

Informe de Pasantía
Profundización Ecología
Licenciatura en Ciencias Biológicas

Efecto de la estructura del dosel sobre la radiación interceptada por la vegetación

Valerie Cayssials da Cunha
Tutor: Dra. Alice Altesor
Agosto 2003

Resumen

El pastoreo por herbívoros domésticos genera cambios en la estructura y funcionamiento de las praderas naturales. Los antecedentes en Uruguay muestran que la clausura al pastoreo provoca la disminución de la riqueza de especies, el reemplazo de gramíneas estivales (C_4) por gramíneas invernales (C_3) y la disminución de hierbas no palatables. A su vez, la productividad primaria neta aérea (PPNA) en condiciones de pastoreo es mayor que en condiciones de clausurada al ganado. Esto puede ser explicado por la mayor riqueza de especies que ocurre en el pastoreo. Sin embargo, cuando la cantidad de biomasa herbácea de ambas condiciones es estandarizada, la PPNA de la clausura es mayor a la del pastoreo. En este trabajo estudiamos el efecto de la exclusión del ganado sobre la actividad fotosintética del dosel. Particularmente abordamos dos aspectos estructurales afectados por los herbívoros: la distribución de la biomasa herbácea (verde/seca) y la presencia de formas de vida arbustivas (*Eupatorium buniifolium*). Para evaluar la actividad fotosintética del dosel se utilizó el índice espectral de vegetación IVN. Este índice está basado en la reflectancia diferencial de los tejidos fotosintéticos en las regiones del rojo e infrarrojo del espectro electromagnético y es un buen indicador de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación que puede ser utilizada para fotosíntesis. El estudio se realizó en una pradera natural del establecimiento "El Relincho" (San José). Se compararon los valores de IVN de dos parcelas adyacentes, una bajo pastoreo y la otra excluida al ganado por 10 años, en presencia y ausencia de la especie arbustiva *Eupatorium buniifolium* ("Chircas"). A través de un análisis de varianza se detectaron diferencias significativas en IVN debidas a los distintos tratamientos. El área pastoreada con "Chircas" registró el IVN más alto (0,614), mientras que el sitio de menor IVN fue la clausura al ganado sin "Chircas" (0,419). Las diferencias de estructura del dosel entre los sitios fueron evidenciadas en la distribución de biomasa. En la clausura, la acumulación de biomasa total ($496,5 \text{ g/m}^2$) y de biomasa seca ($309,6 \text{ g/m}^2$) fue aproximadamente el doble que para el pastoreo ($272,5 \text{ g/m}^2$ y $155,8 \text{ g/m}^2$ respectivamente). Cuando se analizó el efecto de la distribución de la biomasa sobre el IVN se encontró que éste disminuye conforme aumenta la cantidad de material senescente del dosel y tiende a aumentar en los sitios con mayor proporción de material verde y con la presencia de "Chircas". En la clausura al ganado la actividad fotosintética y por consiguiente la PPNA es menor que en condiciones de pastoreo porque la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el tejido verde se ve disminuida por el sombreado que genera la biomasa seca. Esta subutilización del recurso luz puede ser revertida en parte por las especies arbustivas que ocupan un estrato más alto.

Introducción

Efecto de la ganadería sobre las pasturas naturales

Las praderas del Río de la Plata son parte de la unidad biogeográfica más extensa de Sudamérica, abarcando 70 millones de ha. entre el este Argentino, Uruguay y Río Grande del Sur en Brasil (Soriano, 1991). Se caracterizan por una vegetación dominada por gramíneas, entre las cuales crecen numerosas especies herbáceas y algunos arbustos (Uruguay - Estudio Ambiental Nacional, 1992). En Uruguay, las praderas naturales representan el ecosistema más importante del país ocupando el 71,1% del territorio (Censo General Agropecuario, 2000), con una composición botánica muy heterogénea, donde se pueden encontrar aproximadamente 2000 de las 2450 especies descriptas para el Uruguay. Las gramíneas, anuales y perennes, son el grupo dominante de la pradera, contando con más de 400 especies de ciclos estivales o invernales (Uruguay - Estudio Ambiental Nacional, 1992).

El pastoreo por herbívoros domésticos tiene un gran efecto sobre las comunidades vegetales siendo uno de los principales determinantes en la estructura de la pradera (Sala, 1988, Díaz *et al*, 2001). En las clausuras al ganado doméstico, la riqueza de especies disminuye, a su vez las formas de crecimiento postrado comunes en pastoreo, son reemplazadas por especies más altas y erectas con mayor capacidad competitiva frente al recurso luz (Olf & Ritchie, 1998; Begon *et al*, 1988). Los cambios en la composición y en la estructura de la comunidad vegetal en respuesta al pastoreo a menudo van acompañados de cambios en el funcionamiento del ecosistema. La Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) definida como la tasa de producción de biomasa (ej: $\text{gr.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$), es un atributo importante en el funcionamiento ecosistémico, ya que determina la totalidad de la energía disponible para los niveles tróficos superiores (McNaughton *et al.*, 1989).

Existen diferentes aproximaciones para evaluar productividad. En general, la estimación de PPNA es derivada a partir de la evaluación de cambios temporales en la biomasa. Este método consiste en realizar cortes de biomasa de forma periódica requiriendo un alto número de muestras que permitan abarcar la heterogeneidad tanto espacial como temporal, lo cual representa una tarea que consume gran cantidad de tiempo y esfuerzo.

Otra forma de obtener estimaciones de PPNA es a partir de correlaciones empíricas entre la productividad y la precipitación anual (Sala *et al.* 1988) pero este método posee la dificultad de que solo puede ser usado a escalas regionales. La utilización de datos espectrales captados por sensores remotos, tanto a campo como a bordo de satélites, son una alternativa para lograr estimaciones de ciertos parámetros de la vegetación, como lo es la productividad. Dado que en este trabajo el sensoramiento remoto es la principal herramienta usada para responder las preguntas planteadas más adelante, es oportuno hacer una breve introducción teórica del método.

Sensoramiento remoto

El sensoramiento remoto es la práctica de derivar información acerca de la superficie terrestre o acuática, usando la radiación electromagnética reflejada o emitida desde la superficie en una o más regiones del espectro electromagnético (Campbell, 1996). La energía que llega desde el sol a la tierra incluye a la región visible del espectro electromagnético (luz azul, verde y roja) así como radiación que está fuera del rango de la visión humana (por ejemplo: infrarrojo). Parte de esta energía es absorbida y dispersada antes de llegar a la superficie. La dispersión es selectiva a la longitud de onda, por ejemplo la atmósfera dispersa mucho más luz azul que luz verde o roja. De la energía restante, algo llegará a las coberturas vegetales y de la energía que llega a las hojas, mucha será reflejada en la región del infrarrojo pero también será reflejada en la región del verde del espectro visible, mientras que la radiación en el azul y en el rojo será absorbida para la fotosíntesis (Figura 1).

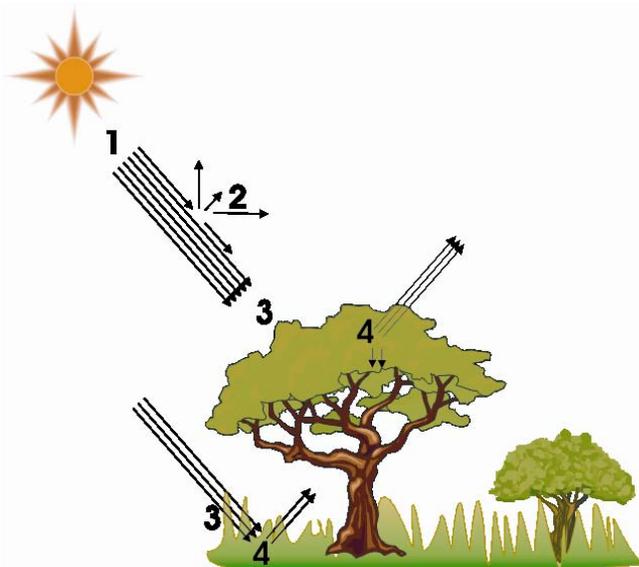


Figura 1: Esquema idealizado de la interacción entre la radiación solar, la atmósfera y el paisaje. 1) Radiación solar; 2) Dispersión o atenuación de la radiación por la atmósfera; 3) Interacción de la energía con características del paisaje; y 4) Reflexión de la energía desde la canopia controlada por la interacción con las hojas individuales que selectivamente absorben, transmiten y reflejan la energía dependiendo de la longitud de onda.

El sensoramiento remoto permite observar características del paisaje en términos de variadas longitudes de onda (de la radiación reflejada o emitida) permitiendo derivar información de dichas características. Todos los objetos emiten radiación electromagnética, y algunos objetos también reflejan radiación que ha sido emitida por otro objeto (Campbell, 1996). La forma más familiar de radiación electromagnética es la luz visible, que forma solo una pequeña porción (pero importante) de todo el espectro electromagnético (Figura 2).

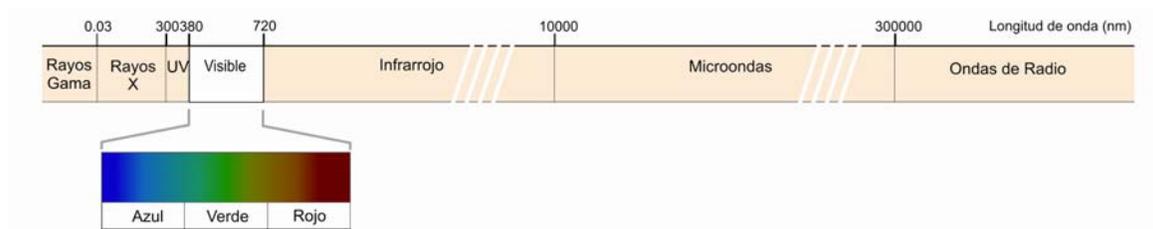


Figura 2: Esquema del espectro electromagnético.

Reacciones nucleares dentro del sol producen un espectro completo de radiación electromagnética, que es transmitida a través del espacio sin experimentar mayores cambios. A medida que esta radiación se aproxima a la tierra, pasa a través de la atmósfera y ocurre una gran dispersión de la radiación ultravioleta antes de llegar a la superficie. En la superficie terrestre algo de la radiación solar será reflejada y algo será absorbida por la superficie que posteriormente será re-radiada como energía térmica (Campbell, 1996).

Aunque el espectro visible constituye una pequeña porción del espectro electromagnético tiene un gran significado para el sensoramiento remoto. Los límites del espectro visible están definidos por la sensibilidad del sistema de visión humano. La luz visible puede ser dividida en tres segmentos definidos aproximadamente desde 0,4 a 0,5 μm (azul), 0,5 a 0,6 μm (verde) y 0,6 a 0,7 μm (rojo). Iguales proporciones de luz de los tres segmentos forman la luz blanca. El color de un objeto está definido por el color de la luz reflejada. Entonces un objeto es verde porque está reflejando luz verde mientras que sus pigmentos absorben luz azul y roja. Una mezcla de iguales proporciones de pigmentos que absorben todos los colores da negro existiendo una absorción completa del espectro visible.

Espectro Infrarrojo: corresponde a longitudes de onda mayores que la porción del rojo del espectro visible. Este segmento del espectro electromagnético es relativamente grande en relación al espectro visible, extendiéndose desde 0,72 a 15 μm . Dos categorías pueden ser reconocidas; el infrarrojo cercano y medio, y el infrarrojo lejano. Mientras que la radiación infrarroja cercana es esencialmente radiación solar reflejada desde la superficie de la tierra, la radiación infrarroja lejana es emitida por la tierra consistiendo en calor o energía térmica.

Cuando la energía electromagnética llega a la superficie de la tierra, ésta debe ser reflejada, absorbida o transmitida. La proporción de ocurrencia para cada proceso depende de la naturaleza de la superficie, de la longitud de onda y del ángulo de iluminación. Una premisa fundamental en el sensoramiento remoto es que nosotros podemos aprender acerca de un objeto por el estudio de la radiación reflejada o emitida por ese objeto. La luminosidad de un objeto puede ser observada sobre un rango de longitudes de onda y un set de observaciones o medidas constituye un patrón de respuesta espectral (Campbell, 1996). Idealmente, un patrón espectral de respuesta puede permitir el seguimiento de ciertos atributos de las diferentes coberturas presentes en el paisaje, por ejemplo cultivos, bosques, praderas, etc.

Muchas aplicaciones del sensoramiento remoto en patrones de vegetación dependen de un conocimiento de las propiedades espectrales de las hojas individuales y de las plantas. Las células vegetales poseen estructuras especializadas llamadas cloroplastos, que contienen clorofila (responsable del color verde de la vegetación viva) y otros pigmentos activos en la fotosíntesis. En la porción visible del espectro, la clorofila controla mucha de la respuesta espectral de la hoja viva, dado que este pigmento permite a la planta absorber la luz del sol y utilizarla como fuente de energía para la síntesis de carbohidratos desde el agua y el dióxido de carbono. Las moléculas de clorofila absorben preferentemente la luz azul y roja, mientras que la luz verde es mucho menos absorbida y más reflejada (Figura 3).

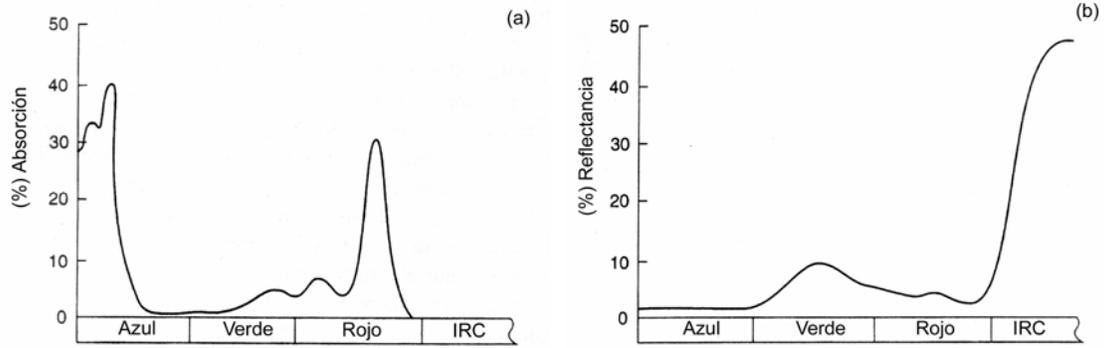


Figura 3: Espectro de absorción de la clorofila (a) y espectro típico de reflectancia para hojas vivas (b).

En el espectro del infrarrojo cercano, la reflectancia de la hoja está controlada no por los pigmentos de la planta sino por la estructura interna de la hoja. Muy poco de la radiación en el infrarrojo es absorbida internamente y por el contrario es altamente dispersada. Este comportamiento da gran utilidad al espectro infrarrojo cercano (IRC) para estudios de vegetación; facilita la separación de superficies vegetales de no vegetales (usualmente más oscuras en el IRC) y a menudo las diferencias en la reflectancia de diferentes especies de plantas son más pronunciadas en el espectro infrarrojo cercano que en el espectro visible, posibilitando discernir especies (Wachendorf *et al*, 1998) o clases de vegetación usando la reflectancia en el IRC (Figura 4).

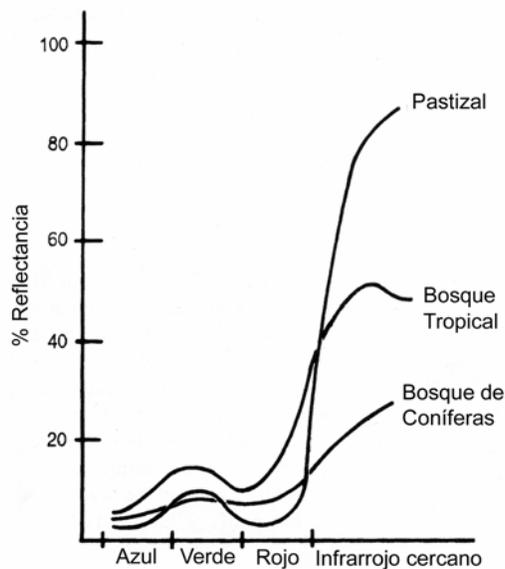


Figura 4: Espectro de reflectancia para diferentes especies vegetales.

Cuando una planta llega a la madurez, o padece de estrés por enfermedad, ataque de insectos o escasez de humedad, las características espectrales de la hoja pueden cambiar. En general, estos cambios ocurren más o menos simultáneamente en ambas regiones del espectro (visible e IRC) pero los cambios en la reflectancia del IRC son generalmente más notorios. Entonces, cambios en la reflectancia del infrarrojo pueden revelar cambios en el vigor vegetativo así como la presencia, distribución y dispersión de enfermedades o de ataques de insectos, permitiendo el monitoreo de los cultivos a través de la reflectancia en el IRC. De la radiación incidente, el límite superior de longitudes de onda del infrarrojo cercano es absorbido por el agua (contenida en las hojas), provocando un marcado descenso de la reflectancia (Campbell, 1996).

Índice Verde Normalizado

Los índices espectrales de vegetación están estrechamente relacionados a propiedades biológicas de las plantas, como ser productividad, biomasa de tejido vegetativo, índice de área foliar (IAF), etc. Son medidas cuantitativas, basadas en valores numéricos, que están formados por la combinación de varios valores espectrales (Campbell, 1996). La forma más simple, es una relación entre dos valores de bandas espectrales separadas, cocientes entre medidas de reflectancia en porciones separadas del espectro. Estas relaciones son eficientes en relevar o realzar información acerca de una respuesta espectral y algún fenómeno biofísico. Para vegetación verde, el uso de datos espectrales en el cálculo de parámetros de vegetación está basado en la reflectancia diferencial de los tejidos fotosintéticos en las regiones del rojo e infrarrojo cercano del espectro electromagnético. Las hojas verdes reflejan una pequeña proporción de la radiación incidente en las bandas del rojo y una alta proporción en las bandas del infrarrojo cercano (Guyot, 1990). La absorción de luz roja (R) por la clorofila y la radiación altamente reflejada en la región del infrarrojo (IRC) por la estructura de la hoja, determina un alto valor de IRC/R (SR, relación simple), exponiendo una respuesta espectral del vigor y la abundancia de la vegetación. Otro índice usado es el cociente entre la reflectancia en el verde y el rojo (V/R), basado en el mismo concepto de IRC/R pero es considerado menos efectivo. Uno de los índices más ampliamente usados es el Índice Verde Normalizado (IVN):

$$IVN = \frac{IRC - R}{IRC + R} \quad (1)$$

Toma valores de 0 a 1 y combina la información contenida en la banda del rojo, R (580 - 680 nm) y del infrarrojo cercano, IRC (725 - 1100 nm). El IVN es un buen indicador de radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAa) por la vegetación verde y de actividad fotosintética, ya que representa la radiación que efectivamente le llega al tejido verde y que puede ser utilizada para fotosíntesis (Becerra, 2001; Gamon *et al.*, 1995). La fotosíntesis que realizan las plantas, es proporcional a la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que absorben (Terradas, 2001), y ésta última mantiene una relación lineal con el IVN (Sellers, 1987). A su vez, la Productividad Primaria Neta (PPN) se encuentra directamente relacionada con RFAa según el modelo propuesto por Monteith (1981):

$$PPN = \varepsilon \times \left[\int RFAa \right] \quad (2)$$

Donde ε es la eficiencia de conversión de la energía (g/MJ) y el segundo término de la ecuación es la integral anual de la RFAa. Dado que el IVN es un indicador lineal de la RFAa, en la ecuación de Monteith se puede sustituir la RFAa por el IVN, obteniéndose:

$$PPN = \varepsilon \times \left[\int IVN \right] \quad (3)$$

Varios estudios dan soporte al uso del IVN como una herramienta en estudios de vegetación. Paruelo *et al.* (1997) presentaron una calibración de la relación entre la PPNA y el IVN en praderas templadas de Norte América, a partir del promedio anual de PPNA, y estimaron el coeficiente de conversión de la energía en biomasa (ε). En un estudio realizado en Colorado por Paruelo *et al.* (2001), la dinámica estacional del IVN fue utilizada como un descriptor de funcionamiento ecosistémico, permitiendo evidenciar que el uso del suelo modifica el funcionamiento ecosistémico. Por otra parte, Gamon *et al.* (1995) estudiaron la relación entre el IVN y la estructura del dosel en tres tipos de vegetación de California. El IVN mostró ser un sensible indicador de la estructura y del contenido químico del dosel (biomasa verde, índice de área foliar verde, contenido de clorofila y contenido de nitrógeno foliar) cuando la biomasa seca en pie no fue muy variada y en coberturas sin demasiada densidad de árboles y arbustos.

Aunque estos índices han mostrado ser poderosas herramientas para el estudio de vegetación ellos pueden ser influenciados por varios factores externos a la hoja vegetal, por ejemplo pueden ser sensibles a la orientación de las hojas, al índice de área foliar, a la estructura de la comunidad, al hábito de crecimiento, etc. En este trabajo, el IVN es utilizado para estudiar el efecto de ciertos aspectos de la estructura de la comunidad de pradera, determinados por la presencia de herbívoros domésticos, sobre la productividad de la misma.

Escenario – La productividad en las praderas del Uruguay y la región

En la Pampa inundable (centro Este Argentino), el pastoreo aumentó la riqueza de especies, con la incorporación de especies exóticas de crecimiento invernal, y redujo drásticamente la PPNA, resultando para el sitio pastoreado, el 40 % de la producción obtenida en el sitio protegido al ganado con biomasa inicial similar (Ruch & Oesterheld, 1997). Para el caso de praderas de montaña en la Provincia de Córdoba (centro Oeste de Argentina) la riqueza de especies fue máxima en la comunidad bajo condiciones de pastoreo y tras 4 años de exclusión al ganado, la riqueza disminuyó significativamente, a la vez que la PPNA tendió a aumentar con los años de protección (Pucheta *et al*, 1998).

Durante el período 1999-2000 la Unidad de Ecología Terrestre de la Facultad de Ciencias desarrolló un estudio en el establecimiento “El Relincho” con el objetivo de evaluar el efecto del pastoreo sobre la productividad, la diversidad de especies y la composición de grupos funcionales (Proyecto a cargo de la Dra. Alice Altesor, financiado por la Red Latinoamericana de Botánica). Desde el punto de vista de la composición florística, el resultado de este estudio y otros antecedentes en Uruguay, señalan que la clausura al pastoreo provoca una disminución de la riqueza de especies, el reemplazo de gramíneas estivales de hábito postrado (C₄) por gramíneas invernales (C₃) y la disminución de hierbas no palatables mayoritariamente nativas de crecimiento invernal (Altesor *et al*, 1998 y Rodríguez *et al*, 2003). Contrariamente a lo reportado para las praderas argentinas, en este estudio observaron mayor PPNA en el área pastoreada, 51,3% más que en el área clausurada al ganado por 8 años (Altesor *et al*, 2002). Estos resultados estarían reflejando el mayor número de especies en el área pastoreada (68 spp.) respecto a la clausura (49 spp.), de acuerdo a la hipótesis que postula un aumento en la productividad como resultado de un aumento en el número de especies (Ehrlich & Ehrlich,

1981). Sin embargo, cuando la cantidad de biomasa en el pastoreo y la clausura fueron estandarizadas al comienzo de cada estación, la respuesta en la clausura fue mayor con un incremento de la PPNA del 29% con respecto a la pradera pastoreada.

Las interrogantes que se plantearon entonces, fueron qué aspectos de la estructura de la comunidad están afectando a la productividad cuando el ganado es excluido. La diferencia de PPNA entre la clausura y el pastoreo, podría estar asociado al hábito de crecimiento de las especies dominantes: postrado en el área pastoreada y erecto en el área clausurada, dado que la absorción de la luz solar depende en parte, del ángulo en que se disponen las hojas y del índice de área foliar (Aber & Melillo, 1991). En situación de pastoreo, el índice de área foliar podría estar limitado por el espacio, ya que las especies dominantes poseen un hábito rastrero, no así en exclusión donde el crecimiento erecto no limita en principio el área foliar por unidad de superficie. Por otra parte, la gran acumulación de biomasa seca que ocurre en situación de clausura podría llevar a menores valores de productividad primaria. La materia seca acumulada impediría que la radiación fotosintéticamente activa sea absorbida por la biomasa verde. Otro aspecto de la estructura a considerar, es el componente arbustivo de la pradera. La invasión de especies arbustivas en ausencia de ganado es muy frecuente (Del Puerto, 1987) y en particular en este sitio, la presencia de este grupo es importante así como el porte que han desarrollado en la clausura. El efecto de los arbustos sobre la productividad de este tipo de pradera no ha sido estudiado aún.

En este trabajo se estudió el efecto de excluir al ganado de la pradera, sobre la actividad fotosintética del dosel. Específicamente, dos aspectos estructurales fueron abordados: la distribución de la biomasa herbácea y la presencia de formas de vida arbustivas. Para ello se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

- (1) La actividad fotosintética es afectada por la presencia de herbívoros domésticos en la pradera.
- (2) La acumulación de material seco disminuye la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el tejido verde del dosel.
- (3) La presencia de arbustos aumenta la absorción de radiación fotosintéticamente activa, incrementando los valores del IVN.

Objetivos

Para evaluar las hipótesis (1) y (3) se compararon los valores de IVN en situación de pastoreo y de clausura al ganado por 10 años, con presencia y ausencia de una especie arbustiva (*Eupatorium buniifolium*) en ambos tratamientos. Para la hipótesis (2) se estudió el efecto de las proporciones de biomasa seca y verde del dosel sobre el IVN.

Paralelamente, se abordó un aspecto metodológico. Se evaluó la estimación de material verde y seco de las muestras, a través del conteo de píxeles verdes de fotografías tomadas en el laboratorio.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se ubica sobre una zona de basamento cristalino, en el Departamento de San José. La precipitación promedio anual entre 1941 y 1979 fue de 1374 mm. La temperatura promedio anual para el mismo período fue de 18,9°C, con un promedio de 12,6°C en julio y 26,3°C en enero. El sitio específico es una pradera natural del establecimiento “El Relincho”. Se utilizaron dos parcelas adyacentes, una en situación de pastoreo continuo y la otra excluida al ganado desde 1991. Ambas parcelas se localizan en un área homogénea en cuanto al tipo de suelo (mollisol) y abarcan un área aproximada de 1000 m² cada una.

Obtención de datos en el campo

El muestreo fue preferencial, generando un gradiente de distribución de biomásas tanto herbácea (seca y verde) como arbustiva, y las mediciones con radiómetro se realizaron durante días soleados (6 y 7 de junio de 2002) entre las 11:00 hs. y las 14:00 hs. En la parcela pastoreada se ubicaron 10 sitios, 5 con diferentes proporciones de biomasa de especie arbustiva (*Eupatorium buniifolium*) y 5 sin ella con diferentes proporciones de biomasa herbácea seca. En cada uno de ellos se midió con radiómetro de mano (marca Skye) la reflectancia en las longitudes del rojo, R (660 nm) y del infrarrojo cercano, IRC (730 nm), posicionándolo a una altura aproximada del suelo de 1,50 m para cubrir una superficie circular de 0.70 m de diámetro, de modo de calcular el Índice Verde Normalizado (IVN) como se muestra en la ecuación 1. Posteriormente se cosechó la biomasa proyectada sobre dichas superficies, incluyendo la biomasa verde de la especie arbustiva.

En la parcela clausurada al ganado, el procedimiento fue el mismo agregándose 5 sitios sin especie arbustiva donde la reflectancia del R y del IRC se midió antes y después de remover a mano parte de la biomasa seca acumulada en el dosel. La cantidad de biomasa removida fue diferente para cada uno de estos 5 sitios con el fin de obtener un gradiente de biomasa seca removida y se conservó debidamente identificada.

Estimación de biomasa

Una vez en el laboratorio, submuestras del 10 por ciento en su porción herbácea, fueron separadas manualmente en material verde y seco. Dicho material, junto con la totalidad de la muestra, fue secado en estufa a 70°C durante 48 horas y pesado en balanza electrónica para obtener su peso seco. Las proporciones de biomasa verde y seca de las submuestras fueron utilizadas para estimar la cantidad en gramos de biomasa verde y seca de la totalidad de la muestra. Debe aclararse que la decisión de usar submuestras fue tomada a partir de un muestreo piloto realizado el 8 de febrero de 2002. En esta oportunidad, la biomasa fue estimada a partir de la separación manual de material verde y seco de cada una de las muestras en su totalidad, y de la separación de submuestras del 10 y 20 por ciento. De ahí en más, el uso de submuestras del 10 por ciento fue aceptado como un método fiable en la estimación de biomasa, de menor esfuerzo y consumo de tiempo.

El material arbustivo fue separado en tejido foliar verde y en leñoso. La porción leñosa fue desechada mientras que el material verde, al igual que la biomasa herbácea, fue secado en estufa a 70°C durante 48 horas y pesado en balanza para obtener su peso seco.

Estimación de biomasa por fotografías

En busca de una alternativa a la metodología usada para estimar biomasa, el material herbáceo de cada una de las muestras (antes de tomar las submuestras), fue dispuesto de forma homogénea sobre bandejas y fotografiado con cámara digital. La calidad de las fotos fue estándar para objetos pequeños y con el programa G-pixel se determinó el porcentaje de píxeles verdes de las fotografías. El porcentaje de biomasa verde de las submuestras fue correlacionado con el porcentaje de píxeles verdes, con el fin de construir una curva de calibración que permita determinar las proporciones de biomasa verde y seca de una muestra a partir de fotos digitales, evitando el separado manual.

Análisis de datos

Los resultados del experimento fueron analizados a través de un análisis de varianza para detectar diferencias en el IVN (variable de respuesta) entre los tratamientos (clausura y

pastoreo, con y sin arbustos). También se realizaron análisis de regresión tomando al IVN como variable dependiente y la biomasa verde, seca y de arbustivas como variables predictoras.

Resultados

A través del análisis de varianza (ANOVA) se detectaron diferencias significativas en el índice verde normalizado (IVN) debidas a los distintos tratamientos ($F_{(3,16)}=37,91$; $p<0.000$). El área pastoreada con “Chircas” (*Eupatorium buniifolium*) registró el IVN más alto, con un promedio de 0,614, mientras que el sitio de menor IVN fue la clausura al ganado sin “Chircas” donde el IVN promedio fue de 0,419 (Figura 5).

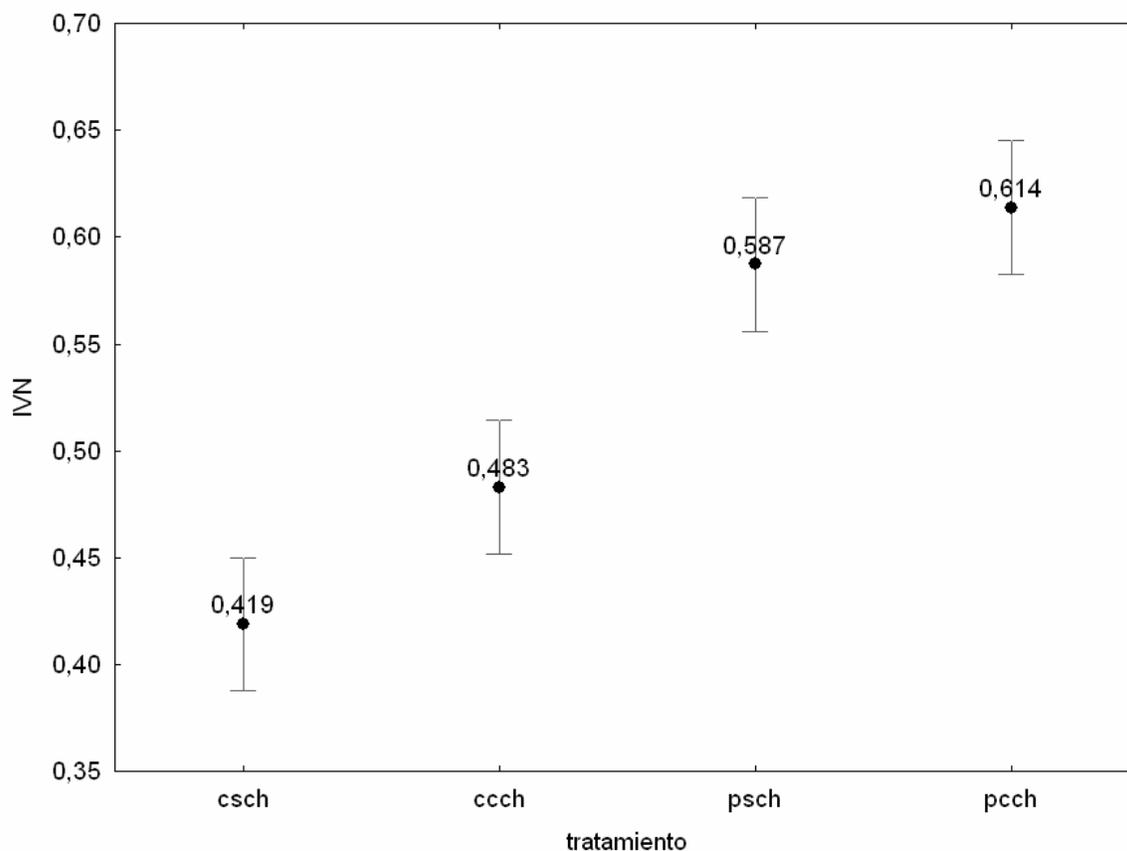


Figura 5: Valores de índice verde normalizado para diferentes tratamientos de una pradera natural. Los tratamientos son: clausura sin “Chircas” (csch); clausura con “Chircas” (ccch); pastoreo sin “Chircas” (psch); y pastoreo con “Chircas”.

Al examinar las comparaciones múltiples (post-hoc) en el análisis de varianza, se encontró que dentro del área pastoreada, no existen diferencias significativas del IVN por la presencia de “Chircas”.

Si bien la distribución de biomasa herbácea en los 4 tratamientos parece ser distinta, no se encontraron diferencias significativas por la presencia de “Chircas” tanto sea dentro de

la clausura como dentro del pastoreo (Figura 6). Las diferencias en distribución de biomasa se presentan entre el pastoreo y la clausura. La biomasa herbácea total para la clausura fue casi el doble que para el pastoreo con promedios de 496,5 g/m² y 272,5 g/m² respectivamente. La proporción de material verde también fue distinta para ambos tratamientos, encontrándose 38 % de biomasa verde en la clausura (186,9 g/m²) y 43 % en el pastoreo (116,7 g/m²). En la exclusión, la acumulación de biomasa seca fue de 309,6 g/m² representando aproximadamente el doble que en pastoreo con 155,8 g/m².

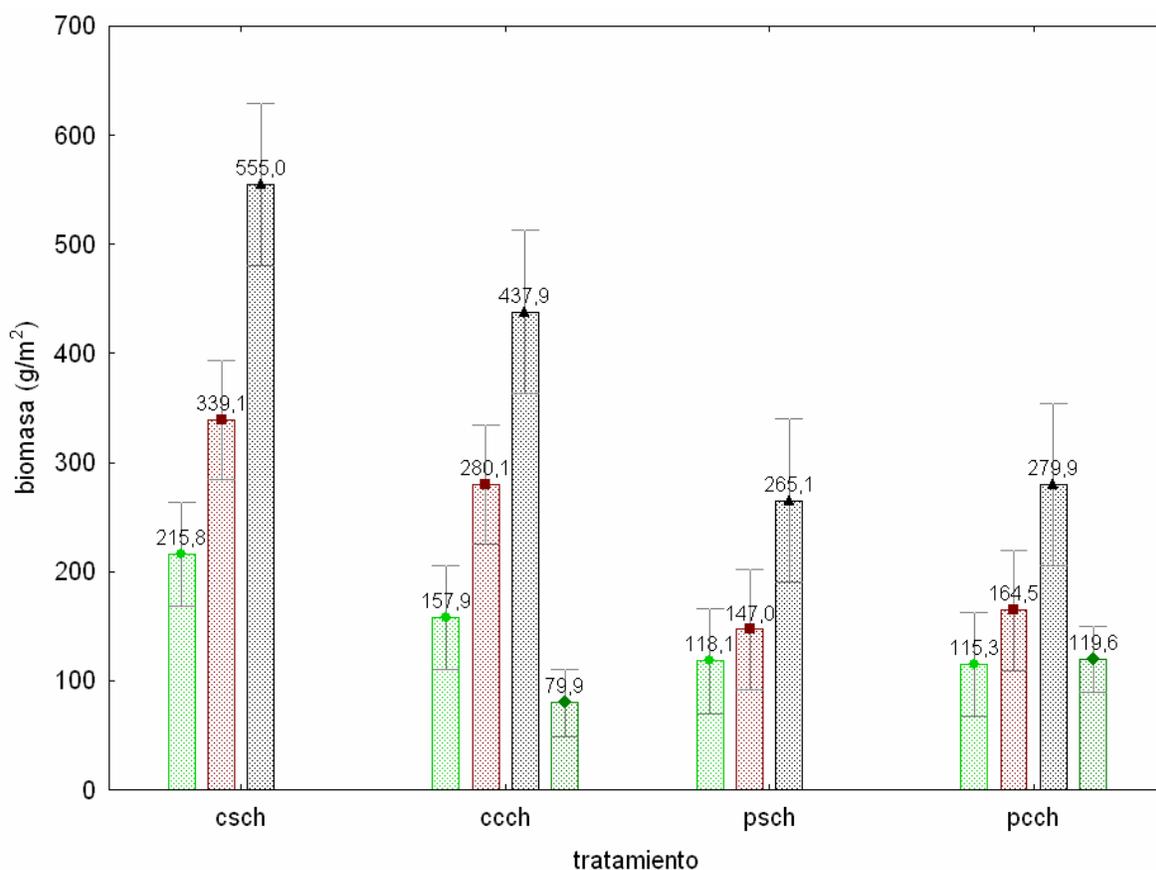


Figura 6: Distribución de biomasa de una pradera natural, en pastoreo (con y sin "Chircas") y en clausura al ganado por 10 años (con y sin "Chircas"). Los círculos verde claro representan la biomasa herbácea verde; los cuadros marrones, la biomasa herbácea seca; los triángulos negros representan la biomasa herbácea total; y los rombos verde oscuro, la biomasa foliar de "Chircas".
 Nota: No fueron incluidos los 5 sitios de la clausura sin "Chircas" extra destinados a evaluar efecto de la remoción de biomasa seca.

Cuando se analizó el efecto de la materia seca sobre el IVN a través del análisis de regresión, tomando al IVN como variable dependiente y a la cantidad de materia seca (de

los sitios sin “Chircas”) como variable predictora, se encontró una dependencia lineal significativa ($F_{(1,8)}=35,12$; $p<0,0001$; $R^2=0,81$), con la siguiente ecuación:

$$IVN = 0,698 - 0,0008 \text{ biomasa seca} \quad (4)$$

El índice verde normalizado disminuye conforme aumenta la cantidad de material senescente del dosel (Figura 7).

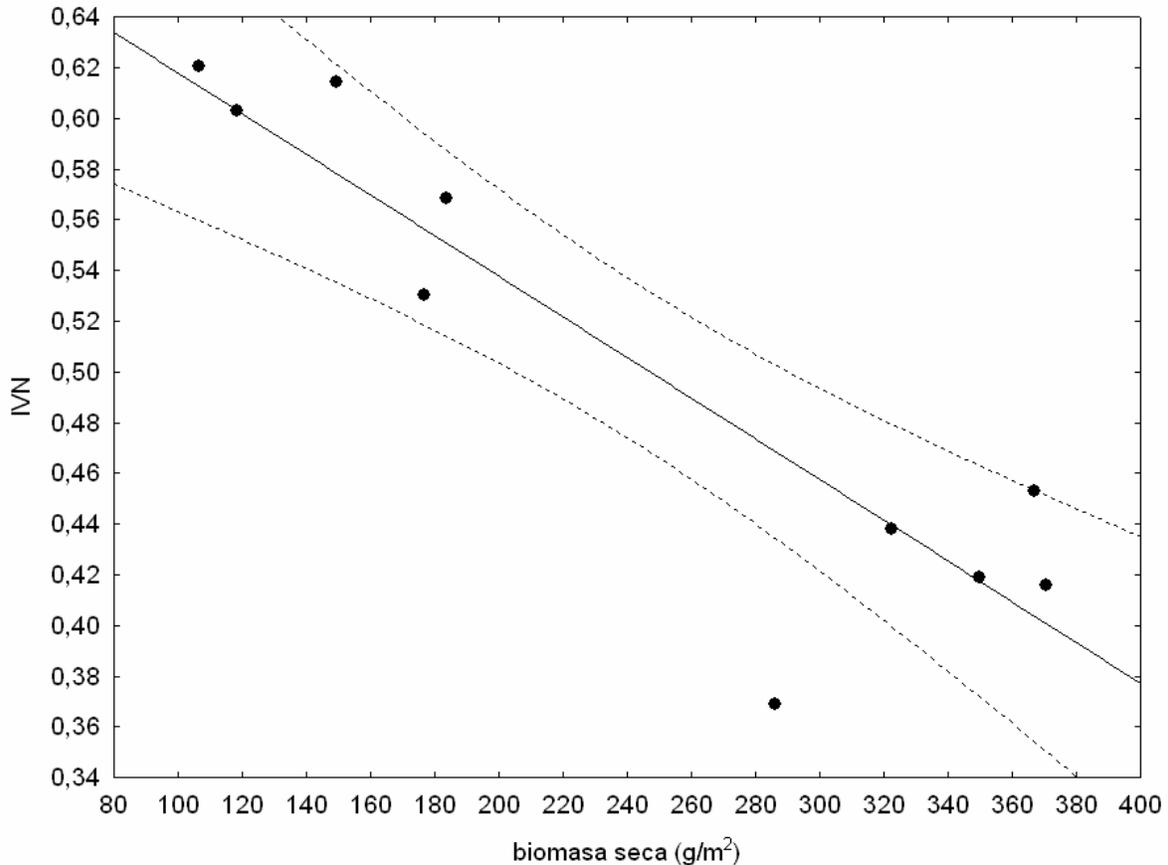


Figura 7: Relación lineal entre el IVN y la materia seca en g/m² para una pradera sin “Chircas” ubicada en el establecimiento “El Relincho”, San José.

Al analizar la relación entre el IVN (como variable dependiente) y la cantidad de biomasa herbácea verde (como variable independiente) se encontró, contrariamente a lo esperado, una dependencia negativa ($F_{(1,8)}=5,49$; $p<0,05$; $R^2= 0,41$):

$$IVN = 0,629 - 0,0008 \text{ biomasa verde} \quad (5)$$

Sin embargo, el resultado es invertido cuando se toma como variable independiente la proporción (en porcentaje) de biomasa herbácea verde y no el valor absoluto en g/m^2 . La ecuación de regresión para el IVN según el porcentaje de tejido verde se muestra a continuación :

$$IVN = 0,329 + 0,004 \text{ verde (\%)} \quad (6)$$

El efecto de la materia verde medida en porcentajes, como variable independiente no fue significativo ($F_{(1,8)}=1,29$; $p=0,289$; $R^2=0,14$). Por lo tanto, solo podemos decir que el índice verde normalizado tiende a aumentar en los sitios con mayor proporción de material verde (Figura 8).

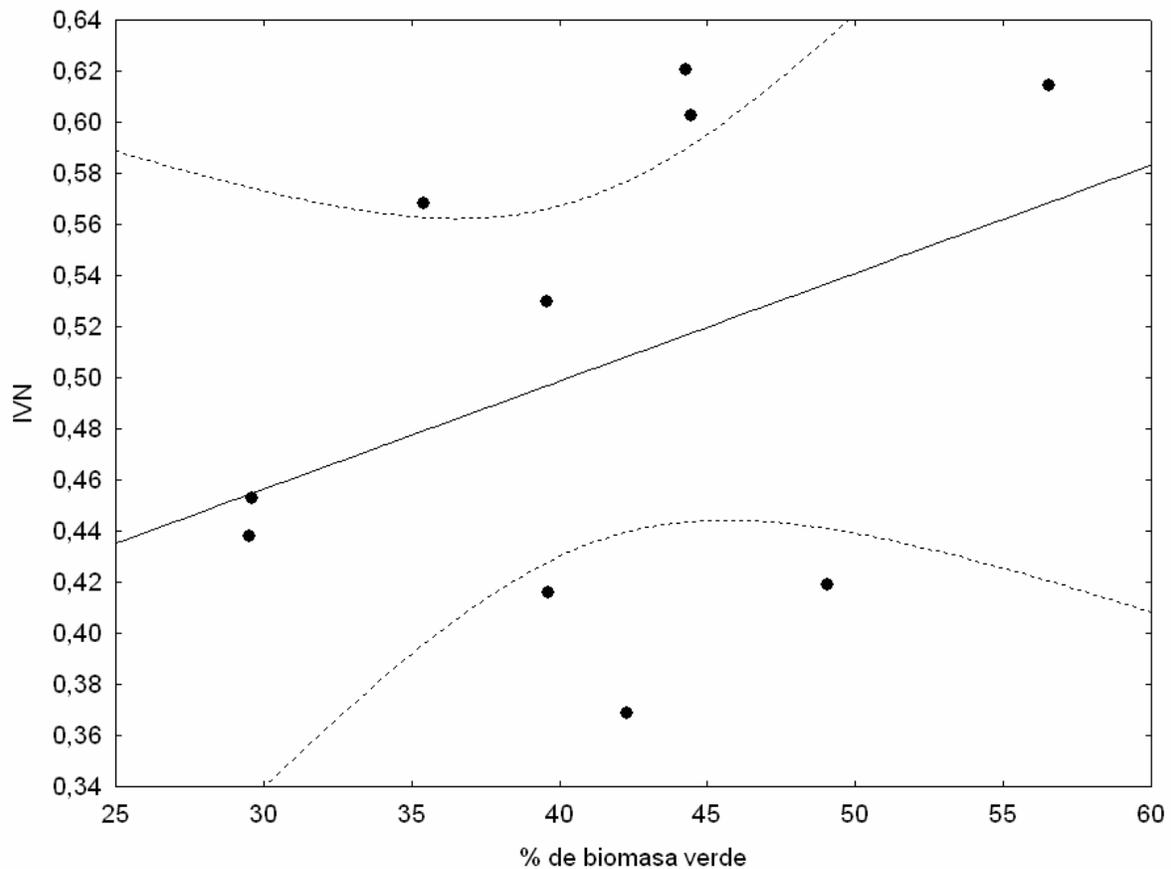


Figura 8: Relación lineal entre el IVN y el porcentaje de biomasa verde para una pradera ubicada en el establecimiento “El Relincho”, San José. Los puntos corresponden a los sitios sin “Chircas”.

El efecto de la especie arbustiva estudiada (*Eupatorium buniifolium*) sobre el IVN mostró no ser significativo ($F_{(1,8)}=0,49$; $p<0,50$; $R^2=0,06$) con la siguiente ecuación de regresión:

$$\text{IVN} = 0,511 + 0,0004 \text{ Chircas} \quad (7)$$

Donde “Chircas” representa el peso seco de hojas verdes de *Eupatorium buniifolium* por unidad de superficie. La presencia de “Chircas” en la pradera tiende a aumentar levemente los valores de IVN (Figura 9).

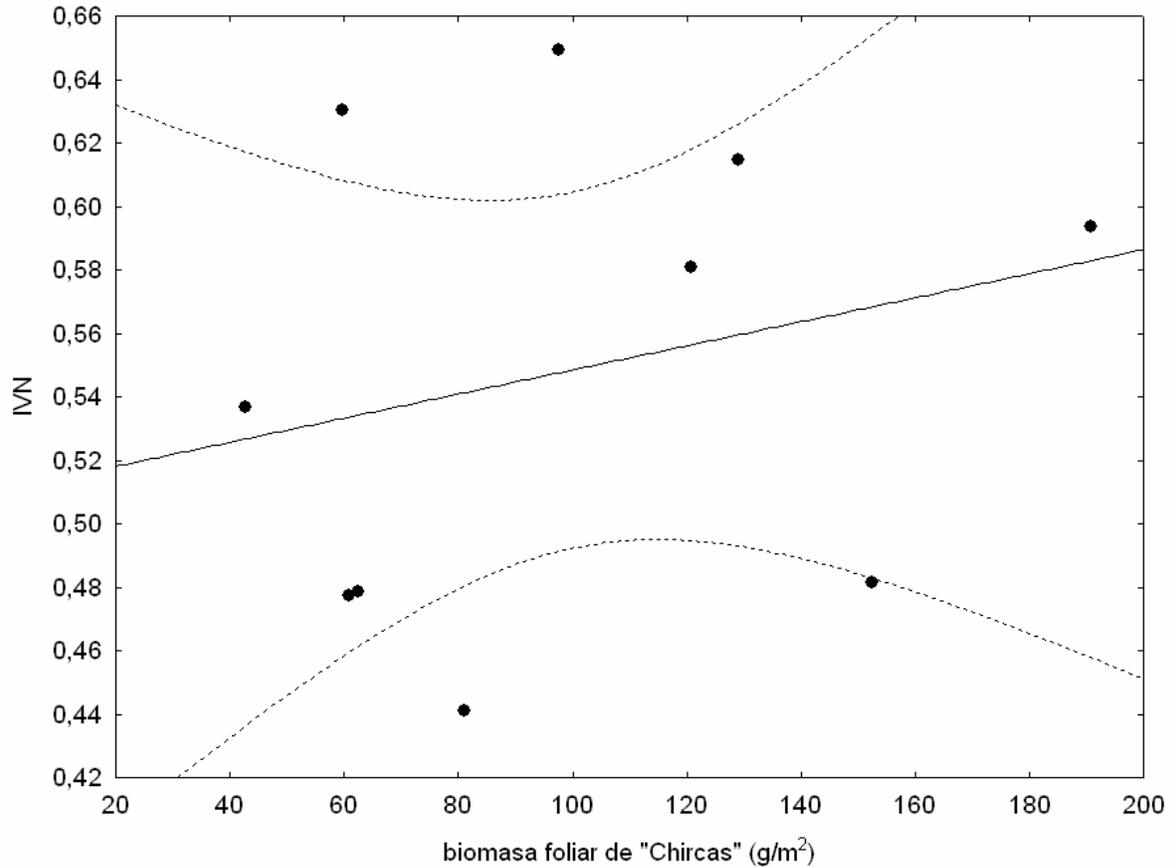


Figura 9: Relación lineal entre el IVN y peso seco de hojas verdes de *Eupatorium buniifolium* para una pradera ubicada en el establecimiento “El Relincho”, San José.

Al analizar la relación del IVN y las distintas variables independientes aquí estudiadas (biomasa seca, verde y tejido foliar arbustivo) en situación de clausura y de pastoreo por separado, no se obtuvo ninguna relación de dependencia significativa, entre la actividad fotosintética medida a través del IVN y alguna de las variables antes mencionadas. Sólo se observaron algunas tendencias (tras análisis de regresión múltiple) sin significado estadístico: en la clausura el IVN mantiene la tendencia de disminuir conforme aumenta la cantidad de biomasa seca acumulada en el dosel, y en el pastoreo el IVN tiende a disminuir con el aumento de biomasa seca y a aumentar con el porcentaje de biomasa herbácea verde y con la cantidad de tejido foliar de la especie arbustiva (Tabla 1).

$IVN_{\text{clausura}} = 0,5639 - 0,0003 a - 0,0006 b + 0,0003 c$	$R^2 = 0,47 ; F_{(3,6)} = 1,77 ; p < 0,25$
$IVN_{\text{pastoreo}} = 0,5322 - 0,0002 a + 0,0021 b + 0,0002 c$	$R^2 = 0,43 ; F_{(3,6)} = 1,53 ; p < 0,30$

Tabla 1: Regresiones múltiples encontradas para el IVN en situación de pastoreo continuo y de clausura al ganado por más de 10 años, en función de la biomasa seca acumulada en el dosel en g/m^2 (a), el porcentaje de biomasa herbácea verde (b) y la cantidad de tejido foliar de “chircas” en g/m^2 (c).

A través de un análisis de varianza (ANOVA) se evaluó el efecto de remover parte de la biomasa seca acumulada en el dosel dentro de la clausura (sin “Chircas”) sobre el IVN. No se encontraron diferencias significativas en el valor del IVN debidas a los tratamientos: antes y después de la remoción ($F_{(1, 8)} = 1,60 ; p = 0,24$). Sin embargo, se observó una leve tendencia del IVN a aumentar con la remoción de parte de la biomasa seca acumulada en el dosel (Figura 10).

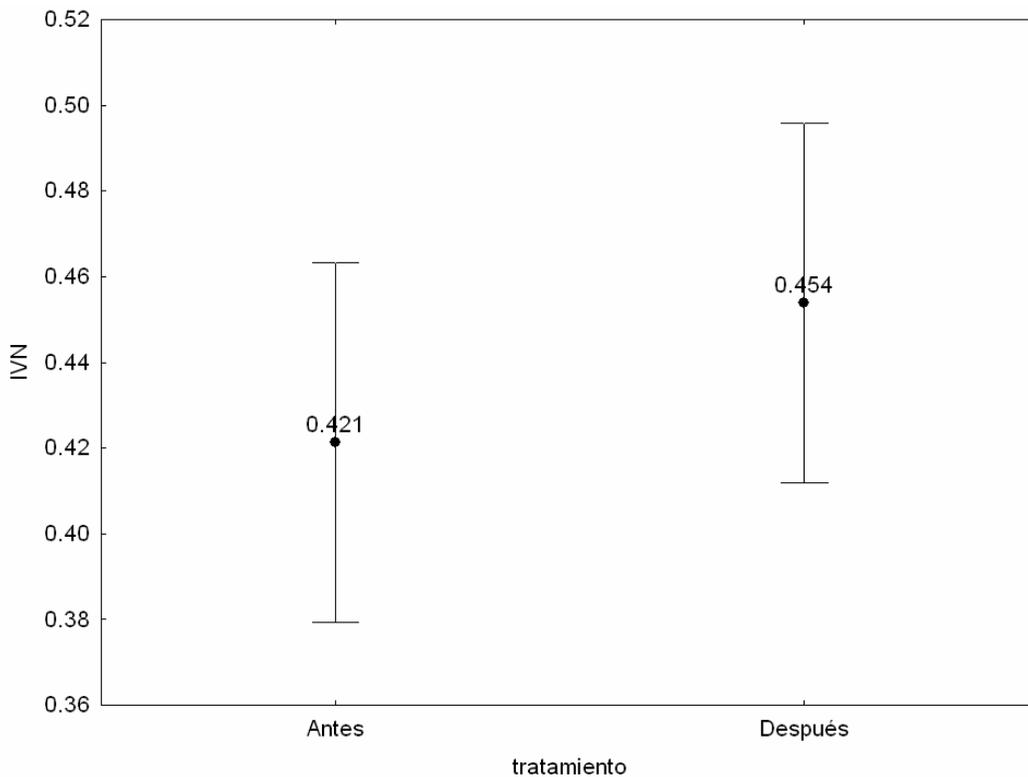


Figura 10: IVN para 2 tratamientos: Antes (“csch” antes de remover biomasa seca acumulada) y Después (“csch” luego de remover parte de la biomasa seca acumulada).

No se encontró relación entre el incremento del IVN (luego de la remoción) y la cantidad de biomasa seca removida.

Estimación de biomasa por fotografías

El porcentaje de biomasa verde fue correlacionado con el porcentaje de píxeles verdes de las fotografías tomadas a cada una de las muestras (Figura 11). La correlación fue significativa ($F_{(1,23)}=19,33$; $p<0,0001$; $R=0,68$) con la siguiente ecuación:

$$\% B_{\text{verde}} = 23,43 + 0,557 \% P_{\text{verdes}} \quad (8)$$

donde $\% B_{\text{verde}}$ es el porcentaje de biomasa verde de la submuestra y $\% P_{\text{verde}}$ es el porcentaje de píxeles verdes de las fotografías de las muestras.

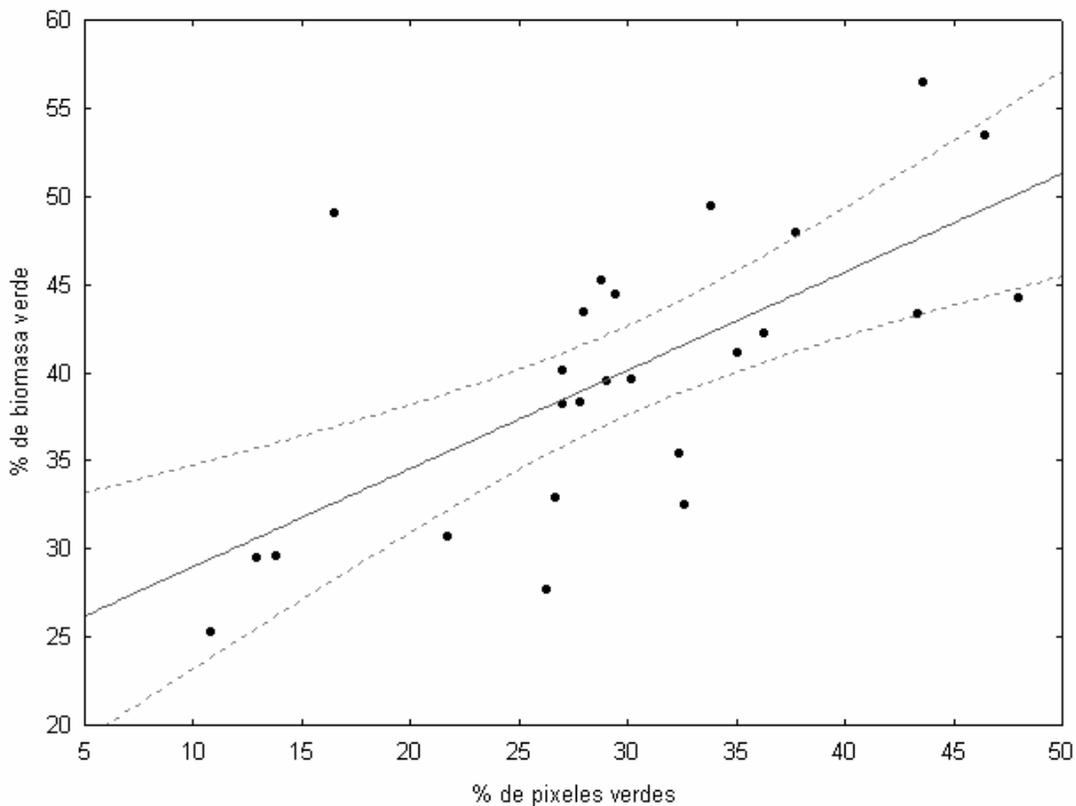


Figura 11: Relación entre el porcentaje de biomasa verde y el porcentaje de píxeles verdes de fotografías digitales de muestras herbáceas cosechadas en una pradera natural.

Si bien este método de estimación de biomasa verde no fue el utilizado en este trabajo, porque se usaron submuestras, la calibración del mismo puede colaborar a la hora de realizar estimaciones rápidas de tejido verde, evitando la tediosa y larga tarea de separar manualmente el tejido verde del tejido senescente.

Discusión

Los resultados del ANOVA (figura 5) nos permiten aceptar la hipótesis (1) donde proponemos que el tratamiento dado a la pradera (presencia o ausencia de ganado), afecta la actividad fotosintética de la misma. Dado que el IVN es un indicador lineal de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el tejido verde y por tanto un indicador de actividad fotosintética, los resultados muestran que en el área pastoreada la actividad fotosintética es mayor que en el área de clausura. De hecho, esto es consistente con los resultados de productividad hallados por Altesor *et al*, 2002 donde la productividad en condiciones de pastoreo continuo, superó ampliamente los de la clausura.

Las diferencias de estructura del dosel entre los sitios bajo pastoreo continuo y de clausura al ganado pueden observarse claramente en la distribución de biomásas. Para el caso de la clausura, la acumulación de biomasa total y biomasa seca es aproximadamente el doble que para el pastoreo, a la vez que la proporción de tejido verde para la clausura es menor que para el pastoreo (38% y de 43% respectivamente). Seguramente los resultados aquí obtenidos se acentúan en épocas de mayor actividad vegetativa como lo es en primavera y verano. No debemos dejar de considerar que el muestreo fue realizado en junio, es decir en época de muy baja actividad vegetativa, y las diferencias en proporción de biomasa verde entre los tratamientos se pudieron ver disminuidas por esta razón. En los datos relevados por Altesor *et al* (2002), para un año completo, la proporción de biomasa verde en la comunidad pastoreada fue bastante mayor que la encontrada en este trabajo.

Sin duda, esta acumulación de material senescente sobre el dosel está interfiriendo en la cantidad de radiación que le llega al tejido fotosintético, como se puede ver en la figura 7 donde se muestra la disminución del IVN conforme aumenta la biomasa seca del dosel, permitiendo asumir como verdadera la hipótesis (2). Esto mismo puede verse como una tendencia al remover parte de la biomasa seca del dosel (figura 10) donde la actividad fotosintética aumenta levemente, más allá de que no haya tenido significado estadístico. Es posible que la remoción de biomasa seca no sea reflejada en mayores incrementos de IVN simplemente porque no hubo suficiente aumento en la cantidad de tejido verde interceptando luz. La remoción de biomasa seca no solo descubre "pasto" verde, sino que también descubre suelo desnudo y/o broza. Cuando en el análisis de regresión tomamos

a la proporción de biomasa verde como variable independiente y al IVN como dependiente, la actividad fotosintética tiende a mantener una relación lineal positiva con la proporción de tejido verde (figura 8). El hecho de que el IVN muestre una dependencia negativa significativa con la cantidad absoluta de biomasa verde (ecuación 5) probablemente se deba al fuerte efecto negativo de la biomasa seca sobre el IVN dado que los sitios con mayor cantidad de biomasa verde son los mismos sitios que poseen alta cantidad de biomasa seca acumulada en el dosel. Es decir que el IVN se relaciona con la radiación absorbida por el tejido verde y su disminución en presencia de material senescente se debe, al menos en parte, al impedimento físico que este último provoca en la interceptación de la luz por el tejido fotosintético. Estos resultados son compatibles con los resultados obtenidos por Becerra (2001) donde se concluye que el IVN disminuye en coberturas verdes con material senescente arriba, dependiendo del grado de sombreado que éste genere.

Al testar la hipótesis (3), los resultados no nos permiten aceptarla como absolutamente cierta, sólo podemos hablar de tendencias. Aunque las comparaciones múltiples del ANOVA muestran que la presencia de “Chircas” tiene efecto sobre el IVN en situación de clausura, no se encontró evidencia suficiente que nos permita generalizar un efecto positivo del componente arbustivo (“Chircas”) sobre la actividad fotosintética del dosel. Cuando se realizó el análisis de regresión con la biomasa foliar de “Chircas” como la variable independiente y el IVN como la de respuesta, se observa una leve tendencia al aumento en la actividad fotosintética pero sin significado estadístico. A la vez, debe notarse que los sitios con mayor cantidad de tejido foliar arbustivo corresponden a los sitios bajo situación de pastoreo (ver figura 6) que naturalmente poseen los valores más altos de IVN como se muestra en la figura 5. Es decir que no se puede discriminar el efecto de los arbustos del efecto del “ganado” sobre la actividad fotosintética. En la clausura, la cantidad de tejido fotosintético interceptando luz probablemente es mayor en los sitios con arbustos, ya que estos últimos poseen sus hojas en un estrato más alto, por encima del estrato de acumulación de material seco, pero estos sitios (“ccch”) tuvieron en promedio menos biomasa seca acumulada en el dosel que los sitios de la clausura sin “Chircas”. Entonces, tampoco podemos aseverar que el valor del IVN de los sitios de la clausura con “Chirca” se debe únicamente a la mayor absorción de radiación fotosintéticamente activa por parte de los arbustos.

Si observamos los resultados de las regresiones múltiples realizadas en la clausura y en el pastoreo (Tabla1), podemos ver que la dependencia del IVN no es significativa para las variables cantidad de biomasa seca acumulada en el dosel, proporción de biomasa herbácea verde y cantidad de tejido foliar arbustivo, pero las tendencias más o menos se mantienen. El hecho de que solo podamos hablar de tendencias cuando analizamos por separado los tratamientos clausura y pastoreo, probablemente se deba a que la cantidad de muestras no es lo suficientemente alta. Además la variación del índice verde normalizado dentro del área pastoreada o dentro de la clausura, no se debe únicamente a la distribución de la biomasa en el dosel. La actividad fotosintética del dosel seguramente también se relaciona con otras variables no estudiadas en este trabajo. El hábito de crecimiento postrado de las especies dominantes, con disposición planófila de las hojas dentro del pastoreo podría determinar una mayor eficiencia en el uso del recurso luz quitándole importancia a las proporciones de biomasa seca, verde o de arbustos. El pastoreo “abre” el tapiz, y por tanto las plantas reciben el beneficio de una mayor disponibilidad de luz (Semmartin & Oesterheld, 1996) a la vez que la disposición horizontal de las hojas (propia de las especies dominantes bajo pastoreo) permite una mayor exposición de la superficie foliar a la luz solar (Aber & Melillo, 1991).

En suma, en la pradera el IVN posee una relación lineal negativa con la biomasa seca, mostrando que la actividad fotosintética del dosel se encuentra limitada por la acumulación de material senescente en el dosel. En la clausura al ganado la actividad fotosintética y por consiguiente la PPNA es menor que en condiciones de pastoreo continuo porque la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el tejido verde se ve disminuida por el efecto de sombreado que genera la biomasa seca. Esta subutilización del recurso luz puede ser revertida en parte, por aquellas especies que ocupan un estrato más alto como lo son las especies arbustivas aunque no se haya encontrado evidencia suficiente en este sentido. En condiciones de pastoreo continuo, la acumulación de biomasa seca no llega a ser importante y la actividad fotosintética puede depender de otras variables de la estructura de la comunidad, como pueden ser el índice de área foliar o el ángulo en que se disponen las hojas. Estas son interrogantes que deben ser estudiadas con mayor profundidad.

Agradecimientos

A los que me ayudaron en el campo, Santiago, Felipe y Gervasio, quién además cargó con los equipos desde la vecina orilla. A Beatriz, Elsa y Claudia que me acompañaron y aconsejaron en el laboratorio. A Alice y José que siendo “Los Jefes” cortaron pasto conmigo. A Guillermo Maccio y Señora por su generosidad. A Pablo por su constante apoyo emocional e informático, aparte de que me prestó todos sus útiles de escritorio. Y a mis padres, Alma y Ricardo, que están re contentos de que yo sea su hijita.

Bibliografía

Aber, J. D. & Melillo, J. M., 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunders Collage Publishing.

Altesor, A., Di Landro, E., May, H. & Ezcurra, E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9: 173-180.

Altesor, A., Oesterheld, M., Lezama, F., Leoni, E. & Rodríguez, C. 2002. Effect of grazing enclosure on community structure and productivity of an Uruguayan grassland. 45th Symposium of the International Association of Vegetation Science. Brasil.

Becerra, J. 2001. Efecto de la estructura del canopeo sobre las características espectrales del Rye Grass (*Lolium perenne* L.). *Tesis de grado*, UBA, Argentina.

Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. L. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidad*. Ed. Omega, S.A., Barcelona.

Campbell, J. B., 1996. *Introduction to Remote Sensing*. 2da. Edición, Guilford Press, New York.

MGAP. DIEA. *Censo General Agropecuario. 2000*.

http://www.mgap.gub.uy/Diea/CENSO2000/ResultadosDefinitivosVol_1/default.htm

Del Puerto, O.1987. La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay, *Notas Técnicas N° 1*, Facultad de Agronomía, Montevideo.

Díaz, S., Non-Meir, I. & Cabido, M., 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.

Ehrlich, P. R. & Ehrlich, A. 1981. *Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York.

Gamon, J. A., Field, C. B., Goulden, M. L., Griffin, K. L., Hartley, A. E., Joel, G., Panuelas, J. & Valentini R., 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis, in three Californian vegetation types. *Ecological Applications* 5: 28-41.

Guyot, G. 1990. Optical properties of vegetation canopies. *Applications of Remote Sensing in Agriculture*. Butterworths, London, pp. 427.

Mc. Naughton, 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.

Monteith, J. L., 1981. Climatic variation and the growth of crops. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 107: 749-74.

Oficina De Planeamiento y Presupuesto (OPP), Organización de los Estados Americanos (OEA), Banco Interamericano de Desarrollo (BID), Republica Oriental del Uruguay. 1992. *Uruguay - Estudio Ambiental Nacional*. Publicado por la Secretaria Ejecutiva para Asuntos Económicos y Sociales Departamento de Desarrollo Regional y Medio Ambiente. Washington D.C.

<http://www.oas.org/usde/publications/Unit/oea10s/begin.htm#Contents>

Olf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Tree* 13: 261-265.

Paruelo, J.M., Epstein H. E., Lauenroth, W. K. & Burke, I. C., 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 78: 953-958.

Paruelo, J. M., Lauenroth, W. K. & Burke, I. C., 2001. Land-use impact on ecosystem functioning in eastern Colorado, USA. *Global Change Biology*, 7: 631-639.

Pucheta, E., Cabido, M., Díaz, S. & Funes, G. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19 (2): 97-105.

Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F. & Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14: 433 - 440.

Ruch, G. M. & Oesterheld, M. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grasslands. *Oikos*, 78: 519-526.

Sellers, P. J. 1987. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sensing of Environment* 21: 143-183.

Sala, O. E. 1988. Plant form and vegetation structure. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.

Soriano, A. 1991. Río de la Plata grassland. Páginas 367-407 en R.T. Coupland, editor. *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier*, Amsterdam, The Netherlands.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega, Barcelona.

Wachendorf, M., Ingwersen, B. & Taube, F. 1998. Prediction of the clove content of red clover- and white clover-grass mixtures by near-infrared reflectance spectroscopy. *Grass and Forage Science*, 54: 87-90.