Resources Evaluation*. Oxford University Press, New York..
- Grace JB. (2006) *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Grace, J.B. (1999). The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2, 1-28.
- Grace, J.B. y Bollen, K.A. (2005) Interpreting the results from multiple regression and structural equation models. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 86, 283–295.

- Grace, J.B., Anderson, M.T., Olf, H. y Scheiner, S.M. (2010) On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs*, 80, 67-87.
- Graetz, R.D. (1991) Desertification: a tale of two feedbacks. *Ecosystem experiments* (eds H.A. Mooney, E. Medina, D. Schindler, E.D. Schulze y B.H. Walker), pp 59-87. John Wiley, Chichester, UK.
- Grime, J.P., (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344-347.
- Grimm, N.B., Chapin III, F.S., Bierwagen, B., Gonzalez, P., et al. (2013) The impacts of climate change on ecosystem structure and function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 474–82.
- Grover, H.D., Musick, H.B. (1990). Shrubland encroachment in southern New Mexico, USA: an analysis of desertification processes in the American Southwest. *Climatic Change*, 17, 305-330.
- Heisler-White JL, Blair JM, Kelly EF, Harmony K, Knapp AK. (2009) Contingent productivity responses to more extreme rainfall regimes across a grassland biome. *Global Change Biol.*, 15, 2894-2904.
- Hendricks, H., Bond, W., Midgley, J., Novellie, P. (2005) Plant species richness and composition a long livestock grazing intensity gradients in a Namaqualand (South Africa) protected area. *Plant ecology*, 176, 19-33.
- Herrick, J.E., Brown, J.R., Tugel, A.J., Shaver, P.L., Havstad, K.M., (2002). Application of soil quality to monitoring and management: paradigms from rangeland ecology. *Agron. J.* 94, 3-11.
- Herrick, J.E., Van Zee, J.W., Havstad, K.M., Whitford, W.G. (2005) *Monitoring Manual for Grassland, Shrubland, and Savanna Ecosystems. Volume II: Design Supplementary Methods and Interpretation.* USDA-ARS, Las Cruces.

- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Holm, M.A., Bennet, L.T., Loneragan, W.A., Adams, M.A. (2002). Relationships between empirical and nominal indices of landscape function in the arid shrubland of Western Australia. *Journal of Arid Environments*, 50, 1-21.
- Holm, M.A., Bennet, L.T., Loneragan, W.A., Adams, M.A., (2002). Relationships between empirical and nominal indices of landscape function in the arid shrubland of Western Australia. *J. Arid Environ.* 50, 1-21.
- Huang, J., Yu H., Guan X., Wang G. y Guo R. (2016). Accelerated dryland expansion under climate change *Nat. Clim. Change*, 6, 166-171.
- Hudson, N. (1993). Field measurement of soil erosion and runoff. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy.
- Huenneke, L. F., Anderson, J. P., Remmenga, M., Schlesinger, W. H. (2002). Desertification alters patterns of aboveground net primary production in Chihuahuan ecosystems. *Global Change Biology*, 8, 247-264.
- Huete, A.R., (1988). A soil adjusted vegetation index SAVI. *Remote Sens. Environ.* 25, 295-309.
- Huete, A.R., Didan, K., Miura, T., Rodreguez, E., Gao, X., Ferreira, L., (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sens. Environ.* 83, 195-213.
- Huete, A.R., Jackson, R.D., (1988). Soil and atmosphere influences on the spectra of partial canopies. *Remote Sens. Environ.* 25, 89-105.

- Huxman, T.E., Smith, M.D., Fay, P.A., Knapp, A.K., et al. (2004) Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 429, 651–654.
- INDEC (2016). Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas 2010. Disponible en: http://www.indec.gov.ar/nivel4_default.asp?id_tema_1=2&id_tema_2=41&id_tema_3=135.
- INTA. (2005). Regiones ecológicas de la Patagonia. En Programa Nacional de Ecorregiones. La Región Patagónica. INTA Centros Regionales Patagonia Norte y Patagonia Sur. 46 pp.
- INTA-GTZ. (1995). Lucha contra la desertificación en la Patagonia a través de un sistema de monitoreo ecológico. LUDEPASME, 182 pp.
- IPCC (2013). Evaluation of climate models. In: Fifth Assessment Report. Climate Change 2013: The Physical Science Basis.
- Jackson, R.D., Huete, A.R., (1991). Interpreting vegetation indices. *Prev. Vet. Med.* 11, 185-200.
- Jauffret, S., Lavorel, S., (2003). Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes?. *J.Veg. Sci.* 14, 399-408.
- Jiang, Z., Huete, A.R., Didan, K., Miura, T., (2008). Development of a two-band Enhanced Vegetation Index without a blue band. *Remote Sens. Environ.* 112, 3833-3845.
- Jobbágy E.G., Sala, O.E., Paruelo J.M. (2002). Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: A remote sensing approach. *Ecology*, 83, 307-319.
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 423-436.

- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M., León, R.J.C. (1996) Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science*, 7, 599-608
- Jonsson, M., Wardle, D.A. (2010) Structural equation modeling reveals plant-community drivers of carbon storage in boreal forest ecosystems. *Biology Letters*, 6, 116–119.
- Jordan, C.F., (1969). Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecology* 50, 663–666.
- Justice, C., Townshend, J., Vermote, E., Masuoka, E. et al (2002). An overview of MODIS Land data processing and product status. *Remote Sensing of Environment*, 83, 3–15.
- Justice, C.O., Dugdale, G., Townshend, J.R., Narracott, A.S., Jumar, M. (1991) Synergism between NOAA-AVHRR and Meteosat data for studying vegetation development in semi-arid West Africa. *International Journal of Remote Sensing*, 12, 1349-1368.
- Justice, C.O., Vermote, E., Townshend, J.R.G., Defries, R., et al. (1998). The Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): land remote sensing for global change research. *Geosci. Remote Sens.* 36, 1228 – 1249.
- Karr, J.R. (1992). Ecological integrity: protecting earth's life support systems, pp. 223–238, in R. Constanza, B. G. Norton, and B. D. Haskell, eds., *Ecosystem health—New goals for environmental management*. Island Press, Covelo, California.
- Kaufman, Y.J., Tanre, D., (1992). Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS. In *Proc. IEEE Int. Geosci. and Remote Sens. Symp.* 92. IEEE. New York, 261-270.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., ElAich, A., De Ruiter, P.C. (2007). Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449, 213-217.

- Knapp, A.K., Briggs, J.M., Collins, S.L., Archer, S.R., et al (2008). Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 14, 615-623.
- Knapp, A.K., Fay, P.A., Blair, J.M., Collins, S.L., et al. (2002) Rainfall variability, carbon cycling and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 298, 2202-2205.
- Krogh, S.N., Zeisset, M.S., Jackson, E., Whitford, W.G. (2002). Presence/absence of a keystone species as an indicator of rangeland health. *Journal of Arid Environments*, 50, 513-519.
- Lal, R. (2004). Carbon sequestration in dryland ecosystems. *Environmental Management*, 33, 528-544.
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration. Impacts on global climate change and food security. *Science*, 304, 1623-1627.
- Landsberg, J., Crowley, G. (2004). Monitoring rangeland biodiversity: plants as indicators. *Austral Ecology*, 29, 59-77.
- Lauenroth, W.K. & Sala, O.E. (1992) Long term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2, 397-403.
- Lauenroth, W.K. (1998) Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral*, 8, 211-215.
- Le Houérou, H.N (1984) Rain use-efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7, 213-247.
- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R. M., Peters, G.P, et al. (2015). Global carbon budget 2014. *Earth Syst. Sci. Data*, 7, 47-85.

- Lee, M., Manning, P., Rist, J., Power, S.A., Marsh, C. (2010) A global comparison of grassland biomass responses to CO₂ and nitrogen enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 2047–2056.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J., Soriano, A., (1998). Grandes Unidades de Vegetación de la Patagonia. *Ecología Austral* 8, 125-144.
- León, R.J.C., Aguiar, M.R. (1985) El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenologia*, 13, 181-196.
- Lepers, E., Lambin, E.F., Janetos, A.C., DeFries, R., Achard, F., Ramankutty, N., Scholes, R.J. (2005). A synthesis of information on rapid land-cover change for the period 1981–2000. *BioScience*, 55, 115-124.
- Li, X. R., Jia, X.H., Dong, G.R. (2006). Influence of desertification on vegetation pattern variations in the cold semi-arid grasslands of Qinghai-Tibet Plateau, North-west China. *Journal of Arid Environments*, 64, 505-522.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, et al. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808.
- Ludwig, J.A., Bastin, G.N., Chewings, V.H., Eager, R.W., Liedloff, A.C., (2007). Leakiness: a new index for monitoring the health of arid and semiarid landscapes using remotely sensed vegetation cover and elevation data. *Ecol. Indic.* 7, 442–454.
- Ma, W.H., He, J.S., Yang, Y.H., Wang, X.P., et al. (2010) Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 233-243.
- Mabbutt, J.A. (1984). A new global assessment of the status and trends of desertification. *Environmental Conservation*, 11, 103-113.

- Maestre, F.T., Escudero, A., (2009). Is the patch-size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes?. *Ecology* 90, 1729-1735.
- Maestre, F.T., Puche, M.D., (2009) Indices based on surface indicators predict soil functioning in Mediterranean semiarid steppes. *Applied Soil Ecology*, 41, 342-350.
- Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., et al. (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214-218.
- Maestre, F.T., Puche, M.D., Bowker, M.A., Hinojosa, M.B., et al. (2009). Shrub encroachment can reverse desertification in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology Letters* 12, 930–941.
- Manley, J.T., Schuman, G.E., Reeder, J.D. y Hart, R.H. (1995). Rangeland soil carbon and nitrogen responses to grazing. *J. Soil Water Conserv.*, 50, 294-298.
- Mayor, Á.G., Bautista, S. (2012). Multi-scale evaluation of soil functional indicators for the assessment of water and soil retention in Mediterranean semiarid landscapes. *Ecological Indicators*, 20, 332-336.
- Mazzarino, M.J., Bertiller, M.B., Sain, C.L., Laos, F. and Coronato, F.R. 1996. Spatial patterns of nitrogen availability, mineralization, and immobilization in Northern Patagonia, Argentina. *Arid Soil Res. Rehabil.*, 10, 295-309.
- McGill, W.B., Cole, C.V. (1981) Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma*, 26, 267-286.
- McNaughton SJ, Oesterheld M, Frank DA, Williams KJ. (1989) Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341, 142–144.
- McNaughton, S.J. (1983) Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs*, 53, 291-320.

- McNaughton, S.J. (1993) Biodiversity and function of grazing ecosystems. *Biodiversity and Ecosystem Function* (eds E.D. Shultz and H.a. Monney), pp. 361-382. Springer-Verlag, Berlín, Germany.
- MECON. Ministerio de Economía. (2002) *Empadronamiento Nacional Agropecuario y Censo Ganadero*. Ministerio de Economía, Buenos Aires, Argentina.
- Middleton N.J., Thomas D.S.G. (eds). (1997). *World Atlas of Desertification*. U.N. Environment Programme, Edward Arnold, New York, USA.
- Milchunas, D.G., Lauenroth W.K. (1993). A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63, 327-366.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. (1995). Inertia in plant community structure: State changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecological Applications*, 5, 1195-2005.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132, 87-106.
- Mildrexler, D.J., Zhao, M., Heinsch, F.A., Running, S.W. (2007). A new satellite-based methodology for continental-scale disturbance detection. *Ecological Applications*, 17, 235-250.
- Millennium Ecosystem Assessment, (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Desertification Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mills, A., Fey, M., Donaldson, J., Todd, S. y Theron, L. (2009) Soil infiltrability as a driver of plant cover and species richness in the semi-arid Karoo, South Africa. *Plant and Soil*, 320, 321-332.

- Milton, S.J., Dean, W.R. J., du Plessis, M.A., Siegfried, W.R. (1994) A conceptual model of arid rangeland degradation. *Bioscience*, 44, 70-76.
- MINAGRI. (2015) Existencias ganaderas ovinas. <http://www.minagri.gob.ar/site/ganaderia/ovinos/02=Estadisticas/02=Existencias/index.php>
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., et al. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity?. *Ecology*, 82, 2381–2396.
- MODIS Land Subsets, (2010). MODIS Global Subsets: Data Subsetting and Visualization. Oak Ridge National Laboratory DAAC. Available online at http://daac.ornl.gov/cgi-bin/MODIS/GLBVIZ_1_Glb/modis_subset_order_global_col5.p1
- Moretto, A.S., Distel, R.A., Didoné, N.G. (2001) Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology*, 18, 31-37.
- Morid S, Smakhtin V, Moghaddasi M. (2006) Comparison of seven meteorological indices for drought monitoring in Iran. *Int. J. Climatol.*, 26, 971-985.
- Muller-Dombois, D.D., Ellenberg, H. (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York. 547 pp.
- Nachtergaele, F.O. F., Licon-Manzur, C., (2009). The Land Degradation Assessment in Drylands (LADA) Project: reflections on indicators for land degradation assessment. In *The future of drylands* (eds Lee, C., Schaaf,T.). Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.

- Nakamatsu, V.; Lagarrigue, M., Locattelli, M., Sendin, M. et al. (1998) Disponibilidad de forraje estimada a través del valor pastoral en zonas áridas del Chubut (Patagonia). *Revista Argentina de Producción Animal*, 8, 188.
- Nano, C.E., Clarke, P.J. (2010) Woody-grass ratios in a grassy arid system are limited by multi-causal interactions of abiotic constraint, competition and fire. *Oecologia*, 162, 719-732.
- National Research Council (1994). *Rangeland health: new methods to classify, inventory, and monitor rangelands*. National Academy Press, Washington, D.C.
- Nemani R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., et al. (2003). Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 300, 1560–1563.
- NOAA; National Oceanic and Atmospheric Administration. (2015). Greenhouse gas benchmark reached: global carbon dioxide concentrations surpass 400 parts per million for the first month since measurements began. Disponible en: <http://research.noaa.gov/News/NewsArchive/LatestNews/TabId/684/ArtMID/1768/ArticleID/11153/Greenhouse-gas-benchmark-reached-.aspx>
- Novelly, P.E., Watson, I.W., Thomas, P.W.E., Duckett, N.J. (2008). The Western Australian Rangeland Monitoring System (WARMS)—operating a regional scale monitoring system. *The Rangeland Journal*, 30, 271-281.
- Noy-Meir I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 25-51.
- Nuñez, M.N., Solman, S.A., Cabré, M.F. (2009) Regional climate change experiments over southern South America. II: climate change scenarios in the late twenty-first century. *Climate Dynamics*, 32, 1081-1095.

- Oesterheld M, Sala OE, McNaughton SJ. (1992) Effect of animal husbandry on herbivore carrying capacity at the regional scale. *Nature*, 356, 234-236.
- Oesterheld, M., DiBella, C.M., Kerdiles, H. (1998) Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications*, 8, 207-212.
- Oldeman, L.R., Hakkeling, R.T.A., Sombroek, W.G. (1991). World map of the status of human-induced soil degradation. An explanatory note. ISRIC: Wageningen.
- Oliva G., Gaitán J., Ferrante D. 2016. Humans cause deserts: evidence of irreversible changes in Patagonia's rangelands. In: *Desertification: Causes, Impacts and Consequences (Springer Earth System Sciences)*. Roy Behnke (ed.).
- Oliva, G., Cibils, A., Borrelli, P., Humano, G. (1998) Stable states in relation to grazing in Patagonia: a 10-year experimental trial. *Journal of Arid Environments*, 40, 113-131.
- Oliva, G., Ferrante, D., Paredes, P., Humano, G., Cesa, A. (2016). A conceptual model for changes in floristic diversity under grazing in semi-arid Patagonia using the State and Transition framework. *Journal of Arid Environments*, 127, 120-127.
- Oliva, G., Gaitán, J., Bran, D., Nakamatsu, V., et al. (2011) Manual para la Instalación y Lectura de Monitores MARAS. PNUD, Buenos Aires, Argentina.
- Ong, C., Tongway, D., Caccetta, M., Hindley, N., (2009). Phase 1: deriving ecosystem function analysis indices from airborne hyperspectral data. CSIRO Exploration y Mining. Unpublished report.
- ONU, Organización de Naciones Unidas. (2014). La situación demográfica en el mundo, 2014. Informe conciso. Departamento de Asuntos Económicos y Sociales - División de Población. 38 pp.
<http://www.un.org/en/development/desa/population/publications/pdf/trends/Concise%20Report%20on%20the%20World%20Population%20Situation%202014/es.pdf>

- Paredes, P., (2011). Caracterización funcional de la Estepa Magallánica y su transición a Matorral de Mata Negra (Patagonia Austral) a partir de imágenes de resolución espacial intermedia. Tesis de Maestría, Universidad de Buenos Aires, Argentina, pp. 114.
- Parizek, B., Rostagno, C., Sottini, R. (2002). Soil erosion as affected by shrub encroachment in north eastern Patagonia. *J. Range. Manage.*, 55, 43-48.
- Parker, D.M., Bernard, R.T.F., Adendorff, J. (2009). Do elephants influence the organisation and function of a South African grassland?. *Rang. Journal*, 31, 395–403.
- Paruelo, J. (2008). La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas*, 17, 4-22.
- Paruelo, J.M., Beltran, A., Jobbagy, E., Sala, O.E., & Golluscio, R.A. (1998). The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic. *Ecología Austral*, 8, 85-101.
- Paruelo, J.M., Bertiller, M.B., Schlichter, T.M., Coronato, F.R. (1993). Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. Convenio Argentino Alemán. Cooperación Técnica INTA-GTZ. 110 pp.
- Paruelo, J.M., Epstein, H.E., Lauenroth, W.K., y Burke, I.C. (1997). ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 78, 953-958.
- Paruelo, J.M., Golluscio, R.A., Guerschman, J.P., Cesa, A., Jouve, V., Garbulsky, M.F., (2004). Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecol. Biogeogr.* 13, 385-395.
- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Burke, I.C., Sala, O.E. (1999) Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2, 64-68.

- Paruelo, J.M., Sala, O.E., Beltrán, A.B. (2000) Long-term dynamics of water and carbon in semi-arid ecosystems: a gradient analysis in the Patagonian steppe. *Plant Ecology*, 150, 133–143.
- Peng, H.Y., Li, X.Y., Li, G.Y., Zhang, Z.H., et al. (2013). Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China. *Catena*, 109, 39-48.
- Perelman, S.B., León, R.J.C., Bussacca, J.P. (1997) Floristic changes related to grazing intensity in a Pantagonian shrub steppe. *Ecography*, 20, 400-406.
- Perelman, S.B., León, R.J.C., Bussacca, J.P. (1997). Floristic changes related to grazing intensity in a Pantagonian shrub steppe. *Ecography*, 20, 400–406.
- Peter, G., Funk, F., Loydi, A., Leder, C. (2012). Variación de la composición y cobertura específicas del pastizal bajo diferentes presiones de pastoreo en el Monte Rionegrino. *Phyton*, 81, 233-237.
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R. B., Andela, N., Bi, J., ... & Running, S. W. (2014). Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature*, 509, 600-603.
- Prince, S.D. (1991) Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing*, 12, 1301-1311.
- Prince, S.D., Brown de Colstoun, E., Kravitz, L.L. (1998) Evidence from rain-use efficiencies does not indicate extensive sahelian desertification. *Global Change Biology*, 4, 359–374.

- Pringle, H.J.R., Watson, I.W., Tinley, K.L., (2006). Landscape improvement, or ongoing degradation: reconciling apparent contradictions from the arid rangelands of Western Australia. *Landsc. Ecol.* 21, 1267-1279.
- Puigdefábregas, J.P. (1998). Ecological impacts of global change on drylands and their implications for desertification. *Land Degradation and Development*, 9, 393-406.
- Pyke, D.A., Herrick, J.E., Shaver, P.L., Pellant, M. (2002) Rangeland health attributes and indicators for qualitative assessment. *Journal of Range Management*, 55, 584-597.
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A.R., Kerr, Y.H., Sorooshian, S., (1994). A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sens. Environ.* 48, 119-126.
- Rast, M., Bézy J.L., Bruzzi, S., (1999). The ESA Medium Resolution Imaging Spectrometer MERIS –a review of the instrument and its mission. *Int. J. Remote Sens.* 20, 791-801.
- Ravi, S., Breshears, D.D., Huxman, T.E., D'Odorico, P. (2010). Land degradation in drylands: Interactions among hydrologic–aeolian erosion and vegetation dynamics. *Geomorphology*, 116, 236-245.
- Reynolds, J.F. (2001). Desertification. Páginas 61-78 en *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego.
- Reynolds, J.F., Maestre, F.T., Huber-Sannwald, E., Herrick, J., Kemp, P.R. (2005). Aspectos socioeconómicos y biofísicos de la desertificación. *Ecosistemas* URL: <http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/140>
- Reynolds, J.F., Smith, D.M.S., Lambin, E.F., Turner, B.L., et al. (2007). Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316, 847-851.
- Reynolds, J.F., Stafford Smith, D.M. (2002). *Global Desertification: Do humans cause deserts?*. Vol. 88. Dahlem University Press, Berlin.

- Rondeaux, G., Steven, M., Baret, F., (1996). Optimization of soil-adjusted vegetation indices. *Remote Sens. Environ.* 55, 97-107.
- Rosenzweig, M.L., (1992). Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *J. Mammal.* 73, 715–730.
- Rostagno, C.M. (1989). Infiltration and sediment production as affected by soil surface conditions in a shrubland of Patagonia, Argentina. *J. Range Manage.* 42, 382-385.
- Rostagno, C.M., Degorgue, G. (2011). Desert pavements as indicators of soil erosion on arid soils in north-east Patagonia (Argentina). *Geomorphology*, 134, 224-231.
- Roujean, J.L., Breon, F.M., (1995). Estimating PAR absorbed by vegetation from bidirectional reflectance measurements. *Remote Sens. Environ.* 51, 375-384.
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Schell, J.A., Deering, D.W., (1973). Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS. Third ERTS Symposium, NASA SP-351 I: 309-317.
- Rowe, H.I., K. Maczko, E.T. Bartlett, J.E. Mitchell. 2002. Sustainable Rangelands Roundtable. *Rangelands*, 24, 3-6.
- Running, S. W., Nemani, R. R., Heinsch, F. A., Zhao, M., Reeves, M., Hashimoto, H. (2004). A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience*, 54, 547-560.
- Russell, P.J. (2007). Assessing long-term change in rangeland ecological health using the Western Australian Rangeland Monitoring System. PhD Thesis, Curtin University of Technology, Muresk Institute, Centre for the Management of Arid Environments. Australia.
- Safriel, U.N. (2007). The assessment of global trends in land degradation. In: *Climate and land degradation* (pp. 1-38). Springer Berlin Heidelberg.

- Safriel, U.N., Adeel, Z. (2005). Dryland Systems. In *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Vol. 1, edited by R. Hassan, R. Scholes, & N. Ash, 623–662.
- Sagarin, R., Pauchard, N. (2010) Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 379–386.
- Sala OE, Parton WJ, Joyce LA, Lauenroth WK. (1988) Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69, 40-45.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K., Soriano, A. (1989) Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 81, 501-505.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., Golluscio, R.A. (1997) Plant functional types in temperate semi-arid regions. *Plant Functional Types* (eds T.M Smith, H.H Shugart y F.I. Woodward, F.I.), pp. 217-233. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sankaran, M., Augustine, D.J., Ratnam, J. (2013) Native ungulates of diverse body sizes collectively regulate long-term woody plant demography and structure of a semi-arid savanna. *Journal of Ecology*, 101, 1389-1399.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- Schenk HJ, Jackson RB. (2002) Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *J. Ecol.*, 90, 480-494.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., et al. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247, 1043-1048.
- Scholes, R.J., Archer, S.R. (1997). Tree–grass interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517-544.

- Schwinning, S., Sala, O.E., (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 211-220.
- Seaborn, V.C. (2005) An assessment of landscape function analysis as a tool for monitoring rehabilitation success in the mining industry. M. Phil Thesis, University of Queensland, Brisbane, Australia, 205 p.
- Silleos, N.G., Alexandridis, T.K., Gitas, I.Z., Perakis, K., (2006). Vegetation Indices: advances made in biomass estimation and vegetation monitoring en the last 30 years. *Geocarto Int.* 21, 21-28.
- Smith, J.L., Halvorson, J.J., Bolton, H., (1994). Spatial relationships of soil microbial biomass and C and N mineralization in a semiarid-arid shrub-steppe ecosystem. *Soil Biol. Biochem.* 26, 1151-1159.
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M. et al. (2014) Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1408-1416.
- Somlo, R., Durañona, C., Ortíz R. (1985) Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista Argentina de Producción Animal*, 5, 589-605.
- Soriano, A. (1956) Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 10, 323–347.
- Soriano, A. (1988). El pastoreo como disturbio: consecuencias estructurales y funcionales. *Ciencia e Investigación*, 42, 132-139.
- Soriano, A., Movia C.P. (1986). Erosión y desertización en Patagonia. *Interciencia*, 11, 77-83.
- SPSS (2009) AMOS 18.0.0. SPSS, Chicago, Illinois, USA.

- Stebbing, E.P. (1935). The encroaching Sahara: the threat to the West African colonies. *The Geographical Journal*, 85, 506-524.
- Steffens, M., Kölbl, A., Totsche, K.U., Kögel-Knabner, I. (2008) Grazing effects on soil chemical and physical properties in semiarid steppe of Inner Mongolia (P.R. China). *Geoderma*, 143, 63-72.
- Steltzer, H., y Welker, J. M. (2006). Modeling the effect of photosynthetic vegetation properties on the NDVI-LAI relationship. *Ecology*, 87, 2765-2772.
- Tadey, M. (2009). Grazing without grasses: effects of introduced livestock on plant community composition in an arid environment in northern Patagonia. *Applied Vegetation Science*, 9, 109-116.
- Taylor, J.E. (1986). Cover Data in Monitoring Rangeland Vegetation. Use of Cover, Soils and Weather Data in Rangeland Monitoring Symposium Proceedings. Society for Range Management, Denver, CO, pp. 15-24.
- The Guardian (2011). GDP projections from PwC: how China, India and Brazil will overtake the West by 2050. <http://www.theguardian.com/news/datablog/2011/jan/07/gdp-projections-china-us-uk-brazil>
- Thomas, D.S.G. (1997). Science and the desertification debate. *Journal of Arid Environments*, 37, 599-608.
- Thornton, P.K. 2010. Livestock production: recent trends, future prospects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 365, 2853–2867.
- Tilman D, Downing JA. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365.

- Tisdall J.M., Oades J.M. (1982) Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science*, 33, 141-163.
- Tongway, D. (1995). Manual for of soil condition assessment of tropical grasslands (No. 631.4 T665). CSIRO, Canberra (Australia). Div. of Wildlife and Ecology.
- Tongway, D.J., Hindley, N. (2004) *Landscape Function Analysis: Procedures for Monitoring and Assessing Landscapes with Special Reference to Minesites and Rangelands*. (p. 82). Canberra, Australia: CSIRO Sustainable Ecosystems.
- Tongway, D.J., (1995). Monitoring soil productive potential. *Environ. Monit. Assess.* 37, 303–318.
- Tucker CJ, Sellers PJ. (1986) Satellite remote sensing for primary production. *Int. J. Remote Sens.*, 7, 1395-1416.
- Tucker, C. J., Slayback, D. A., Pinzon, J. E., Los, S. O., et al. (2001). Higher northern latitude normalized difference vegetation index and growing season trends from 1982 to 1999. *International Journal of Biometeorology*, 45, 184-190.
- Tucker, C., Vanpraet, C., Boerwinkel, E., Gaston, A. (1983) Satellite remote-sensing of total dry-matter production in the Senegalese Sahel. *Rem. Sens. Environ.*, 13, 461-474.
- Tucker, C.J., (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sens. Environ.*, 8, 127-150.
- Tucker, C.J., Vanpreat, C.L., Sharman, M.J., Van Ittersum, G. (1985). Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984. *International Journal of Remote Sensing*, 7, 233-249.
- Turnbull, L., Wainwright, J., Brazier, R.E. (2008). A conceptual framework for understanding semi-arid land degradation: ecohydrological interactions across multiple-space and time scales. *Ecohydrology*, 1, 23–34.

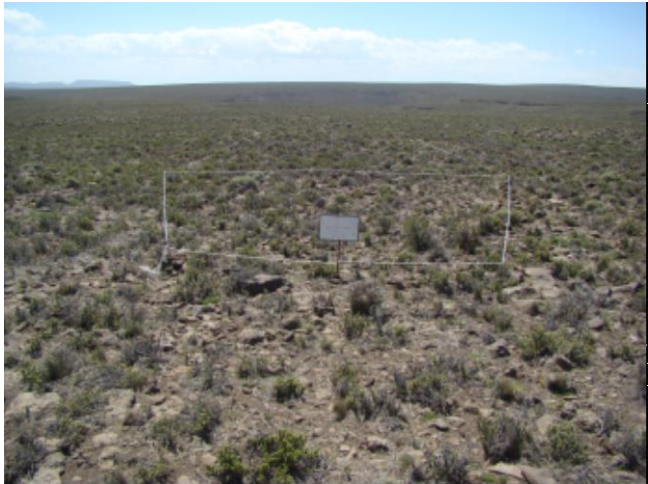
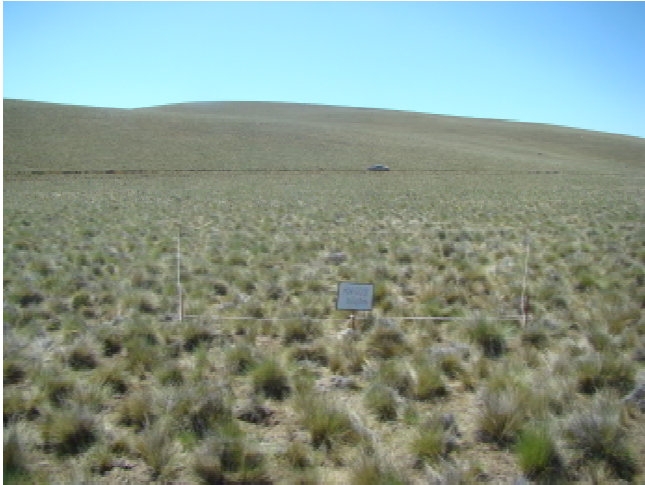
- UN. (2004). World population prospects: The 2004 revision. United Nations – Population Division, New York.
- UNEP (1992). World Atlas of Desertification.
- Valentin, C., d'Herbes, J.M., Poesen, J. (1999). Soil and water components of banded vegetation patterns. *Catena*, 37, 1-24.
- Van Auken, O.W. (2000). Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 197-215.
- Vásquez-Méndez R, Ventura-Ramos E, Oleschko K, Hernández-Sandoval L, Parrot JF, Nearing MA. (2010) Soil erosion and runoff in different vegetation patches from semiarid Central Mexico. *Catena*, 80, 162–169.
- Verón, S.R., Paruelo, J.M. (2010) Desertification alters the response of vegetation to changes in precipitation. *Journal of Applied Ecology*, 47, 1233–1241.
- Verón, S.R., Oesterheld, M., Paruelo, J.M. (2005) Production as a function of resource availability: slopes and efficiencies are different. *J. of Vegetation Science*, 16, 351–354.
- Verón, S.R., Paruelo, J.M., Oesterheld, M. (2006). Assessing desertification. *Journal of Arid Environments*, 66, 751-763.
- Verstraete, M.M., Hutchinson, C.F., Grainger, A., Stafford Smith, M., et al. (2011). Towards a global drylands observing system: observational requirements and institutional solutions. *Land Degradation & Development*, 22, 198-213.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Vogt, J.V., Safriel, U., Von Maltitz, G., Sokona, Y., et al. (2011). Monitoring and assessment of land degradation and desertification: towards new conceptual and integrated approaches. *Land Degradation & Development*, 22, 150-165.

- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., et al. (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30, 257–300.
- Walker, B.H. (Ed.). (2012) *Management of semi-arid ecosystems*. Elsevier.
- Wan Z, Li Z. (1997) A physics-based algorithm for retrieving land-surface emissivity and temperature from EOS/MODIS data. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.*, 35, 980-996.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, 16, 585-595.
- Warren, S.D., Eldridge, D.J. (2003) Biological soil crusts and livestock in arid ecosystems: are they compatible?. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 401-415). Springer Berlin Heidelberg.
- Watson, I.W., Thomas, P.W.E., Fletcher, W.J. (2007). The first assessment, using a rangeland monitoring system, of change in shrub and tree populations across the arid shrublands of Western Australia. *The Rangeland Journal*, 29, 25-37.
- Weltz, M.A., Kidwell, M.R., Fox, H.D. (1998). Influence of abiotic and biotic factors in measuring and modeling soil erosion on rangelands: state of knowledge. *Journal of Range Management*, 51, 482-495.
- Wessman, C.A., (1994). Remote sensing and the estimation of ecosystem parameters and functions. *Remote Sens.* 4, 39-56.
- Whitford W.G. (2002). *Ecology of desert systems*. Academic Press, an Elsevier Science Imprint, San Diego, California, 343 pp.
- Williams, M.A., Balling Jr, R.C. (1996). *Interactions of desertification and climate*. Edward Arnold, Hodder Headline, PLC.

- Yahdjian L., Sala OE. (2006) Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology*, 87, 952-962.
- Yang, Y.H., Fang, J.Y., Ma, W.H., Wang, W. (2008) Relationship between variability in above-ground net primary production and precipitation in global grasslands. *Geophysical Research Letters*, 35, L23710.
- Zavaleta, E.S., Pasari, J.R., Hulvey, K.B., et al. (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *PNAS*, 107, 1443-1446.
- Zhao, H.L., Zhao, X.Y., Zhou, R.L., et al. (2005). Desertification processes due to heavy grazing in sandy rangeland, Inner Mongolia. *J. Arid Environments*, 62, 309-319.
- Zika, M., Erb, K.H. (2009). The global loss of net primary production resulting from human-induced soil degradation in drylands. *Ecological Economics*, 69, 310-318.

Anexo 2.I.

Ejemplos de algunos de los sitios muestreadados, en los cuales se muestran que el área evaluada es representativa de un área circundante más grande.



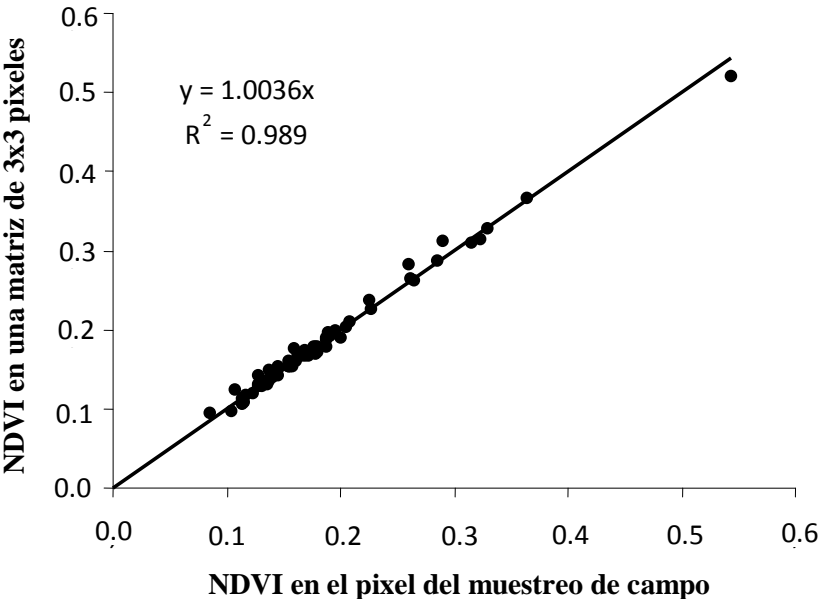
Anexo 2.II.

Media, desviación estándar, mínimo y máximo de los atributos de la vegetación, índices LFA e índices espectrales de vegetación (n = 194). NDVI: Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada. RVI: Índice Relación de la Vegetación. DVI: Índice Diferencial de la Vegetación. NDWI: Índice Diferencial Normalizado del Agua. SAVI: Índice de Vegetación Ajustado al Suelo. MSAVI2: Índice de Vegetación Ajustado al Suelo Modificado. ARVI: Índice de Vegetación Atmosféricamente Resistente. EVI: Índice de Vegetación Mejorado. EVI2: EVI de dos bandas.

Variable	Media	Desviación Estandar	Minímo	Máximo
Cobertura basal de la vegetación (%)	31.1	18.4	4.5	98.5
Riqueza de especies perennes	13.2	5.5	2	36
Indice de Estabilidad (%)	44.9	10.5	17.9	68.2
Indice de Infiltración (%)	44.4	6.4	25.5	68.5
Indice de Reciclaje de Nutrientes (%)	29.0	8.0	11.1	59.2
NDVI	0.187	0.074	0.086	0.531
RVI	1.494	0.304	1.177	3.269
DVI	0.055	0.020	0.018	0.148
NDWI	-0.027	0.066	-0.148	0.327
SAVI	0.103	0.039	0.042	0.278
MSAVI	0.087	0.034	0.033	0.246
ARVI	-0.008	0.086	-0.119	0.392
EVI	0.095	0.037	0.039	0.263
EVI2	0.094	0.037	0.038	0.263

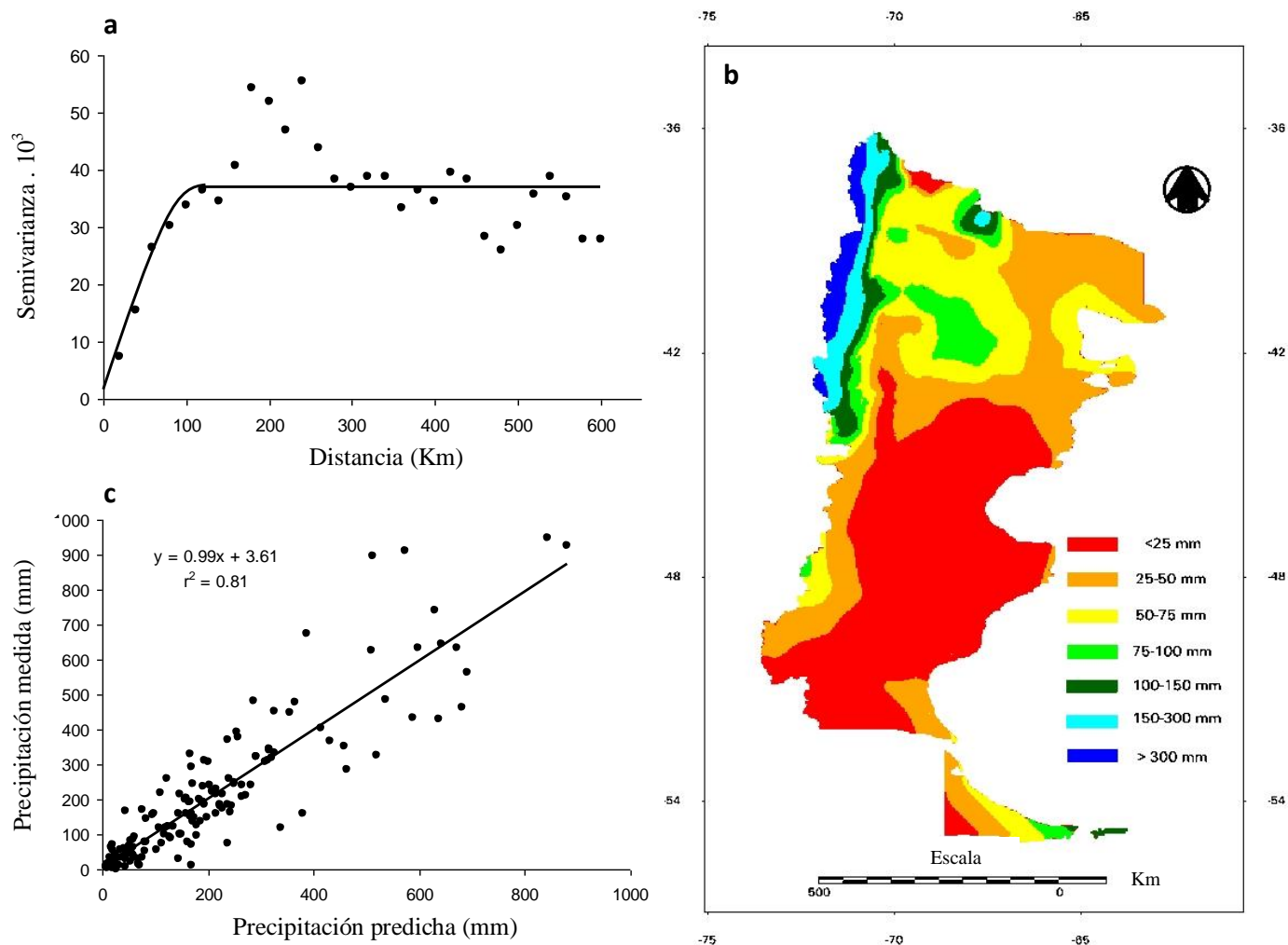
Anexo 2.III.

Relación entre los valores de NDVI del píxel en el que se encuentra el sitio de muestreo y los valores de NDVI de una matriz de 3 × 3 de píxeles centrada en la ubicación del sitio de muestreo. N = 65 sitios elegidos al azar. Relaciones muy similares se obtuvieron para los otros Índices de Vegetación (datos no mostrados).



Anexo 3.I.

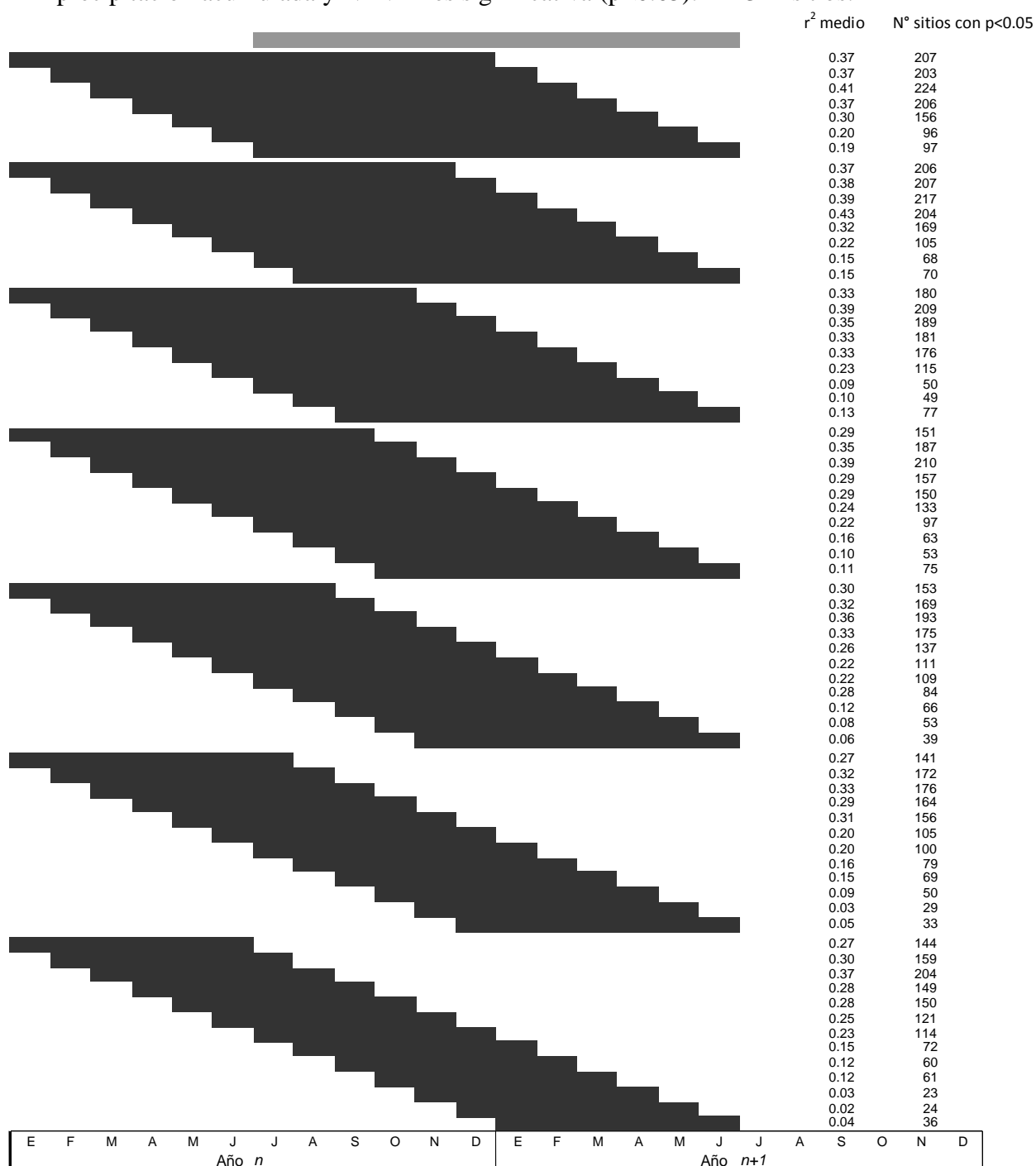
Para obtener los valores de precipitaciones mensuales usamos datos de 185 estaciones meteorológicas. Usando estos datos, obtuvimos los semivariogramas para cada mes desde junio de 2000 hasta diciembre de 2011 y ajustamos modelos esféricos en todos los casos. Obtuvimos mapas de precipitaciones mensuales para toda el área de estudio utilizando el método de interpolación Ordinary Kriging, y evaluamos las estimaciones obtenidas mediante validación cruzada (“cross-validation”) (Goovaerts 1997). Este procedimiento fue repetido 144 veces (12 meses \times 12 años). En todos los casos se halló una relación linear significativa entre los datos observados y predichos ($p < 0,05$); en promedio, los valores predichos explicaron el $64\% \pm 12.6\%$ (media \pm desvío estándar) de la variación hallada en los valores de precipitación medidos. La pendiente y el intercepto de la relación entre los valores predichos y medidos de precipitación fueron 0.99 ± 0.05 y 1.83 ± 4.30 , respectivamente. A modo de ejemplo, a continuación se muestran el semivariograma experimental, el mapa de precipitación y el resultado de la validación cruzada para el mes de mayo de 2001 (Figura 1).



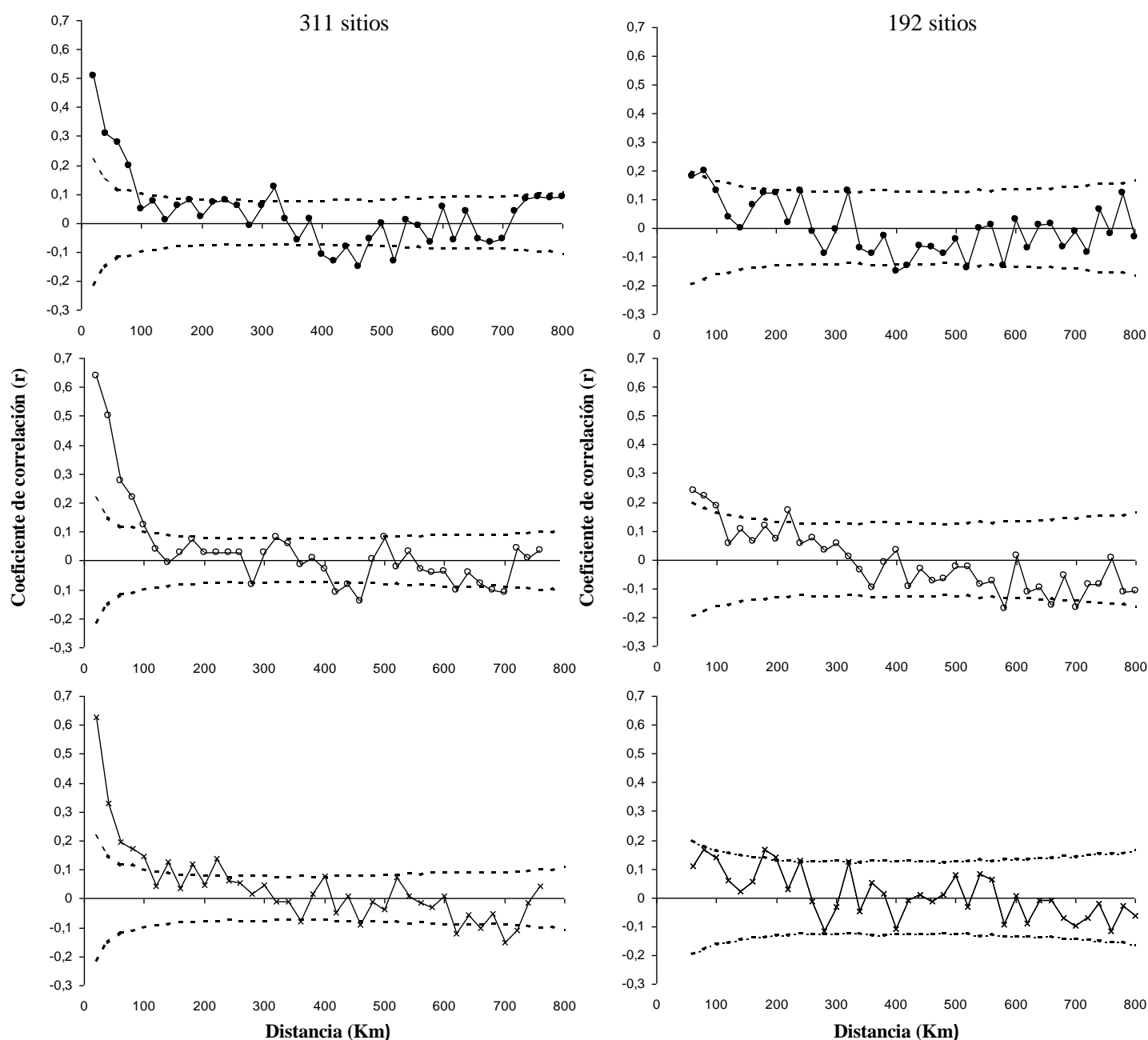
Anexo 3.I. Figura 1. Resultados de mayo de 2001: semivariograma experimental (modelo esférico) ajustado para datos de precipitación medidos en 185 estaciones meteorológicas (a), mapa de precipitación estimada del área de estudio (b) y relación entre los datos predichos y medidos de precipitación (validación cruzada, c).

Anexo 3.II.

Períodos de precipitación acumulada considerados para explicar las variaciones interanuales de la integral anual del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI-I, barra gris). Cada barra negra representa la duración del período de precipitación analizada. Se indica el r^2 medio y el número de sitios donde la relación entre la precipitación acumulada y NDVI-I es significativa ($p < 0.05$). $n = 311$ sitios.

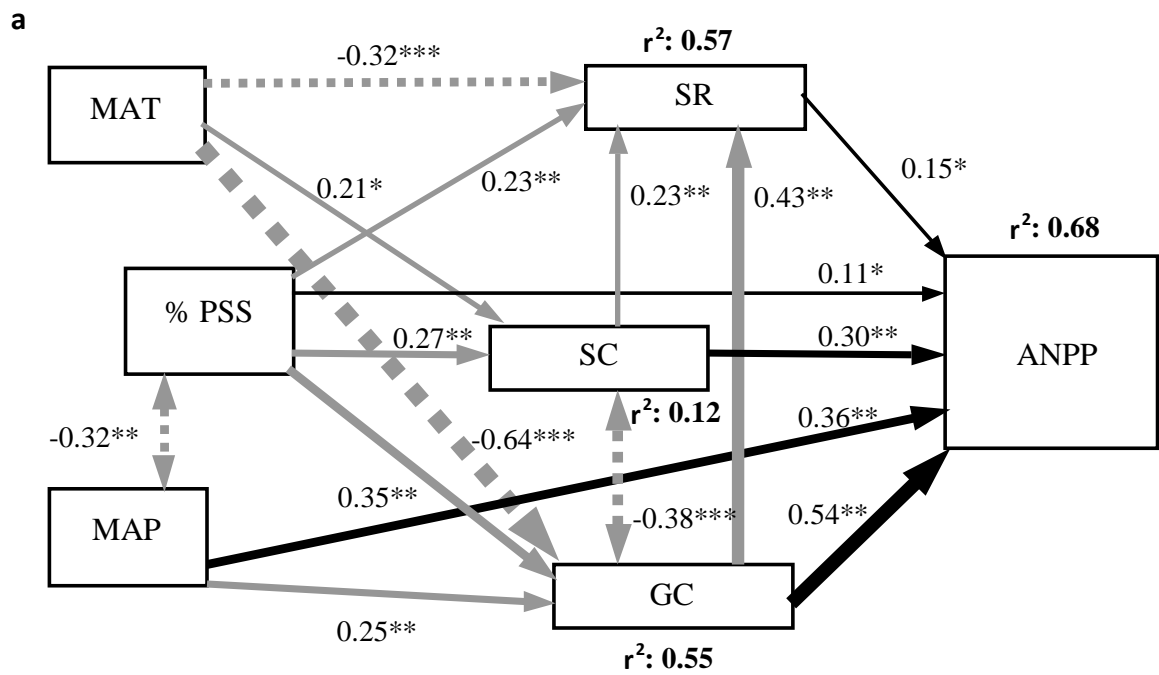


Anexo 3.III. Correlogramas que muestran la autocorrelación espacial de los residuales de los modelos de ecuaciones estructurales para la productividad primaria neta aérea (ANPP, círculos llenos), la eficiencia de uso de las precipitaciones (PUE, círculos vacíos) y la respuesta marginal a las precipitaciones (PMR, cruces). Los modelos ajustados para los 311 sitios se muestran en el panel izquierdo, y aquellos ajustados para 192 sitios separados por una distancia mayor a 40 km se muestran en el panel derecho. Las líneas de puntos indican el intervalo de confianza ($p = 0.001$).

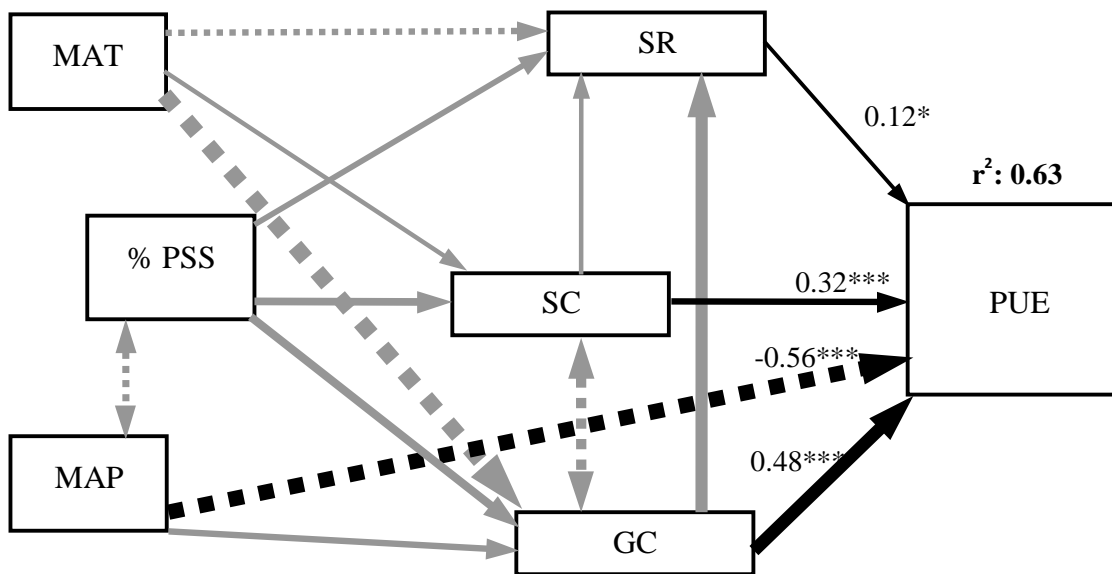


Anexo 3.IV.

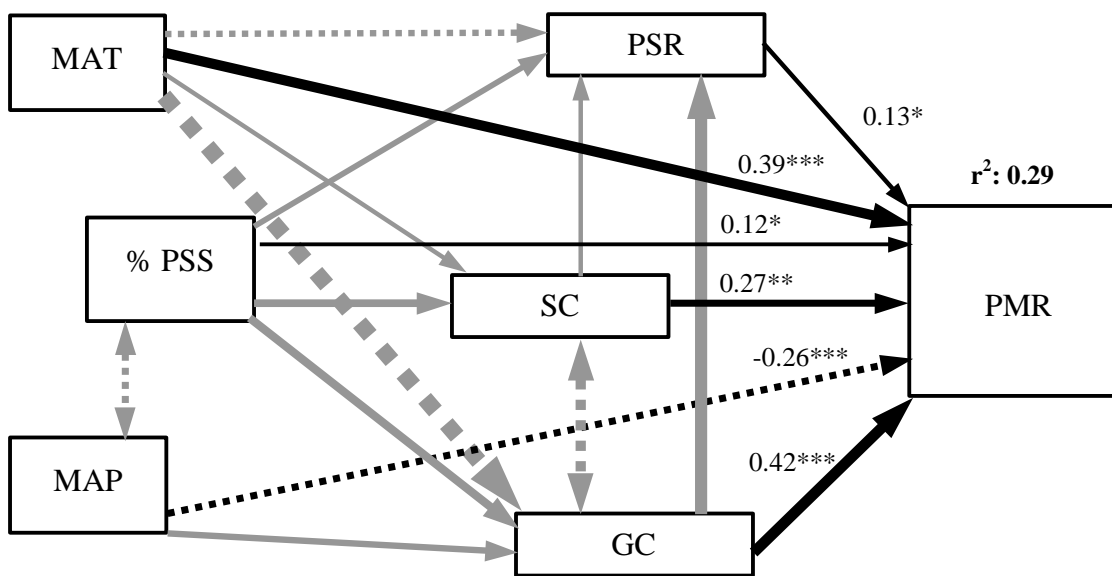
Modelos de ecuaciones estructurales para 192 sitios separados por una distancia mayor a 40 km: (a) productividad primaria neta aérea (ANPP), (b) eficiencia de uso de las precipitaciones (PUE) y (c) respuesta marginal a las precipitaciones (PMR). Estadísticos de bondad de ajuste: χ^2 : 0.026 (P : 0.87, df: 1), NFI (Normed Fit Index): 0.99 and RMSEA (Root Mean Square Error of Approximation Index) < 0.0001. El resto de la leyenda es como en la Figura 3.3.



b

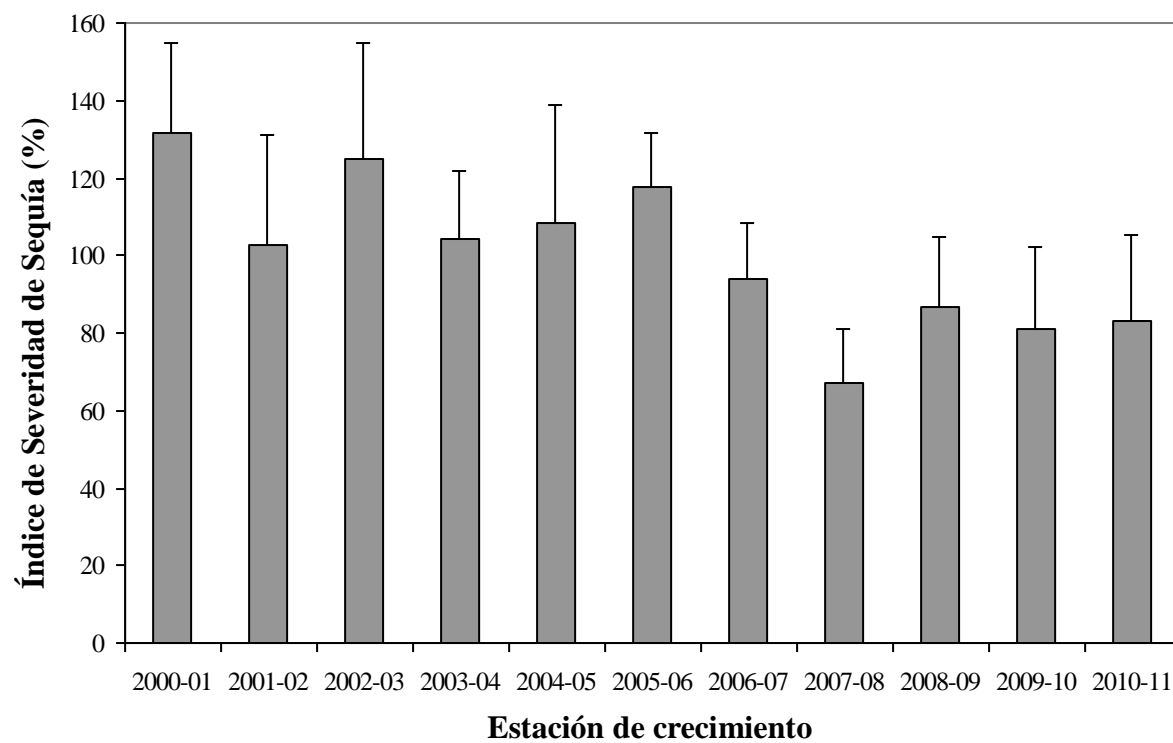


c



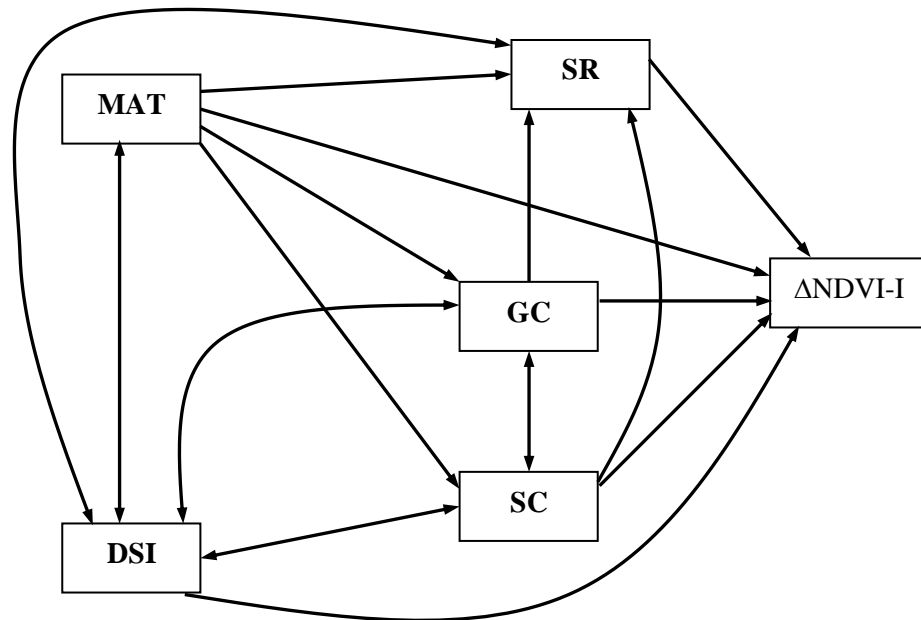
Anexo 4.I.

Índice de Severidad de Sequía en 11 estaciones de crecimiento (julio a junio del año siguiente). Las barras verticales indican el desvío estándar (n = 311 sitios).



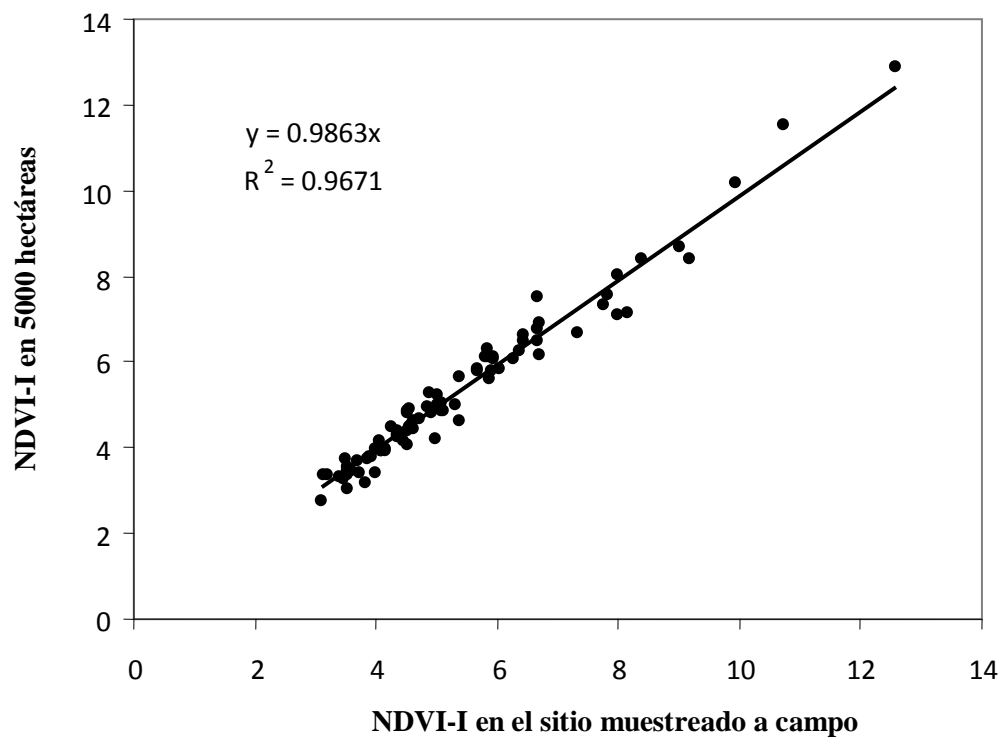
Anexo 4.II.

Modelo conceptual *a priori* que muestra las vías por las cuales la temperatura media anual (MAT), el índice de severidad de la sequía (DSI), la cobertura de arbustos (SC), la cobertura de pastos (GC) y la riqueza de especies (SR) pueden influir directa o indirectamente sobre los cambios en la funcionalidad del ecosistema (Δ NDVI-I) inducidos por una sequía. Flechas simples indican una hipotética relación causal de una variable sobre otra. Flechas dobles indican correlación sin una relación causa-efecto.



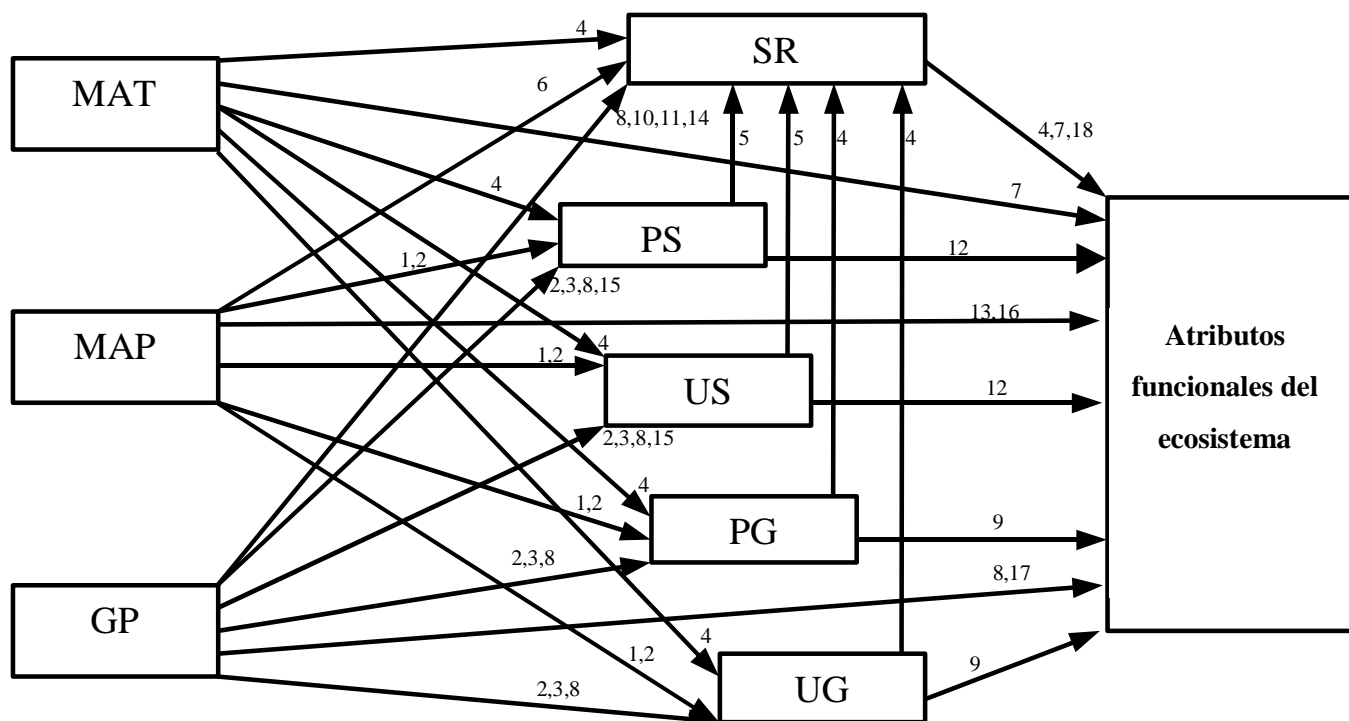
Anexo 5.I.

Relación entre la integral anual del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI-I) en el pixel donde se realizó el muestreo de campo y NDVI-I media de un cuadrado de 5000 hectáreas centrado en el sitio de muestreo. N = 85 sitios seleccionados al azar.



Anexo 5.II.

Modelo conceptual *a priori* que muestra las vías por las cuales las variables climáticas y la presión de pastoreo pueden afectar directa o indirectamente (a través de su influencia en la estructura de la vegetación) a los atributos funcionales de los ecosistemas. Las flechas indican un hipotético efecto causal de una variable sobre otra. Los números sobre las flechas indican ejemplos de estudios de referencia utilizados como soporte de nuestras relaciones hipotéticas, los cuales pueden ser halladas debajo. MAT: temperatura media anual. MAP: precipitación media anual. GP: presión de pastoreo. SR: riqueza de especies. US: cobertura de arbustos no palatables. PS: cobertura de arbustos palatables. UG: cobertura de pastos no palatables. PG: cobertura de pastos palatables.



Bibliografía

1. Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Burke, I.C. (2004) Functional traits of graminoids in semiarid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 653-663.
2. Adler, P.B., Milchunas, D.G., Sala, O.E., Burke, I.C., Lauenroth, W.K. (2005) Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications*, **15**, 774-792.
3. Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R. (2012) Direct and indirect effects of grazing constrain shrub encroachment in semiarid Patagonian steppes. *Applied Vegetation Science*, **15**, 35-47.
4. Gaitán, J., Bran, D., Oliva, G., Maestre, F. *et al.* (2014) Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology*, **102**, 1419-1428.
5. Li, P., Krüsi, B., Li, S., Cai, X., Yu, F. (2011) Facilitation associated with three contrasting shrub species in heavily grazed pastures on the eastern Tibetan Plateau. *Community Ecology*, **12**, 1-8.
6. Ma, W.H., He, J.S., Yang, Y.H., Wang, X.P., Liang, C.Z., Anwar, M., Zeng, H., Fang, J.Y., Schmid, B. (2010) Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 233-243.
7. Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., *et al.* (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, **335**, 214-218.
8. Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, **63**, 327-366.
9. Moretto, A.S., Distel, R.A., Didoné, N.G. (2001) Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology*, **18**, 31-37.
10. Olf, H., Ritchie, M.E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology y Evolution*, **13**, 261-265.

11. Oliva, G., Cibils, A., Borrelli, P., Humano, G. (1998) Stable states in relation to grazing in Patagonia: a 10-year experimental trial. *Journal of Arid Environments*, **40**, 113-131.
12. Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R. (2016) Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments*, **125**, 73-79.
13. Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Burke, I.C., Sala, O.E. (1999) Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, **2**, 64-68.
14. Proulx, M., Mazumder, A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, **79**, 2581-2592.
15. Riginos, C., Hoffman, M.T. (2003) Changes in population biology of two succulent shrubs along a grazing gradient. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 615-625.
16. Sala, O.E., Parton, W.J., Joyce, L.A., Lauenroth, W.K. (1988) Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, **69**, 40-45.
17. Steffens, M., Kölbl, A., Totsche, K.U. Kögel-Knabner, I. (2008) Grazing effects on soil chemical and physical properties in semiarid steppe of Inner Mongolia (P.R. China). *Geoderma*, **143**, 63-72.
18. Zavaleta, E.S., Pasari, J.R., Hulvey, K.B., Tilman, D. (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 1443-1446.