

Tesis Doctoral

Estimación de la productividad primaria mediante el modelo de eficiencias y sensores remotos

Cristiano, Piedad María

2010

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Cristiano, Piedad María. (2010). Estimación de la productividad primaria mediante el modelo de eficiencias y sensores remotos. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Cristiano, Piedad María. "Estimación de la productividad primaria mediante el modelo de eficiencias y sensores remotos". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Estimación de la Productividad Primaria mediante el Modelo de Eficiencias y Sensores Remotos.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área:
CIENCIAS BIOLÓGICAS

Lic. Piedad María Cristiano

Dra. Gabriela Posse Beaulieu
Director de tesis

Prof. Marta Collantes
Consejero de estudios

Instituto de Clima y Agua
INTA Castelar
Buenos Aires, Marzo de 2010

Índice

Dedicatoria.....	3
Agradecimientos.....	4
Resumen en español.....	6
Resumen en inglés.....	7
Introducción.....	8
Objetivo general.....	21
Sección I.....	23
Objetivos específicos, hipótesis y predicciones.....	23
Materiales y Métodos.....	24
Resultados.....	37
Sección II.....	54
Objetivos específicos, hipótesis y predicciones.....	54
Materiales y Métodos.....	55
Resultados.....	66
Discusión.....	79
Principales Conclusiones.....	90
Apéndice.....	92
Bibliografía.....	95

Dedicatoria

A los pilares de mi vida, insustituibles e inolvidables. A ellos, esta dedicatoria...

A mi Lele (madrina), uno de los principales motores en mi vida, que siempre me alentó y hoy ha logrado con su dedicación y amor, formar una profesional orgullosa de la carrera que eligió. Pero por sobre todo, por su sabiduría y enseñarme a ver la vida con optimismo y mucha diversión hasta en los peores momentos.

A mi mamá, por ayudarme a seguir estudiando y esforzándome pase lo que pase, por brindar su tiempo, su amor, sus ganas y su lugar y asistencia a las grandes reuniones de pequeños científicos, de los cuales está hoy tan orgullosa. En especial a ella, porque fue la persona que hizo posible hoy esta realidad con todo su amor y fortaleza.

A mi padrino Tonino, por estar tan orgulloso de mí a pesar de no saber nunca muy bien de que se trató esta carrera.

A mi papá, porque le brillan los ojos cuando habla de sus hijas, por estar también tan orgulloso de mí, porque siempre me da los gustos, por mostrar su amor en pequeñas cosas, porque me demuestra que siempre piensa en su hija.

A mi hermana Yami simplemente porque la amo, porque es mi amiga y compañera incondicional, porque siempre se preocupa por mí y porque me acompaña siempre en momentos difíciles.

A Javi, mi gran compañero y amor, por ser también mi amigo incondicional, por apoyarme en cada locura que quiero emprender y ¡por todo y más!

A toda mi familia (nonos, tíos, primos, cuñado), aún mejor que la que pude alguna vez haber soñado.

A mis amigos de la facu y de la vida (Marchu, Caro, Juli, Mari, Vero, Jimenita, Gero, Pablito, Maru, Fer, Juancho, Ari, Marce), por estar, por su amistad, por haber llorado juntos, por reírnos aún más y por estar dispuestos a apoyarnos ¡siempre!

Por esto y mucho más, con amor, les dedico esta Tesis.

Agradecimientos

La gratitud es una flor que brota del alma (Henry Ward Beecher)

Quiero agradecer a aquellas personas tan especiales con quien he compartido tantas cosas, que estuvieron siempre dispuestos a escucharme, aconsejarme y darme ese empujón cuando fue necesario.

En primer lugar quiero agradecer especialmente a mis padrinos porque sin su presencia como segundo par de padres hasta sus últimos días, hoy no sería quien soy.

También deseo agradecer a mis padres que siempre se esforzaron por darme una buena educación y prepararme para los tiempos futuros, proveyéndome de las herramientas necesarias, tanto en la vida como en la educación, para formarme como persona y ser capaz de proyectar una vida repleta de sueños y triunfos. A mi mamá, la persona más especial, que siempre estuvo ahí para todo y con mucho amor y paciencia!

A mi hermana Yami, que siempre me acompaña y con la cual nos ha tocado compartir nuestras vivencias universitarias, apoyarnos en nuestros esfuerzos diarios para lograr nuestros objetivos, aquella personita tan especial con la cual compartí mi niñez y adolescencia, haciéndole padecer algunas dolencias por ser mi hermanita menor y que aún así, siempre tiene su amor para ofrecerme cada vez que me escucha, cada vez que hablamos por teléfono, en cada correo, en su intento de acortar las distancias que nos separan.

A Javi, por sobre todo, por bancar mis humores en esta última etapa del doctorado y, aún así, seguir asistiéndome con mates y mucha paciencia.

A mis primos Gabi y Dani, por asistir toda mi carrera con cuadernos, lapiceras, marcadores, etc. En esos tiempos en los que uno anda con muy poca plata en los bolsillos, es un gran gesto que no se olvida!

A mis amigos de la facu y ahora de la vida (Caro, Juli, Mari, Vero, Jimenita, Gero, Pablito, Maru, Fer, Juancho, Ari, Marce), compañeros de esta aventura, por compartir horas, días, meses y años de estudios con mates, salidas y vacaciones incluidas. Por sobre todo ¡¡por seguir compartiendo tantas risas!! Porque crecimos juntos y porque siempre nos acompañamos los unos a los otros, para “triunfar” en lo académico y en lo más importante, ¡LA AMISTAD!

A mis amigos de la vida por bancar mis desaparecidas por exámenes, especialmente a mi hermana de la vida (Marchu) quien a pesar de todo me entregó hasta su hija en madrinazgo.

A los profesores, JTPs y ayudantes que hicieron de ésta, una carrera fascinante y que nunca me arrepienta de haberla elegido.

A mi directora Gabriela Posse, por enseñarme, por transmitirme su experiencia, por estar siempre esperándome y sobre todo por llevar adelante una relación laboral de la cual he aprendido muchísimo y por la cual estoy muy agradecida.

A mi codirector Carlos Di Bella, por estar hasta en las últimas instancias alentándome a seguir adelante, aportándome de sus conocimientos, su amplia experiencia como director y mostrándome con su ejemplo que no hay techo para lo que uno se proponga. Gracias por el tiempo, la guía y por sobre todo, ¡por hacerme reír tanto!

A mis compañeros de laboratorio (Patric, Nico, Coni, Juli, Emi, Martin, Jor, Nu, Alfredito, Euge, Angelita, Alfredo, Flor). Entre ellos, una mención especial a Patricio Oricchio, porque siempre contamos con su ayuda y porque me ha salvado ¡en todo!

Al Instituto de Clima y Agua (INTA) por brindarme un lugar donde poder desarrollarme y en el cual pude comenzar con los primeros grandes pasos de mi formación, logrando así muchos objetivos. Lugar también donde conocí excelentes profesionales, colegas inolvidables. Gracias INTA por brindarme un lugar y todas las comodidades para desarrollar esta tesis.

Gracias a todas aquellas personas que han sabido acompañarme en esta etapa y que no están específicamente nombradas pero no han sido menos importantes.

¡Muchas Gracias a Todos!

Estimación de la Productividad Primaria mediante el Modelo de Eficiencias y Sensores Remotos.

Uno de los modelos más utilizados para estimar la Productividad Primaria Neta (PPN) a escala regional es el de eficiencias de Kumar & Monteith que permite la inclusión de información satelital. Uno de los parámetros clave es la eficiencia en su utilización (EUR), afectado por los factores de estrés. El objetivo fue mejorar las estimaciones a escala regional de la PPN en pastizales, bajo distintas condiciones de estrés proponiendo una cartografía temática de EUR para la región pampeana, teniendo en cuenta los factores de estrés predominantes (hídrico y nutricional). A través de ensayos manipulativos, se determinaron los cambios en la EUR en 4 gramíneas y en una pastura multiespecífica donde se incluyó el efecto del pastoreo. Para regionalizar los resultados, se generó una cartografía temática de las condiciones hídricas y nutricionales de la región. Para validar este mapa se estimó la PPNA mensual y anual utilizando imágenes MODIS que se compararon con datos de PPNA estimados a campo y con los resultados de otros dos modelos comúnmente utilizados. En los ensayos monoespecíficos la EUR varió entre 2.3-5.2 g/MJ bajo condiciones óptimas de crecimiento y entre 1.02-1.75 g/MJ en las plantas con estrés. En el ensayo multiespecífico, la EUR varió entre 0.63-1.94 g/MJ. La PPNA estimada anual presentó los menores valores en el suroeste de la región (<5800 kg/ha.año) y fue aumentando hacia el noreste hasta alcanzar valores de 14500 kg/ha.año. La validación con datos de PPNA observados y estimados por otros modelos indican que nuestro modelo de EUR variable presenta mayor nivel de ajuste que el de EUR fija.

PALABRAS CLAVE: Productividad Primaria Neta – fPAR – Eficiencia en el uso de la Radiación – Sensores Remotos – Pastizales.

Primary Productivity estimation by Efficiency model and Remote Sensing

One of the most commonly models used to estimate net primary productivity (NPP) at regional level is that of Kumar & Monteith efficiencies that allows the inclusion of satellite information. One of the key parameters is the radiation use efficiency (RUE), affected by different stresses. The aim was to improve regional estimates of NPP in grasslands under different stress conditions suggesting a thematic mapping of RUE for the Pampas region, taking into account the prevailing factors of stress (water and nutrition). Through manipulative experiments, changes in the EUR were identified in 4 grasses and a multispecies pasture where the effect of grazing was included. To regionalize these results, we generated a thematic mapping of water and nutritional conditions of the region. To validate this map, the monthly and annual aerial NPP (ANPP) was estimated using MODIS images. Data were compared with ANPP from field data and the results of two other commonly used models. In monospecific experiments, RUE ranged from 2.3-5.2 g/MJ under optimal growth conditions and between 1.02-1.75 g/MJ in plants under stress. In the multispecies experiment, the RUE varied between 0.63-1.94 g/MJ. The estimated annual PPNA presented the lowest values in the southwestern region (<5800 kg/ha.year) and was increasing towards the northeast to reach values of 14,500 kg/ha.year. The validation results indicate that our variable RUE model presents adjustment higher than the fixed RUE model.

KEY WORDS: Net Primary Productivity – fPAR – Radiation Use Efficiency – Remote Sensing – Grassland.

1. Introducción

“La naturaleza no puede ser justa, solo entiende de energía (Anónimo)”

Los pastizales son uno de los tipos de vegetación más extensos del planeta que cubren aproximadamente el 25% de la superficie terrestre. Su existencia está determinada por un rango de precipitaciones entre 150 y 1200 mm/año (mayores valores que en los desiertos y menores que en sistemas boscosos). La temperatura es el segundo factor en importancia que determina la presencia de pastizales, situándose en lugares con valores medios anuales entre los 0 y 25°C. Ambos factores interactúan entre sí determinando los límites espaciales entre estos tres biomas (Burkart 1975, Osmond et al. 1987, Sala et al. 1996, Sala & Paruelo 1997, Sala 2001). Los pastizales otorgan una amplia gama de bienes y servicios. Entre ellos podemos mencionar la provisión habitual de bienes que poseen valor en el mercado como la carne, leche, lana y cuero. También ofrecen servicios vitales adicionales menos reconocidos y aún nula o escasamente valuados económicamente como el mantenimiento de la composición de gases de la atmósfera mediante el secuestro de CO₂, el control de la erosión de los suelos y la conservación del material genético para una cantidad de especies clave en la alimentación y salud mundial (Constanza et al. 1997, Sala & Paruelo 1997, Bilenca & Miñarro 2004, Díaz et al. 2006). Estos ambientes se han convertido en la principal área de producción agropecuaria de Sudamérica. El desarrollo de estas actividades a gran escala ha provocado una profunda transformación del paisaje que ha llevado a la pérdida de gran parte de este ecosistema en la región. En la Argentina, la producción ganadera se sustenta principalmente en pasturas y pastizales, que constituyen sus principales recursos forrajeros (Rearte 1996). En la Región Pampeana, los remanentes de pastizales naturales se ubican en zonas marginales, donde la agricultura no es económicamente rentable (Bilenca & Miñarro 2004). Estas áreas han sido modeladas, por un lado por inundaciones periódicas y recurrentes que ocurren en esta región y por el otro, por la incidencia de estrés hídrico especialmente frecuentes durante los meses del verano y la deficiencia en la fertilidad de sus suelos. Están conformados por un mosaico de distintas comunidades que ocupan unidades ecológicas diferentes, cada una con una combinación de especies características, diferente comportamiento estacional y

distintas respuestas a los disturbios (León 1975, Vervoort 1967, Soriano et al. 1992, León et al. 1979). Estas características le confieren una gran heterogeneidad espacial y temporal en términos tanto de composición florística como de estructura del canopy y productividad. Según la Comisión Mundial de Áreas Protegidas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (WCPA-UICN), los pastizales templados son el tipo de vegetación con menor nivel de protección a nivel global (0.7% de la superficie). En Argentina, estimaciones realizadas por la Administración de Parques Nacionales (APN) indican que menos del 0.3% de la ecorregión pampeana está cubierta por algún tipo de área protegida y, en general, la protección se encuentra escasamente implementada (Bilenca & Miñarro 2004). En este contexto, decisiones de manejo ganadero adecuadas en la utilización de pastizales y pasturas adquieren gran importancia para evitar la degradación de estos ambientes y disminuir sus efectos en la pérdida de la diversidad biológica.

La Productividad Primaria Neta

Una de las variables más importantes que describen el funcionamiento de la vegetación es la Productividad Primaria Neta (PPN) y se define como la tasa de asimilación del carbono atmosférico por unidad de tiempo y de espacio, es decir, el cambio en el peso neto de las plantas entre dos puntos en el tiempo. Se trata de una variable relacionada al ciclo del carbono que permite resumir la interfase entre la vegetación y el resto de la trama trófica. Por este motivo, la PPN es también un factor importante en la determinación de la riqueza y patrones de distribución de especies (Turner et al. 2003). Resulta un buen indicador del estado de un ecosistema ya que, muchas veces, la identificación de una tendencia decreciente en el tiempo de esta variable se halla relacionada con procesos de degradación del ambiente (Paruelo 2008). Por todo ello, es una variable que sintetiza importantes características del funcionamiento general de un ecosistema (McNaughton et al. 1989, Field et al. 1995, Whittaker 1975 en Finch & Dahms 2004). Además, la dinámica de la PPN es un componente fundamental en los sistemas pastoriles para la toma de decisiones en cuanto al manejo de los recursos forrajeros. Sus principales controles son el clima (i.e. precipitaciones, temperatura), la fertilidad del suelo, el tipo de vegetación o los disturbios como el pastoreo o el fuego (Oesterheld et al. 1998, Running et al. 1999).

La interacción entre estos factores de control provocan que la PPN sea muy variable tanto en el tiempo como en el espacio (Heitschmidt & Stuth 2000).

Para disponer de mediciones de la PPN es necesario contar con métodos de estimación confiables, económicos y rápidos (Paruelo et al. 2000). Existen dos aproximaciones para estimarla: los métodos directos (por cosecha manual de biomasa) y los métodos indirectos (mediante el uso de modelos de simulación). En el primero de los casos, la PPN es estimada por cambios temporales en la cantidad de biomasa producida, generalmente medidos por el método de cosecha manual en pequeñas parcelas. Sin embargo, su alta variabilidad espacial y temporal hace que estas estimaciones “directas” en tiempo real sean difíciles y costosas en tiempo y dinero, más aún cuando se requieren estimaciones a escala regional o global (Sala et al. 1988, Paruelo et al. 1999). Debido a las limitaciones citadas, se han desarrollado innumerables métodos indirectos de estimación de la PPN. Estos métodos alternativos se basan en técnicas de doble muestreo que consisten en establecer una correlación entre una variable de medición costosa y laboriosa con otra variable más fácil de obtener. En este caso, la variable costosa estaría representada por la biomasa producida por un ecosistema posibilitando estimar indirectamente la PPN a través de la variable de fácil acceso (Gower et al. 1999, Sala & Austin 2000). Ya que la información espectral provista por sensores remotos permite estimar variables estructurales (como el LAI, la fracción de luz interceptada, la biomasa verde, etc) y variables funcionales (como cambios fenológicos), se ha utilizado ampliamente para estimar la PPN con éxito en diferentes regiones y ecosistemas del mundo. La amplia cobertura espacial y temporal que brinda hoy en día la información provista por las plataformas satelitales, han convertido a la teledetección en una herramienta muy utilizada para estudiar distintos aspectos de la vegetación, entre ellos, la Productividad Primaria (Sala et al. 1988, Field et al. 1995, Paruelo et al. 1997, Cramer et al. 1999, Paruelo et al. 2000, Awaya et al. 2004).

Los Sensores Remotos

Actualmente, la teledetección es una herramienta muy utilizada para el estudio de la dinámica de la vegetación ya que los Sensores Remotos brindan una gran cantidad de información a escala regional y de paisaje fácil de adquirir y con costos

relativamente bajos (Tucker 1980, Gower et al. 1999, Paruelo et al. 1999, Paruelo et al. 2000, Nagendra 2001 en Aplin 2005, Kerr & Ostrovsky 2003). Dos décadas de investigaciones han demostrado la existencia de una fuerte correlación entre la información espectral brindada por los satélites y variables estructurales de la vegetación como la cobertura vegetal, la cantidad de biomasa verde, el índice de área foliar (LAI), el contenido de clorofila en hojas, la evapotranspiración o directamente con variables funcionales como la PPN aérea (PPNA) (Ej. Rouse et al. 1974, Goward et al. 1985, Tucker et al. 1985, Tucker & Sellers 1986, Box & Holben 1989, Burke et al. 1991, Quattrochi & Pelletier 1991, Prince 1991, Goward & Huemmrich 1992, Gamon et al. 1995, Paruelo et al. 1997, Dawson & Curran 1998, Di Bella et al. 2000, Paruelo et al. 2000, Awaya et al. 2004, Di Bella et al. 2004, Oppelt & Mauser 2004, Cho & Skidmore 2006).

Los Sensores Remotos pasivos proveen información acerca del porcentaje de la energía reflejada (reflectancia) en distintas porciones del espectro electromagnético, respecto del total de energía que llega al tope de la atmósfera proveniente del sol (Figura 1). En particular, la información espectral proveniente de las regiones del visible y del infrarrojo cercano permite caracterizar la vegetación (Goward et al. 1985, Tucker et al. 1985, Box & Holben 1989, Burke et al. 1991, Prince 1991, Paruelo et al. 2000, Moran 2000 en Scotford & Miller 2005) y esto se debe a que los tejidos vegetales presentan un patrón característico en la absorción y reflexión de la luz en estas zona del espectro (firma espectral). Las plantas absorben gran parte de la energía para el proceso de la fotosíntesis en la porción del visible por acción de las clorofilas mientras que, en el infrarrojo cercano, la estructura de las hojas - principalmente el parénquima esponjoso del mesófilo - dispersa la mayor parte de la energía (Figura 2). Cualquier factor que afecte el estado fisiológico o la capacidad fotosintética de las plantas afectará el patrón de reflexión en dichas longitudes de onda.

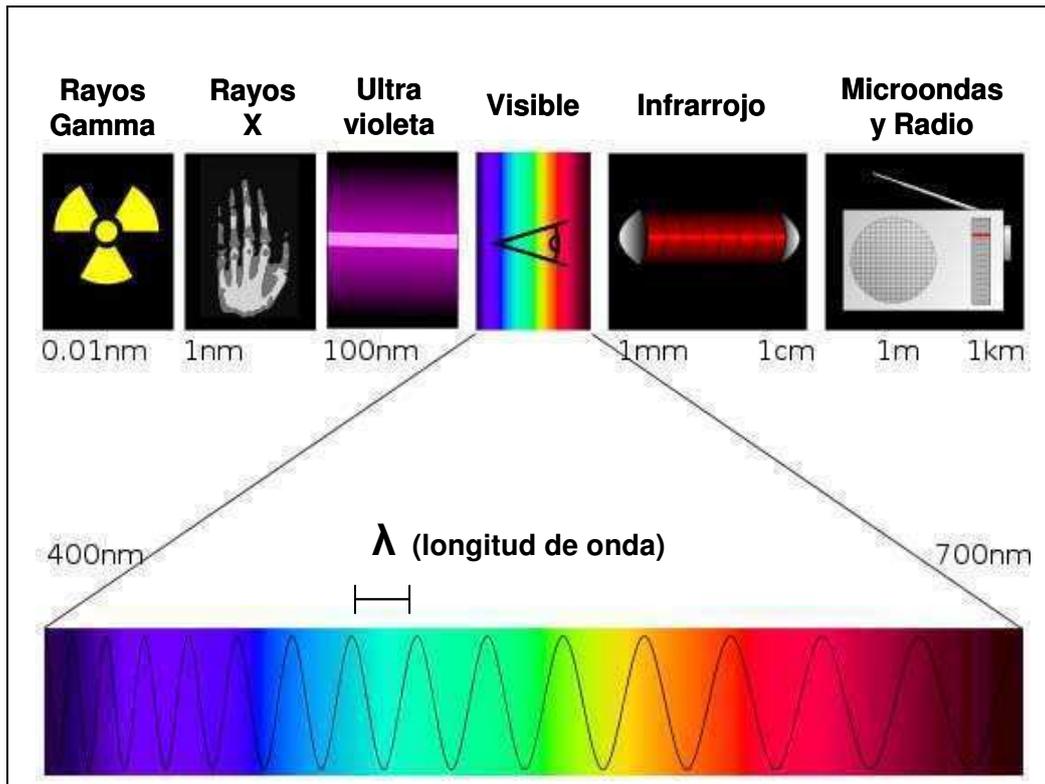


Figura 1: Espectro electromagnético y detalle de la zona del visible. La longitud de onda (λ) está expresada en nanómetros para la porción correspondiente al visible (400-700 nm).

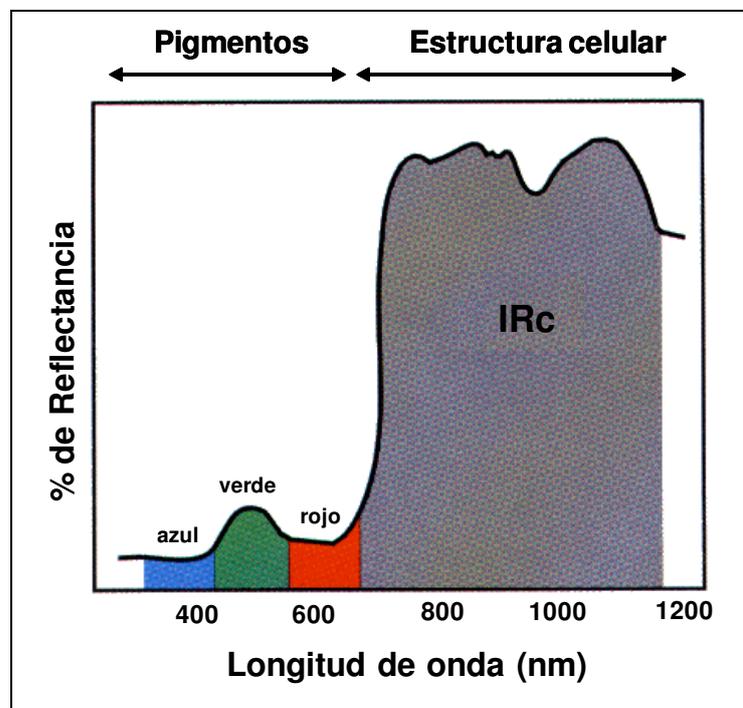


Figura 2: Firma espectral teórica de la vegetación en activo crecimiento. IRc: Infrarrojo cercano.

La información espectral es usualmente resumida en índices de vegetación (IV) (Myneni et al. 1995), generalmente basados en la información centrada en la porción del visible e infrarrojo cercano del espectro. Esto se debe a que, para canopeos con valores de LAI inferiores a 3, es en dicha porción del espectro donde se presenta la mayor sensibilidad a las variaciones en la vegetación (Scotford 2005). Dentro de los IV, el NDVI (Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada o Índice Verde Normalizado) es uno de los más utilizados actualmente. Este índice utiliza las diferencias en la reflectancia (R) de los tejidos fotosintéticos en las fracciones del rojo (R) e infrarrojo cercano (IRc) del espectro electromagnético:

$$NDVI = \frac{R_{IRc} - R_R}{R_{IRc} + R_R} \quad (1)$$

Numerosos trabajos han encontrado una fuerte correlación entre el NDVI y variables biológicas de importancia en diferentes ecosistemas del mundo: biomasa verde, LAI (Tucker et al. 1985, Paruelo et al. 1997, Moulin et al. 1998) o PPNA (Tucker et al. 1985, Oesterheld et al. 1998, Gower et al. 1999, Paruelo et al. 2000), entre otras. Fue mediante la utilización de series temporales del NDVI brindadas por Sensores Remotos que se desarrollaron los primeros modelos para convertir la información de IV en variables biológicas como la PPNA (Nouvellon et al. 1999).

Modelos para estimar la Productividad Primaria Neta Aérea

Por un lado, se desarrollaron modelos de simulación complejos que cuentan con una alta precisión y confiabilidad en la estimación de la PPN pero que requieren de un importante número de variables de entrada de estado y flujo, la mayoría de las veces, difíciles de obtener. Dentro de estos modelos, el CASA (Potter et al. 1993) y el CENTURY (Parton et al. 1993) constituyen dos ejemplos de los más conocidos. Algunas de las variables de entradas que requieren son la radiación solar, la temperatura del aire, la evapotranspiración actual y potencial, las precipitaciones, el contenido de carbono en los distintos compartimentos de la vegetación y los contenidos nitrógeno, azufre y fósforo en suelo (Cramer et al. 1999). En otro extremo, se encuentran los modelos muy simples pero poco exactos como aquellos que estiman la PPN a partir de regresiones con variables climáticas como las

precipitaciones (Lauenroth 1979), la radiación absorbida por la vegetación (Piñeiro et al. 2006) o como función tanto de las precipitaciones como de la temperatura (modelo MIAMI, Lieth 1975).

El modelo de eficiencias de Kumar & Monteith

En 1982, Kumar & Monteith desarrollaron el modelo de eficiencias, que se encuentra en una situación intermedia en cuanto a la complejidad de las variables de entrada requeridas y la precisión de sus estimaciones. Este modelo relaciona directamente la PPN con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (APAR) y la eficiencia en su utilización (EUR):

$$PPN = EUR \int_t APAR dt \quad (2)$$

La variable APAR puede ser descompuesta en otras dos variables: la radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR) y la fracción de la energía que es interceptada por el canopy (fPAR):

$$PPN = EUR \int_t PAR fPAR dt \quad (3)$$

Este modelo presenta una ventaja adicional a su sencillez ya que permite utilizar información provista por Sensores Remotos lo cual le confiere la posibilidad de obtener información espacial y temporalmente muy detalladas en tiempo real. Esto es posible ya que se ha demostrado que el NDVI es un excelente estimador del fPAR para la vegetación en activo crecimiento (Dye & Goward 1993, Sellers et al. 1994, Turner et al. 2002, Di Bella et al. 2004) (Figura 3). Sin embargo, la utilización de este modelo posee ciertas desventajas cuando las condiciones de crecimiento de la vegetación son subóptimas ya que los componentes de la ecuación pueden sufrir alteraciones promoviendo una estimación sesgada de la PPNA.

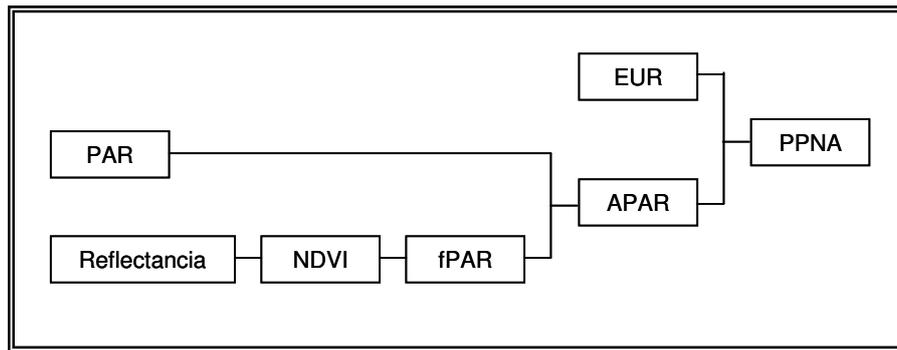


Figura 3: Diagrama de flujo que esquematiza los pasos para estimar la productividad a partir del Modelo de Eficiencias de Kumar & Monteith. NDVI: índice verde normalizado, PAR: radiación fotosintéticamente activa incidente, fPAR: fracción del PAR interceptada por la vegetación, APAR: radiación absorbida por la vegetación, EUR: eficiencia en el uso de la radiación, PPNA: productividad primaria neta aérea.

Componentes de la Ecuación del Modelo de Eficiencias

PAR: esta variable presenta mínimas variaciones interanuales por lo que las condiciones subóptimas de crecimiento no la afectan. El dato de PAR puede ser calculado a partir de valores de la Radiación Global (RG) provisto por estaciones meteorológicas ya que es una fracción relativamente constante de la misma que varía entre un 42 a un 55% dependiendo de la ubicación y las condiciones del cielo (Akmal & Janssen 2004).

$$PAR \cong 0.47 RG \quad (4)$$

fPAR y su relación con el NDVI: el fPAR es una variable relacionada con la estructura y morfología de la vegetación que puede modificarse en situaciones de estrés alterando las estimaciones de la PPNA si sus alteraciones no son tenidas en cuenta. Una serie de relaciones semiempíricas han sido propuestas para estimar esta variable a partir de IV derivados de datos satelitales: (a) lineales (Choudhury 1987, Goward & Huemmrich 1992, Ruimy et al. 1994, Moreau et al. 2003) (b) no-lineales (Potter et al. 1993, Sellers et al. 1994) y (c) una combinación de ambas (Los et al. 2000). Comúnmente se utiliza el modelo propuesto por Ruimy et al. (1994) que asume una relación lineal entre fPAR y el NDVI ya que el grado de ajuste es alto para la vegetación en activo crecimiento (Dye & Goward 1993, Turner et al. 2002, Di Bella et al. 2005).

$$fPAR \equiv 1.25 NDMI - 0.10 \quad (5)$$

Sin embargo, esta relación se debilita particularmente en tres situaciones:

1) en la fase senescente ya que el canopy todavía intercepta radiación incidente pero las hojas contienen menos pigmentos fotosintéticos por lo que el NDVI disminuye (Leamer et al. 1978, Di Bella et al. 2004);

2) cuando la cobertura es muy alta ya que la relación se satura (Myneni & Williams 1994, Joel et al. 1997, Ruimy et al. 1994, Viña & Gitelson 2005) y

3) en situaciones de baja cobertura ya que la presencia de suelo desnudo altera la respuesta espectral de la vegetación y resulta difícil discriminar entre la vegetación y el suelo desnudo (Rondeaux et al. 1996, Paruelo et al. 1997).

Por otro lado, la cantidad de radiación interceptada también depende fundamentalmente de la superficie de los tejidos fotosintéticos y su disposición espacial. Los valores de la reflectancia dependen principalmente de las propiedades ópticas de las hojas pero la arquitectura del canopy puede también influir en la estimación del fPAR a través de los IV (Goel & Qin 1996). Actualmente, existe cierta controversia sobre las consecuencias de la arquitectura del canopy de las plantas y los mecanismos que controlan los valores de reflectancia. Por ejemplo, Colwell (1974) y Jackson & Ezra (1985) encontraron que la vegetación erectófila es capaz de atrapar una mayor cantidad de radiación en el dosel que las especies planófilas, aumentando así la capacidad para absorber la radiación. Por otra parte, Myneni & Williams (1994) propusieron que los canopies con hojas horizontales interceptan más radiación incidente que aquellos que presentan inserción vertical de hojas, aumentando la reflectancia sobre todo en las longitudes de onda del Infrarrojo cercano. Por lo tanto, las especies planófilas tendrían mayores valores de NDVI que las plantas erectófilas. Además, el NDVI es sensible tanto al valor absoluto del LAI como a su distribución espacial (Myneni & Williams 1994). En resumen, es posible que la relación fPAR - NDVI se debilite en situaciones de estrés como también que difiera entre distintos tipos de vegetación (Colwell 1974, Jackson & Ezra 1985, Myneni & Williams 1994, Turner et al. 2002).

Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR)

La EUR (g/MJ) es un coeficiente definido como la eficiencia en la conversión de la luz en materia seca mediante la fotosíntesis que resulta de la cantidad de PAR absorbida por las plantas (Potter et al. 1993, Field et al. 1995). Inicialmente, Monteith (1972) observó que la relación entre el APAR y la PPN era lineal y con pendientes similares en varias especies cultivadas por lo cual sugirió que la RUE presentaba valores relativamente constantes. Sin embargo, posteriormente se reconoció que existe una importante variabilidad entre especies, grupos funcionales y ecosistemas (Ruimy et al. 1994, Gower et al. 1999, Turner et al. 2002). Además de la variabilidad entre especies, otros factores como el estadio fenológico, las condiciones climáticas como la temperatura y la disponibilidad de agua y nutrientes pueden alterar el valor de la EUR (Ruimy et al. 1994, Joel et al. 1997, Moreau et al. 2003, Turner et al. 2003, Piñeiro et al. 2006). Por otro lado el pastoreo puede modificar los valores de la EUR ya que puede afectar, además de la estructura y composición florística de la vegetación, la tasa de crecimiento relativo (RGR) y absoluto (AGR) (Oesterheld 1992).

Cuando no hay factores que limiten el crecimiento, la forma más apropiada para la estimación de la EUR es mediante el ajuste lineal entre la cantidad de biomasa acumulada y la cantidad de luz fotosintéticamente absorbida (APAR), donde la EUR se calcula como la pendiente de la relación (Akmal & Janssens 2004, Awal et al. 2006). En la literatura científica existe poca información de valores de EUR referidos a pastizales ya que la mayoría pertenecen a cereales, oleaginosas o forestaciones comerciales.

Principales factores ambientales que controlan la PPN de los pastizales pampeanos

En condiciones naturales, la vegetación está expuesta a múltiples situaciones donde interactúan distintos factores de estrés. Los pastizales naturales de la Llanura Pampeana ocupan en la actualidad áreas marginales, cuyos suelos sufren algún tipo de limitaciones y por esta razón no se han cultivado. Han sido modelados, por un lado por las inundaciones periódicas y recurrentes que ocurren en la región y por el otro, por deficiencias en la fertilidad y estrés hídrico especialmente durante los meses del verano. En estos ambientes, especies con distintos hábitos de crecimiento

y caminos metabólicos coexisten en el tiempo y el espacio y están expuestos a diferentes intensidades de pastoreo y niveles de estrés hídricos y nutricionales. La interacción entre estos factores podrá influir diferencialmente tanto en el fPAR y su relación con el NDVI como en la EUR.

El estrés hídrico en la vegetación puede reducir la producción de biomasa principalmente mediante dos mecanismos. Por un lado, comúnmente se produce el encartuchamiento de las hojas o la marchites o senescencia temprana generando en ambos casos una disminución en la superficie foliar expuesta a la luz y por consiguiente una reducción en el fPAR. El segundo mecanismo es reduciendo la EUR para la producción de nueva biomasa previniendo la utilización de los fotosintetizados para el crecimiento (Collino et al. 2001). Es por ello que contar con una caracterización espacial de la incidencia del estrés hídrico en la vegetación es necesario para la aplicación del modelo de eficiencias. A nivel regional, el índice de humedad de Thornthwaite (IHT) es un indicador útil de la oferta de agua de una zona en relación con la demanda de agua en virtud de las condiciones climáticas imperantes (Thornthwaite 1948, Thornthwaite & Mather 1955, Mather 1978). La distribución espacial de este índice de humedad se ha comprobado que se correlaciona con la distribución espacial de la vegetación, suelos y clima (Mather 1978). El IHT genera una clasificación que se basa en la consideración de la eficacia térmica (dada por la Evapotranspiración potencial o ETP) y de la humedad del suelo (expresada en índices de humedad y de aridez a partir de la confección de balances hídricos climáticos) y permite realizar una caracterización, desde una perspectiva geográfica, en base al clima, la capacidad de retención de agua de los suelos y la hidrología. Este método supone un gran avance respecto a otras clasificaciones ya que, en vez de utilizar medias mensuales de parámetros meteorológicos clásicos para generar la clasificación, toma en cuenta los requerimientos hídricos de la vegetación teniendo en cuenta la evaporación, la transpiración y el agua disponible en el suelo. Es un índice ampliamente utilizado y que provee resultados aceptables sobre las condiciones hídricas del sitio de estudio (Calvo 1986, Gregory et al. 1992). En nuestro país, este índice ha resultado un buen estimador de la demanda evaporativa de la atmósfera que permitió una clasificación de los pastizales en función de las características hídricas (Burgos 1963, Burkart 1975).

Cuando no existen limitaciones hídricas, el nivel de nitrógeno (N) es el factor controlador más importante de la tasa de acumulación de biomasa (Serrano et al. 2000). El N es un bioelemento esencial para la vegetación ya que forma parte de la molécula de clorofila y es imprescindible para su síntesis. Cuando las plantas crecen con el acceso limitado a algún nutriente como el N se produce una reducción del crecimiento y se desarrollan síntomas específicos de deficiencia como el aumento de la asignación de los compuestos fotoasimilados a las raíces y una disminución en tallos y hojas. Con el tiempo, la cantidad de biomasa aérea o área foliar por unidad de masa radicular se reduce en comparación a una planta del mismo tamaño pero que creció en condiciones nutricionales favorables (Evans & Edwards 2001). Esta restricción en el N y los patrones de traslocación de biomasa pueden reducir los valores de la EUR y producir alteraciones en los IV derivados de la reflectancia afectando así la relación fPAR- NDVI. Para realizar una caracterización regional de las deficiencias en nutrientes, algunos indicadores de la calidad de los suelos pueden ser útiles (Bautista Cruz et al. 2004). Dentro de las propiedades químicas, uno de los principales indicadores de la fertilidad del suelo corresponde a los contenidos de materia orgánica (MO) presente ya que la disponibilidad de nitrógeno depende directamente de ella (Conti 2000). Sin embargo, la fertilidad del suelo no es suficiente para el crecimiento de las plantas; el clima juega un papel importante y determinante en muchos casos. Por ejemplo, un suelo fértil con temperaturas extremas o precipitaciones escasas no es capaz de sostener una alta productividad por lo cual resultaría un suelo fértil aunque no productivo. Es por ello que resulta imprescindible tener en cuenta ambos factores limitantes (agua y nutrientes) sobre la estimación de la PPNA.

En cuanto a la interacción de ambos factores de estrés, Joel et al. (1997) mostraron que, en girasol, cuando las plantas crecían con restricción en ambos recursos se reducía tanto el fPAR como la EUR. Sin embargo, el fPAR era mucho menos sensible al nitrógeno que a la disponibilidad de agua y su reducción se debía principalmente a la reducción en la superficie de las hojas (LAI) debido al estrés hídrico. Otros trabajos que también han mostrado que las limitaciones hídricas y nutricionales durante el crecimiento reducen tanto el fPAR como la EUR (Earl & Davis 2003, Akmal & Janssens 2004) se han centrado casi exclusivamente en

cultivos y aún no queda claro cómo y en qué momento del desarrollo de la vegetación se afectan estos parámetros ni las consecuencias que poseen en la estimación de la PPN.

Otros factores que controlan la PPN de los pastizales pampeanos

Por otro lado, el tipo de camino fotosintético presente en la vegetación (C_3 y C_4) también podría generar diferencias en los diferentes componentes de la ecuación del modelo de eficiencias, especialmente en la EUR. Tanto en condiciones ideales de crecimiento como en condiciones de luz solar intensa, elevadas temperaturas o sequía, las plantas C_4 son más eficientes que las C_3 en producir materia seca ya que presentan menor fotorrespiración (Byrd et al. 1992). Trabajos anteriores han reportado diferencias en la EUR bajo distintas condiciones nutricionales entre ambos tipos de plantas pero nuevamente la mayoría se han centrado en cultivos como el maíz, trigo o maní (Idinoba et al. 2002). Sin embargo, existen pocos trabajos que cuantifiquen la EUR y estudien sus variaciones entre ambos tipos de grupos funcionales, especialmente en gramíneas, sometidos a estrés hídrico, nutricional y la interacción entre ambos factores ambientales.

Finalmente, es de amplio conocimiento los efectos que genera el pastoreo en un pastizal, entre los cuales podemos citar el cambio en la diversidad de especies, la cobertura vegetal, la altura media de las plantas y la PPN (Cargill & Jefferies 1984, Detling 1987, Sala 1988, McNaughton & Sabuni 1988). La remoción constante de biomasa en los sistemas pastoriles puede promover una reducción de la tasa de crecimiento absoluto. Sin embargo, es posible que el pastoreo aumente la tasa de crecimiento relativo (TCR) de manera tal que la pérdida de biomasa sea completamente compensada por el aumento en la TCR (Oesterheld 1992). La forma en que la vegetación responda a estos factores puede modificar especialmente la EUR.

Si bien los modelos de eficiencias que utilizan datos espectrales introducen dos fuentes principales de incertidumbre (la relación NDVI - fPAR y en los valores de la EUR), aun así, se han aplicado de manera regional y global pero fueron validados en pocos lugares. Particularmente en nuestro país, se cuenta con poca información para la EUR y la relación fPAR-NDVI para especies locales. Este punto

introduce una importante fuente de error potencial en las estimaciones a gran escala de la PPN cuando se utiliza información espectral. Por lo tanto, es crucial abordar las cuestiones mencionadas anteriormente para poder incorporar los resultados de las variaciones en la estimación del fPAR mediante índices espectrales y en la EUR en los modelos globales de estimación de la PPN y el ciclo del carbono.

Objetivo

El objetivo general de esta tesis es mejorar las estimaciones a escala regional de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) en pastizales cuando es estimada a través de sensores remotos utilizando el modelo de eficiencias de Kumar & Monteith (1982).

Esta tesis cuenta con un importante componente experimental y un componente de simulación y validación. Es por ello que tanto la Metodología como los Resultados se han dividido en dos secciones con el fin de organizar la información presentada. Cada sección comienza con sus objetivos específicos, hipótesis y predicciones.

En la Sección I se presentan los 4 ensayos experimentales realizados, tanto en macetas como en parcelas a cielo abierto, utilizando diferentes especies, nativas y naturalizadas, características de la Región Pampeana. En ella se analiza por un lado, la influencia de dos factores de estrés, el hídrico y el nutricional, sobre la relación entre la información espectral resumida en el NDVI y la fracción de radiación interceptada (fPAR) y por el otro, la eficiencia en la utilización de la radiación (EUR), resolviendo los interrogantes mencionados a través de una serie de ensayos manipulativos.

En la Sección II se propone una cartografía temática de la EUR para gran parte de la región pampeana, teniendo en cuenta para ello las condiciones ambientales en base a las características hídricas y nutricionales. En base a esta cartografía, a mapas de PAR (radiación fotosintéticamente activa) y a la información espectral provista por el sensor MODIS del satélite TERRA, se estimó la Productividad Primaria utilizando el modelo de eficiencias de Kumar & Monteith. Para la validación de estos resultados, se compararon los valores de PPNA estimados con datos de productividad estimados mediante tres métodos diferentes: el

método de cosechas sucesivas a campo recopilados por el IFEVA (FAUBA), un modelo propuesto por Sala et al. (1988) basado en las precipitaciones acumuladas anuales y, finalmente, el modelo CASA con bases en la EUR. Por último, se presenta una discusión general del tema de estudio y sus principales conclusiones.

2. Sección I: Etapa experimental

2.1. Objetivos específicos, hipótesis y predicciones

En cuatro especies de gramíneas características de la Llanura Pampeana los objetivos fueron:

- 1) Describir la relación entre el fPAR y el NDVI.
 - Analizar cómo la restricción en dos recursos esenciales para las plantas (agua y nitrógeno) afectan esta relación.
 - Comparar estos resultados entre especies con diferentes arquitecturas de canopeo (planófilas y erectófilas), caminos metabólicos (C_3 y C_4) y origen (plantas provenientes de rebrote o de semilla).
- 2) Cuantificar la EUR aérea cuando las plantas crecen sin restricciones hídricas y nutricionales.
 - Analizar los efectos de la limitación en agua y nitrógeno sobre la EUR aérea.
 - Comparar los resultados obtenidos para la EUR entre especies C_3 y C_4 .
- 3) Analizar los efectos de la defoliación en la relación fPAR - NDVI y la EUR.

Las hipótesis fueron:

- 1) La relación fPAR-NDVI y la EUR serán diferentes en condiciones de estrés frente a condiciones de óptimo crecimiento.
- 2) Los distintos factores de estrés (agua, nitrógeno y sus diferentes combinaciones) afectarán de manera diferencial los distintos componentes del modelo de Eficiencias de Monteith (relación fPAR-NDVI y la EUR).
- 3) Las especies con diferentes arquitecturas de canopeo (planófilas o erectófilas) se verán diferencialmente afectadas por los factores de estrés en su relación entre el fPAR y el NDVI.
- 4) El camino metabólico de las plantas (C_3 y C_4) y la defoliación afectarán diferencialmente la EUR independientemente de las condiciones de crecimiento a la que sean expuestas.

Las predicciones fueron:

- 1) Cuando el estrés hídrico sea el factor limitante, el fPAR será la variable más afectada.
- 2) Las especies planófilas alcanzarán valores similares de fPAR que las erectófilas con menores cantidades de biomasa verde. En consecuencia, la pendiente de la relación fPAR-NDVI será diferente entre estos dos hábitos de crecimiento.
- 3) Cuando el estrés nutricional sea el factor limitante, la EUR será el parámetro más afectado.
- 4) Las especies C₄ presentarán mayores EUR que las C₃, independientemente de los factores de estrés que se encuentren actuando.
- 5) La defoliación aumentará la EUR de todas las plantas independientemente de las condiciones de crecimiento.

2.2. Materiales y Métodos

Los ensayos experimentales se realizaron en instalaciones pertenecientes al Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CNIA) del INTA de Castelar. Se llevaron a cabo cuatro ensayos, tres de ellos se realizaron en macetas bajo un tinglado de policarbonato transparente y uno se realizó con parcelas fijas en una superficie a cielo abierto. Se seleccionaron las especies utilizadas ya que representan especies forrajeras (nativas o naturalizadas) comúnmente encontradas en la Región Pampeana o utilizadas como pasturas en establecimientos ganaderos de la depresión del río Salado.

Por un lado, se montó un tinglado de policarbonato transparente (10 x 10 m) donde se llevaron a cabo tres ensayos en macetas con cuatro especies de gramíneas (Figura 4). Por otro lado, se delimitó una superficie de 25 x 25 m a cielo abierto donde se realizó un ensayo con una pastura multiespecífica (Figura 5).



Figura 4: (a) Tinglado de policarbonato transparente ubicado en un predio del Instituto de Clima y Agua, CNIA en INTA Castelar, (b) Macetas con distintos tratamientos.



Figura 5: (a) Ensayo a cielo abierto ubicado en un predio del Instituto de Clima y Agua, CNIA en INTA Castelar, (b) Parcela con pastura multiespecífica.

➤ Ensayos

❖ En maceta

Estos ensayos se realizaron en los inviernos y veranos entre los años 2005 y 2007 con dos especies de gramíneas C_3 o invernales (*Dactylis glomerata* y *Lolium perenne*) y dos C_4 o estivales (*Cynodon dactylon* y *Paspalum dilatatum*). En primer lugar, se describirá la metodología en común para estos ensayos y luego se detallarán las particularidades de cada uno para mayor detalle de los mismos.

Las plántulas se hicieron crecer en recipientes plásticos (macetas) con capacidad volumétrica de 5 litros - previamente rellenos con una mezcla de tierra y arena en una proporción 2:1 (v/v). Se obtuvo un número total de 252 macetas en cada ensayo por especie que fueron colocadas bajo un tinglado de policarbonato transparente con el fin de evitar la entrada de agua por lluvias. Las diferencias en relación a su siembra y generación de macetas se detallan a continuación.

a- Ensayos con *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* y *Cynodon dactylon*: las semillas se colocaron a razón de 10 semillas en dos orificios de cada maceta separados entre sí por 12 cm. para garantizar la germinación de al menos dos individuos. Posteriormente, se realizó un raleo para dejar solo dos plantas en cada maceta, una por orificio.

b- Ensayo con *Paspalum dilatatum*: estas plántulas fueron proporcionadas por el Dr. Gustavo Schrauf de la cátedra de mejoramiento genético de la Facultad de Agronomía (FAUBA). El 9 de noviembre de 2005, las plántulas fueron transplantadas a las macetas de 5 litros donde se las dejó macollar. El día 21 de noviembre cada planta fue subdividida en dos nuevos individuos o macollos que fueron colocados a razón de uno por maceta.

❖ En una parcela a cielo abierto

Este ensayo se realizó con una pastura multiespecífica. Sobre una superficie de 25 x 25 m a cielo abierto, dentro del predio del CNIA de INTA Castelar, el día 19 de mayo de 2006 se realizó una siembra al boleado de una pastura con la siguiente composición florística y proporciones: *Festuca arundinacea* (5 kg/ha), *Lolium perenne* (8 kg/ha), *Trifolium repens* (2 Kg. /ha) y *Trifolium pratense* (1 kg/ha). Un día antes de sembrar se fertilizó toda el área con fosfato diamónico ((NH₄)₂HPO₄, 60 kg/ha). Las semillas germinaron el 5 de Junio, observándose plántulas emergidas en el suelo.

➤ Diseño experimental

❖ Ensayos en maceta

La disposición de las macetas dentro del tinglado fue completamente aleatoria en los 3 ensayos y se realizaron rotaciones de macetas para evitar el efecto borde durante el crecimiento. El diseño de los tratamientos fue factorial, con dos factores (Nitrógeno y Agua) y dos niveles por factor (alta y baja disponibilidad). Se aplicaron cuatro tratamientos combinando estas disponibilidades contrastantes de agua y nitrógeno (Tabla 1).

Tratamiento	Descripción
N1W0	Alta disponibilidad de Nitrógeno / Baja disponibilidad de agua
N1W1	Alta disponibilidad de Nitrógeno / Optima Disponibilidad de agua
N0W1	Baja disponibilidad de Nitrógeno / Optima disponibilidad de agua
N0W0	Baja disponibilidad de Nitrógeno / Baja disponibilidad de agua

Tabla 1: Descripción y nomenclatura de los tratamientos aplicados en los ensayos de maceta en función de la nutrición y el estado hídrico.

Todas las plantas se regaron uniformemente a capacidad de campo desde la germinación hasta el establecimiento. El tratamiento de baja disponibilidad de agua se estableció disminuyendo la intensidad (cantidad de agua) o la frecuencia (cantidad de riegos durante el ensayo) de los riegos. El tratamiento control (W1) se regó a capacidad de campo cada 4 días en el experimento C₃ (otoño-invierno) y cada 3 días en el C₄ (primavera-verano). En los tratamientos W0, la frecuencia de riego se redujo a una cuarta parte de las plantas testigo (W1) en el experimento C₃ (W0 fue regado cada 12 días). En el experimento de C₄, la intensidad de riego se redujo al 50% de las plantas control (W1), mientras que la frecuencia se mantuvo constante (cada 3 días). Se realizaron inspecciones visuales del aspecto general de las plantas durante todos los ensayos. El estado hídrico de los tratamientos se controló mediante la realización de mediciones del potencial agua de las hojas (ψ_h) con una bomba de

presión¹ (Scholander et al. 1965). En los tratamientos W1 los valores hallados en promedio fueron de -3.2 en los ensayos de verano y de -2.56 en invierno. Para los tratamientos W0, los ψ_h hallados fueron de -5.6 en verano y -3.19 en invierno.

Los tratamientos con alta disponibilidad de nitrógeno (N1) se fertilizaron con nitrato de amonio (NH_4NO_3) mientras que los tratamientos con baja disponibilidad de nitrógeno (N0) no fueron fertilizados. Se tomaron al azar tres muestras de suelo en cada uno de los tratamientos con fertilización diferencial de N (N1 y N0). Estas muestras se enviaron a analizar al Instituto de Suelos perteneciente al CNIA (INTA Castelar) para la realización de un análisis de fertilidad potencial y examinar así la existencia de diferencias en la fertilización. Las muestras N1 presentaron un valor medio de 0.29% de N mientras que en las N0 se halló en promedio un 0.13% de N.

La unidad experimental fue un canopeo formado con cuatro macetas elegidas al azar y colocadas juntas en dos filas por dos columnas, cubriendo una superficie de 0.16 m². En cada fecha de medición de variables se utilizaron tres canopeos por tratamiento (3 réplicas). Los detalles del diseño experimental de cada ensayo se especifican en la Tabla 2.

Ensayos	C ₃	C ₄	C ₄ defoliado
Especies	Lolium perenne Dactylis glomerata	Cynodon dactylon	Paspalum dilatatum
Siembra	Mayo 22, 2006	Enero 18, 2007	Agosto 2005
Emergencia	Mayo 30, 2006	Enero 23, 2007	Agosto 2005
Plantas por maceta	2	2	1
Remoción de biomasa aérea	-	-	Diciembre 5, 2005
Estación	Otoño-Invierno	Verano	Verano
Restricción en Agua	73 DDE	29 DDE	110 DDE
Fertilización	63 y 78 DDE	33 y 64 DDE	107 DDE
NO_3NH_4	2 g por aplicación	2 g por aplicación	2 g totales

Tabla 2: Detalles del diseño experimental de los tres ensayos en maceta realizados (C₃, C₄ y C₄ defoliado) con la descripción de las especies utilizadas y las fechas de siembra, emergencia y remoción de biomasa aérea. Las fechas de la aplicación de los tratamientos hídrico y nutricional se expresan en días después de la emergencia (DDE).

¹ Deseo agradecerles al Dr. Roberto Fernández y al Lic. Esteban Fernández del Departamento de Ecología de la FAUBA e IFEVA por facilitarme la bomba de Scholander para realizar las mediciones de Potencial Agua durante la realización de los ensayos e instruirme en su manejo.

❖ Ensayo a cielo abierto con una pastura multiespecífica

Sobre una superficie de 25 x 25 m donde se delimitaron cuatro cuadrados de 10 m x 10 m, se realizó un ensayo factorial en bloques de dos factores: disponibilidad nutricional e intensidad de pastoreo, con 2 y 3 niveles cada factor, respectivamente. Para establecer el tratamiento de fertilización diferencial, cuando las plantas macollaron a los 91 días de la germinación, se fertilizó con urea (100 kg/ha) los dos cuartos asignados al tratamiento con fertilización de nitrógeno (N1), con un diseño en 2 bloques. Dentro de cada cuarto se delimitaron, mediante estacas y alambres, 9 parcelitas fijas de 50 x 50 cm. cada una (unidad experimental). Para simular las diferentes intensidades de pastoreo, dentro de las 9 parcelitas de cada cuarto, 3 de ellas se asignaron al tratamiento sin cosecha (testigo, C0), 3 se cosecharon 1 vez por mes (C30) y otras 3 cada quince días (C15) (Figura 6). En las parcelitas sometidas a corte, la biomasa aérea se cosechó a 2 cm. del suelo.

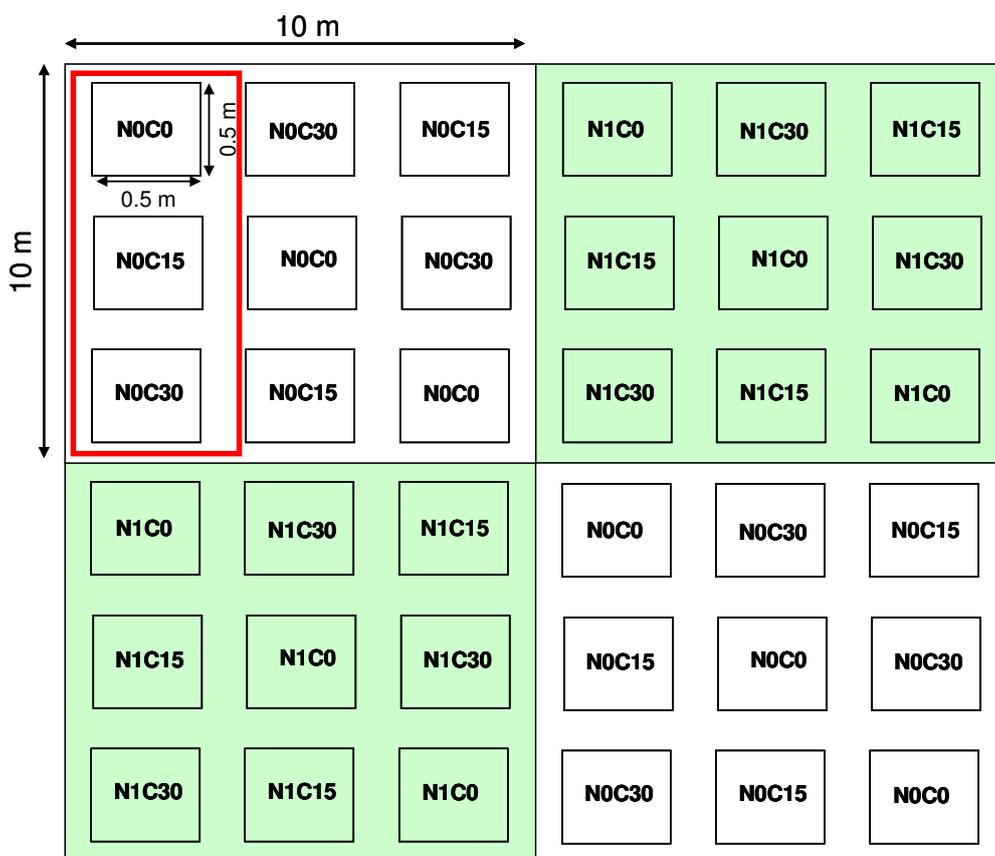


Figura 6: Diseño experimental del ensayo a cielo abierto con una pastura multiespecífica. Parcelas fertilizadas (N1), □ Parcelas control (N0), Corte cada 30 días (C30), Corte cada 15 días (C15), Sin corte (C0).

➤ Variables

Las variables medidas en esta tesis fueron:

- La Radiación fotosintéticamente activa (PAR)
- La Fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR)
- La Radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (APAR)
- La Biomasa y Productividad Primaria Neta (PPN)
- La Eficiencia en el uso de la radiación (EUR)
- La Reflectancia y el Índice Verde (NDVI)

Las mediciones de estas variables se realizaron en diferentes estadios fenológicos: desde los comienzos del macollaje hasta la floración. En cada fecha de medición se tomaron datos de tres muestras por tratamiento (réplicas). Estas variables se midieron en el ensayo con macetas y en el ensayo con parcelas a cielo abierto.

➤ Radiación fotosintéticamente activa (PAR)

Los valores de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) fueron provistas por las estaciones meteorológicas del IFEVA (Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas vinculadas a la Agricultura de la Facultad de Agronomía, FAUBA) y del Instituto de Clima y Agua (INTA – Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Castelar) para cada período del año en el que se realizaron los ensayos (Figura 7).

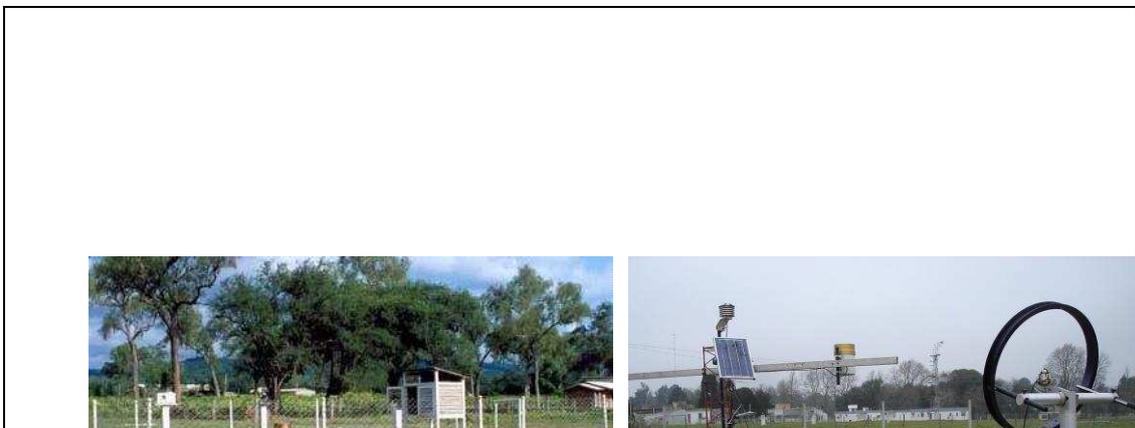


Figura 7: Estaciones meteorológicas utilizadas en los ensayos realizados.

Para los ensayos realizados en invernáculo, estos valores proporcionados por las estaciones meteorológicas fueron corregidos ya que la cantidad de energía incidente sobre las plantas fue alterada por el efecto del tinglado. Así, se realizaron mediciones de valores PAR debajo del tinglado y a cielo abierto (fuera del tinglado) con una barra medidora de flujo de fotones Cavadevices© durante el período del ensayo. Con estos datos se construyó una función lineal del PAR incidente debajo del tinglado en función del PAR a cielo abierto que fue aplicada a los datos de la estación meteorológica. De esta manera, se pudieron obtener los valores PAR que efectivamente incidieron sobre los canopeos.

Finalmente, los datos PAR (originales o corregidos dependiendo del tipo de ensayo) se sumaron para cada intervalo de tiempo en el cual se calcularon el resto de las variables de estudio, obteniendo así el PAR acumulado por intervalo. También se calculó el PAR acumulado total del ensayo sumando sucesivamente el PAR de cada intervalo.

➤ Fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR)

Esta variable se estimó a partir de diferentes mediciones en cada canopeo o parcelita de la Radiación fotosintéticamente activa (PAR) como:

$$fPAR \equiv (PAR_i - PAR_t - PAR_r) / PAR_i \quad (6)$$

donde PAR_i corresponde al PAR incidente al tope del canopeo, PAR_t es el PAR transmitido en la base del canopeo y PAR_r el reflejado por el mismo.

El PAR_r fue despreciado ya que en el dominio PAR del espectro electromagnético las hojas absorben la mayor proporción de la energía (Di Bella et al. 2004). Por lo tanto, el fPAR se calculó como:

$$fPAR \equiv (PAR_i - PAR_t) / PAR_i \quad (7)$$

$$fPAR \equiv 1 - (PAR_t / PAR_i) \quad (8)$$

Las mediciones de PAR se realizaron con un sensor lineal (Cavadevices ©) que mide el flujo de fotones de los 300 a 1000 nm y hasta 3000 $\mu\text{MOL}/\text{m}^2$ sobre una superficie lineal de 1 metro. El PAR_i se midió ubicando el sensor lineal por encima de cada canopeo y el PAR_t se registró colocando el sensor por debajo de cada unidad

experimental (Figura 8). Se tomaron dos mediciones perpendiculares de PAR_i y de PAR_t en cada canopeo y tres en cada parcelita que luego fueron promediados para el cálculo del fPAR.

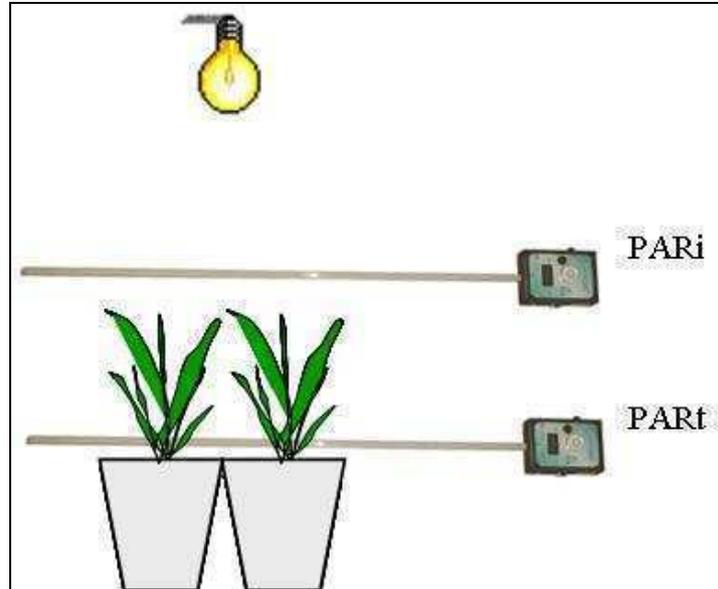


Figura 8: Diseño de medición para la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por el canopeo (fPAR).

En los ensayos en invernáculo, las mediciones se realizaron dentro de una cámara oscura con iluminación artificial para normalizar la radiación incidente en todas las mediciones (la descripción de este diseño se detallada más adelante). En el ensayo a cielo abierto, las mediciones se realizaron en días despejados dentro de un rango horario de 11 a 14 hs. de manera tal de evitar cambios grandes en el ángulo de inclinación solar.

➤ Radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (APAR)

El APAR se calculó por intervalo entre cosechas utilizando el promedio de los datos instantáneos de fPAR correspondientes a las dos fechas que conformaban cada intervalo y la sumatoria de los datos PAR de cada período:

$$APAR(MJ / m^2 \text{ tiempo}) \equiv PAR(MJ / m^2 \text{ tiempo}) \times \overline{fPAR}(\%) \quad (9)$$

➤ Biomasa y Productividad Primaria Neta (PPN):

Para estimar la Productividad Primaria Neta (PPN) se utilizó el método directo de cosecha. Para ello, se realizaron 6 cosechas sucesivas de biomasa en diferentes intervalos de tiempo dependiendo del ensayo. La biomasa se pesó tanto en estado fresco como seco, en el último caso, se colocó en una estufa a 70° C por no menos de 36 horas y se pesaron nuevamente en una balanza electrónica.

En los ensayos en invernáculos, las muestras se clasificaron en dos estratos, aérea (hojas y corona) y subterránea. A partir de la información de las cosechas se calculó la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA). En el ensayo a cielo abierto solo se realizó cosecha de la biomasa aérea aproximadamente a 2 cm. del suelo.

La PPNA se calculó como la diferencia en gramos de materia seca entre la biomasa final (B_f) e inicial (B_i) tomando en cuenta la superficie de cada muestra y el tiempo transcurrido en días entre cortes:

$$PPN(\text{gMS} / \text{m}^2 \text{ tiempo}) \equiv (B_f - B_i) / \text{Superficie del canopeo} \quad (10)$$

➤ Eficiencia en el uso de la radiación (EUR):

La EUR se calculó como la pendiente de la relación entre la biomasa acumulada y el APAR acumulado durante todo el período de medición de la siguiente forma:

$$EUR_i (\text{gMS} / \text{MJ}) \equiv \text{Biomasa acumulada} (\text{gMS} / \text{m}^2) / \text{APAR acumulado} (\text{MJ} / \text{m}^2) \quad (11)$$

En este caso, se obtuvo un solo valor por tratamiento que integró la eficiencia global durante todo el período estudiado.

➤ Reflectancia

Las mediciones de la reflectancia espectral se realizaron utilizando un espectroradiómetro de campo Ocean Optics© con resolución espectral de 1 nm, abarcando la porción del visible (a partir de los 400 a los 720 nm) y la del infrarrojo cercano (720-1000) del espectro electromagnético. La reflectancia se calculó como la relación entre la energía reflejada por la vegetación y la energía incidente sobre la misma empleando una superficie blanca de referencia (Espectralón de Sulfato de Bario, BaSO_4).

a- Ensayos en maceta

La medición de la reflectancia de los canopeos se realizó dentro de una cámara oscura con iluminación artificial donde se montaron 4 lámparas (Phillips Spot, R95) de 150 Watts de potencia en la parte superior. De esta manera, se evitaron los problemas asociados a utilizar una fuente natural de la energía: variaciones en la intensidad lumínica y el ángulo de incidencia. En la posición central respecto de las lámparas se montó la fibra óptica de 200 micrones, la cual se conectó con el ordenador y el sensor. En la base de la cámara, y a 124 cm. de distancia de la fibra óptica, se colocaron las 4 macetas que formaron un canopeo de 0.16 m² (Figura 9).

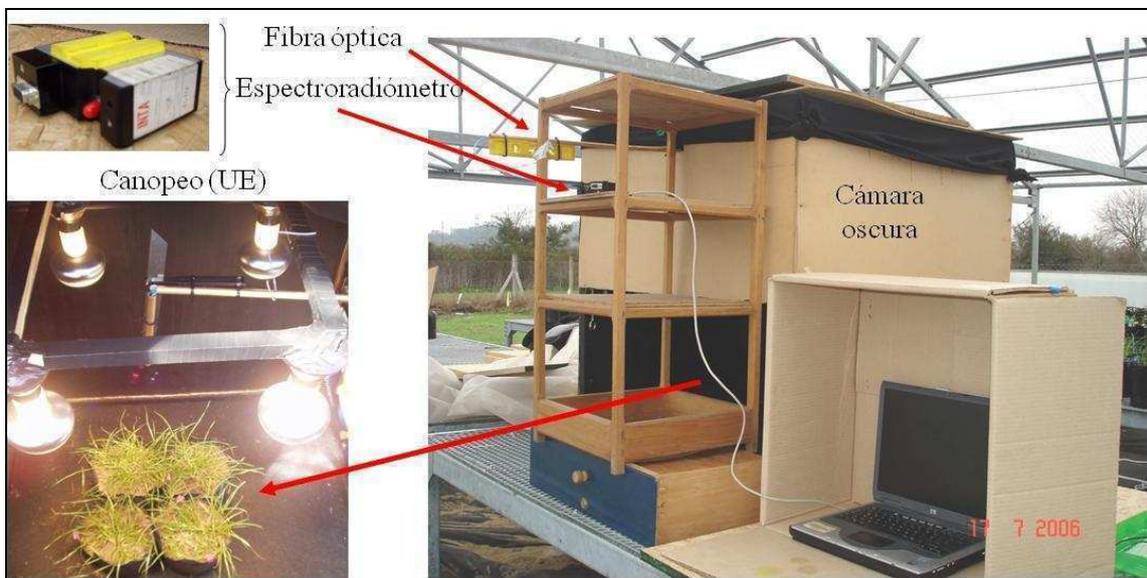


Figura 9: Disposición de los equipos para las mediciones de reflectancia y fPAR en los ensayos con macetas.

b- Ensayo a cielo abierto con una pastura multiespecífica

De la misma manera que en las mediciones del fPAR, las mediciones de la reflectancia en cada parcelita se realizaron en días despejados dentro de un rango horario de 11 a 14 hs. de manera tal de evitar cambios grandes en el ángulo de inclinación solar.

► Cálculo del Índice Verde Normalizado (NDVI)

Utilizando los valores de reflectancia medidos, para cada fecha y tratamiento, se calculó el NDVI utilizando la fórmula de Rouse (1974) como:

$$\text{NDVI} = (R_{864} - R_{671}) / (R_{864} + R_{671}) \quad (12)$$

donde, R corresponde al valor de la reflectancia en dos porciones del espectro electromagnético: en el Infrarrojo cercano (864 nm) y en el Rojo (671 nm).

➤ Análisis estadísticos

Se realizaron diferentes pruebas estadísticas:

- ❖ ANOVA de un factor (Unifactorial): para evaluar diferencias significativas entre tratamientos al final de los ensayos y entre tiempos para un solo tratamiento.
- ❖ ANOVA de dos factores (Multifactorial): para evaluar diferencias significativas entre tratamientos y a través del tiempo.

Previamente se corroboraron los supuestos de Normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$) y Homocedacia (test de Levene, $p > 0.05$) para la aplicación de las pruebas paramétricas que así lo requieren. En el caso de las variables analizadas con ANOVA se realizaron contrastes (entre tratamientos o tiempos) utilizando el Test de Tuckey con un nivel de significancia de 0.05.

Para analizar la relación existente entre el fPAR y el NDVI, se utilizaron análisis de regresión simple dado que el fPAR es estimado a partir del NDVI. En primer lugar, se compararon los ajustes a regresiones lineales o logarítmicas mediante los coeficientes de determinación (R^2) y los SMS (Suma de los Cuadrados Medios). Cuando la relación logarítmica presentó R^2 mayores a la relación lineal, se transformó el fPAR aplicándole una función logarítmica en base 10 para convertirla en una relación lineal. De esta manera, se utilizó en las regresiones el valor original del fPAR o el logaritmo en base 10 ($\log_{10}\text{fPAR}$) como variable independiente (según el caso) y el NDVI como variable dependiente. Estas regresiones se realizaron para cada especie y tratamiento y se compararon las pendientes para establecer si eran significativamente diferentes o no. Para cada especie, además, se analizó la relación

entre las dos variables agrupando, por un lado, todos los datos (tratamientos) y, por el otro, solo los tratamientos con regresiones significativas. Por último, se analizó la relación general mediante dos regresiones agrupando todos los datos (tratamientos y especies) y solo aquellos con que resultaron significativos.

Con el fin de analizar las diferencias en las relaciones fPAR-NDVI y biomasa aérea acumulada-APAR acumulado (EUR) se realizaron diferentes comparaciones:

Ensayos en macetas:

- entre los tratamientos surgidos de la combinación en la disponibilidad en agua y nitrógeno por especie
- entre especies con diferentes metabolismos (C_3 vs. C_4): *L. perenne* y *D. glomerata* vs. *C. dactylon*
- entre especies con diferentes arquitecturas de canopeo (planófila vs. erectófilas): *C. dactylon* vs. *L. perenne*
- entre especies defoliadas o no: *P. dilatatum* vs. *C. dactylon*

Ensayos a cielo abierto:

- entre tratamientos con diferentes frecuencias de corte
- entre parcelas con diferentes disponibilidades de nitrógeno.

2.3. Resultados

Para analizar los objetivos propuestos se requirió de la medición de variables importantes como el fPAR y la biomasa producida, por lo tanto, se presentarán sus resultados en el tiempo para reflejar la efectividad de los tratamientos aplicados.

Ensayos en macetas

- Dinámica de la fracción de la Radicación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fPAR)

La dinámica del fPAR varió según los tratamientos aplicados y dependiendo de la especie analizada. Las especies C₃ (*D. glomerata* y *L. perenne*) mostraron mayores diferencias en la evolución temporal del fPAR entre el tratamiento control (N1W1) y aquellos con al menos un recurso limitante que las especies C₄ (*P. dilatatum* y *C. dactylon*). Dentro de las especies C₃, *D. glomerata* presentó menores valores de fPAR que *L. perenne* a lo largo de todo el período de estudio en los tratamientos con al menos un recurso limitante ($p < 0.05$) (Figura 10).

Analizando las diferencias en los valores finales de fPAR entre las especies, en el tratamiento control (N1W1) no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las tres especies que crecieron desde semillas (*C. dactylon*, *L. perenne* y *D. glomerata*). Estas tres especies alcanzaron valores finales de fPAR similares (0.75-0.87) y significativamente mayores ($p < 0.05$) que en la especie C₄ sometida a defoliación (*P. dilatatum*, fPAR = 0.6). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en el fPAR final en el tratamiento N0W0 entre ninguna de las cuatro especies (0.59-0.65) (Tabla 3). Cuando se analizaron las diferencias en los valores finales de fPAR entre tratamientos por especie, en ambas C₄ (rebrote de *P. dilatatum* y *C. dactylon*), no se observaron diferencias significativas (ANOVA, $p > 0.05$) entre ninguno de los tratamientos aplicados. En las especies C₃, los valores de fPAR fueron significativamente menores ($p < 0.05$) en aquellos tratamientos con déficit de nitrógeno (N0W1 y N0W0) a aquellos con restricciones hídricas (N1W1 y N1W0) (Tabla 3).

Comparando los valores de fPAR para las dos especies con diferentes arquitecturas de canopy (*L. perenne* y *D. glomerata*), no se observaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellas en el tratamiento N1W1. Ambas especies alcanzaron valores similares de fPAR al final del experimento (0,87 - 0,93). Sin embargo, las restricciones de los recursos estudiados en el crecimiento tuvieron diferentes consecuencias en los valores de fPAR dependiendo del tratamiento y de la especie. Aunque los valores finales de fPAR en los tratamientos con por lo menos un recurso limitante fueron similares para las dos especies, la evolución temporal del fPAR durante el ensayo fue diferente. *D. glomerata* (planófila) exhibió menores valores de fPAR que *L. perenne* (erectófila) durante todo el ensayo ($p < 0,05$). En ambas especies, los tratamientos fertilizados (N1W1 y N1W0) alcanzaron valores similares de fPAR al final del ensayo y significativamente superiores ($p < 0,05$) a los tratamientos sin fertilización (N0W1 y N0W0). Por último, las diferencias en los valores fPAR entre N1W1 y el resto de los tratamientos fueron menores en la especie erectófila (*L. perenne*) que en la planófila (*D. glomerata*) (Figura 10, paneles inferiores).

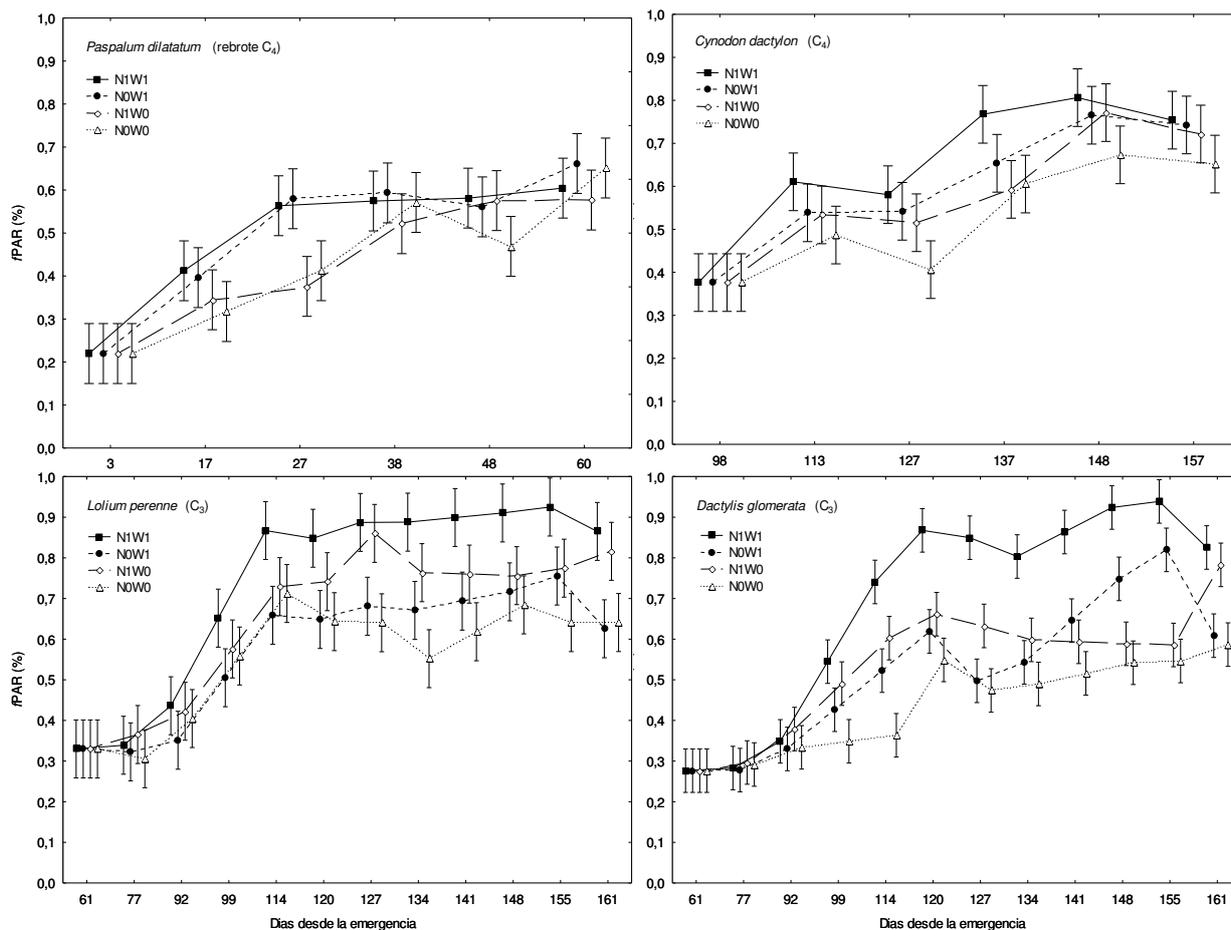


Figura 10: Fracción de la radicación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR) en función de los días desde la emergencia para los cuatro tratamientos y las cuatro especies estudiadas (N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua). Las barras verticales indican los intervalos de confianza al 95% (n = 3).

Diferencia en el fPAR final entre tratamientos por especie				
Especies	<i>P. dilatatum</i> (rebrote C_4)	<i>C. dactylon</i> (C_4)	<i>L. perenne</i> (C_3)	<i>D. glomerata</i> (C_3)
N1W1	0,60 (a)	0,87 (a)	0,83 (a)	0,75 (a)
NOW1	0,66 (a)	0,63 (a)	0,61 (b)	0,74 (b)
N1W0	0,58 (a)	0,82 (a)	0,78 (a)	0,72 (a)
NOW0	0,65 (a)	0,64 (a)	0,59 (b)	0,65 (b)
Diferencia en el fPAR final entre especies por tratamiento				
Tratamientos	N1W1	NOW1	N1W0	NOW0
<i>P. dilatatum</i> (rebrote C_4)	0,6 (b)	0,66 (ab)	0,58 (b)	0,65 (a)
<i>C. dactylon</i> (C_4)	0,87 (a)	0,63 (a)	0,82 (a)	0,64 (a)
<i>L. perenne</i> (C_3)	0,83 (a)	0,61 (ab)	0,78 (a)	0,59 (a)
<i>D. glomerata</i> (C_3)	0,75 (a)	0,74 (b)	0,72 (a)	0,65 (a)

Tabla 3: Valores finales de la Fracción de la radicación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fPAR) por tratamiento y especie. (N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua). Letras diferentes (por columna) indican diferencias significativas entre tratamientos (superior) o especies (inferior).

- Relación entre la fracción de la Radicación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fPAR) y el índice verde normalizado (NDVI)

En las especies *P. dilatatum* y *D. glomerata* se observó una relación significativa ($p < 0.05$) entre el fPAR y el NDVI en todos los tratamientos. En las otras dos especies -*L. perenne* y *C. dactylon* - no se encontró una relación significativa ($p > 0.05$) en los tratamientos con baja disponibilidad de nitrógeno (N0W1 y N0W0). La relación entre estas dos variables presentó mayores coeficientes de determinación (R^2) en la relación logarítmica que en la lineal en todos los tratamientos que presentaron una relación significativa en *P. dilatatum*, *Lolium perenne* y *D. glomerata*. Sin embargo, en *C. dactylon* solo se encontró un mayor ajuste en la relación logarítmica en el tratamiento con óptimas condiciones de crecimiento (N1W1).

Comparando la relación entre el fPAR y el NDVI entre los tratamientos en cada una de las especies, se observó que las especies que crecieron desde semilla (*C. dactylon*, *L. perenne* y *D. glomerata*) no presentaron diferencias entre los tratamientos con relación significativa. La especie sometida a defoliación inicial (*P. dilatatum*) no presentó diferencias significativas entre N1W1 y N0W1. En todas las especies, la relación presentó mayor ajuste en los tratamientos fertilizados (N1W1 y N1W0). Por otro lado, comparando entre especies por tratamiento, solo se encontraron diferencias significativas en N1W1 entre *P. dilatatum* y las otras tres especies (Tabla 4).

Comparando entre las especies con diferente arquitectura de canopy (*D. glomerata* como planófila vs *L. perenne* como erectófila), en ninguna de las dos especies hubo diferencias significativas entre los tratamientos con relación significativa (Tabla 4). Cuando se agruparon los datos de los tratamientos (relación general o solo con los tratamientos que presentaron una relación significativa), tampoco se observaron diferencias significativas entre ambas especies (Tabla 5).

Como no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, se agruparon los datos por especie observándose buenos niveles de ajuste (R^2) en la relación $\log(\text{fPAR})$ -NDVI en las cuatro especies. Sin embargo, se observaron mejores niveles de ajuste (R^2) cuando se utilizaron solo los datos de los tratamientos

que presentaron una relación significativa que cuando se utilizó el set total (todos los tratamientos). Al comparar entre especies, se observaron diferencias significativas en las pendientes solo entre *P. dilatatum* (especie sometida a defoliación inicial) y las otras tres especies. Por último, se agruparon los datos de todas las especies para estudiar la relación general y se observó mejor nivel de ajuste en la relación cuando se utilizaron solo los tratamientos significativos ($R^2 = 0.72$) que cuando se utilizó el set completo ($R^2 = 0.63$) (Tabla 5 y Figura 11).

N1W1							
	R^2	β	LI	LS	α	p	
<i>Paspalum dilatatum</i> (C ₄)	0,96	1,39	0,97	1,81	1,14	0,001	a
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	0,94	0,61	0,40	0,82	0,84	0,001	b
<i>Lolium perenne</i> (C ₃)	0,50	0,44	0,13	0,76	0,89	0,01	b
<i>Dactylis glomerata</i> (C ₃)	0,69	0,66	0,34	0,97	0,90	0,001	b
NOW1							
	R^2	β	LI	LS	α	p	
<i>Paspalum dilatatum</i> (C ₄)	0,87	1,25	0,58	0,91	1,09	0,006	a
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	0,65	0,41	-0,01	0,83	0,76	0,054	-
<i>Lolium perenne</i> (C ₃)	0,04	0,14	-0,33	0,60	0,74	0,527	-
<i>Dactylis glomerata</i> (C ₃)	0,43	0,44	0,08	0,79	0,77	0,02	a
N1W0							
	R^2	β	LI	LS	α	p	
<i>Paspalum dilatatum</i> (C ₄)	0,92	1,23	0,71	1,74	1,04	0,003	a
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	0,78	0,63	0,16	1,10	0,80	0,02	a
<i>Lolium perenne</i> (C ₃)	0,78	0,59	0,37	0,81	0,88	0,0001	a
<i>Dactylis glomerata</i> (C ₃)	0,88	1,04	0,76	1,31	0,97	0,0001	a
NOW0							
	R^2	β	LI	LS	α	p	
<i>Paspalum dilatatum</i> (C ₄)	0,92	1,17	0,67	1,66	1,01	0,003	a
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	0,57	0,41	-0,08	0,90	0,73	0,081	-
<i>Lolium perenne</i> (C ₃)	0,10	0,16	-0,17	0,48	0,66	0,31	-
<i>Dactylis glomerata</i> (C ₃)	0,58	0,62	0,25	0,99	0,80	0,004	a

Tabla 4: Valores de los parámetros obtenidos de las regresiones lineales simples entre el logaritmo en base 10 de la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR) y el NDVI para cada tratamiento en las cuatro especies estudiadas (n = 6 para las especies C₄ y n= 12 para las especies C₃). N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua. Las regresiones fueron significativas (o la pendiente significativamente diferente de cero) cuando el valor de p fue menor a 0.05.

	R ²	β	LI	LS	α	p	n	
Relación General								
<i>Paspalum dilatatum</i> (C ₄)	0,91	1,28	1,10	1,47	1,08	0,0001	24	a
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	0,72	0,57	0,42	0,73	0,80	0,0001	24	b
<i>Lolium perenne</i> (C ₃)	0,35	0,47	0,28	0,65	0,83	0,0001	48	b
<i>Dactylis glomerata</i> (C ₃)	0,69	0,74	0,59	0,89	0,88	0,0001	48	b
General	0,63	0,74	0,64	0,83	0,88	0,0001	144	
Tratamientos significativos								
<i>Paspalum dilatatum</i> (C ₄)	0,91	1,28	1,10	1,47	1,08	0,0001	24	a
<i>Cynodon dactylon</i> (C ₄)	0,82	0,66	0,44	0,87	0,83	0,0001	12	b
<i>Lolium perenne</i> (C ₃)	0,61	0,52	0,34	0,70	0,89	0,0001	24	b
<i>Dactylis glomerata</i> (C ₃)	0,69	0,74	0,59	0,89	0,88	0,0001	48	b
General	0,72	0,83	0,73	0,93	0,91	0,0001	108	

Tabla 5: Valores de los parámetros obtenidos de las regresiones lineales simples entre el logaritmo en base 10 de la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR) y el NDVI utilizando dos sets de datos: todos los tratamientos agrupados (parte superior) y solo los tratamientos con relación significativa (parte inferior). La fila “General” muestra los coeficientes hallados cuando se agruparon los datos de las cuatro especies.

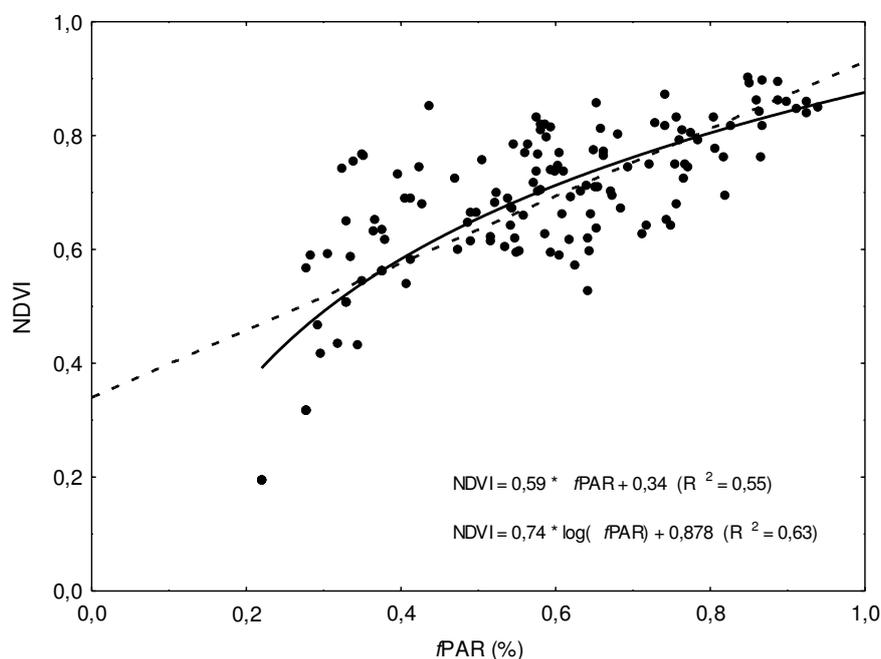


Figura 11: Relación general entre la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR) y el NDVI utilizando los datos agrupados de los cuatro tratamientos y la 4 especies analizadas (*P. dilatatum*, *C. dactylon*, *L. perenne* y *D. glomerata*) (n = 144).

➤ Producción de Biomasa Aérea Final

La biomasa aérea seca final difirió entre los tratamientos aplicados ($p < 0.05$, ANOVA factorial) para las 4 especies, presentando una relación negativa con el nivel de estrés (Figura 12). Los mayores valores de biomasa final se encontraron en el tratamiento con óptimas condiciones hídricas y nutricionales, N1W1 (1992 g/m² en *P. dilatatum*, 663 g/m² en *C. dactylon*, 1029 g/m² en *L. perenne* y 1090 g/m² en *D. glomerata*). El tratamiento con estrés en ambos factores, NOW0, presentó los menores valores de biomasa final (814 g/m² en *P. dilatatum*, 410 g/m² en *C. dactylon*, 345 g/m² en *L. perenne* y 283 g/m² en *D. glomerata*). Los tratamientos con solo un factor limitante (agua o nitrógeno) presentaron valores de biomasa final intermedios y el orden dependió de la especie (Tabla 6).

Tomando en cuenta los factores analizados por separado, se observó que la baja disponibilidad de agua redujo en mayor porcentaje la producción de biomasa aérea final en las especies C₄ (51 y 27% en *P. dilatatum* y *C. dactylon*, respectivamente) que en las C₃ (35 y 20% en *L. perenne* y *D. glomerata*, respectivamente). Por el contrario, la producción de biomasa aérea final se redujo más por las restricciones en el contenido de nitrógeno en las especies C₃ (48 y 62% en *L. perenne* y *D. glomerata*, respectivamente) que a las C₄ (17 y 15% en *P. dilatatum* y *C. dactylon*, respectivamente) (Tabla 7).

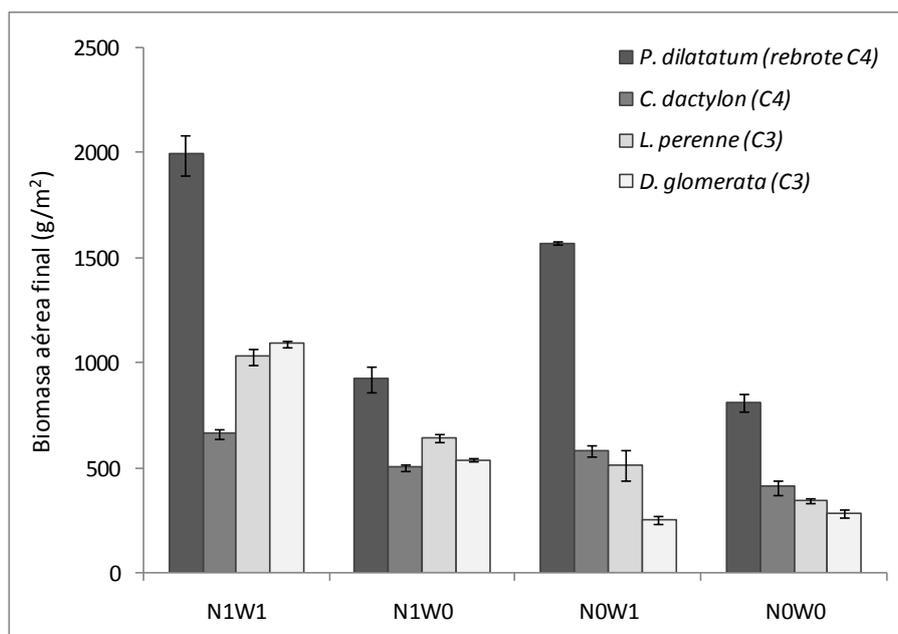


Figura 12: Biomasa aérea seca final para las cuatro especies estudiadas (*P. dilatatum*, *C. dactylon*, *L. perenne* y *D. glomerata*) y los cuatro tratamientos aplicados (N1W1, N1W0, NOW1 y NOW0). N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua. Las barras verticales indican los el desvío estándar (n = 3).

Especie	DDE	Tratamiento	BAF prom		% disminución
<i>P. dilatatum</i> (rebrote C ₄)	60	N1W1	1992,74	a	-
		N1W0	924,36	c	53,6
		NOW1	1570,98	b	21,2
		NOW0	814,14	c	59,1
<i>C. dactylon</i> (C ₄)	157	N1W1	663,72	a	-
		N1W0	504,42	bc	24
		NOW1	584,07	ab	12
		NOW0	410,03	c	38,2
<i>L. perenne</i> (C ₃)	161	N1W1	1029,24	a	-
		N1W0	643,27	b	37,5
		NOW1	514,62	bc	50
		NOW0	345,03	c	66,5
<i>D. glomerata</i> (C ₃)	161	N1W1	1090,64	a	-
		N1W0	538,01	b	50,7
		NOW1	254,39	c	76,7
		NOW0	283,63	c	74,0

Tabla 6: Biomasa aérea final seca (BAF) expresada en g/m² por tratamiento aplicado para las cuatro especies estudiadas. En la última columna se muestra el % de disminución en la BAF de cada tratamiento por especie respecto a su control (N1W1). N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua. DDE: días desde la emergencia. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Especie	DDE	Tratamiento	BAF prom	%	% disminución	% promedio
Factor AGUA						
<i>P. dilatatum</i> (rebrote C ₄)	60	N1W1	1992,7	100	-	51
		N1W0	924,4	46	53,6	
		N0W1	1571,0	100	-	
		N0W0	814,1	52	48,2	
<i>C. dactylon</i> (C ₄)	157	N1W1	663,7	100	-	27
		N1W0	504,4	76	24	
		N0W1	584,1	100	-	
		N0W0	410,0	70	29,8	
<i>L. perenne</i> (C ₃)	161	N1W1	1029,2	100	-	35
		N1W0	643,3	63	37,5	
		N0W1	514,6	100	-	
		N0W0	345,0	67	33,0	
<i>D. glomerata</i> (C ₃)	161	N1W1	1090,6	100	-	20
		N1W0	538,0	49	50,7	
		N0W1	254,4	100	-	
		N0W0	283,6	111	-11,5	
Factor NITROGENO						
<i>P. dilatatum</i> (rebrote C ₄)	60	N1W1	1992,7	100	-	17
		N0W1	1571,0	79	21,2	
		N1W0	924,4	100	-	
		N0W0	814,1	88	11,9	
<i>C. dactylon</i> (C ₄)	157	N1W1	663,7	100	-	15
		N0W1	584,1	88	12	
		N1W0	504,4	100	-	
		N0W0	410,0	81	18,7	
<i>L. perenne</i> (C ₃)	161	N1W1	1029,2	100	-	48
		N0W1	514,6	50	50	
		N1W0	643,3	100	-	
		N0W0	345,0	54	46,4	
<i>D. glomerata</i> (C ₃)	161	N1W1	1090,6	100	-	62
		N0W1	254,4	23	76,7	
		N1W0	538,0	100	-	
		N0W0	283,6	53	47,3	

Tabla 7: Biomasa aérea final seca (BAF) expresada en g/m² por tratamiento aplicado para las cuatro especies estudiadas. En la 6ta columna se muestra el % de disminución en la BAF de cada tratamiento respecto a su control (Agua: N1W1 y N0W1; Nitrógeno: N1W1 y N1W0). La última columna muestra la disminución promedio. N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; N0W1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y N0W0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua. DDE: días desde la emergencia.

➤ Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR)

Bajo condiciones óptimas de crecimiento (N1W1), las plantas presentaron los mayores valores de EUR en las cuatro especies estudiadas. Estos valores variaron entre 2.34 y 2.89 g/MJ en las especies que crecieron desde semilla (*C. dactylon*, *L. perenne* y *D. glomerata*) y 5.21 g/MJ en la especie con defoliación previa, *P. dilatatum* (Figura 13).

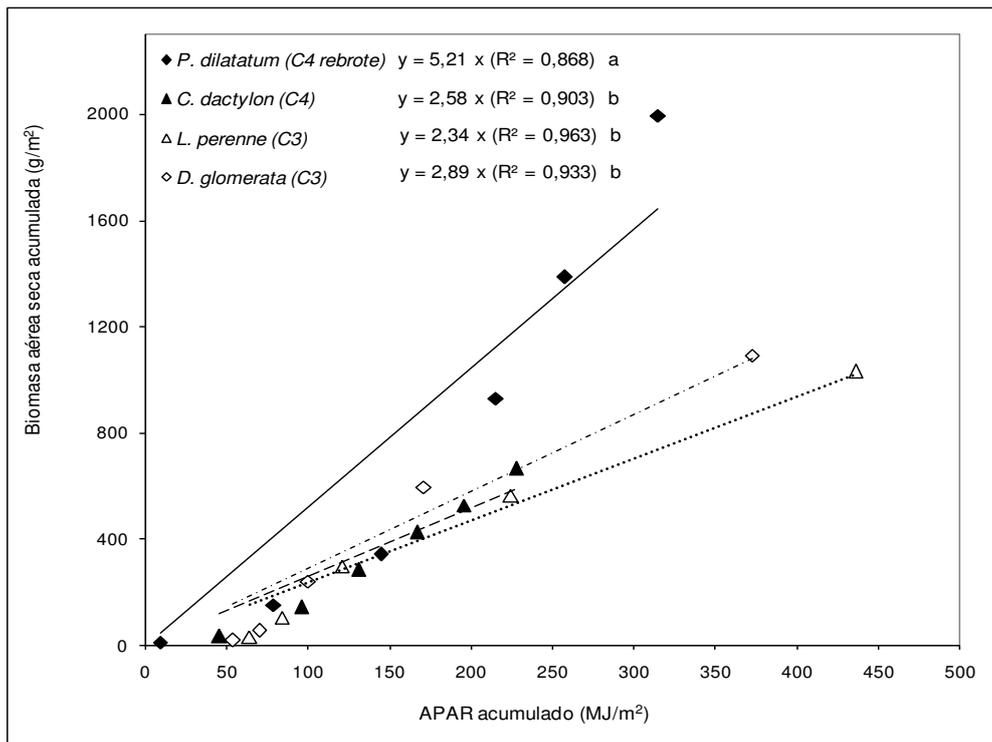


Figure 13: Relación entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida (APAR) acumulada por la vegetación y la biomasa aérea seca acumulada en todo el período de dos especies C₃ (*D. glomerata* y *L. perenne*, n = 6) y dos especies C₄ (*C. dactylon* y rebrote *P. dilatatum*, n = 5) creciendo en óptimas condiciones hídricas y nutricionales (tratamiento N1W1). La EUR queda determinada por la pendiente de cada regresión (n=18 para cada especie). Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre las especies.

Las restricciones en por lo menos un recurso (agua o nitrógeno) afectaron los valores de EUR. La EUR se redujo significativamente ($p < 0.05$) en las plantas que crecieron con restricción en los dos recursos (N0W0), presentando los menores valores. Las estimaciones se hallaron entre los 1.02 y 1.75 g/MJ en las especies crecidas desde semilla mientras que en el ensayo con defoliación inicial fue de 2.61 g/MJ (Figura 14).

Comparando la EUR entre las especies, *P. dilatatum* (rebrote C₄) presentó valores significativamente mayores que en las otras tres especies en todos los tratamientos aplicados ($p < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas en la EUR entre las dos especies C₃ en ninguno de los tratamientos. Comparando las especies C₃ y C₄, los valores más bajos de EUR se encontraron en las C₃ pero sólo cuando alguno de los recursos limitaba el crecimiento. En los tratamientos N1W0 y

N0W0, la EUR de *C. dactylon* (C_4) fue significativamente mayor que la de *D. glomerata* y *L. perenne* (ambas especies C_3). Solo en el tratamiento N0W1, no se observaron diferencias significativas entre las EUR de *C. dactylon* y *L. perenne* (Tabla 8).

Dado que los valores hallados en los ensayos experimentales son mayores que los valores de eficiencia estimados a campo usualmente encontrados en bibliografía (ver Discusión), se analizaron los efectos de cada tratamiento sobre la EUR óptima en porcentajes de disminución. Se observó una disminución de la EUR del tratamiento N0W0 respecto al tratamiento control (N1W1) del 56% en *L. perenne* y del 60% en *D. glomerata* (58% en promedio) en las especies C_3 . En las especies C_4 , la EUR disminuyó un 32% en *C. dactylon* y un 50% en el ensayo con defoliación inicial (*P. dilatatum*) (Figura 13 y Tabla 8). Bajo condiciones hídricas limitantes (N1W0), la EUR de las plantas se redujo en un 46% y un 32% en *D. glomerata* y *L. perenne*, respectivamente (39% en promedio) y un 19% en *C. dactylon* (C_4). Las deficiencias en nitrógeno (N0W1) disminuyeron la EUR en un 34% en *L. perenne* y 56% en *D. glomerata* (ambas especies C_3 , con una reducción promedio del 45%) mientras que en *C. dactylon* (C_4) solo fue del 4%. En la especie C_4 con rebrote, los tratamientos N1W0 y N0W1 redujeron la EUR en un 46% y 25%, respectivamente (Figura 14 y Tabla 8).

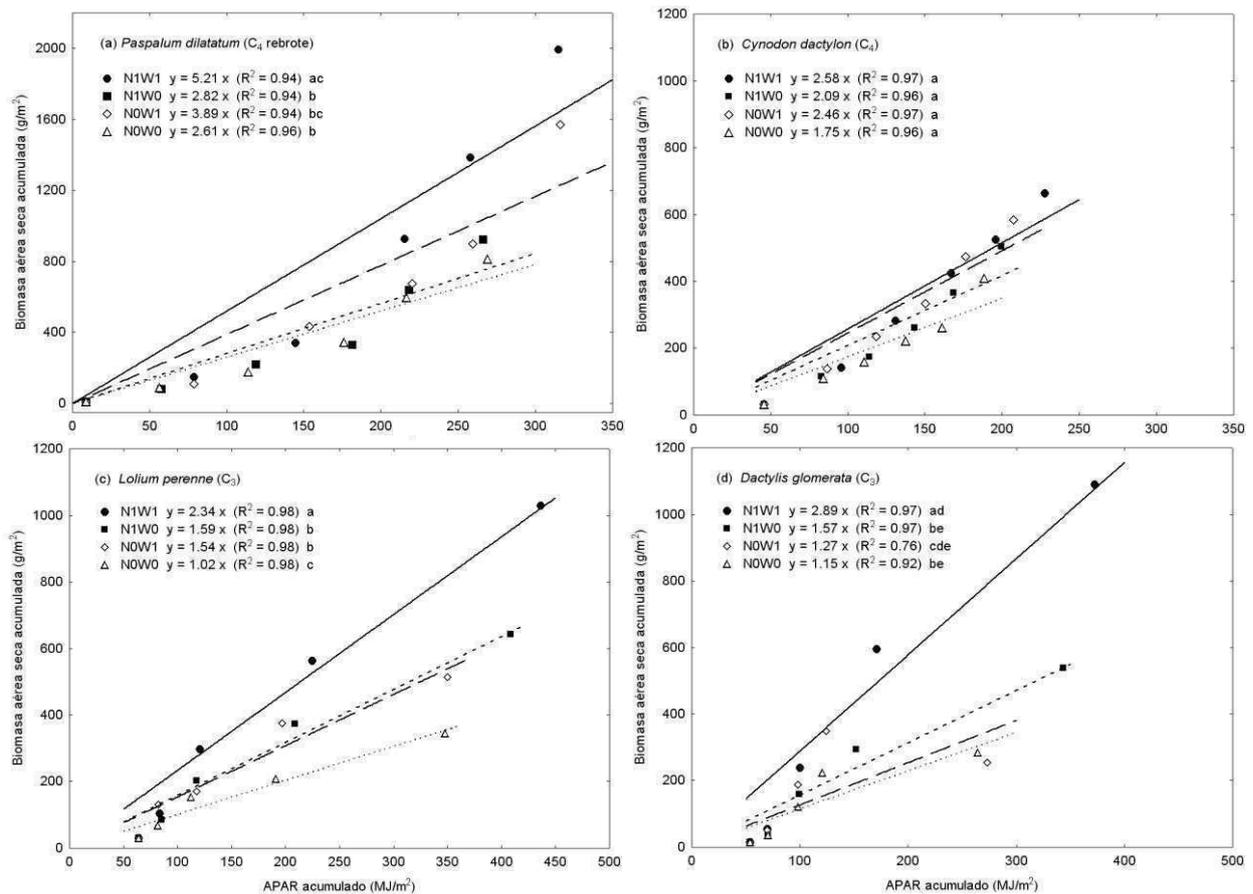


Figura 14: Relación entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida (APAR) acumulada por la vegetación y la biomasa aérea seca acumulada en todo el período de dos especies C_3 (*D. glomerata* y *L. perenne*) y dos especies C_4 (*C. dactylon* y rebrote *P. dilatatum*) para cuatro tratamientos que combinan disponibilidades contrastantes de agua y nitrógeno ($n=18$ para cada tratamiento por especie). N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua. La EUR queda determinada por la pendiente de cada regresión ($n = 6$ para las especies C_4 y $n = 5$ para las C_3). Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos. Notar las diferentes escalas en ambos ejes.

Tratamiento	Especies	EUR (g/MJ)	R ²	Diferencia (%)	
N1W1	P. dilatatum (rebrote C ₄)	5.21	0.93	0	a
	C. dactylon (C ₄)	2.58	0.96	0	b
	L. perenne (C ₃)	2.34	0.98	0	b
	D. glomerata (C ₃)	2.89	0.95	0	b
N1W0	P. dilatatum (rebrote C ₄)	2.82	0.94	46	a
	C. dactylon (C ₄)	2.09	0.95	19	b
	L. perenne (C ₃)	1.59	0.98	32	c
	D. glomerata (C ₃)	1.57	0.96	46	c
NOW1	P. dilatatum (rebrote C ₄)	3.89	0.93	25	a
	C. dactylon (C ₄)	2.46	0.95	4	b
	L. perenne (C ₃)	1.54	0.93	34	bc
	D. glomerata (C ₃)	1.27	0.75	56	c
NOW0	P. dilatatum (rebrote C ₄)	2.61	0.95	50	a
	C. dactylon (C ₄)	1.75	0.94	32	b
	L. perenne (C ₃)	1.02	0.98	56	c
	D. glomerata (C ₃)	1.15	0.92	60	c

Tabla 8: Valores de las pendientes (EUR) y los coeficientes de determinación (R²) de las regresiones lineales entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida (APAR) acumulada por la vegetación y la biomasa aérea seca acumulada en todo el período de dos especies C₃ (D. glomerata y L. perenne) y dos especies C₄ (C. dactylon y rebrote P. dilatatum) para cuatro tratamientos que combinan disponibilidades contrastantes de agua y nitrógeno (n = 6 para las especies C₄ y n = 5 para las C₃). N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; NOW1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y NOW0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua. La quinta columna muestra los porcentajes de disminución entre la EUR de cada tratamiento y la EUR del tratamiento control N1W1 para cada una de las especies. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre las especies.

Ensayo en tierra a cielo abierto con una pastura multiespecífica

➤ Producción de Biomasa Aérea Total

La producción de biomasa aérea seca total no mostró diferencias significativas (p>0.05) entre los tratamientos resultantes de la combinación de los dos factores estudiados (fertilización y frecuencia de corte) (Figura 15).

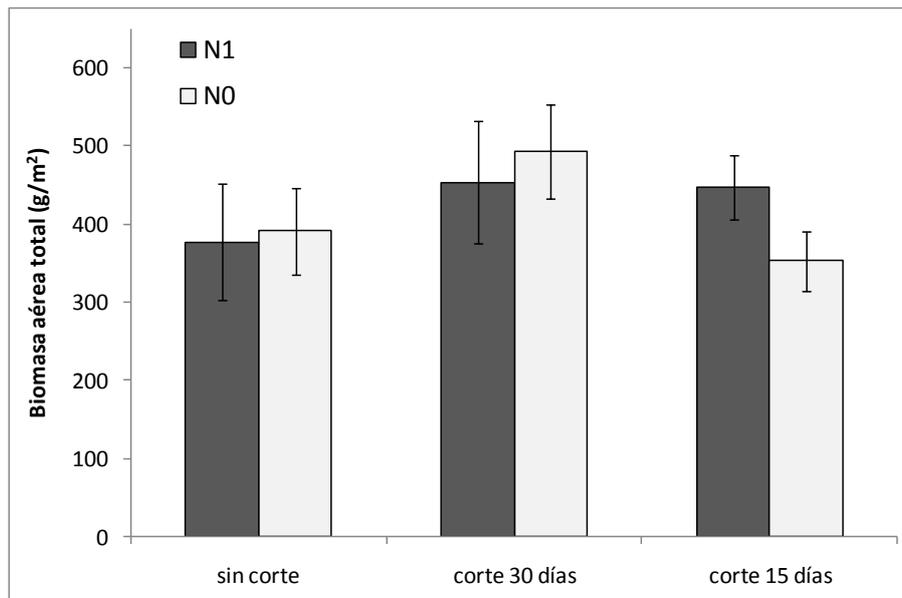


Figura 15: Biomasa aérea seca total para los dos factores aplicados (Fertilización y frecuencia de corte). N1: fertilizado y N0: no fertilizado. Las barras verticales indican los desvíos estándar (n = 6).

- Dinámica de la fracción de la Radicación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fPAR)

El fPAR aumentó en el tiempo en todos los tratamientos excepto al final del período de estudio con la frecuencia de corte cada 15 días, independientemente de la fertilización (Figura 16). Se encontraron diferencias significativas en los valores finales de fPAR alcanzados. Solo la frecuencia de corte afectó los valores de esta variable ($p < 0.01$) pero no así la fertilización ($p > 0.01$). Tampoco hubo interacción entre ambos factores ($p > 0.01$). Los mayores fPAR los presentaron las parcelas sin corte y los valores disminuyeron con el aumento en la frecuencia de corte ($p < 0.01$). Las parcelas fertilizadas con N tuvieron mayores valores de fPAR que las no fertilizadas excepto con la frecuencia de corte cada 30 días pero las diferencias no fueron significativas (Figura 17).

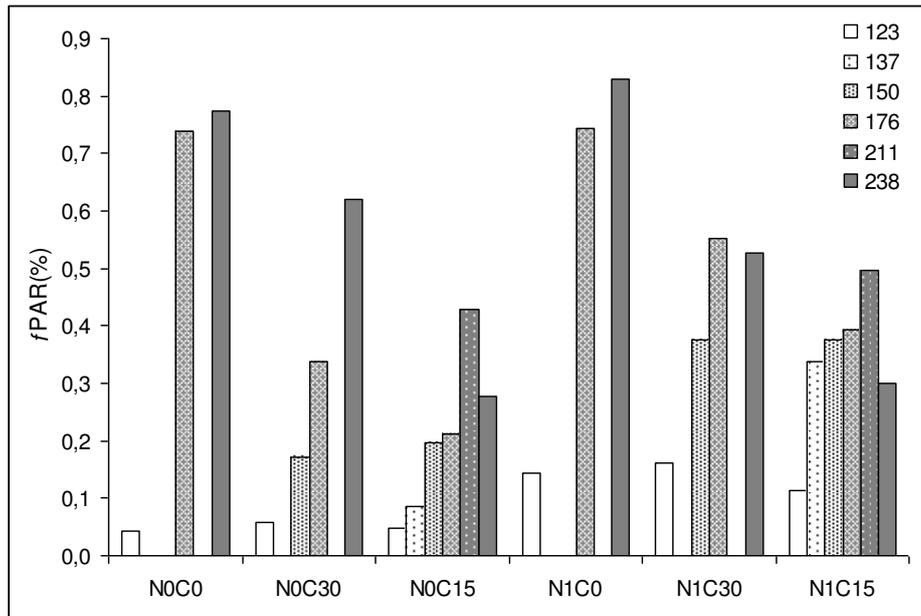


Figura 16: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fPAR) en función de los días desde la emergencia para los seis tratamientos aplicados combinando dos factores: fertilización y frecuencia de corte (N1C0: fertilizado, sin corte; N1C30: fertilizado, corte cada 30 días; N1C15: fertilizado, corte cada 15 días; NOC0: no fertilizado, sin corte; NOC30: no fertilizado, corte cada 30 días y NOC15: no fertilizado, corte cada 15 días). Las series indican los días desde la emergencia por tratamiento.

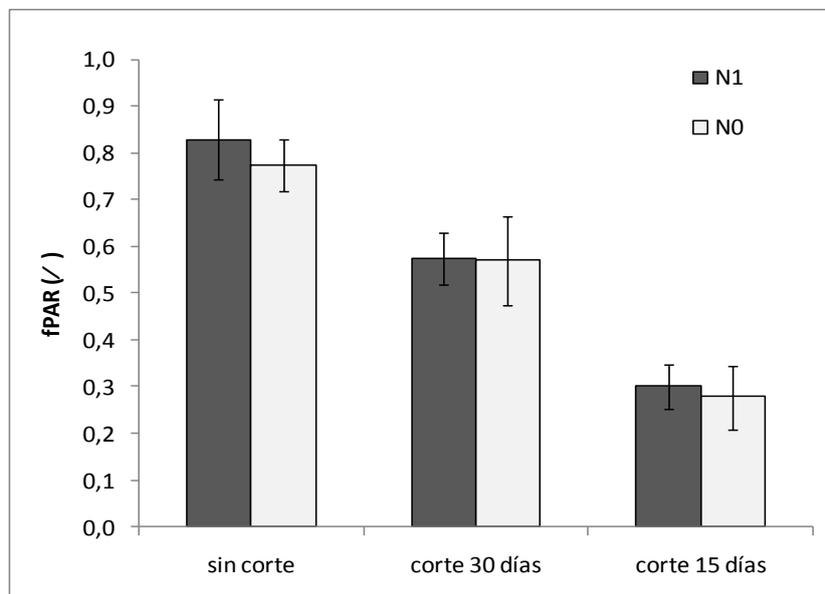


Figura 17: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (fPAR) por los canopeos al final del ensayo para los dos factores aplicados: fertilización y frecuencia de corte. N1: fertilizado, N0: no fertilizado. Las barras verticales indican los desvíos estándar (n = 6).

- Relación entre la fracción de la Radicación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fPAR) y el índice verde normalizado (NDVI)

No se encontró relación entre el fPAR y el NDVI en ninguno de los tratamientos aplicados surgidos de la combinación de los dos factores: fertilización y frecuencia de corte ($p > 0.05$). La relación general presentó un coeficiente de determinación (R^2) de 0.013 (Figura 18).

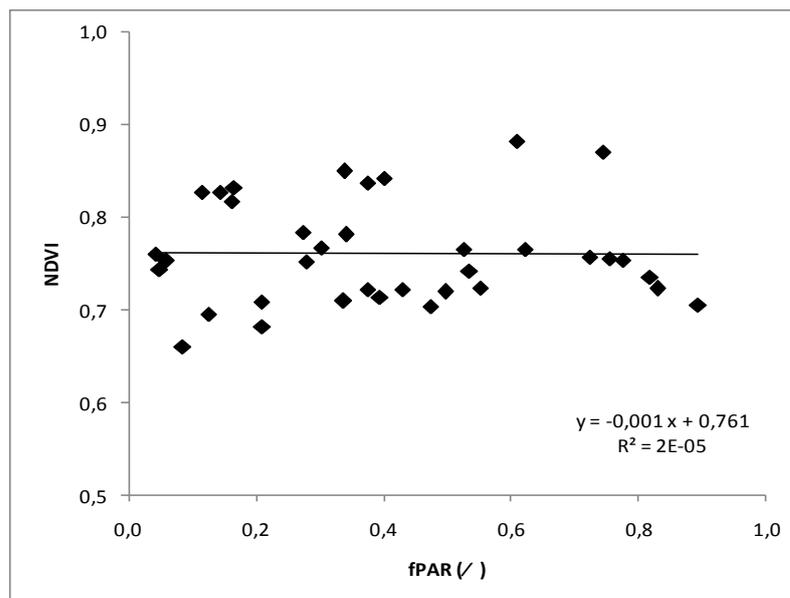


Figura 18: Relación general entre la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR) y el NDVI utilizando los datos agrupados de los tratamientos surgidos de la combinación de dos factores: fertilización y frecuencia de corte ($n = 36$).

- Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR)

Los valores de eficiencia en el uso de la radiación variaron entre 0.63 y 1.94 g/MJ. El menor valor correspondió a las parcelas fertilizadas con N y sin cortes (N1C0) y el mayor valor a las parcelas no fertilizadas y con cortes cada 15 días (N0C15). No se observaron diferencias significativas entre las dos frecuencias de corte ($p > 0.05$) pero ambas presentaron mayores valores que en las parcelas no cortadas. Solo se hallaron diferencias significativas ($p < 0.05$) debido a la fertilización con N en las parcelas sin corte y aunque éstas resultaron opuestas a lo esperado, es decir que la eficiencia fue mayor en las parcelas sin fertilizar que en aquellas fertilizadas (Figura 19).

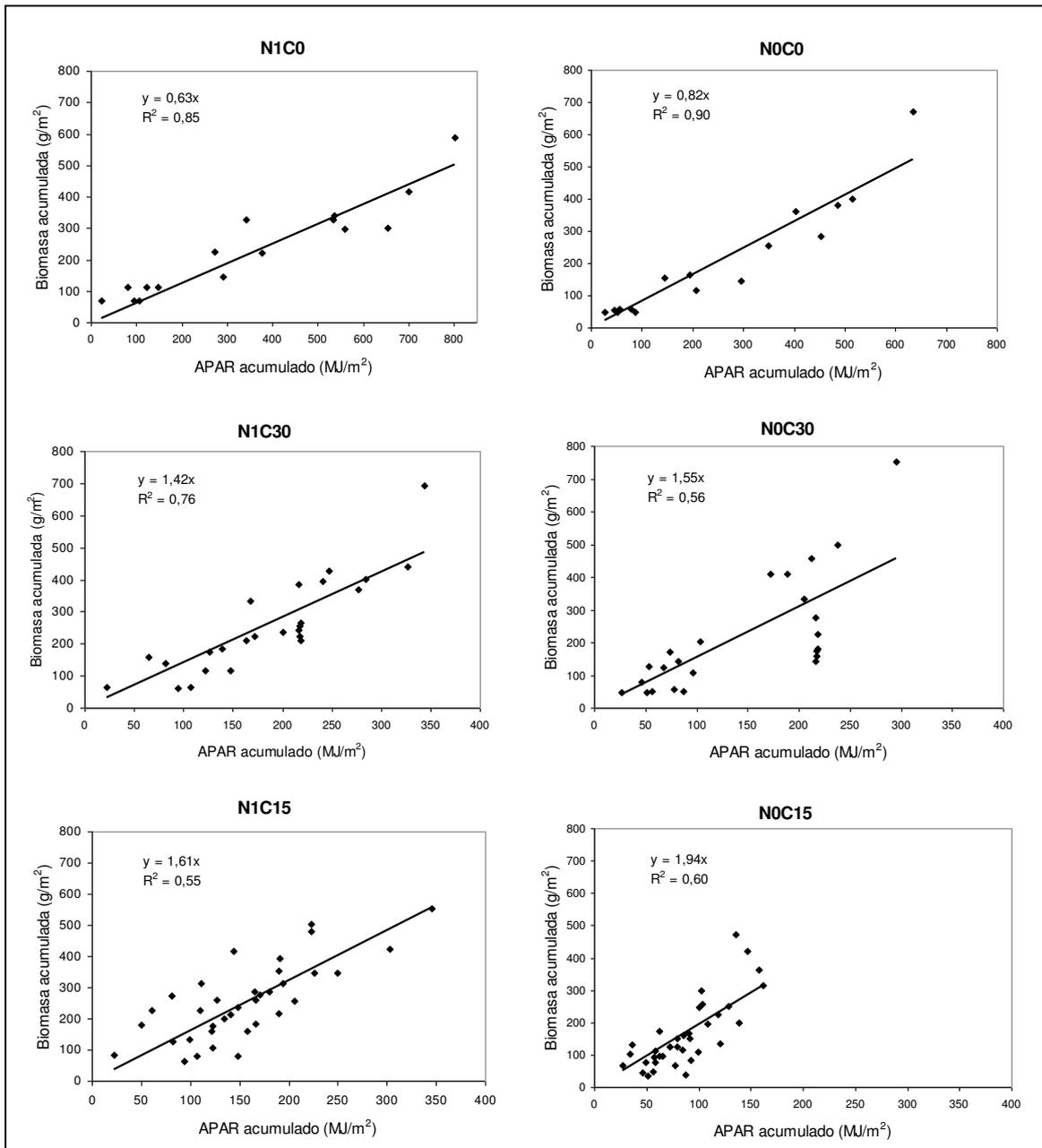


Figura 19: Relación entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida (APAR) acumulada por la vegetación y la biomasa aérea seca acumulada en todo el período para los seis tratamientos que combinan grados fertilización y frecuencia de corte. N1C0: fertilizado, sin corte; N1C30: fertilizado, corte cada 30 días; N1C15: fertilizado, corte cada 15 días; N0C0: no fertilizado, sin corte; N0C30: no fertilizado, corte cada 30 días y N0C15: no fertilizado, corte cada 15 días. La EUR queda determinada por la pendiente de cada regresión.

3. Sección II: Simulación y Validación

Con el objetivo de generar una cartografía temática de la EUR que reflejara las condiciones hídricas y nutricionales de la región, fue necesario regionalizar variables a escala estacional que usualmente no son tomadas en cuenta para ello. Conjuntamente con el modelo de eficiencias ($PPN = EUR * APAR = EUR * fPAR_{(NDVI)} * PAR$), esta cartografía permitió estimar la PPNA a escala regional. Estas estimaciones fueron luego validadas con datos de campo y valores de productividad estimadas mediante otros dos modelos diferentes. Es importante dejar en claro aquí que para la caracterización de las condiciones hídricas se utilizaron datos del período 2002 - 2005 mientras que los datos requeridos para estimar la PPNA (como PAR y NDVI) correspondieron a los años 2005-2007 (años en los cuales se realizaron los ensayos y en los cuales se estimó la EUR).

3.1. Objetivos específicos

- 1) Proponer un mapa de regionalización de la EUR para la Región Pampeana en función de las de las características hídricas y nutricionales presentes.
- 2) Estimar la PPNA mediante el modelo de Kumar & Monteith utilizando información satelital aplicando diferencialmente las EUR según las condiciones ambientales presentes.
- 3) Comparar la PPNA estimada mediante nuestro modelo de EUR variable contra la PPNA estimada utilizando el modelo tradicional de Kumar-Monteith que utiliza una EUR fija. Validar ambos modelos se validaron con datos de productividad obtenida de diferentes set de datos independientes: estimada mediante el método de cosechas a campo, estimada mediante la precipitación anual o mediante el modelo CASA.

La hipótesis en esta sección fue que las condiciones hídricas y nutricionales de la región afectarían la producción de biomasa aérea, por lo tanto, esperamos que el modelo que presente mayor nivel de ajuste sea aquel que estima la PPNA con una EUR variable según las condiciones ambientales presentes en comparación con aquel modelo tradicional que utiliza una EUR fija.

A continuación se muestra un diagrama de flujo realizado con el fin de organizar la información presentada en esta sección.

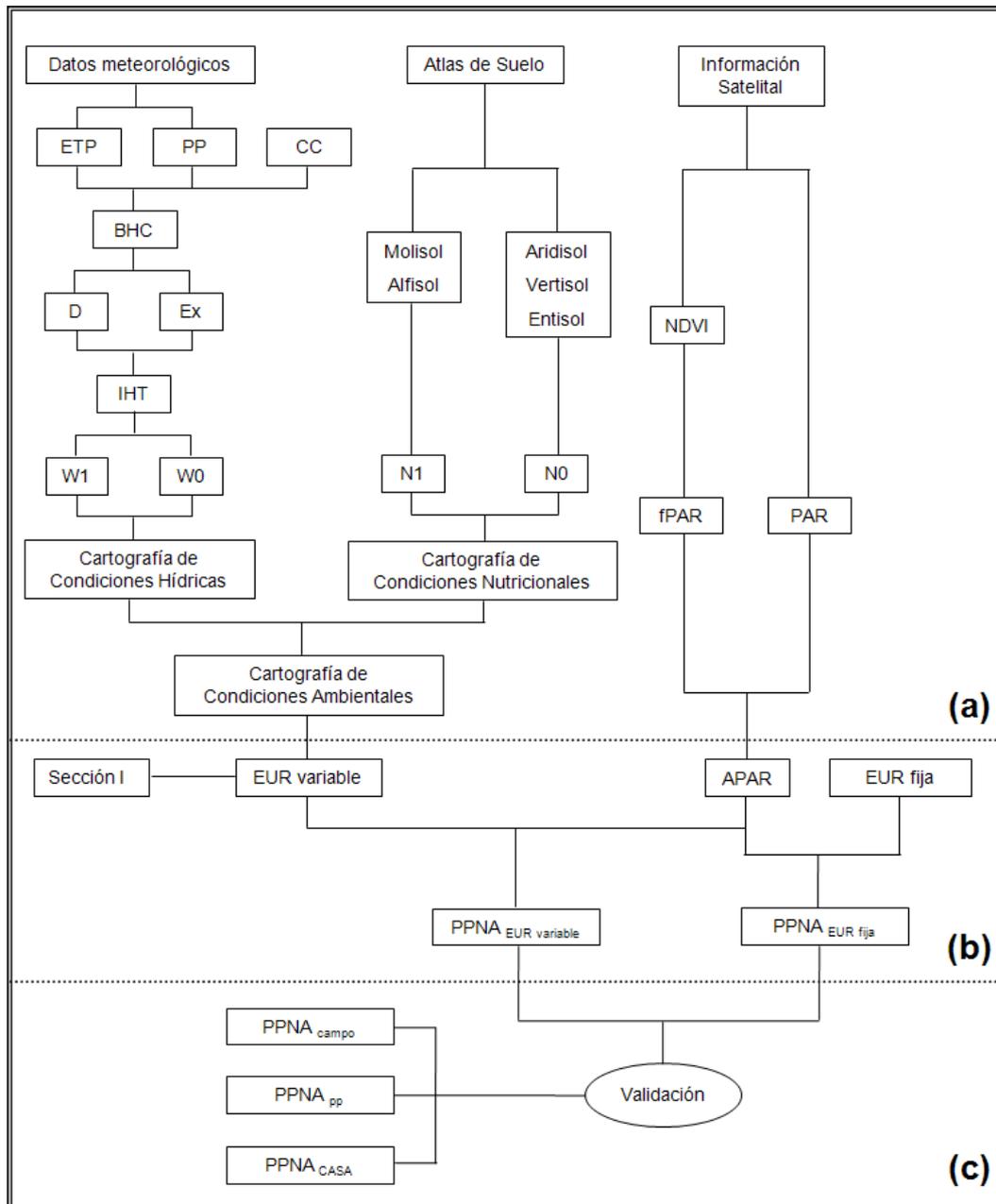


Figura 20: Diagrama de flujo que esquematiza el procedimiento en la Sección II. (a) Etapa durante la cual se obtuvo la información de base, (b) Etapa de estimación de la PPNA, (c) Etapa de validación del modelo. ETP: evapotranspiración potencial, PP: precipitaciones, CC: capacidad de campo, BHC: Balances hídricos climáticos, D: déficit de agua, Ex: exceso de agua, IHT: índice hídrico de Thornthwaite, W1: óptimas condiciones hídricas, W0: deficiencias hídricas, N1: óptimas condiciones nutricionales, N0: deficiencias nutricionales, NDVI: índice verde normalizado, PAR: radiación fotosintéticamente activa incidente, fPAR: fracción del PAR interceptada por la vegetación, APAR: radiación absorbida por la vegetación, EUR: eficiencia en el uso de la radiación, PPNA: productividad primaria neta aérea.

3.2. Materiales y Métodos

Área de estudio

La selección del área de estudio quedó definida por el compromiso entre la existencia de pastizales y la posibilidad de contar con una alta densidad de estaciones meteorológicas que nos permitiera utilizar sus datos para alimentar el modelo de estimación de PPNA. Por ello, el área comprendió las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos, Sur de Santa Fe, Sudeste de Córdoba y Este de La Pampa, pertenecientes a la Región Pampeana. La misma quedó delimitada por la ubicación de las 34 estaciones meteorológicas, equivalente a una densidad de 1 estación cada 25000 km² (~ 160 x 160 km) (Figura 21 y Tabla 9).

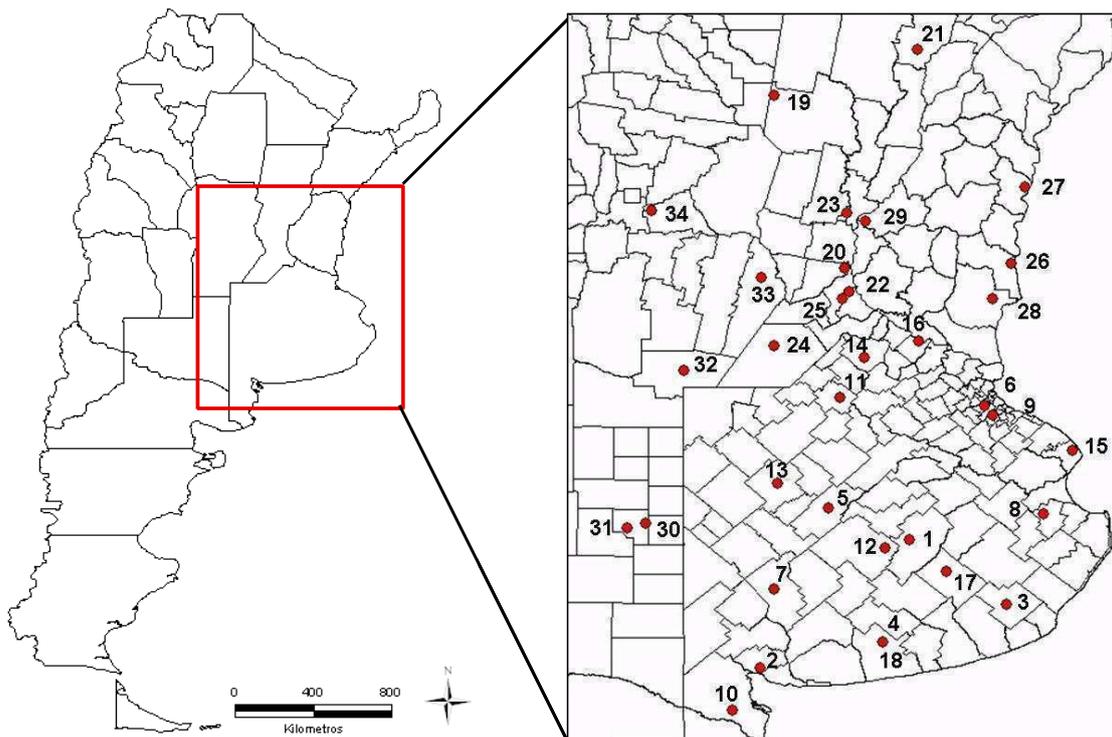


Figura 21: Área de estudio y ubicación espacial de las estaciones meteorológicas utilizadas en el área de estudio.

Provincia	N° Orden	Estación Meteorológica	Latitud S	Longitud S
Buenos Aires	1	Azul	-36,75	-59,83
	2	Bahia Blanca	-38,73	-62,17
	3	Balcarce	-37,75	-58,30
	4	Barrow	-38,33	-60,25
	5	Bolivar	-36,25	-61,10
	6	Castelar	-34,67	-58,65
	7	Coronel Suarez	-37,50	-61,95
	8	Dolores	-36,35	-57,73
	9	Ezeiza	-34,82	-58,53
	10	Hilario Ascasubi	-39,38	-62,62
	11	Junin	-34,55	-60,92
	12	Olavarria	-36,88	-60,22
	13	Pehuajó	-35,87	-61,90
	14	Pergamino	-33,93	-60,55
	15	Punta Indio	-35,37	-57,28
	16	San Pedro	-33,68	-59,68
	17	Tandil	-37,23	-59,25
	18	Tres Arroyos	-38,32	-60,25
Santa Fé	19	Ceres	-33,75	-61,95
	20	Oliveros	-32,55	-60,85
	21	Reconquista	-29,18	-59,70
	22	Rosario	-32,92	-60,78
	23	Sauce Viejo	-31,70	-60,82
	24	Venado Tuerto	-29,88	-61,95
	25	Zaballa	-33,02	-60,88
Entre Ríos	26	Concepción del Uruguay	-32,48	-58,23
	27	Concordia	-31,30	-58,02
	28	Gualedguaychú	-33,02	-58,52
	29	Paraná	-31,83	-60,52
La Pampa	30	Anguil	-36,50	-63,98
	31	Santa Rosa	-34,13	-63,37
Córdoba	32	Laboulaye	-36,57	-64,27
	33	Marcos Juárez	-32,70	-62,15
	34	Pilar	-31,67	-63,88

Tabla 9: Estaciones meteorológicas ubicadas en el área de estudio.

Información de base (Figura 20 a)

➤ Datos meteorológicos

Se utilizaron los datos de las 34 estaciones meteorológicas para el período comprendido entre los años 2002-2005. Las variables diarias obtenidas fueron:

1. Temperatura de superficie (°K)
2. Velocidad del viento a 2 m de la superficie (m/s)
3. Humedad Relativa (%)
4. Heliofanía efectiva (hs)
5. Precipitación (mm)

Con las primeras 4 variables, se calculó la evapotranspiración potencial (ETP) diaria para cada estación mediante el uso del método de Penman (1948) (ver Apéndice, ítem 1). En cada una de las localidades, se obtuvo un valor mensual de ETP calculado como la máxima ETP diaria de cada mes para el período 2002-05. Finalmente, se calculó una ETP mensual promedio de los 5 años de estudio. Por otro lado, los datos de las precipitaciones diarias se acumularon mensualmente. La Precipitación acumulada promedio mensual se calculó como el promedio de las precipitaciones acumuladas mensuales de los 5 años.

➤ **Balances Hidrológicos Climáticos e Índice Hídrico de Thornthwaite**

Se utilizó el programa de Balance Hídrico Climático (BHC) confeccionado por la cátedra de climatología de la FAUBA (Hurtado et al. 2007). Las variables meteorológicas de entrada fueron la ETP mensual, las precipitaciones (acumuladas) mensuales y la capacidad de campo de los suelos que fue fijada en 220. Con el fin de simplificar la información y teniendo en cuenta los dos tipos funcionales de vegetación predominantes en la Región Pampeana (primavera-verano y otoño-invierno), estas variables se acumularon para dos períodos del año (biestacional): otoño-invierno (meses de abril a septiembre) y primavera-verano (meses de octubre a marzo). Las variables biestacionales calculadas para cada localidad a partir de los BHC fueron el Déficit (D) y el Exceso de agua (Ex) con las cuales se calculó el Índice Hídrico de Thornthwaite, IHT (1948) en localidad y para cada una de estos dos períodos como:

$$IHT \equiv IH - 0.6 * IA \quad (13)$$

donde, IH corresponde al Índice de Humedad del suelo e IA al Índice de Aridez. Estos índices fueron calculados de la siguiente manera:

$$IA \equiv \left(\frac{100 * D}{ETP} \right) \quad (14)$$

$$IH \equiv \left(\frac{100 * Ex}{ETP} \right) \quad (15)$$

Esta caracterización propuesta por Thornthwaite (1948) delimita 9 tipos de ambientes según las condiciones de humedad en suelo que se extiende desde suelos perhúmedos ($IHT > 100$) hasta suelos áridos ($-60 < IHT < -40$) (Tabla 10).

TIPO CLIMÁTICO	ÍNDICE HÍDRICO
Perhúmedo	Mayor de 100
Húmedo	80 a 100
Húmedo	60 a 80
Húmedo	40 a 60
Húmedo	20 a 40
Subhúmedo-húmedo	0 a 20
Subhúmedo seco	-20 a 0
Semiárido	-40 a -20
Árido	-60 a -40

Tabla 10: Categorías delimitadas por el Índice Hídrico de Thornthwaite (IHT).

Con el fin de espacializar los datos puntuales del IHT biestacional para cada localidad, se utilizó el método geoestadístico de interpolación espacial de Kriging (Ordinario) (Fortin & Dale, 2007). Con esta metodología, se obtuvieron dos cartografías del IHT para el área de estudio, uno para cada período del año (IHT biestacional). Las categorías del IHT fueron reagrupadas en dos clases: Seco (donde el índice adquiere valores negativos) y Húmedo (donde los valores del IHT son positivos).

➤ Datos de Suelos

Se utilizó el Atlas de Suelos de la República Argentina confeccionado por el Instituto de Suelos del INTA Castelar (cd-Rom 1990). Esta cartografía presenta una resolución espacial de 1: 50000. El área de estudio para esta tesis incluye 5 de los 8 órdenes propuestos para el país en esta clasificación: Molisol, Alfisol, Entisol, Vertisol y Aridisol (para una breve descripción de cada orden ver Apéndice, ítem 2). La caracterización de las condiciones nutricionales edáficas se realizó integrando los cinco órdenes en 2 categorías en base a su contenido de materia orgánica (altamente

relacionada a la presencia de nitrógeno): Buena calidad (Molisoles y Alfisoles) y Baja calidad (Vertisoles, Entisoles y Aridisoles).

➤ Radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR)

Se decidió utilizar las cartografías del promedio diario de radiación global (W/m^2) para cada mes para el período 2005-2007 realizados por el Instituto Nacional de Pesquisas Espaciales de Brasil (INPE). Este producto es generado a partir de imágenes del satélite geoestacionario GOES-8 y 12 (Geoestacionary Observational Enviromental Satellite) que cuenta con una resolución espacial de $16 km^2$ y temporal de 8 días. Estos valores se convirtieron a las unidades de MJ/m^2 y se acumularon para cada mes del año. Para convertirlos a PAR, se multiplicaron por un factor de 0.47 tomado de bibliografía (Akmal & Jansen 2004). A estos mapas se les aplicó un filtro de mediana con ventanas móviles de 7×7 pixeles para suavizar los contornos.

➤ Índice Verde Normalizado (NDVI)

Se utilizaron imágenes de NDVI del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) que se encuentra a bordo del satélite TERRA (perteneciente a la NASA). Se utilizaron dos tiles que abarcan la región de estudio (v 12; h 12 y 13) del sitio web de la NASA (<https://wist.echo.nasa.gov/api/>). La resolución espacial de estas imágenes es de $250 \times 250 m$ y temporal de 16 días. Se seleccionó el máximo NDVI de las dos quincenas correspondientes a cada mes con el fin de evitar los efectos degradatorios causados principalmente por la atmósfera.

Información de síntesis (Figura 20 b)

➤ Fracción de Radiación Fotosintéticamente Activa (fPAR)

A partir de los datos de NDVI mensual y mediante el método no lineal (Potter et al. 1993), se calcularon los valores de fPAR (Figura 25). El método no lineal, desarrollado por Potter (1993) para el sensor MODIS, acota los valores máximos y mínimos posibles que puede tomar el NDVI y recomienda valores de 0.67 y 0.004,

respectivamente. Este método se basa en el índice espectral Simple Ratio (SR) y en la relación que presenta con el NDVI:

$$SR \equiv \frac{R_{IR}}{R_R} \quad (16)$$

$$SR \equiv R_{IR} / R_R \quad (17)$$

donde, R corresponde al valor de la reflectancia en dos porciones del espectro electromagnético: en el Infrarrojo cercano ($\approx 750-2000$ nm) y en el Rojo ($\approx 600-750$ nm).

Este método establece un valor de SR de 5.13 para el máximo NDVI (0.67) y 1.08 para el mínimo (0.004). La ecuación no-lineal toma la siguiente forma:

$$fPAR \equiv \min \left[\frac{SR - SR_{min}}{SR_{max} - SR_{min}}, \frac{SR_{max} - SR}{SR_{max} - SR_{min}} \right] \cdot 0.95 \quad (18)$$

➤ Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida por la vegetación (APAR)

El APAR acumulado mensual para los años 2005-2007 se realizó combinando las cartografías de PAR acumulado mensual y de $fPAR_{(NDVI)}$ mensual como:

$$APAR_{ac.mensual} \equiv PAR_{ac.mensual} * fPAR_{(NDVI)} \quad (19)$$

➤ Cartografía de condiciones ambientales (hídricas y nutricionales)

Los productos de las condiciones hídricas (IHT) de la región y las condiciones nutricionales edáficas (categorías provenientes del Atlas de Suelos) se combinaron para generar un producto de síntesis con las mismas 4 categorías analizadas en la sección I:

1. Alta calidad nutricional y alta disponibilidad hídrica: N1W1
2. Alta calidad nutricional y baja disponibilidad hídrica: N1W0
3. Baja calidad nutricional y alta disponibilidad hídrica: N0W1
4. Baja disponibilidad hídrica y baja calidad nutricional: N0W0

Este producto de síntesis se obtuvo para los dos períodos del año para los cuales se caracterizó la región según las condiciones hídricas: otoño-invierno y primavera-verano.

➤ Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR)

Se espacializó la EUR según los factores de estrés estudiados (hídrico y nutricional) utilizando la cartografía de condiciones ambientales primavera-verano en los meses de octubre a diciembre mientras que para los meses de abril a septiembre se utilizó el de otoño-invierno. Los valores de EUR estimados experimentalmente fueron mucho mayores a los utilizados por diversos autores en la bibliografía para estimar la PPN de pastizales a campo (Akmal & Jansen 1997; Paruelo et al. 2000; Piñeiro et al. 2006). Por ello, se decidió utilizar un valor de EUR de 0.48 tomado de bibliografía (Paruelo et al. 1997, Clavijo et al. 2007,) como valor óptimo para esta escala espacial. Para obtener la EUR de cada condición ambiental se le aplicó el porcentaje de reducción obtenido de la comparación de las EUR de los diferentes tratamientos estudiados en la sección I (Tabla 11). Dado que la región comprende una combinación de ambos grupos funcionales (C₃ y C₄) y a que no se contó con una cartografía de los mismos a escala regional, los porcentajes aplicados correspondieron al promedio de los porcentajes entre ambas grupos.

Tratamiento	C ₃	C ₄	C ₃ -C ₄
N1W1	0.48 (100%)	0.48 (100%)	0.48 (100%)
N1W0	0.29 (61%)	0.39 (81%)	0.34 (71%)
N0W1	0.26 (55%)	0.37 (78%)	0.32 (67%)
N0W0	0.20 (42%)	0.33 (68%)	0.26 (55%)

Tabla 11: Valores de EUR utilizados para estimar la PPNA anual y los porcentajes aplicados a la EUR óptima (0.48) para especies C₃ y C₄. La última columna corresponde a las EUR promedio de ambos grupos funcionales. N1W1: alta disponibilidad de nitrógeno y agua; N1W0: alta disponibilidad de nitrógeno y baja disponibilidad de agua; N0W1: baja disponibilidad de nitrógeno y alta disponibilidad de agua y N0W0: baja disponibilidad de nitrógeno y agua.

➤ Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA)

Se estimó la PPNA estacional y anual para los años 2005-2007 a partir de los mapas de APAR acumulado mensual y de la EUR como:

$$PPNA_{\text{anual}} \equiv \sum_{i=1}^{12} APAR_{\text{ac.mensual}} * EUR \quad (20)$$

Validación (Figura 20 c)

La PPNA estimada con nuestro modelo EUR variable para el año 2005 fue comparada con la PPNA obtenida con el modelo tradicional de Kumar & Monteith (1982) que utiliza una EUR fija (en este caso, 0.48 g/MJ). Ambos modelos se validaron contra tres set de datos mediante regresiones lineales simples. Se utilizaron los coeficientes de determinación (R^2) y las pendientes para realizar las comparaciones. Los datos de los tres set de datos de PPNA fueron:

➤ PPNA observada a campo – ($PPNA_{\text{campo}}$): fueron provistos por el Dr. Martín Oosterheld del Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (IFEVA), Facultad de Agronomía de la UBA (FAUBA). Estos datos (en kg/ha) se estimaron a través del método de cosechas sucesivas para las cuatro estaciones del año 2005. Los sitios de muestreo se ubicaron en establecimientos pertenecientes a los Consorcios Regionales de Experimentación Agrícola (CREA) en dos zonas de la provincia de Buenos Aires: oeste (O) y sudeste (SE) (Figura 22). Los datos de productividad pertenecen a tres sitios con pasturas de diferente composición específica: Festuca, Cebadilla y pastura sin especificar. Dos de estas pasturas (Festuca y Cebadilla) se ubicaron en una zona con óptimas condiciones hídricas y nutricionales en otoño-invierno (N1W1) mientras que en primavera-verano sufrieron la incidencia del estrés hídrico (N1W0). El tercer sitio se ubicó en zonas N1W0 en ambos períodos del año.

² Deseo agradecerle al Dr. Martin Oosterheld del IFEVA por facilitarme los datos de PPNA de campo para poder realizar la validación de nuestro modelo.

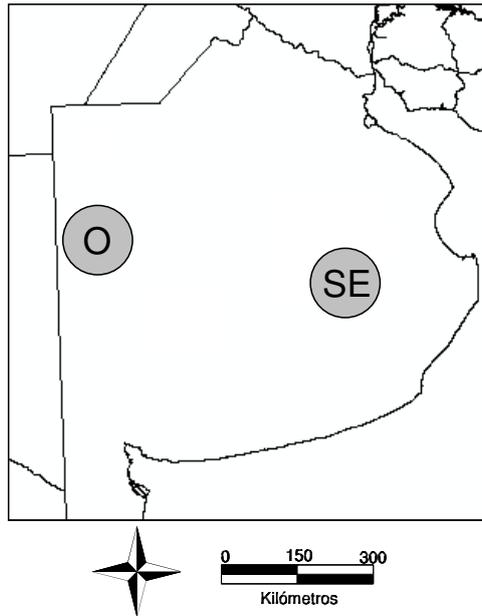


Figura 22: Ubicación de los establecimientos del CREA donde se estimó la PPNA mediante el método de cosechas sucesivas. Datos suministrados por el Dr. Oesterheld, IFEVA (FAUBA). O: oeste y SE: Sudeste.

➤ PPNA estimada con el modelo de Sala et al. (1988) – (PPNA_{pp}): este modelo fue desarrollado a partir de un set de datos recolectados por el USDA (Soil Conservation Service) en la región de pastizales que se extienden en el centro de los Estados Unidos. El modelo relaciona la PPNA de forma lineal con las precipitaciones acumuladas (PP) en un año:

$$PPNA_{\text{anual}} \cong 0.6 \sum_1^{12} P - 56 \quad (21)$$

donde, 0.6 representa el promedio anual de la eficiencia en el uso del agua (g/m²) y 56 (mm/año) corresponde a la “precipitación inefectiva” o a la “ordenada al origen para producción cero”. Se utilizaron los datos de precipitaciones de 27 de las 34 estaciones meteorológicas ya que para ellas no se contaba con datos de PPNA (Castelar, Ezeiza, Hilario Ascasubi, Punta Indio, Ceres, Reconquista y Rosario). Con este modelo, se calculó la productividad (en kg/ha) de estas 23 localidades a partir de los datos de precipitaciones mensuales que se acumularon para el año 2005. No

se utilizaron los datos de las estaciones ubicadas en Entre Ríos (Concepción del Uruguay, Concordia, Gualeguaychu y Paraná) ya que el modelo presenta mejores ajustes para rangos de precipitaciones acumuladas anuales entre los 200 a 1400 mm.

➤ PPNA estimada extraída de la cartografía de Imhoff et al. (2004) – (PPNA_{CASA}): esta cartografía brinda valores mundiales de PPN total (aérea + subterránea, PPNT) en gC/480 km²año para nuestra área de estudio. La PPNT es estimada a través del modelo CASA (Carnegie-Ames-Stanford Approach) desarrollado por la NASA a principios de la década de los '90. Este modelo posee como variables de entrada la radiación solar, el fPAR, la temperatura, la evapotranspiración potencial y real, entre otras (Potter et al. 1995; Field et al. 1995; Cramer et al. 1999). La cartografía se obtuvo del sitio web del SEDAC (Socioeconomic Data and Applications Center), Human Appropriation of Net Primary Productivity (HANPP) Collection (Imhoff et al. 2004). Se extrajeron los datos de PPNT en gC/480km².año de las 27 localidades mencionadas en el ítem anterior y se transformaron a valores de PPNA en kg/480km²año asumiendo que el 50% de la biomasa corresponde a carbono y que de la biomasa total, el 50% corresponde a material aéreo y 50% a subterráneo.

3.3. Resultados

Condiciones Ambientales

➤ Cartografía de las Condiciones Hídricas

En otoño-invierno (Figura 23 a) el área afectada por estrés hídrico fue menor (32%) que para el período primavera-verano (82%) (Figura 23 b). La precisión general de la interpolación obtenida fue del 68% para el mapa estacional otoño-invierno y de 65% para primavera-verano. La validación fue realizada con datos independientes a los datos utilizados para realizar la interpolación.

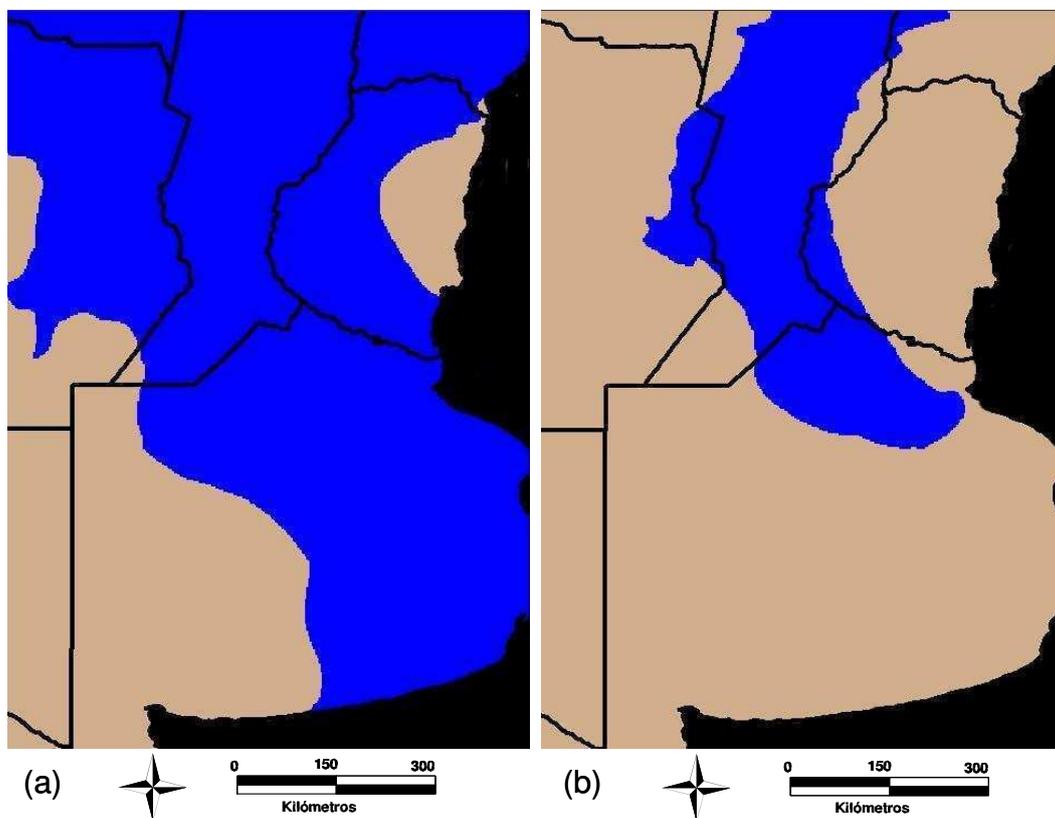


Figura 23: Cartografías del Índice Hídrico de Thornthwaite biestacional para la Región Pampeana. Período 2002-2005. (a) Otoño-Invierno, (b) Primavera-Verano. ■ Condiciones hídricas óptimas (W1) ■ Condiciones hídricas deficientes (W0).

➤ Cartografía de las Condiciones Nutricionales

En esta cartografía, la mayor parte de la región (66%) se caracterizó por tener suelos con buenos contenidos de materia orgánica y nitrógeno. Los suelos con baja

calidad nutricional (34%) se ubicaron principalmente a lo largo de una franja con orientación norte-sur al oeste de la región, al este de la provincia de Entre Ríos, en las proximidades de la Bahía de San Borombón y en las márgenes de los ríos (Figura 24).

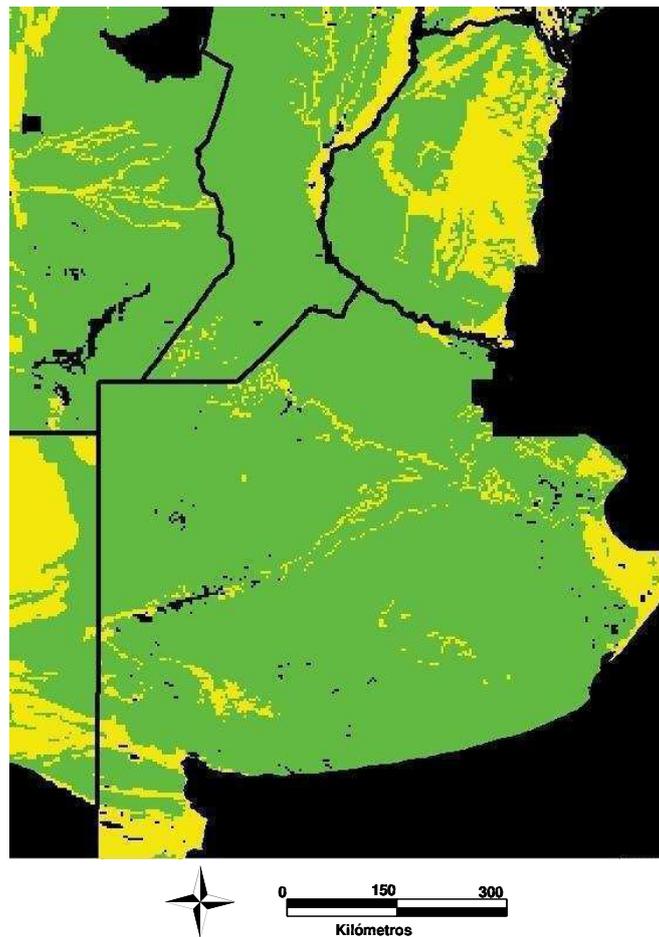


Figura 24: Cartografía de las condiciones nutricionales edáficas para la Región Pampeana. ■ Alta calidad nutricional (N1) ■ Baja calidad nutricional (N0)

➤ Cartografía de las Condiciones Ambientales

En otoño-invierno, el 7% de la región de estudio correspondió a los suelos nutricionalmente pobres y con deficiencias hídricas (NOW0) que se ubicaron principalmente al oeste de la provincia de La Pampa y al este de Entre Ríos. Al oeste de la región y avanzando hacia el este se ubicaron los suelos ricos en nutrientes pero

deficientes en agua (N1W0, 26%) mientras que al oeste de la región y siguiendo las marginales de los ríos, se encontraron sitios con suelos bajo óptimas condiciones hídricas pero con deficiencias nutricionales (N0W1, 8%). Los suelos con óptimas condiciones hídricas y nutricionales (N1W1, 59%) se ubicaron al oeste de Buenos Aires y Córdoba, en Santa Fe y al este de Entre Ríos (Figura 25 a). En primavera-verano, la incidencia de estrés hídrico aumentó a un 66% (N1W0) y 13% (N0W0), observándose principalmente en Buenos Aires, Córdoba y Entre Ríos (Figura 25 b). Los suelos que permanecieron con buenas condiciones hídricas (W1) fueron del 20%, un 18% con alta calidad nutricional (N1W1) y un 2% con baja calidad nutricional (N0W1).

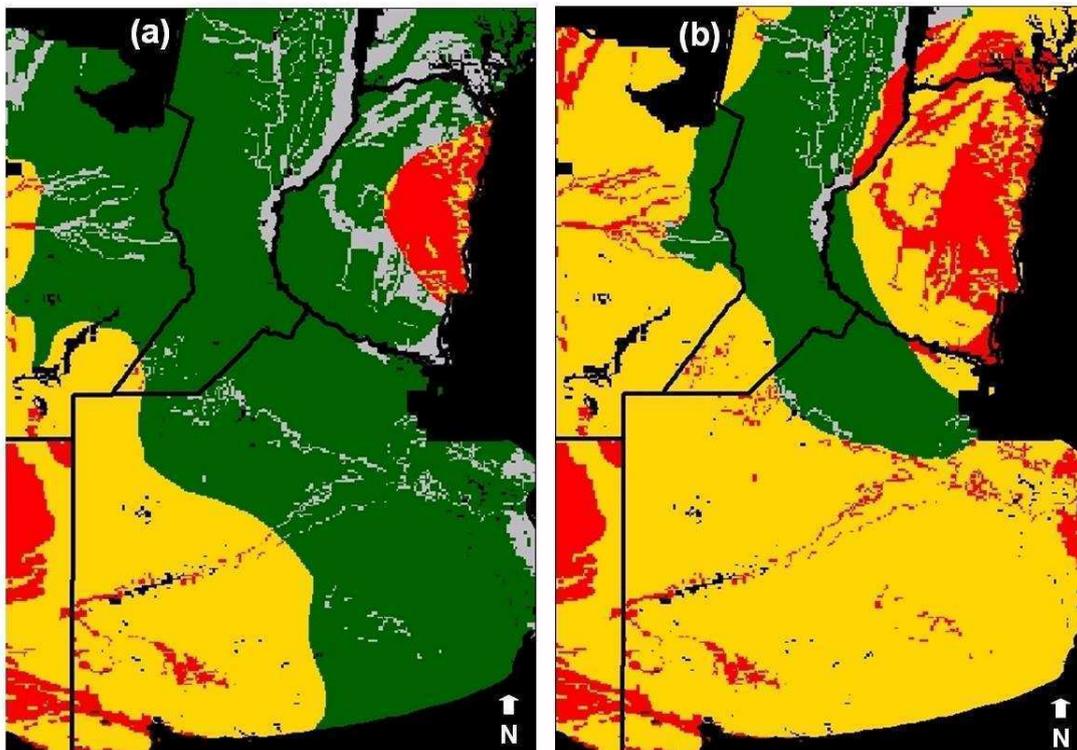


Figura 25: Cartografía de las condiciones ambientales en función de las características hídricas y nutricionales para la Región Pampeana. Período 2002-2005. (a) Otoño-Invierno, (b) Primavera-Verano. ■ N1W1 ■ N1W0 ■ N0W1 ■ N0W0.

Componentes radiativos

➤ Cartografía de PAR

Como ejemplo se muestra la radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR) acumulado para los meses de enero y julio del 2005-2007. Los valores para la región fueron considerablemente menores en otoño-invierno (Figura 26, paneles de la izq.) que en primavera-verano (Figura 26, paneles de la der.). En Enero, el PAR acumulado se halló entre los 315 a 390 MJ/m² mientras que en Julio solo fue de 65 a 214 MJ/m². En ambos meses, en general los mayores valores de PAR acumulado se observaron hacia el norte de la región. Por último, se observaron mayores valores de PAR en el año 2005 que en los dos años siguientes.

➤ Cartografía del fPAR

La fracción de PAR interceptada por la vegetación (fPAR) fue mayor durante los meses de primavera-verano que en otoño-invierno, alcanzando valores de 0.8 a 1 en el centro-norte de la región. Durante los meses de otoño-invierno, los valores predominantes de fPAR se encontraron entre los 0.2 y 0.4 al oeste de la región y alcanzando los mayores valores (0.6-1) solo en las provincias de Entre Ríos y Santa Fe. Una mayor superficie del área de estudio presentó los menores valores de fPAR en el año 2006 (Figura 27).

➤ Cartografía del APAR

Los valores de Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (APAR) fueron mayores en el verano (Figura 28, paneles de la izq.), alcanzando valores de 300 a 375 MJ/m². En invierno (Figura 28, paneles de la der.), los valores fueron significativamente menores alcanzando el máximo APAR acumulado entre 150 y 225 MJ/m² en el noreste de la región (Entre Ríos y norte de Santa Fe). Una mayor superficie del área estudiada presentó los máximos valores de APAR en el año 2005 que en los dos años siguientes.

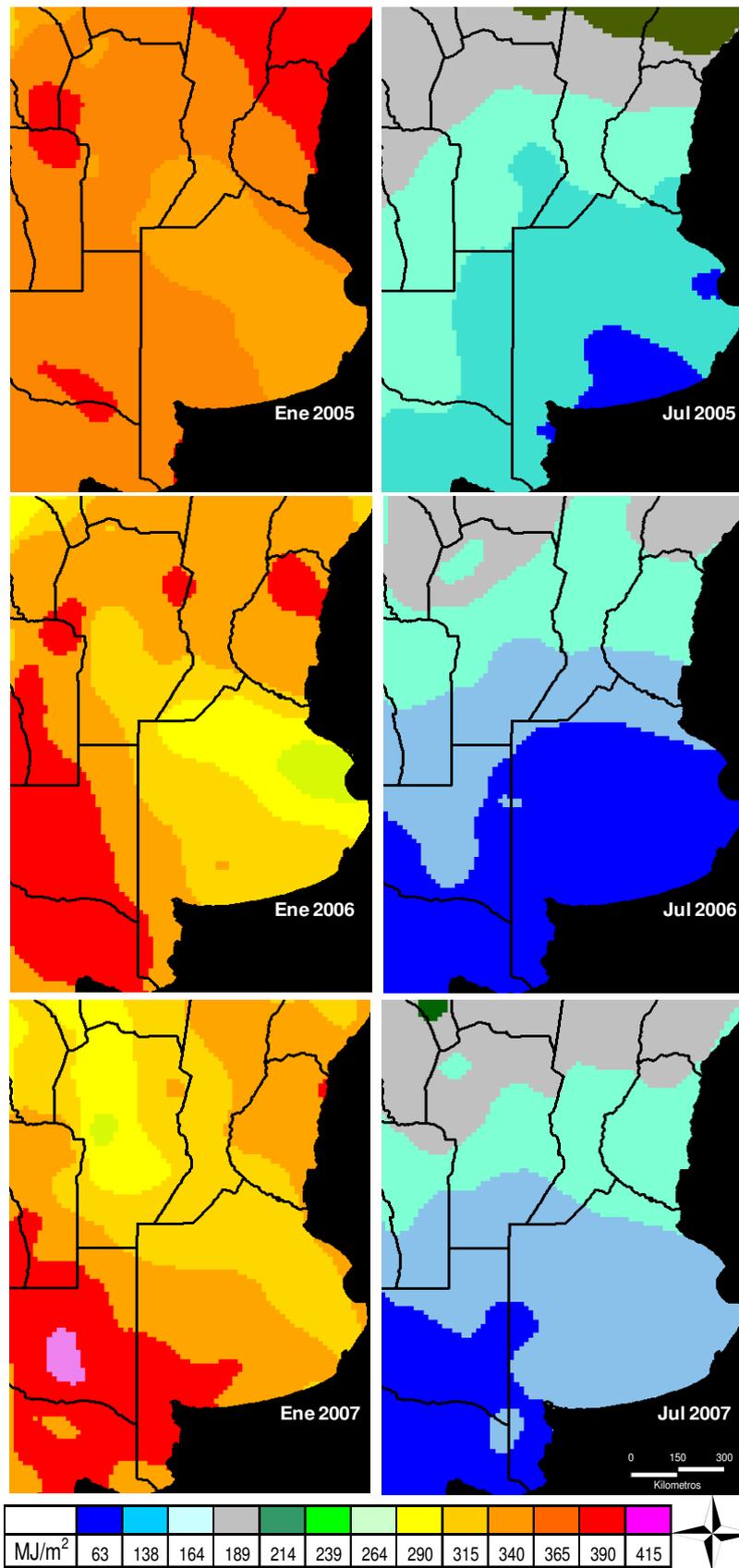


Figura 26: Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) acumulada (MJ/m²) para la Región Pampeana. Meses de Enero (panel izq.) y Julio (panel der.) para los años 2005 a 2007.

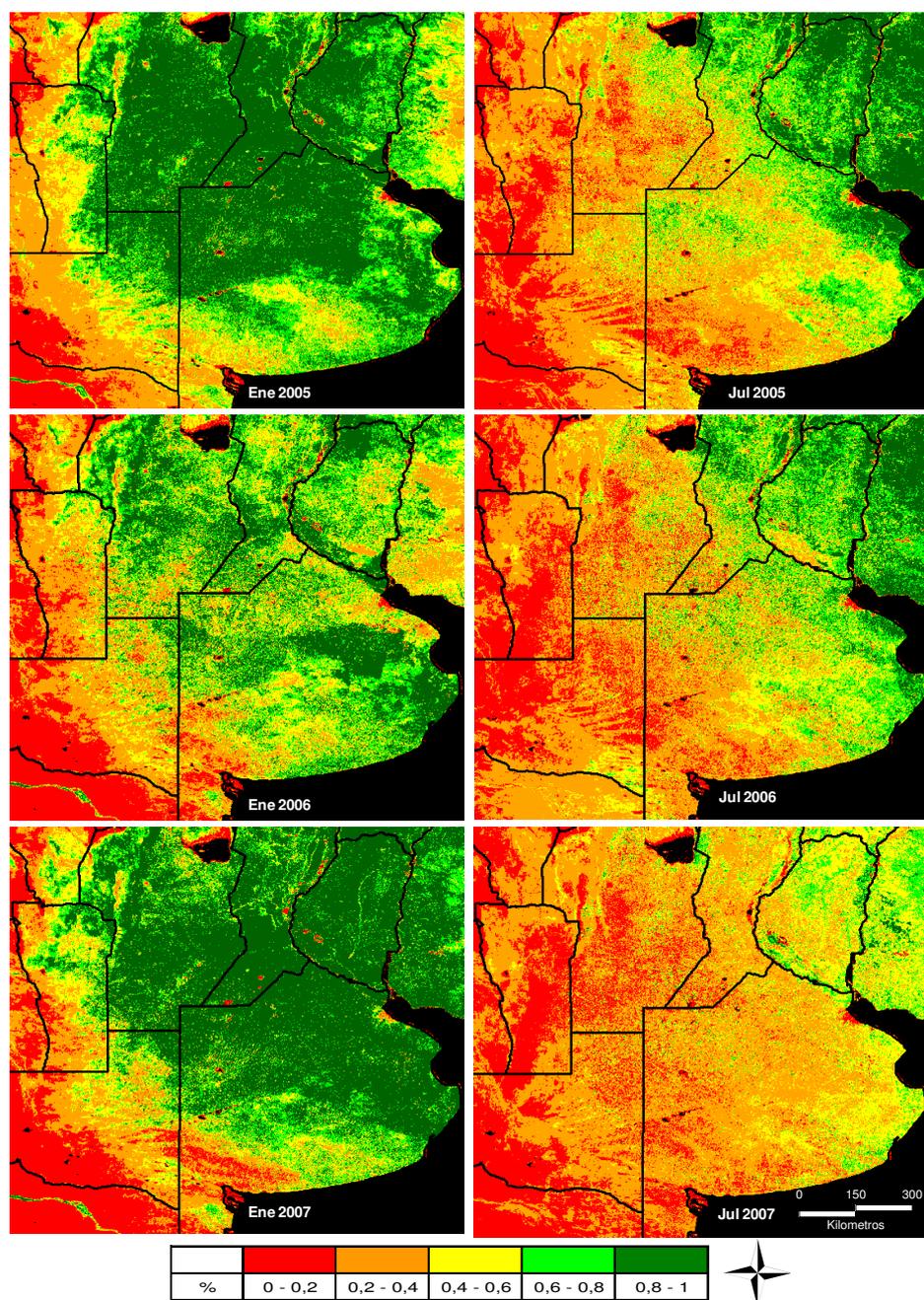


Figura 27: Fracción de la Radiación Fotosintéticamente Activa (fPAR) (%) para la Región Pampeana. Meses de Enero (panel izq.) y Julio (panel der.) para los años 2005 a 2007.

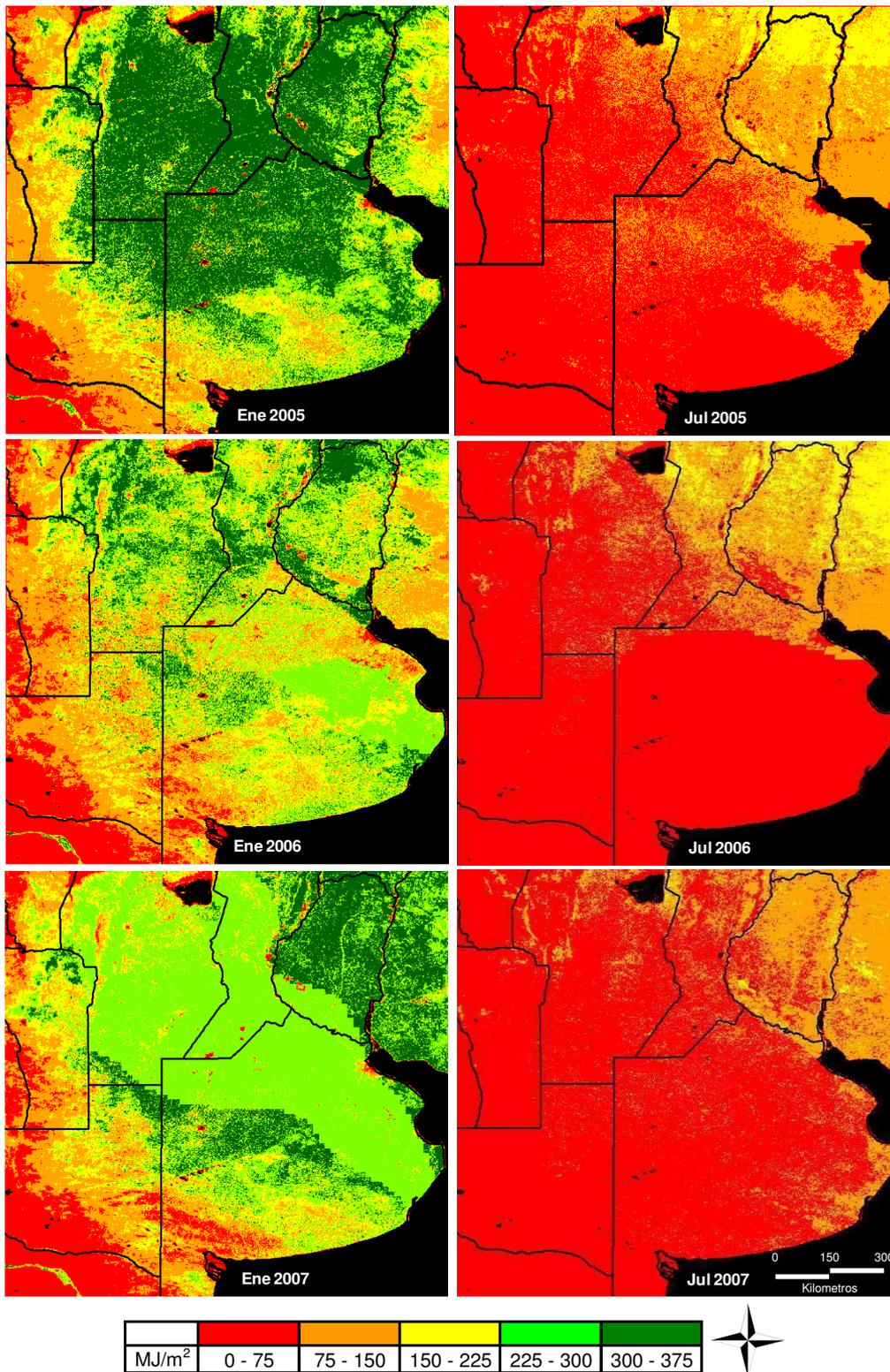


Figura 28: Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (APAR) (MJ/m²) por la vegetación para la Región Pampeana. Meses de Enero (panel izq.) y Julio (panel der.) para los años 2005 a 2007.

Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA)

La PPNA estimada mensual varió estacionalmente según el patrón de las condiciones ambientales para cada período del año. Los mayores valores se hallaron en primavera-verano (Figura 29, paneles de la izq.) en el centro-norte de la región alcanzando valores de entre los 1000 a 1800 kg/ha mes. En otoño-invierno, los valores fueron menores (Figura 29, paneles de la der.), alcanzando como máxima PPNA valores entre los 300 a 1000 kg/ha mes al noreste de la región (principalmente en la pcia. de Entre Ríos).

La PPNA anual para el año 2005 fue menor en el suroeste de la región no superando los 5800 kg/ha año. Hacia el noreste, la PPNA fue aumentando hasta alcanzar valores de 14500 kg/ha año en algunas zonas de Buenos Aires, Santa Fe y Entre Ríos. Este patrón espacial se presentó también para los años 2006 y 2007 (Figura 30).

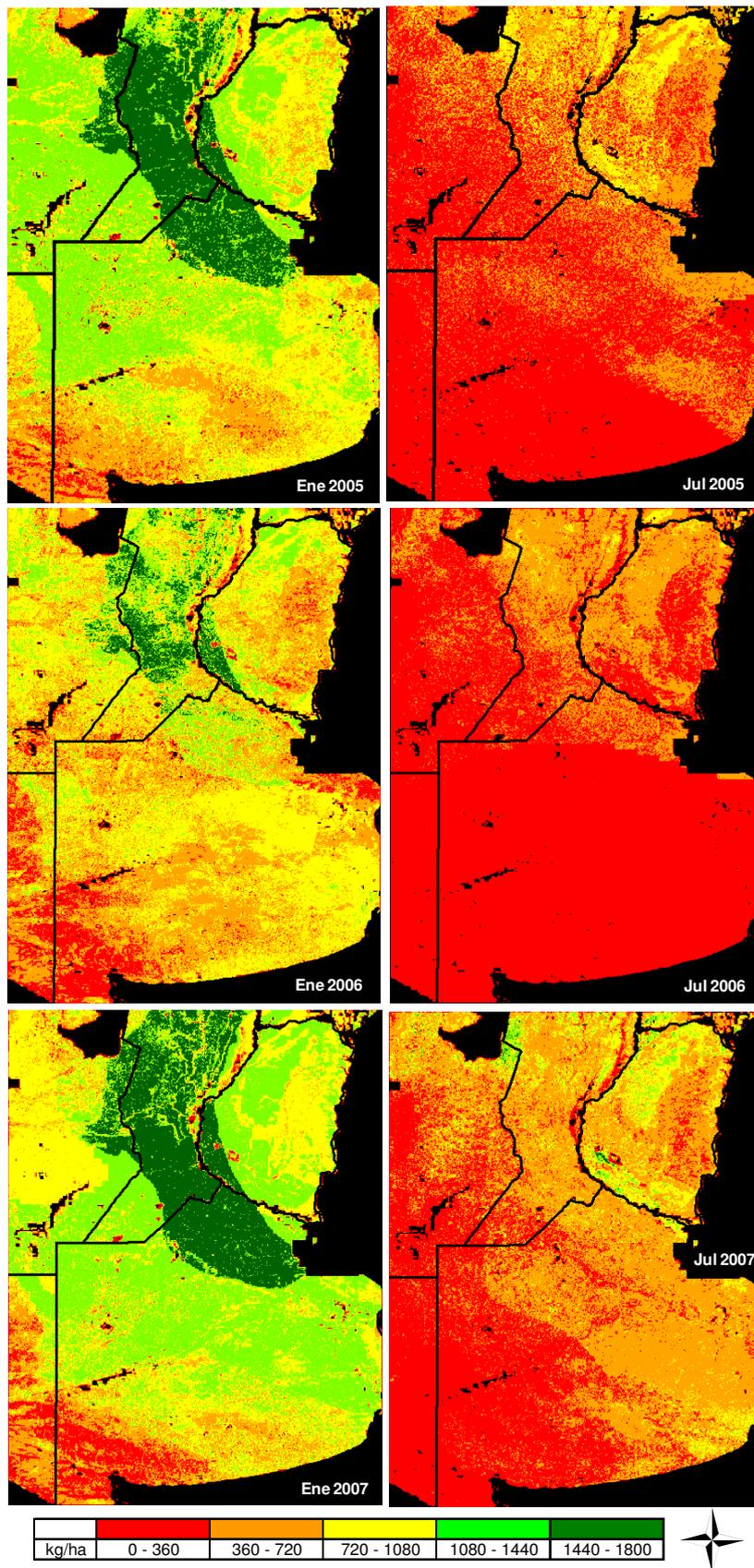


Figura 29: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) mensual (kg/ha) para la Región Pampeana. Meses de Enero (panel izq.) y Julio (panel der.) para los años 2005 a 2007.

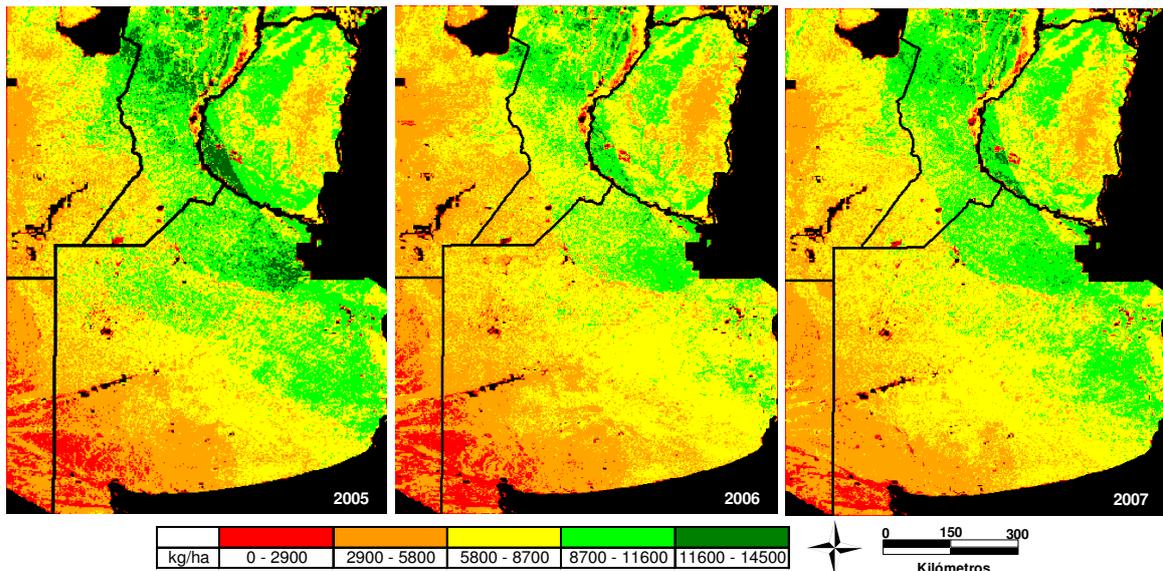


Figura 30: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) anual (kg/ha) para los años 2005 a 2007.

Validación

El nivel de ajuste entre la PPNA estimada y la $PPNA_{\text{campo}}$ fue bajo (Figura 31). Ambos modelos (EUR variable y EUR fija) sobreestimaron los valores observados a bajas productividades mientras que la subestimaron a altas producciones de biomasa. Por otro lado, la PPNA estimada a través de nuestro modelo de EUR variable presentó un nivel de ajuste menor cuando se correlacionaron con la PPNA observada ($R^2=0.25$) que con el modelo de la EUR fija ($R^2=0.30$). Sin embargo, cuando se extrajo uno de los 2 sitios que se encuentran en la misma regionalización de EUR, el modelo presentó mayores R^2 (0.49 cuando se extrajo Cebadilla y 0.29 cuando se extrajo Festuca).

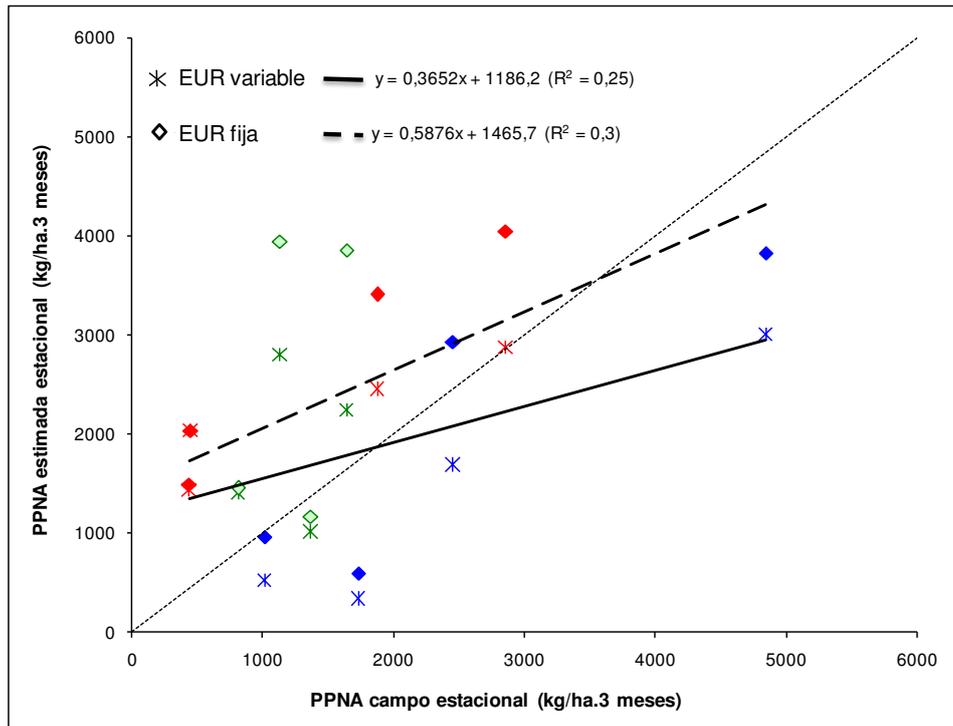


Figura 31: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) estimada anual en función de la PPNA anual observada a campo (datos otorgados por el IFEVA, FAUBA) para tres sitios con pasturas. EUR fija = 0.48 g/MJ; EUR variable = 0.48 g/MJ (N1W1), 0.34 g/MJ (N1W0) 0.32 g/MJ (N0W1) y 0.26 g/MJ (N0W0). Rojo: festuca, Azul: pastura y Verde: cebadilla.

Cuando la PPNA estimada con la EUR variable se comparó con la PPNA obtenida del modelo de Sala et al. (1998) ($PPNA_{pp}$) se observó un mayor nivel de ajuste ($R^2 = 0.52$) en relación a aquel que utiliza una EUR fija ($R^2 = 0.35$). En ambos casos, la PPNA fue sobrestimada en, por lo menos, un 50% (Figura 32).

Finalmente, cuando la estimación de la PPNA de ambos modelos de EUR (variable y fija) se compararon con la PPNA estimada por el modelo CASA (Imhoff et. al. 2004), también se observaron mayores niveles de ajuste utilizando la EUR variable según las características hídricas y nutricionales de la región ($R^2 = 0.45$ para EUR variable y 0.19 para EUR fija). En este caso, la PPNA fue subestimada con ambos modelos (Figura 33 y 34).

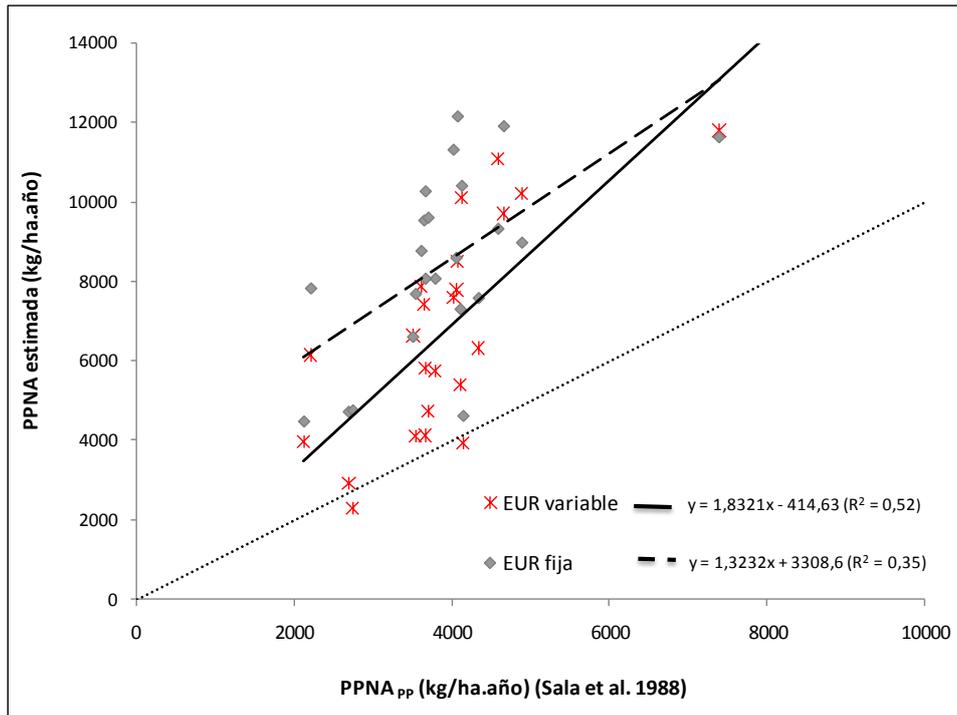


Figura 32: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) estimada anual en función de la PPNA anual observada por el modelo de Precipitaciones (Sala et al. 1988). EUR fija = 0.48 g/MJ; EUR variable = 0.48 g/MJ (N1W1), 0.34 g/MJ (N1W0) 0.32 g/MJ (N0W1) y 0.26 g/MJ (N0W0).

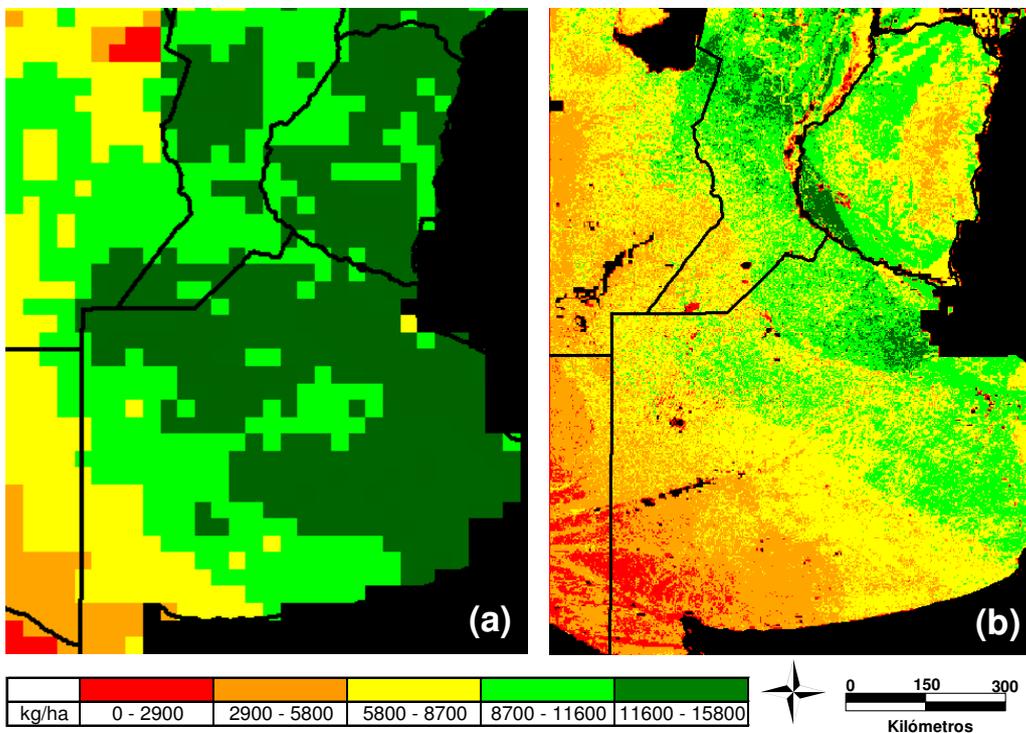


Figura 33: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) anual en kg/ha para la región de estudio. (a) observada según Imhoff et al. (2004) y (b) estimada para el año 2005 con el modelo de EUR variable según las características hídricas y nutricionales.

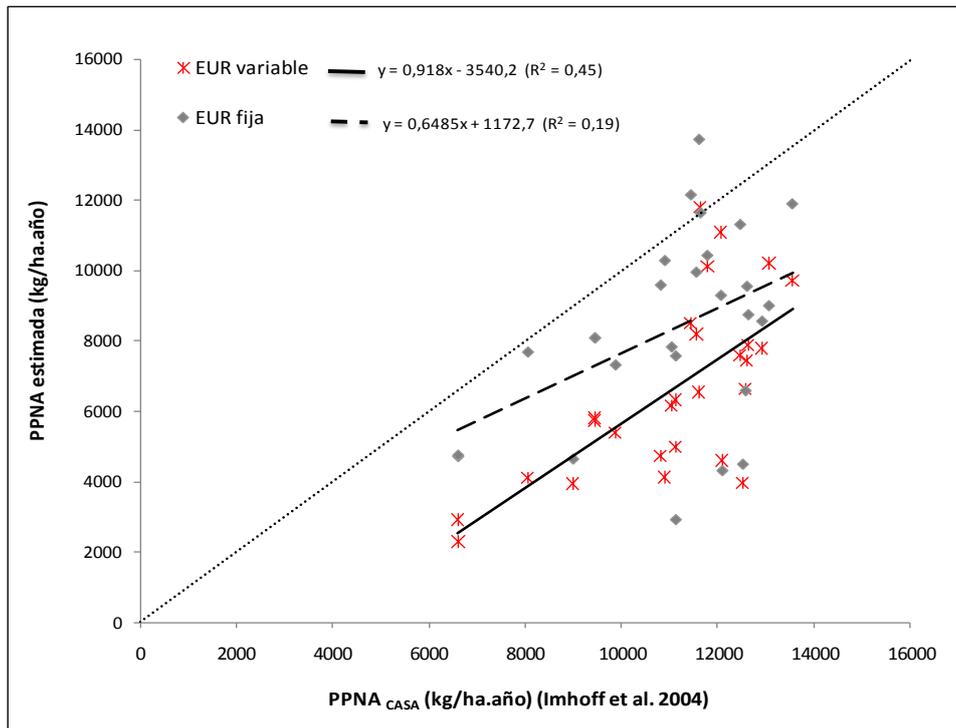


Figura 34: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) estimada anual en función de la PPNA anual observada por el modelo CASA (Imhoff et al. 2004). EUR fija = 0.48 g/MJ; EUR variable = 0.48 g/MJ (N1W1), 0.34 g/MJ (N1W0) 0.32 g/MJ (N0W1) y 0.26 g/MJ (N0W0).

4. Discusión

Los factores esenciales para el crecimiento de la vegetación - y por lo tanto para la Productividad Primaria Neta aérea (PPNA) - son la radiación, el agua, la temperatura, los nutrientes y el dióxido de carbono. Cualquier esfuerzo serio para estimar la PPNA de la vegetación debe tener en cuenta el impacto de dichos factores (Daughtry et al. 1985). La ecuación del modelo de eficiencias de Kumar & Monteith (1982) para estimar la PPNA tiene como componentes variables relacionadas con la radiación solar (PAR), las características morfológicas de la vegetación y la eficiencia de conversión de la energía solar a materia seca. Es indispensable conocer los efectos de los factores bióticos y abióticos que pueden influir sobre ellas para obtener estimaciones precisas de la PPNA.

- Fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (fPAR) y su relación con el índice verde normalizado (NDVI)

Nuestra primera predicción establecía que el fPAR se vería principalmente afectado por el estrés hídrico. Sin embargo, los valores de fPAR alcanzados en esta tesis a finales del ensayo (fase de floración) fueron afectados negativamente por la falta de nitrógeno en las especies C_3 (invernales) mientras que las C_4 (estivales) no fueron afectadas por ningún recurso. Si bien este resultado contradeciría esta primera predicción, cuando se analizó la dinámica temporal del fPAR se observó que en las especies C_4 , los tratamientos con déficit hídrico presentaron menores valores. De esta manera, los valores de fPAR presentaron una mayor susceptibilidad a las condiciones de estrés hídrico en las especies C_4 frente a las condiciones de estrés nutricional. Estos resultados son similares a los hallados por Turner et al. (2002) en condiciones contrastantes de crecimiento. Sin embargo, queda en evidencia que el recurso limitante durante los meses estivales fue el agua mientras que en los meses invernales, con menor demanda evaporativa, los nutrientes se transformaron en el recurso más importante que limitó el crecimiento foliar en la vegetación. Es importante tener en cuenta que el establecimiento del estrés hídrico para las especies de verano e invierno probablemente haya sido diferente y por ello, los efectos no hayan sido tan marcados sobre todo en las especies de invierno. Sin embargo, las condiciones logradas en estos ensayos no

difieren de lo que ocurre en condiciones naturales para la región pampeana donde las deficiencias hídricas suelen ocurrir predominantemente en los meses estivales.

La arquitectura del canopeo es una de las características de la vegetación que influye directamente en la cantidad de radiación interceptada. En este sentido, Myneni & Williams (1994) observaron mediante ensayos de simulación que las especies planófilas presentaban mayores valores de fPAR que aquellas erectófilas para todo el gradiente de porcentaje de cobertura del suelo. Nuestras dos especies (*L. perenne* como erectófila y *D. glomerata* como planófila), no presentaron diferencias en los valores finales cuando ambas crecieron con acceso libre a los recursos hídricos y nutricionales. Cuando por lo menos un recurso limitó el crecimiento, los valores finales de fPAR fueron similares para las dos especies pero difirieron en la evolución temporal durante el ensayo. *D. glomerata* exhibió menores valores de fPAR que *L. perenne* durante todo el ensayo. Si bien estos resultados no coinciden con aquellos presentados por Myneni & Williams (1994), esta diferencia podría deberse a que, en general y durante todo el ensayo, la tasa de crecimiento absoluto de *L. perenne* fue mayor que la de *D. glomerata* para un mismo período de tiempo. Por ejemplo, a los 77 días después de la emergencia, los canopeos de *L. perenne* presentaron en promedio 104 g de biomasa aérea seca mientras que *D. glomerata* solo 56 g. Esta mayor tasa de crecimiento se ve reflejada en un mayor porcentaje de cobertura de suelo reflejada en los altos valores de fPAR (Figura 35). Por último, la especie planófila presentó una relación significativa entre fPAR-NDVI en todos los tratamientos mientras que la especie erectófila no presentó relación significativa en aquellos tratamientos con baja disponibilidad de nitrógeno (N0), resultando más afectada así por las deficiencias nutricionales. Nuestra segunda hipótesis establecía que la especie planófila presentaría mayores valores de fPAR que la erectófila para un mismo valor de biomasa aérea, modificando la pendiente de la relación fPAR-NDVI entre ambas arquitecturas. Sin embargo, en contraposición a nuestra segunda hipótesis, ambas especies no presentaron pendientes significativamente diferentes a pesar de las diferencias en sus arquitecturas. Por ello, cuando se agruparon los datos de los tratamientos, no se observaron diferencias significativas entre ambas.



Figura 35: Canopeos en óptimas condiciones de crecimiento a los 77 días después de la emergencia. (a) *D. glomerata* (planófila) y (b) *L. perenne* (erectófila).

En cuanto a la forma de la relación fPAR-NDVI, en esta tesis se hallaron, en general, mayores coeficientes de determinación (R^2) en la relación logarítmica que en la lineal en todos los tratamientos y especies. Estos resultados concuerdan con trabajos anteriores que exponen que en condiciones de cobertura casi completa por la vegetación la relación entre el NDVI y el fPAR deja de ser lineal (Bartlett et al., 1990) y puede ser ajustada con ecuaciones exponenciales (Hatfield et al. 1985, Qin et al. 1998, Baret & Guyot 1991, Potter et al. 1993 Sellers et al. 1994, Viña & Gitelson 2005). En este sentido, algunos autores demostraron que el NDVI se satura a valores altos de fPAR (generalmente con valores de LAI superiores a 3) (ej. Sellers et al. 1994). La explicación aceptada de la saturación es que en una densa vegetación, la cobertura foliar se aproxima al 100% mientras que la biomasa y el LAI continúan en aumento. Curran (1983) puntualiza que la región asintótica pertenece a una superficie casi completamente cubierta por hojas. Comúnmente, la vegetación llega al 100% de cobertura del canopeo alrededor de las fases medias vegetativas pero continúa acumulando biomasa hasta llegar a la fase crítica del crecimiento (Thenkabail et al. 2000).

Analizando el efecto de los recursos sobre la relación fPAR-NDVI, tanto en *L. perenne* como *C. dactylon* no se observó relación significativa en aquellos tratamientos con baja disponibilidad de nitrógeno (N0). Las especies más afectadas por la insuficiencia en nitrógeno (sin importar las condiciones hídricas) en la relación fPAR-NDVI fueron las C_3 pero en general, en todas las especies se observaron menores ajustes entre ambas variables en estos tratamientos (NOW1 y NOW0). La deficiencia nutricional resulta en la clorosis (amarillamiento) de las hojas debido a la fuerte caída en

el contenido de clorofila disminuyendo los niveles de fotosíntesis (Choudhury 1987). Por lo tanto, los tratamientos N0 al no ser fertilizados presentaron mayor material senescente que los N1 y, consecuentemente el nivel de ajuste de la relación del NDVI con el fPAR fue menor. En nuestros ensayos, las dos especies que no presentaron relación en los tratamientos N0 (*L. perenne* y *C. dactylon*) fueron las que mayor cantidad de material senescente presentaron durante el ensayo.

La única especie que presentó diferencias significativas en la pendiente de la relación fPAR-NDVI entre tratamientos fue la sometida a defoliación inicial (*P. dilatatum*), excepto entre NIW1 y N0W1. No se observaron diferencias significativas en las pendientes entre los tratamientos en ninguna de las especies que crecieron desde semilla (*C. dactylon*, *L. perenne* y *D. glomerata*) aunque la fertilización (N1) aumentó el nivel de ajuste. Por lo tanto, las limitaciones en los recursos no modificaron significativamente la relación entre ambas variables. Estos resultados coinciden con los primeros estudios que establecieron relaciones directas entre la información espectral y el fPAR (Pearson et al. 1976, Tucker 1979 en Choudhury 1987) que hallaron que las condiciones de crecimiento contrastantes no afectaban sustancialmente la fuerte correlación que existe entre ambas variables (Joel et al. 1997, Gamon et al. 1995 en Joel et al. 1997). Bajo óptimas condiciones de crecimiento, las diferencias más fuertes halladas en esta tesis entre las pendientes de la relación solo se encontraron entre *P. dilatatum* (especie sometida a defoliación inicial) y las otras tres especies en aquellas plantas.

Dado que no se encontraron diferencias significativas en las plantas que crecieron bajo diferentes condiciones de crecimiento, la relación general tomando en cuenta todas las especies presento buen ajuste. Por lo tanto, las diferencias encontradas en este trabajo en las pendientes de la relación fPAR-NDVI y su significancia bajo diversas situaciones de crecimiento, pueden no influir fuertemente en la estimación del fPAR mediante índices espectrales como el NDVI cuando se utilizan imágenes con baja resolución espacial. Por ello, este trabajo que se llevó a cabo en diferentes situaciones de estrés (hidrológicas y nutricionales) y arquitecturas de canopeo comunes en los sistemas naturales, nos anima a utilizar la información de la teledetección espacial de resolución moderada, como los productos MODIS. Estos productos integran la información espacial del fPAR en píxeles de 250 x 250 m, que contienen diferentes estrategias y condiciones de crecimiento (Fensholt et al. 2004, Olofsson & Eklundh 2007). Sin embargo, si se necesitaran resultados muy detallados o una porcentaje

importante de la zona de estudio presentara condiciones de crecimiento altamente estresadas, sería importante tener en cuenta que la estimación de fPAR tendrá una precisión limitada ya que en dos de las cuatro especies estudiadas, no se encontraron relaciones significativas en el tratamiento con deficiencias en agua y nutrientes. En consecuencia, las variables estimadas a partir de fPAR tendrán una gran imprecisión. Es por ello que debe tenerse en cuenta información complementaria para corregir los cálculos que se requieren en cada caso especial.

Por último, es interesante recalcar que Ruimy et al. (1994) propuso un modelo general con bases empíricas para estimar el fPAR a partir de índices de vegetación, utilizando particularmente el NDVI ($fPAR = 1.25 \text{ NDVI} - 0.10$). En nuestros resultados, solo *P. dilatatum* (especie sometida a defoliación inicial) fue la especie que presentó una pendiente similar (promedio de todos los tratamientos $\beta = 1.26$) aunque presentó ordenadas al origen positivas en todos los casos ($\alpha = 1.07$). Sin embargo, la relación general propuesta por Ruimy se basa en datos correspondientes desde desiertos hasta bosques ecuatoriales. Nuestra relación general ($fPAR = 0.83 \log NDVI + 0.91$) obtenida específicamente para especies de pasturas y pastizales, puede resultar muy útil para estimar la PPNA de los mismos a partir de información espectral. Resultaría interesante para análisis posteriores, observar las diferencias halladas en la estimación del fPAR mediante ambas ecuaciones.

➤ Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR)

Los valores de la EUR oscilaron entre 1,02 y 2,83 g / MJ en las especies que crecieron desde semillas y entre 2,61 a 5,2 g/MJ en las plantas con defoliación inicial. Bajo óptimas condiciones hídricas y nutricionales de crecimiento (tratamiento control: N1W1), no se halló una alta variación en los valores de la EUR entre especies (2,32 - 2,83 g/MJ) en las plantas crecidas desde semillas. Estos valores concordaron con datos publicados anteriormente. Por ejemplo, Monteith (1977) citó un valor de 2,8 g/MJ para cultivos sin estrés mientras que Joel et al. (1997) reportaron valores en girasoles entre 1,66 a 2 g/MJ en óptimas condiciones de crecimiento. Kiniry et al. (2007) han encontrado valores de EUR entre 1,01 a 2 g/MJ en *Cynodon dactylon*, mientras que nuestros resultados para esta especie variaron entre 1,75 a 2,57 g/MJ dependiendo de los tratamientos.

Sin embargo, las restricciones en agua y nitrógeno impuestas a las plantas afectaron los valores de EUR. Analizando el porcentaje de disminución de cada tratamiento respecto al de óptimas condiciones dentro de cada una de las especies, los valores de la EUR disminuyeron en porcentajes similares en la especie C_3 *D. glomerata* (en promedio 51%) cuando se aplicó una restricción, ya sea de nitrógeno o agua, mientras que *L. perenne* se afectó un 10% más por la ausencia de N. Por otra parte, la EUR de las especies C_4 disminuyeron un 18% más por las restricciones en agua que en N. Los menores valores de EUR se hallaron en aquellas plantas que fueron sometidas a restricciones en ambos recursos. Las disminuciones en la EUR cuando las plantas son sometidas a restricciones en estos recursos pueden deberse, por un lado, a que el menor contenido de N en las hojas limita la tasa de saturación de la luz para el proceso de la fotosíntesis (Field & Mooney 1986, Sinclair & Horie 1989). Por otro lado, la falta de agua puede reducir el área foliar, producir el encartuchamiento de las hojas para reducir al mínimo la transpiración y promover la senescencia temprana (Akmal & Janssen 2004) disminuyendo aún más la EUR.

Las restricciones en nitrógeno o en agua redujeron las eficiencias en porcentajes similares ya que no se observaron diferencias significativas en las pendientes entre ambas deficiencias (N0W1 y N1W0). Por lo tanto, la tercera predicción de la sección I que establecía que el nitrógeno (N) sería el factor más importante en limitar la EUR no se cumplió. A pesar de ello, el impacto de las deficiencias en N fue más importante en las especies C_3 que en las C_4 . Las deficiencias nutricionales (N0W1) redujeron la EUR respecto al tratamiento de control (N1W1) en un 45% en las especies C_3 (*L. perenne* y *D. glomerata*) y en un 4% en la especie C_4 (*C. dactylon*) mientras que el estrés hídrico (N1W0) redujo la EUR en un 39% y 19%, respectivamente. Cuando las plantas crecieron con limitación en ambos recursos (N0W0), se redujo significativamente la eficiencia, el 58% en las especies C_3 y el 22% en la especie C_4 . Este resultado coincidió con aquellos encontrados por de Field et al. (1995) en el que la EUR estimada por el modelo CASA fue un 47% menor en las simulaciones multiestrés. En las mismas condiciones, Akmal y Janssen (2004) encontraron que la EUR calculada teniendo en cuenta la biomasa total (aérea y subterránea) disminuyó un 21-53% en las plantas de ryegrass (*L. perenne*) mientras que Joel et al. (1997) informaron de que la EUR aérea disminuyó un 32-37% en girasol.

Comparando entre especies C_3 y C_4 crecidas desde semilla, encontramos que la especie C_4 presentó significativamente mayor EUR sólo cuando por lo menos un recurso

limitó el crecimiento, ya se agota el agua o N. A pesar de la afirmación de que las especies C_4 son más eficientes que las C_3 en convertir la radiación solar en biomasa (Lambers et al. 1998, Chapin et al. 2002), no se encontraron diferencias significativas en la EUR cuando las plantas crecieron con altas disponibilidades de agua y nitrógeno (N1W1 tratamiento, el control). En el tratamiento con restricciones hídricas, las especies C_4 presentaron mayores valores de EUR. Cuando sólo se restringió la disponibilidad de nutrientes, los valores de EUR fueron similares entre la especie C_4 y una de las C_3 (*L. perenne*) mientras que la otra especie C_3 presentó valores menores. Cuando ambos recursos limitaron el crecimiento, la especie C_4 presentó los mayores valores de EUR. Estos resultados concuerdan parcialmente con nuestra cuarta predicción ya que se esperaba que en cualquier condición, las especies C_4 presentaran mayor eficiencia que las C_3 . El uso del modelo de eficiencias de Monteith junto con la información satelital para estimar la productividad primaria neta (PPN) no generaría resultados sesgados si se utilizara un único valor constante de EUR para especies C_3 y C_4 cuando las plantas tienen pleno acceso a los recursos esenciales. Sin embargo, las condiciones ambientales en los sistemas naturales en general son inferiores a las óptimas en algún recurso. En los pastizales templados, la combinación de factores como la sequía, la fertilidad del suelo y la intensidad de pastoreo generan una amplia gama de ambientes que son ocupados por una combinación de especies características (Sala et al. 1996). Si las diferencias en la EUR son ignoradas, esta heterogeneidad espacial en las condiciones del medio ambiente y la composición de especies puede dar lugar a estimaciones erróneas de la PPN cuando se utilizan datos de satélite.

Si bien algunos resultados hallados en bibliografía señalan que la posición vertical de las hojas aumentaría la capacidad de las plantas para absorber la radiación solar (Colwell 1974, Jackson & Ezra 1985), en nuestros ensayos no observamos diferencias significativas en las EUR entre las dos especies con diferente arquitectura de canopy (*L. perenne* y *D. glomerata*) en ninguno de los tratamientos analizados. Probablemente, las diferencias citadas en bibliografía se observen en especies con ángulos de inserción foliar más contrastantes que las dos especies aquí utilizadas. Por otro lado, varios autores han demostrado que el pastoreo o las plantas defoliadas pueden presentar igual o incluso mayores tasas de crecimiento absoluto debido a una respuesta compensatoria de crecimiento (McNaughton 1983, Belsky 1986, Oesterheld, 1992). En este trabajo, las plantas con defoliación previa de *P. dilatatum* alcanzaron los valores más altos de EUR en todos los tratamientos (2,61 a 5,2 g/MJ) y significativamente diferentes entre sí (p

<0,05). Además, las diferencias fueron significativas con las otras 3 especies crecidas desde semilla, resultado que concuerda con la quinta hipótesis propuesta en este trabajo. Este hecho puede deberse a que la tasa de crecimiento puede ser mayor en las plantas con defoliación que en aquellas que crecen de las semillas, aumentando la EUR y la promoviendo una respuesta sobrecompensatoria (Belsky 1986). En esta especie, los tratamientos N1W0 y N0W1 redujeron los valores de la EUR en un 46% y un 25% respecto al tratamiento control, respectivamente. En el tratamiento multiestrés, la EUR se redujo en un 50%. Por lo tanto, las condiciones de crecimiento deficientes en ambos recursos disminuyeron la EUR un 50% en promedio y alrededor del 30% cuando solo un recurso fue limitante (agua o N).

En los ensayos multiespecíficos con parcelas a cielo abierto, a pesar de que los tratamientos no tuvieron efectos directos sobre los valores de PPNA debido a la alta variabilidad entre las muestras, sí se pudieron detectar diferencias significativas en los valores de APAR y de eficiencia. Los valores de EUR variaron entre 0.63 y 1.94 g/MJ. Otras investigaciones que estudiaron pastizales semiáridos encontraron valores de 0.29 g/MJ (Nouvellon et al. 2000), mientras que los valores de Paruelo et al. (1999) varían entre 0.25 a 0.5 g/MJ. En nuestro país, Piñeiro et al. (2006) presentaron valores de 0.42 – 0.52 g/MJ para los pastizales de la zona de Magdalena y Laprida en la cuenca del Salado. Para el caso de las pasturas perennes húmedas, Le Roux et al. (1997) han calculado un valor de 1.02 g/MJ, 1.05 g/MJ según Mougín (1995) y 0.81 g/MJ según Hanan (1995). Los valores hallados en este ensayo se asemejaron más al grupo de pasturas. Es importante recalcar que, si bien en el área de estudio se sembró una pastura compuesta por sólo cuatro especies forrajeras típicas de la Llanura Pampeana, la composición florística finalmente obtenida resultó muy variada debido a la instalación de malezas provenientes de los alrededores de la parcela experimental. Es por ello que cada parcela obtuvo finalmente una composición florística particular. Suponemos además que los tratamientos han influido directamente sobre la composición florística final de las parcelas ya que la mayor frecuencia de corte promovió nuevas colonizaciones debido a la apertura del canopy. Como consecuencia de la ausencia de corte, la vegetación pudo absorber mayor cantidad de radiación (mayores valores de APAR). Evidentemente la dosis de nitrógeno con la que se fertilizó fue insuficiente, ya que no se detectó un aumento en la PPNA ni en los valores de APAR. Sin embargo, sí se detectaron diferencias en los valores de EUR de las parcelas fertilizadas vs. no fertilizadas, aunque opuestos a lo esperado (mayor eficiencia en aquellas deficientes en

nitrógeno). Esto podría deberse a las diferencias en la composición florística, tal vez inducidas por la diferencia en la disponibilidad de nitrógeno, al menos inicialmente, luego de la fertilización. Las diferencias más claras y marcadas para los valores de EUR fueron las encontradas entre las parcelas cortadas y las no cortadas, presentando los mayores valores aquellas sometidas a cortes. Esto nos muestra cómo el pastoreo puede aumentar la eficiencia en el uso de la radiación de la vegetación, probablemente debido al estado más joven de los tejidos fotosintéticos y a la ausencia de acumulación de material senescente. Las parcelas con mayor frecuencia de corte llegaron a tener una eficiencia de 1.93 g/MJ (en el caso de las no fertilizadas), una vez y media más que las no cortadas.

La variabilidad en cuanto a los valores de eficiencia, pone de manifiesto la importancia de tener buenas estimaciones de este parámetro para estimar la PPNA, que se encuentra lejos de ser constante en el tiempo y entre tipos de vegetación, aun dentro de un mismo tipo fisonómico como son los pastizales. Además, es esencial tener en cuenta si el objetivo es estimar la producción de biomasa total o sólo aérea ya que las deficiencias hídricas o nutricionales puede modificar los patrones de traslocación de biomasa desde los tallos hacia las raíces, pudiendo afectar la EUR aérea (Akmal & Janssen 2004, Nouvellon et al. 2000). Esta cuestión resulta particularmente importante a la hora de estimar la cantidad de carbono ya que se debería utilizar un valor de EUR estimado considerando la biomasa total.

Otro tema de relevancia es que la metodología para calcular la eficiencia todavía se mantiene en debate dentro de la comunidad científica. Por ejemplo, según Verón et al. (2005), cuando la pendiente provista por el análisis de Regresión Lineal no pasa por el origen, no puede definirse realmente como la EUR sino como la eficiencia máxima de utilización del recurso. Sin embargo, en algunos casos la pendiente ha sido igualada a la eficiencia en el uso del recurso (Noy Meir 1973, Lambers et al. 1998, Paruelo et al. 1999, Lauenroth et al. 2000, Chapin et al. 2002). Siendo la ordenada al origen negativa (como en estos resultados), es importante tener en cuenta que los valores de EUR no permanecen constantes sino que aumentan asintóticamente hacia el valor de la pendiente (Verón et al. 2005). En este caso y para ajustarnos a la definición de EUR, se decidió forzar la regresión por cero aún cuando la ordenada al origen fuera significativamente diferente. De todas formas, cabe señalar que esto solo ocurrió en tres de los cuatro tratamientos y solo en la especie *C. dactylon*.

Las estimaciones de la EUR varían considerablemente en la literatura debido probablemente a diferencias en las duraciones temporales de los ensayos, a las diferentes escalas espaciales, técnicas de medición, diseños experimentales y métodos de estimación de la EUR (Bradford et al. 2005). Algunos estudios cuantifican la EUR para períodos cortos (estación de crecimiento o menores) y a nivel de parcela. Otros trabajan a escalas espaciales mayores, como distritos o regiones tomando períodos anuales de crecimiento. Las discrepancias en los valores de EUR publicados aumentan cuando se comparan aquellos valores estimados en ensayos experimentales con los estimados a campo. Nuestros valores hallados en los ensayos monoespecíficos variaron entre 1.02 y 5.2 g/MJ mientras que en los ensayos multiespecíficos con parcelas a cielo abierto variaron entre 0.63 y 1.94 g/MJ. Además, por ejemplo, en Piñeiro et al. (2006) las estimaciones de EUR aérea generadas mediante cosecha de biomasa aérea para pastizales y pasturas en la Pampa inundable variaron estacionalmente entre 0,2 y 1,2 g/MJ. Ruimy et al. (1994) reportó tres valores de la EUR tomados de la bibliografía para pastizales templados con una media de 0,84 g/MJ. Paruelo et al. (1997) encontraron valores de 0,48 g/MJ para una amplia gama de pastizales de las Grandes Llanuras de los EE.UU. a partir de datos de PPN aérea estimada con datos de NDVI. Además, los valores de EUR generados a partir de diferentes modelos - como el CASA y Miami NPP/GCM - oscilan entre 0,27 y 0,49 g/MJ (Field et al. 1995). Por lo tanto, los valores de la EUR parecen disminuir cuando las estimaciones se obtienen a gran escala y por este motivo se decidió adoptar una EUR de 0.48 g/MJ para realizar las estimaciones a escala regional. Estas diferencias podrían deberse a la interacción de múltiples factores como la escala espacial y temporal en las estimaciones, diferentes factores de estrés que actúan en conjunto, las diferencias en la composición florística incluyendo especies con diferentes caminos metabólicos y estrategias de crecimiento, presencia de ganado o, incluso, la existencia de nuevas propiedades emergentes características de escalas regionales.

Analizando la validación de nuestro modelo de estimación de PPNA con EUR variable, observamos que el nivel de ajuste fue bajo al comparar las estimaciones con los valores de productividad observados a campo. Esto pudo deberse a que sitios utilizados se encuentran en las mismas categorías: Festuca y Cebadilla en N1W0 en primavera-verano y N1W1 en otoño-invierno; Pastura siempre en N1W0. Esto indica que los datos observados de PPNA no captaron la variabilidad requerida en las condiciones ambientales para realizar una validación apropiada y esto se evidencia

cuando al sacar uno de los sitios, el nivel de ajuste aumenta ($R^2 = 0.49$ cuando se extrajo Cebadilla y 0.29 cuando se extrajo Festuca). Utilizando datos que abarcaron todas las condiciones ambientales de la región (estimaciones de PPNA obtenidos por el modelo CASA y por el modelo de Precipitaciones), el nivel de ajuste aumentó notablemente. De todas formas, sería interesante realizar una validación apropiada del modelo utilizando más datos de PPNA observada a campo que abarquen toda la gama de condiciones ambientales estudiadas en esta tesis. Por otro lado, es importante recalcar que los datos estimados con nuestro modelo son superiores a aquellos estimados a campo y reportados en bibliografía para la zona de estudio. Por ejemplo, Clavijo et al. (2007) reportaron datos de 7853 kg/ha año para un establecimiento ganadero ubicado en el partido de Ayacucho (perteneciente a la Depresión del Salado) mientras que Vecchio et al. (2008) presentan valores de 3776.5 kg/ha año para el partido de Magdalena (Pampa deprimida). Nuestros valores de PPNA estimada anual para estas dos zonas se encuentran entre los 5800 - 11600 kg/ha. Es por ello que la comprensión de los procesos ecológicos a gran escala, que actúan sobre la eficiencia para convertir la radiación solar en biomasa, sigue siendo un reto importante para obtener datos precisos de la PPN aérea a escala regional, principalmente en pastizales de manera tal de poder regular sustentablemente el manejo del ganado.

5. Principales Conclusiones

Sabiendo que con ausencia de factores que limiten el crecimiento (bióticos o abióticos), la productividad primaria neta (PPN) depende solo de la cantidad de radiación absorbida por el canopy, cuando existe algún factor limitante para el crecimiento - como típicamente sucede en los ecosistemas de pastizal - la estimación de la PPN aérea (PPNA) debe realizarse teniendo en cuenta el efecto que estos factores producen sobre la vegetación estudiada. En esta tesis, se estudió el efecto de las deficiencias hídricas y nutricionales sobre los parámetros del modelo de eficiencias de Kumar & Monteith para la estimación de la PPNA: la eficiencia de conversión de radiación en materia seca (EUR) y la relación existente entre la fracción de radiación interceptada (fPAR) y el índice verde normalizado (NDVI) ya que es común estimar el fPAR a través del NDVI. En este caso, tanto la relación fPAR-NDVI como la EUR fueron afectadas por la escasez de recursos tal como se ha citado en trabajos previos (Turner et al. 2002). En las condiciones limitantes impuestas en estos ensayos, las principales diferencias se hallaron entre las óptimas condiciones de crecimiento y las deficientes en ambos recursos por lo cual la variación más importante dentro de una misma especie sería entre situaciones muy contrastantes.

En general, la relación fPAR-NDVI se ajustó más a una relación logarítmica que a una lineal en todas las especies y tratamientos. Las limitaciones en los recursos no modificaron significativamente la relación aunque los mayores niveles de ajuste se presentaron en aquellas plantas con alta disponibilidad de nitrógeno (N). En algunos casos, la relación se perdió con ausencia de este recurso. Las diferencias más fuertes en la pendiente de la relación, se hallaron entre la especie sometida a defoliación inicial y las que crecieron desde semillas pero solo bajo óptimas condiciones de crecimiento. De todos modos, las diferencias aquí halladas pueden tener poca influencia en la estimación del fPAR mediante índices espectrales como el NDVI cuando se utiliza información espectral proveniente de satélites con baja resolución espacial. Por ejemplo, el sensor MODIS brinda información en píxeles de 250 x 250 km que pueden incluir vegetación con diferentes grados de estrés, caminos metabólicos, arquitecturas de canopy e intensidad de pastoreo. En este caso, el uso de la relación general (que agrupó especies y tratamientos) hallada en esta tesis resultaría útil ya que fue relativamente buena, con un R^2 (0.63) aceptable.

Por otro lado, las restricciones en agua y N impuestas a la plantas afectaron negativamente la EUR. Las limitaciones en estos dos recursos influyeron de manera similar en la EUR cuando actuaron por separado pero el efecto fue mayor cuando actuaron ambos juntos. Bajo condiciones óptimas de crecimiento, no hubo diferencias significativas en la EUR entre especies C_3 y C_4 ni entre diferentes arquitecturas de canopeo. Las diferencias halladas en la EUR entre las especies C_3 y C_4 fueron significativas solo cuando por lo menos un recurso limitó el crecimiento. Además, el efecto de la defoliación aumentó significativamente la EUR diferenciándolas entre los tratamientos aplicados. Dado que las condiciones ambientales en los sistemas naturales -especialmente en los pastizales templados de nuestro país- son subóptimas en algún recurso y generalmente utilizados para la actividad ganadera- ignorar las diferencias podría dar lugar a estimaciones sesgadas de la PPN cuando se utiliza el modelo de eficiencias.

Por último, nuestro modelo de EUR variable según las condiciones hídricas y nutricionales mejoró las estimaciones de la PPNA en comparación con aquel modelo que utiliza un valor de eficiencia fija para esta región de estudio. Sin embargo, es necesario continuar mejorando estos modelos para la obtención de estimaciones precisas de la PPNA ya que es una variable potencialmente útil para generar planes regionales públicos de uso sustentable de los recursos ganaderos, para la toma de decisiones más inmediatas en cuanto al manejo del pastoreo en los sistemas ganaderos o para monitorear el estado general de un ecosistema natural (Running et al. 2004, Paruelo 2008).

.....
Lic. Piedad M. Cristiano

.....
Dra. Gabriela Posse Beaulieu

Apéndice

1. Ecuación de Penman (1948):

$$ETP \equiv \left(\frac{\rho_w}{\Delta + \delta} \right) \left(R_n / 1 + \rho_w \right) - \left(\frac{e_s}{\Delta + \delta} \right) E_a$$

donde,

Δ = Delta, pendiente de la curva del gráfico de Clausius-Clayperon de Temperatura-
Presión de vapor saturado (hPa/°C) calculada como:

$$\Delta \equiv e_s * \left(\frac{786.86}{T^2} - \frac{5.0065}{T} \right)$$

$$e_s \equiv e_0 \left(\frac{R_v}{R_v} \left(\frac{T_0}{T} \right)^{10} \right)$$

$$e_0 = 6.11 \text{ hPa}$$

T = temperatura de superficie (°K)

$$T_0 = 273 \text{ °K}$$

$$R_v = 461 \text{ J/kg}$$

$$\delta = \text{constante psicrométrica (hPa/°K)} = 0.67$$

$$\rho_w = \text{calor latente de evaporación (cal/g)} = 590$$

$$R_n \equiv \left(1 - \alpha \right) R_a - \left(b + \frac{n}{N} \right) \sigma T^4 \left(0.56 - 0.79 \sqrt{e} \right) \left(0.1 + 0.9 \frac{n}{N} \right)$$

α = albedo = 0.25 correspondiente a una pastura de referencia de 12 cm de altura.

$$\sigma = \text{constante de Stefan-Boltzman (cal/cm}^2 \text{ día °K}^4) = 1.17 \cdot 10^{-7}$$

n = heliofanía efectiva (hs.)

N = heliofanía teórica (hs.), calculada en base a la latitud y longitud del sitio de interés para los 365 días del año (Programa Fotoperíodo, Ing. Agr. R. Rodríguez, Instituto de Clima y Agua, INTA Castelar).

Ra = radiación al tope de la atmosfera en cal/m², valores tomados de tablas.

$$a = \text{constante} = 0.18$$

$$b = \text{constante} = 0.55$$

$$e \equiv \left(\frac{HR}{100} \right) e_s$$

HR = humedad relativa

$$E_a \equiv 0.26 \left(e_s - e \right) \left(1 + 0.54 u_2 \right)$$

$e_s - e$ = déficit de presión de vapor

u_2 = velocidad del viento a 2 m de la superficie (m/s), calculado como:

$$u_2 \equiv u_{10} \left(0.2 \right)^{0.7}$$

u_{10} = velocidad del viento a 10 m de la superficie (m/s)

2. Breve descripción de los órdenes de suelos presentes en el área de estudio según el Atlas de Suelos de la Republica Argentina del Instituto de Suelos del INTA Castelar (cd-Rom 1990).

- **MOLISOLES:** suelos negros o pardos que presentan una cobertura vegetal integrada fundamentalmente por gramíneas. La incorporación sistemática de residuos vegetales y su mezcla con la parte mineral ha generado en el transcurso del tiempo un proceso de oscurecimiento del suelo por la incorporación de materia orgánica que se refleja más profundamente en la parte superficial. Otras propiedades que caracterizan a los Molisoles son: la estructura granular o migajosa moderada y fuerte que facilita el movimiento del agua y aire; la dominancia del catión calcio en el complejo de intercambio catiónico que favorece la fluctuación de los coloides; la dominancia de arcillas, moderada a alta capacidad de intercambio y la elevada saturación con bases. Estos suelos han sido parcialmente lixiviados y la saturación con bases permanece alta. Los afectan tanto la falta de humedad suficiente, que resulta crítica en las regiones secas ocupadas por estos suelos, como las inundaciones periódicas que son un peligro en algunas tierras bajas. Dentro de nuestro país se obtienen en ellos los más altos rendimientos, no requiriendo cantidades significativas de fertilizantes.

- **ALFISOLES:** Son suelos bien desarrollados cuyo horizonte superficial no alcanza a cumplir con las características que definen al de los Molisoles. Sus propiedades físicas y de fertilidad son bastante buenas y hacen de los alfisoles uno de los órdenes del suelo más productivos para la agricultura. En general, se caracterizan por presentar un horizonte subsuperficial de enriquecimiento secundario de arcillas desarrollado en condiciones de acidez o de alcalinidad sódica, y asociado con un horizonte superficial claro, generalmente con escaso contenido de materia orgánica o de poco espesor. Estos suelos presentan una alta saturación con bases en todo el perfil. Son suelos con horizonte superficial de gris a café, horizontes argílicos y una dotación de mediana ó alta de bases.

- **VERTISOLES:** Este orden agrupa suelos con altos contenidos de arcilla por lo que presentan gran variación de volumen entre su estado en húmedo y seco. Este proceso de desecación y humectación se da en forma despareja con la profundidad produciendo una o más de las siguientes combinaciones de características:

a) presencia grietas profundas de más de 1 cm de ancho y de 50 cm de largo en algún período del año y desarrollo de microrelieve gilgai;

b) caras de fricción (“slickensides”) en suficiente cantidad como para intersectarse y movimientos diferenciales de la masa del suelo (“churning”);

c) agregados estructurales cuneiformes entre los 25 y 100 cm de profundidad.

Uno de los mayores problemas que tienen estos suelos es el drenaje deficiente. Por un lado presentan exceso de agua en los periodos lluviosos y falta de la misma en los períodos secos. El agua se escurre superficialmente generando problemas de erosión que se agrava por el sobrepastoreo.

- **ENTISOLES:** suelos que no evidencian o tienen escaso desarrollo de horizontes pedogenéticos lo que se debe en gran parte al escaso tiempo transcurrido desde la acumulación de los materiales parentelas. La mayoría de ellos solamente tiene un horizonte superficial claro, de poco espesor y pobre en materia orgánica. Pueden incluir horizontes enterrados siempre que se encuentren a más de 50 cm de profundidad. Los Entisoles se han desarrollado en distintos regímenes de humedad, temperatura, vegetación, materiales parentales y edad. Los únicos rasgos comunes a todos los suelos de este Orden son la ausencia virtual de horizontes y su naturaleza mineral.

- **ARIDISOLES:** Son los suelos de climas áridos que no disponen de agua suficiente para el crecimiento de cultivos o pasturas polifíticas durante largos períodos. Se caracterizan por un horizonte superficial claro y pobre en materia orgánica por debajo del cual puede aparecer una gran variedad de caracteres morfológicos de acuerdo a las condiciones y a los materiales a partir de los que se han desarrollado. Cuando no se encuentran bajo riego, los Aridisoles se asocian con una vegetación xerófila, las más de las veces escasa y no cubre completamente la superficie del suelo.

Bibliografía

- Akmal, M. & Janssens, M.J.J. 2004. Productivity and light use efficiency of perennial ryegrass with contrasting water and nitrogen supplies. *Field Crops Research* 88: 143-155.
- Aplin, P. 2005. Remote sensing: ecology. *Progress in Physical Geography*, 29: 104–113.
- Atlas de Suelos de la República Argentina en CD-Rom. 1995. Instituto de Suelos CIRN/INTA, AEROTERRA, Fundación ArgenINTA, Buenos Aires.
- Awal, M.A., Koshi, H. & Ikeda, T. 2006. Radiation interception and use by maize/peanut intercrop canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* ,139, Issues 1-2: 74-83
- Awaya, Y., Kodani, E., Tanaka, K., Liu, I., Zhuang, D. & Meng, Y. 2004. Estimation of the global net primary productivity using NOAA images and meteorological data: changes between 1988 and 1993. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 1597-1613.
- Baret, F. & Guyot, G. 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. Elsevier Science Publishing Co. Inc. (1991), pp. 161-173.
- Bautista Cruz, A., Etchevers Barra, J., del Castillo R.F. & Gutiérrez, C. 2004. La calidad del suelo y sus indicadores. *Ecosistemas*, 13 (2): 90-97.
- Belsky, A.J. 1983. Small-scale pattern in grassland communities in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio*, 55: 141-151.
- Bilenca, D. & Miñarro, F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVP) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Box, E.O. & Holben B.N. 1989. Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂ flux. *Vegetatio*, 80: 71-89.
- Bradford, J.B., Hicke J.A. & Lauenroth W.K. 2005. The relative importance of light-use efficiency modifications from environmental conditions and cultivation for estimation of large-scale net primary productivity. *Remote Sensing of Environment*, 96: 246 – 255.

- Burgos, J.J. 1963. El clima de las regiones áridas de la República Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*. INTA, Bs.As., 17(4): 385-405.
- Burkart, A. 1975. Evolution of grasses and grassland in S. América. *Taxon*, 24(1): 53-66.
- Burke, I.C., Kittel, T.G.F., Lauenroth, W.K., Snook, P., Yonker, M. & Parton, W.J. 1991. Regional analysis of the Central Great Plains. *Bioscience*, 41: 685-692.
- Byrd, G.T., Sage, R.F. & Brown, R.H. 1992. A Comparison of Dark Respiration between C3 and C4 Plants. *Plant Physiology*, 100(1): 191-198.
- Calvo, J.C. 1986. An evaluation of Thornthwaite's water balance technique in predicting stream runoff in Costa Rica. *Hydrological Sciences Journal - des Sciences Hydrologiques*, 31(1): 51-60.
- Cargill, S.M. & Jefferies, R.L. 1984. Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*, 21: 657-668.
- Chapin III, F.S, Matson, P.A. & Mooney, H.A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, 1st ed, Corr. 2nd printing, 2004, XIV, 436 p.
- Cho, M. A. & Skidmore, A. K. 2006. A new technique for extracting the red edge position from hyperspectral data: The linear extrapolation method. *Remote Sensing of Environment*, 101: 181-193.
- Choudhury, B.J. 1987. Relationships between vegetation indices, radiation absorption, and net photosynthesis evaluated by a sensitivity analysis. *Remote Sensing of Environment*, 22:209-233.
- Clavijo, M.P., Gundel, P.E., Irisarri, G. & Sosa, P. Caracterización Productiva mediante sensores remotos a escala de establecimiento. *Revista Argentina de Producción Animal*, 27(1): 119-120.
- Collino, D.J., Dardanelli, J.L., Sereno, R. & Racca, R.W. 2001. Physiological responses of Argentine peanut varieties to water stress. Light interception, light use efficiency and partitioning of assimilates. *Field Crops Research*, 70: 177-184.
- Colwell, J. E. 1974. Vegetation canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 3: 175-183.
- Constanza, R., D'Arge R., De Groot R., Farber S., Grasso B., Hannon K., Limburg, N.S., O'Neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P., Van Der Belt, M. 1997.

The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.

Conti, M. 2000. *Principios de Edafología*. Ed. Facultad de Aeronomía, Buenos Aires, Argentina.

Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A., Moore B., Churkina C., Nemry B., Ruimy A., & Schloss A. L. 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology*, 5(1): 1-15.

Curran, P.J. & Steven, M.D. 1983. Multispectral Remote Sensing for the Estimation of Green Leaf Area Index. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences*, Vol. 309, No 1508, The Study of the Ocean and the Land Surface from Satellites (Jul. 18, 1983), pp. 257-270.

Daughtry, C.S. & Biehl, L.L. 1985. Changes in Spectral Properties of Detached Birch Leaves. *Remote Sensing of Environment*, 17: 281-289.

Dawson, T. P. & Curran, P. J. 1998. A new technique for interpolating red edge position. *International Journal of Remote Sensing*, 19(11): 2133-2139.

Detling, J.K. 1987. Grass response to herbivory. En: Capinera, J.L. (Ed.), *Integrated Pest Management on Rangeland*. Westview Press, Boulder, CO, pp. 56-68.

Di Bella, C., Rebella, C. & Paruelo, J. 2000. Evapotranspiration estimates using NOAA AVHRR imagery in the Pampa Region. *International Journal of Remote Sensing*, 21(4): 791-797.

Di Bella, C., Paruelo, J., Becerra, J., Bacour, C. & Baret, F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fPAR: experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 5415-5427.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S. & Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4: e277.

Dye, D.G. & Goward, S.N. 1993. Photosynthetically active radiation by global land vegetation by global land vegetation in August 1984. *International Journal of Remote Sensing*, 14: 3361-3364.

Earl, H. J & Davis, R.F. 2003. Drought Stress. Effect of drought stress and whole canopy radiation use efficiency and yield of maize. *Agronomy Journal*, 95: 688-696.

- Evans, J.R. & Edwards, E.J. 2001. Nutrient Uptake and Use in Plant Growth. Net Ecosystem Exchange CRC Workshop Proceedings. Pp. 75-81.
- Fensholt, R., Sandholt, I. & Rasmussen, M.S. 2004. Evaluation of MODIS LAI, fAPAR and the relation between fAPAR and NDVI in a semi-arid environment using in situ measurements. *Remote Sensing of Environment*, 91: 490–507.
- Field, C. & Mooney, H.A. 1986. The photosynthesis - nitrogen relationship in wild plants. En *On the economy of plant form and function*, Givnish, T.J. eds., pp. 25-55, Cambridge University Press, Cambridge.
- Field, C.B., Randerson, J.T. & Malmstrom, C.M. 1995. Global Net Primary Production: Combining Ecology and Remote Sensing. *Remote Sensing Environment*, 51: 74-88.
- Finch, D. M. & Dahms, C.W. 2004. Purpose and Need for a Grassland Assessment. En: Finch, Deborah M., (Ed.), *Assessment of grassland ecosystem conditions in the Southwestern United States*. Volume 1. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-135-vol. 1. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 1-10.
- Fortin, M.J. & Dale, M. 2007. *Spatial Analysis. A Guide for ecologist*. Cambridge University Press. UK. Pp 165-173.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M.L., Griffin, K.L., Hartley, A.E., Joel, G. & Valentini, R. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure and photosynthesis in three californian vegetation types. *Ecological Applications*, 5: 28-41.
- Goel, N.S. & Qin, W. 1996. From leaf to scene: scaling problems in remote sensing of vegetation. *Geoscience and Remote Sensing Symposium. IGARSS '96*. In *Remote Sensing for a Sustainable Future International*, 1: 526-528.
- Goward, S.N., Tucker C.J. & Dye, D.G. 1985. North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. *Vegetatio*, 64: 3-14.
- Goward, S.N. & Huemmrich, K.F. 1992. Vegetation canopy PAR absorbance and the Normalize Difference Vegetation Index: An assessment using the SAIL model. *Remote Sensing of Environment*, 39: 119-140.
- Gower, S.T., Kucharik, C.J. & Norman, J.M. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, fPAR and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 70: 29–51.

- Gregory, J., McCabe Jr. & Wolock, D.M. 1992. Effects of climatic change and climatic variability on the Thornthwaite moisture index in the Delaware River basin. *Climatic Change*, 20 (2): 143-153.
- Hanan, N.P., Prince, S.D. & Bogue, A. 1995. Estimation of absorbed photosynthetically active radiation and vegetation net production efficiency using satellite data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 76: 259-276.
- Hatfield, J.L., Kanemasu, E.T., Asrar, G., Jackson, R.D., Pinter, P.J., Reginato, R.J., Idso, S.B., et al., (1985). Leaf-area estimates from spectral measurements over various planting dates of wheat. *International Journal of Remote Sensing*, 6: 167-175.
- Heitschmidt R.K. & Stuth, J.S. 2000. *Grazing Management, An ecological perspective*. Timber Press, Portland Oregon.
- Hurtado, R. H., Fernández Long, M. E., Barberis, G. & Bombelli, E. 2007. *Programas de Aplicación en Agroclimatología en CD-ROM*. Editorial Facultad de Agronomía, ISBN 978-950-29-0984-4.
- Idinobaa, M.E., Idinobaa P.A. & Gbadegesinb A.S. 2002. Radiation interception and its efficiency for dry matter production in three crop species in the transitional humid zone of Nigeria. *Agronomie*, 22: 273-281.
- INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciales de Brasil), Radiação Solar e Terrestre, Solar Global, Médias mensais, <http://satelite.cptec.inpe.br/radiacao/#>. Agosto 2009
- Imhoff, M.L., Bounoua, L., Ricketts, T., Loucks, C., Harriss, R. & Lawrence, W.T. 2004. Global patterns in human consumption of net primary production. *Nature*, 429: 870-873.
- Jackson, R.D. & Ezra, C.E. 1985. Spectral response of cotton to suddenly induced water stress. *International Journal Remote Sensing*, 6: 177-185.
- Joel G., Gamon J.A. & Field C.B. 1997. Production Efficiency in Sunflower: The Role of Water and Nitrogen Stress. *Remote Sensing of Environment*, 62: 176-188.
- Kerr, J. T. & Ostrovsky, M. 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 299-305.
- Kiniry, J.R., Jones, C.A., O'Toole, J.C., Blanchet, R. Cabelguenne, M. & Spanel, D.A. 1989. Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain-filling for five grain-crop species. *Field Crops Research*, 20:51-64.

- Kiniry, J.R., Bursonb, B.L., Eversc, G.W., Williamsd, J.R., Sancheze, H., Wadef, C., Featherstong, J.W. & Greenwadeg, J. 2007. Coastal Bermudagrass, Bahiagrass, and Native Range Simulation at Diverse Sites in Texas. *Agronomy Journal*, 99:450-461.
- Kumar, M. & Monteith, J.L. 1982. Remote sensing of crop growth. En: *Plants and the daylight spectrum*, pp. 133–144. H. Smith, Ed. Academic Press, London.
- Lambers, H; Chapin, F.S. III & Pons,T. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer- Verlag. New York. 540 pp.
- Lauenroth, W.K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. En: French, N.R. (Ed.). *Perspectives in grassland ecology*. Ecological studies. Vol. 32, Ch. 1, pp: 3-22. Springer-Verlag, New York.
- Lauenroth, W.K., Burke, I.C. & Paruelo, J.M. 2000. Patterns of Production and Precipitation-Use Efficiency of Winter Wheat and Native Grasslands in the Central Great Plains of the United States. *Ecosystems*, 3(4).
- Leamer, R.W., Noriega, J.R. & Wiegand, C.L. 1978. Seasonal changes in reflectance of two wheat cultivars. *Agronomical Journal*, 70: 113-118.
- León, R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. En: *Productividad Primaria Neta de Sistemas Herbáceos*. Monografías 5: 75-107. C.I.C. eds. La Plata.
- León, R.J.C.; Burkart S.E. & Movia C.P. 1979. Relevamiento Fitosociológico del Pastizal del Norte de la Depresión del Salado: La Vegetación de la República Argentina. Serie Fitogeográfica N° 17. Buenos Aires, INTA, 90 p.
- Le Roux, X., Gauthier, H., Begue, A. & Sinoquet, H. 1997. Radiation absorption and use by humid savanna grassland: assessment using remote sensing and modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 85:117–132.
- Lieth, H, 1975. Modelling the primary productivity of the world. En *Primary productivity of the Biosphere*. Lieth H. & Whittaker R.H. (Eds.), Pp: 237-263. Springer-Verlag, Berlin.
- Lindquist, J.L., Arkebauer, T.J., Walters, D.T., Cassman, K.G., Dobermann, A. 2005. Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agronomy Journal*, 97: 72-78.
- Los, S.O., Pollack, N.H., Parris, M.T., Collatz, G.J., Tucker, C.J., Sellers, P.J., Malmstrom, C.M., DeFries R.S., Bounoua, L. & Dazlich, D.A. 2000. A global

9-yr biophysical land surface dataset from NOAA AVHRR data. *Journal of Hydrometeorology*, 1:183-199.

Mather, J.R. 1978. *The climatic water budget in environmental analysis*. Lexington Books, Lexington, MA.

McNaughton, S.J. & Sabuni, G.A. 1988. Large African mammals as regulators of vegetation structure. Pp. 339-354. En M.J.A. Weger, P.J.M. van der Aart, H.J. During & J.T.A. Verhoeven (Eds.), *Plant form and vegetation structure: Adaptation, plasticity and relation to herbivory*. SPB Academic Publishing, The Hague.

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

McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.

Mougin, L.S.E., Rambel, D.S., Gaston, A. & Hiernaux, P. (1995). A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. I. Model description and validation. *Remote Sensing of Environment*, 52: 181–193.

Moulin, S., Bondeau, A. & Delécolle, R. 1998. Combining agricultural crop models and satellite observations: from field to regional scales. *International Journal of Remote Sensing*, 19(6): 1021-1036.

Monteith, J. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9: 747-66.

Moran, M.S. 2000. New imaging sensor technologies suitable for agricultural management. *Remote Sensing in Agriculture*. Bryson, R.J., Howard, W., Riding, A.E., Simmonds, L.P, Steven, M.D. (Eds.), *Aspects of Applied Biology*, 60: 1-10.

Moreau, S., Bosseno, R., Gu, X.F. & Baret, F. 2003. Assessing the biomass dynamics of Andean bofedal and totora high-protein wetland grasses from NOAA/AVHRR. *Remote Sensing of Environment*, 85: 516-29.

Myneni, R.B. & Williams, D.L. 1994. On the relationship between FPAR and NDVI. *Remote Sensing of Environment*, 49: 200–211.

- Myneni, R.B., Hall, F.G., Sellers, P.J. & Marshak, A.L. 1995. The interpretation of spectral vegetation indexes. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 33: 481–486.
- Nagendra, H. 2001. Using remote sensing to assess biodiversity. *International Journal of Remote Sensing*, 22: 2377–2400.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25-51.
- Nouvellon, Y., Seen, D.L., Rambal, S., Bégué A., Moran, M.S., Kerr, Y. & Qi, J. 2000. Time course of radiation use efficiency in a shortgrass ecosystem: Consequences for remotely sensed estimation of primary production. *Remote Sensing of Environment*, 71: 43-55.
- Oosterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 76: 1-6.
- Oosterheld, M., Di Bella, C. & Kerdiles, H. 1998. Relation between NOAA/VHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications*, 8: 207-212.
- Olofsson, P. & Eklundh, L. 2007. Estimation of absorbed PAR across Scandinavia from satellite measurements. Part II: modeling and evaluating the fractional absorption. *Remote Sensing of Environment*, 110: 240-251
- Oppelt, N. & Mauser, W. 2004. Hyperspectral monitoring of physiological parameters of wheat during a vegetation period using AVIS data. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 145-156.
- Osmond C.B., Austin M.P., Berry J.A., Billings W.D., Boyer J.S., Dacey J.W.H., Nobel P.S., Smith S.D. & Winner W.E. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 37(1): 38-48.
- Parton, W., Scurlock J. & Ojima, D. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles*, 7:785-809.
- Paruelo, J.M., Epstein, H.E., Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the US. *Ecology*, 78: 953-958.
- 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., Oesterheld, M., Di Bella, C., Arzadum, M., Lafontaine, J., Cahuepé, M. & Rebella, C.M. 2000. Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied Vegetation Science*, 3: 189-195.
- Paruelo, J.M. 2008. La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas*, 17(3): 4-22.
- Pearson, R.L., Miller, L.D. & Tucker, C.J. 1976. A hand-held spectral radiometer to estimate gramineous biomass. *Applied Optics*, 16(2): 416-418.
- Penman, H.L. 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London A*193:120-146.
- Piñeiro, G., Oesterheld, M. & Paruelo J.M. 2006. Seasonal variation in aboveground production and radiation-use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*, 9: 357-373.
- Potter, C., Randerson, J. Field, C. Matson, P. Vitousek, P. Mooney H. & Klooster, S. 1993. Terrestrial ecosystem production-a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 7: 811-841.
- 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.
- Qin, W., Gerstl, S.A. & Deering, D.W. 1998. Examination of relationship between NDVI and Vegetation properties using simulated MISR data. *Institute of Electrical and Electronics Engineers*, 1243-1245.
- Quattrochi, D.A. & Pelletier, R. 1991. Remote Sensing for Analysis of Landscapes: An Introduction. In M.G. Turner and R.H. Gardner (Eds.), *Quantitative Methods in Landscape Ecology*, pp. 51-76, Springer-Verlag New York Inc., New York.
- Rearte, D.H. 1996. La integración de la ganadería Argentina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), SAGPyA 48 p.
- Rondeaux, G., Steven, M. & Baret, F. 1996. Optimization of soil-adjusted vegetation indices, *Remote Sensing of Environment*, 55: 95-107.
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Schell, J.A., Deering, D.W. & Harlan, J.C. 1974. Monitoring the vernal advancement of retrogradation of natural vegetation. NASA/GSFC Type III Final report. Maryland, p. 371.

- Ruimy, A., Saugier, B. & Dedieu, G. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remote sensed data. *Journal of Geophysical Research*, 99: 5263-5283.
- Running S.W., Baldocchi, D.D., Turner, D.P., Gower, S.T., Bakwin, P.S. & Hibbard, K.A. 1999. A global terrestrial monitoring network integrating tower fluxes, flask sampling, ecosystem modeling and EOS satellite data. *Remote Sensing of Environment*, 70: 108–127.
- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M.C. & Hashimoto, H. 2004. A Continuous Satellite-Derived Measure of Global Terrestrial Primary Production. *BioScience*, 54(6): 547-560.
- Sala, O.E., Parton W.J., Joyce, L.A. & Lauenroth, W.K. 1988. Primary Production of the Central Grassland Region of the United States. *Ecology*, 69(1): 40-45.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., Mc Naughton, S.J., Rusch, G. & Zhang, X. 1996. Biodiversity and ecosystem functioning in Grassland. In: Mooney, H.A., Cushman, J.H., Medina, E., Sala, O.E. & Schulze, E.D. (Eds.), *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*, pp. 129-149.
- Sala, O.E. & Paruelo, J.M. 1997. Ecosystem services in grasslands. In: Daily, G.C. (Eds.), *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, pp. 237-251. Island Press, Washington D.C.
- Sala, O.E. & Austin, A. 2000. Methods of estimating Aboveground Net Primary Productivity. En *Methods in Ecosystem Science*. Pp 31-43, Sala O. E., Jackson, R.B., Mooney H.A. & Howard, R.H. (Eds), Springer, New York.
- Sala, O.E. 2001. Temperate grasslands. En: Chapin III, F.S., Sala, O.E. & Huber-Sannwald, E. (Eds.), *Global Biodiversity in a Changing Environment*, Springer, New York, pp 121-127.
- Sala, O.E. 2001. Productivity of temperate grasslands. En: Mooney, H.A., Saugier, B. & Roy, J. (Eds.), *Terrestrial Global Productivity*, Academic Press, New York, pp 285-300.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. & Hemmingsen, E.A. 1965. Sap Pressure in vascular plants. *Science*, 48(3668): 339-346.
- Scotford, I.M. & Miller, P.C.H. 2005. Applications of spectral reflectance techniques in northern European cereal production: A review. *Biosystems Engineering*, 90(3): 235-250.

- Sellers, P.J., Tucker, C.J., Collatz, C.J., Los, S.O., Justice, C.O., Dazlich, D.A. & Randall, D.A. 1994. A global 1 X 1 NDVI data set for climate studies: Part 2. The generation of global fields of terrestrial biophysical parameters from the NDVI. *International Journal of Remote Sensing*, 15: 3519-3545.
- Serrano, L., Filella, I. & Peñuelas, J. 2000. Remote sensing of biomass and yield of winter wheat under different nitrogen supplies. *Crop Science*, 40: 723-731.
- Sinclair, T.R. & Horie, T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science*, 29:90–98.
- Soriano, A., con secciones de León, R.J.C. et al. 1992. “Río de la Plata Grasslands” En Coupland, R.T. (Ed.), *Natural Grasslands*, Cap 19, pp 367-407. Incluido en las series *Ecosystems of the World*, 8A, Elsevier.
- Thenkabail, P.S., Smith, R.B. & De Pauw, E. 2000. Hyperspectral vegetation indices and their relationships with agricultural crop characteristics. *Remote Sensing of Environment*, 71: 158-182.
- Thornthwaite, C.W. 1948. An approach toward a radiation classification of climate, *Geographical Review*, 38(1): 55-94.
- Thornthwaite, C.W. & Mather, J.R. 1955. *The Water Balance*. *Climatology*, 8(1). C.W. Thornthwaite & Associates, Centerton, New Jersey.
- Tucker, C.J., Elgin, J.H., McMurtrey, J.E. & Fan, C.J. 1979. Monitoring corn and soybean crop development with hand-held radiometer spectral data. *Remote Sensing of Environment*, 8: 237–248.
- Tucker, C.J., 1980. Remote sensing of leaf water content in the near infrared. *Remote Sensing of Environment*, 10: 23–32.
- Tucker, C.J., Van Praet, C.L., Sharman, M.J. & Van Ittersum, G. 1985. Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel. *Remote Sensing of Environment*, 17: 233-249.
- Tucker, C.J. & Sellers, P.J. 1986. Satellite remote sensing of primary production. *International Journal of Remote Sensing*, 7: 1395-1416.
- Turner, D.P., Gower, S.T., Cohen, W.B., Gregory, M. & Maiesperger, T.K. 2002. Effect of spatial variability in light use efficiency on satellite-based NPP monitoring. *Remote Sensing of environment*, 80: 397-405.

- Turner, D.P, Urbanski, S., Bremer, D., Wofsy, S.C., Meyers, T., Gower, S.T. & Gregory, M. 2003. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology*, 9: 383-395.
- Turner, D.P., Ritts, W., B., W., Cohen, T., Maeirsperger, K., Gower, S.T., Kirschbaum, A., Running, S., Zhao, M., Wofsy, S., Dunn, A., Law, B., Campbell, J., Oechel, W., Kwon, H., Meyers, T., Small, E., Kurc, S. & Gamon, J.A. 2005. Site level evaluation of satellite-based global terrestrial gross primary production and net primary production monitoring. *Global Change Biology*, 11(4): 666.
- Verón, S.R., Oesterhel, M. & Paruelo, J.M. 2005. Production as a function of resource availability: Slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science*, 16: 351-354.
- Vervoorst, F.B. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. La Vegetación de la República Argentina, Serie Fitogeográfica N° 7. Buenos Aires INTA. 259 p.
- Viña, A. & Gitelson, A. A. 2005. New developments in the remote estimation of the fraction of absorbed photosynthetically active radiation in crops. *Geophysical Research Letters*, 32, L17403, doi: 10.1029/2005GL023647.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*, 2d ed. New York: MacMillan Publishing Co., Inc.
-