

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

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

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

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

Capítulo 10

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

RESUMEN

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

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

INTRODUCCIÓN

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

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

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

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

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

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

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

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

MÉTODOS

Área de estudio y selección de sitios focales

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

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

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

Estimación de la PPNA mediante el modelo de Monteith

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

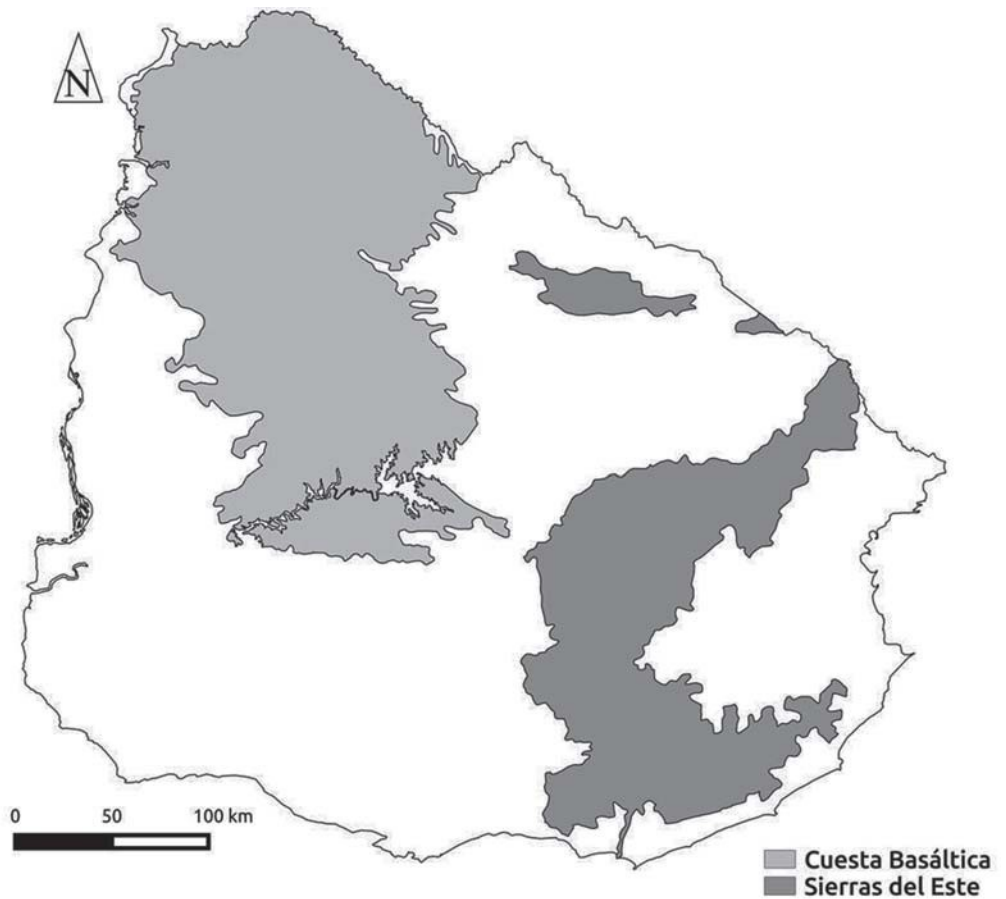


Figura 1. Región de estudio, con las dos unidades geomorfológicas consideradas resaltadas en grises oscuros.

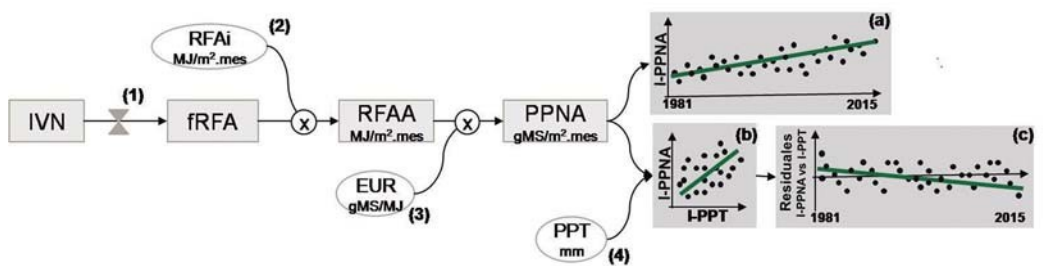


Figura 2. Esquema del algoritmo aplicado para obtener la productividad primaria neta aérea (PPNA) en base al índice de vegetación normalizado (IVN) y el modelo de Monteith, así como los análisis derivados: tendencias temporales a escala anual (a), modelos temporales entre integral de la PPNA (I-PPNA)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

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

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

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

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

$$fRFA =$$

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

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

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

Precipitación

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

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

Análisis de datos

Variación interanual de la PPNA y su relación con la precipitación

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

Tendencias temporales de la PPNA

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

Tendencias en la PPNA no asociadas a la precipitación.

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

RESULTADOS

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

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

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

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

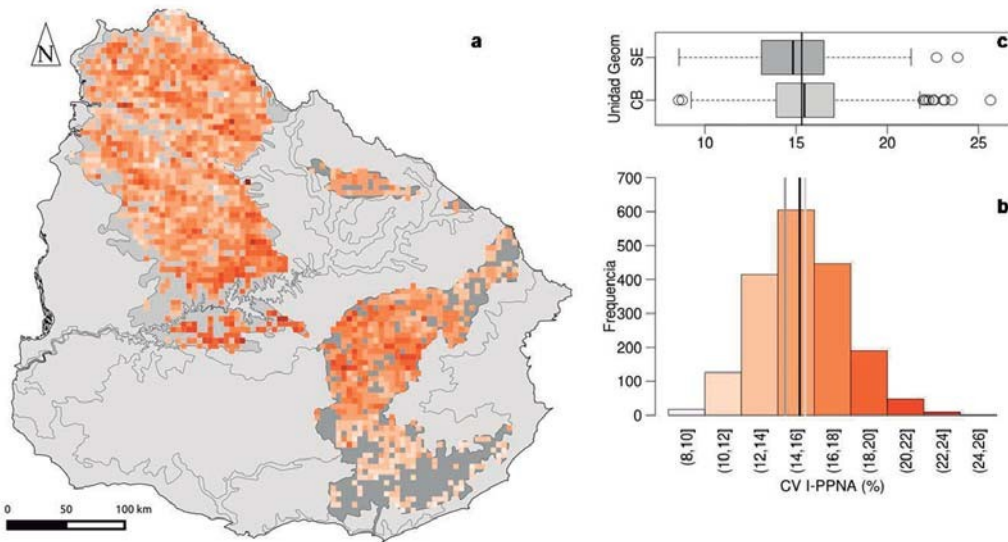


Figura 3. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) del coeficiente de variación inter anual de la I-PPNA para el período 1981-2015 (CV I-PPNA en %). El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de CV I-PPNA media en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: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

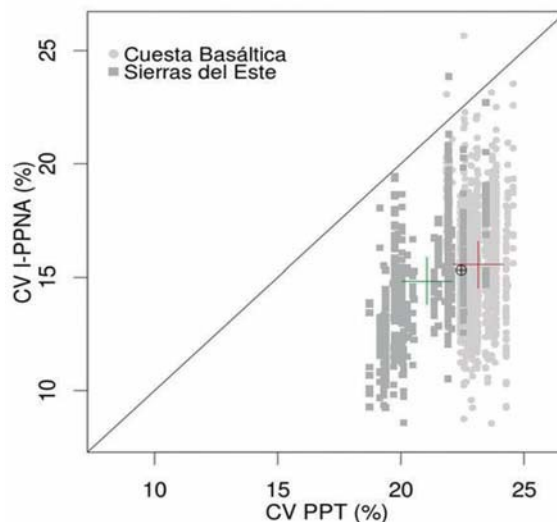


Figura 4. La relación entre el coeficiente de variación de la productividad primaria neta aérea anual [CV I-PPNA (%)] y el coeficiente de variación de la precipitación anual [CV PPT (%)] para la Cuesta Basáltica (gris claro) y las Sierras del Este (gris oscuro). La cruz pequeña enmarcada en un círculo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

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

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

Tendencias temporales de la PPNA

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

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

Tendencias en la PPNA no asociadas a la precipitación

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

DISCUSIÓN

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

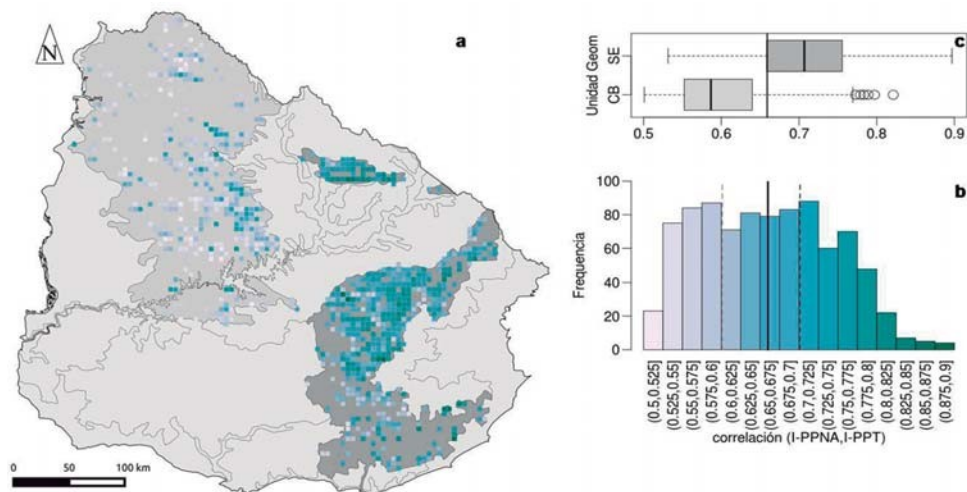


Figura 5. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) de las correlaciones significativas entre la I-PPNA (en gramos/ha) y la I-PPT (en mm). El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de correlaciones significativas en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: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

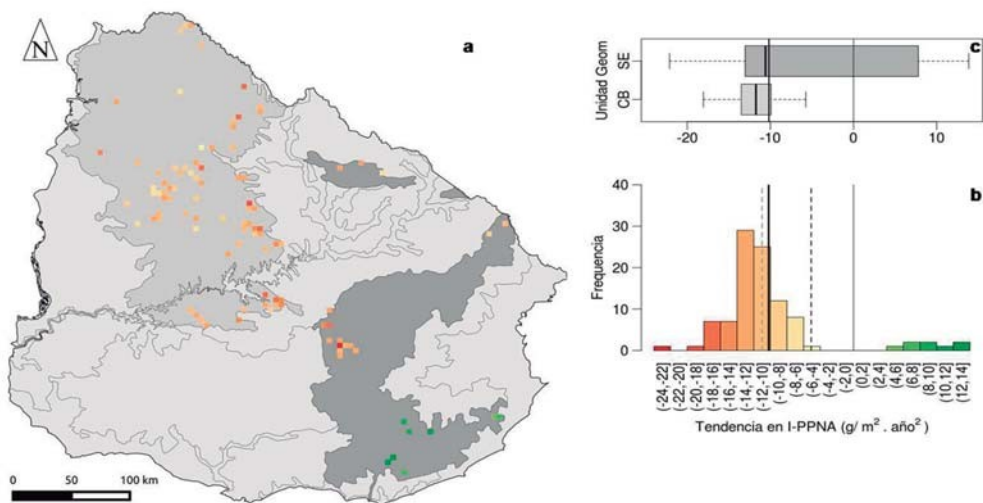


Figura 6. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) de las tendencias significativas en la I-PPNA (en gramos/ha²) para el período 1981-2015. El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de tendencias significativas en las dos unidades geomorfológicas estudiadas: Cuesta Basáltica (CB, gris claro) y Sierras del Este (SE, gris oscuro). La línea negra central vertical en el histograma y en el gráfico de caja y bigotes representa el promedio de la distribución de tendencias significativas sin discriminar entre unidades. La línea vertical de color gris oscuro en el histograma representa el promedio de tendencias significativas en la Cuesta Basáltica, mientras que la línea vertical gris clara, el promedio para las Sierras del Este. Los límites de las cajas en el gráfico de caja y bigotes representan el rango intercuartílico (es decir entre los percentiles 25% y 75%) mientras que las líneas verticales negras la mediana (el percentil 50%) de la distribución de tendencias significativas en cada unidad geomorfológica.

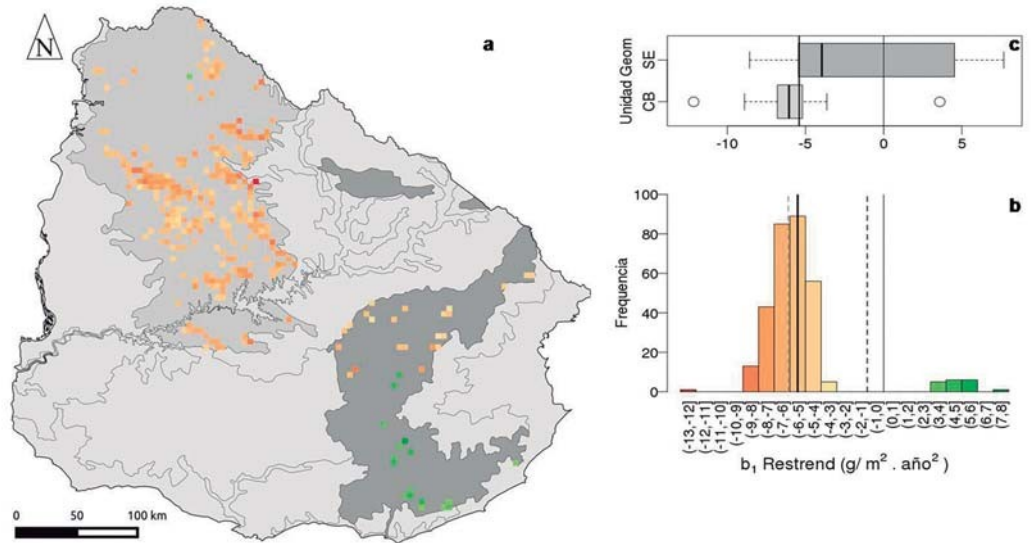


Figura 7. Mapa (a) e histograma de distribución de frecuencias (b) de las tendencias residuales significativas (en gramos/m².año²) para el período 1981-2015. El gráfico de caja y bigotes sobre el histograma (c) muestra la distribución de tendencias residuales significativas en las dos unidades geomorfológicas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

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

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

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

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

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

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

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

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

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

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

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

