

**Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay
mediante el uso de sensores remotos.**

Santiago Baeza Cardarello

**Orientador: Dra. Alice Altesor
Coorientador: Dr. José Paruelo**

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, opción Ecología

Tribunal:

Dr. Nestor Mazzeo (Presidente)

Ing. Ag. Daniel Panario (Vocal)

Dr. Martin Aguiar (Vocal)

**Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Facultad de Ciencias, Universidad de la República**

2007

ÍNDICE

Agradecimientos	I
Resumen	II
Lista de abreviaturas	IV
Capítulo 1: Introducción general	1
1.1 Marco teórico	3
1.1.1 Ecosistemas y funcionamiento ecosistémico	3
1.1.2 Ciclo del carbono y productividad primaria neta aérea	3
1.1.3 El estudio de la vegetación a partir de sensores remotos	4
1.2 Objetivos y organización de la tesis	6
1.3 Bibliografía	7
Capítulo 2: Tipos funcionales de ecosistemas en Uruguay	12
2.1 Introducción	13
2.2 Materiales y métodos	15
2.3 Resultados	17
2.4 Discusión	22
2.5 Bibliografía	25
Capítulo 3: Dinámica de la intercepción de radiación y su relación con factores ambientales y usos del suelo en Uruguay.	29
3.1 Introducción	30
3.2 Materiales y métodos	32
3.3 Resultados	39
3.4 Discusión	44
3.5 Bibliografía	51

Capítulo 4: Resultados principales, discusión general y perspectivas.	56
4.1 Bibliografía	60
Apéndice	64
1 Modelos lineales generales a nivel de todo el país	65
2 Regresiones múltiples (“Forward Stepwise”) realizadas para cada unidad geomorfológica	66

Agradecimientos:

A mis tutores, Alice Altesor y José Paruelo, principales responsables de haberme embarcado en esta tesis y de mi interés por la investigación.

A mis compañeros de trabajo: Alice, Claudia, Vale, Elsa, Bea, Fabiana, Felipe, Luis; por su compañía diaria, su apoyo durante esta tesis y por hacer del piso 11 un lindo lugar para trabajar.

A mis compañeros del IFEVA y del LART: Dolores, Constanza, Mercedes, José, Marquitos, Gerva, Mariano, Federico, Gonzalo I, Gonzalo G, Martin, por su aguante en Bs. As. y por su ayuda para que yo aprenda algo de teledetección; especialmente a German por su apoyo y paciencia en mis primeros (y no tan primeros) pasos en esto de analizar imágenes.

A los miembros del Jurado: Nestor Mazzeo, Daniel Panario y Martin Aguiar; por sus comentarios par mejorar el manuscrito y por su buena disposición a corregirlo.

A las instituciones y proyectos que con su financiación hicieron posible que yo me dedicara a investigar: FONTAGRO, IAI, INIA-FPTA

A mi familia y amigos por acompañarme y por ayudarme a ser lo que soy en este momento.

A Gaby, mi compañera en la vida, por su apoyo incondicional.

RESUMEN

En esta tesis se analizan los patrones de funcionamiento de la vegetación de Uruguay con foco en la dinámica de la intercepción de radiación fotosintéticamente activa, uno de los componentes principales de la productividad primaria. La aproximación metodológica elegida para abordar el problema de estudio se basó en el uso de información espectral aportada por sensores a bordo de satélites, en particular se utilizó el Índice de Vegetación Normalizado (IVN). El IVN presenta una relación positiva y lineal con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde y por tanto con su productividad primaria, uno de los principales atributos ecosistémicos.

En la primera parte de esta tesis se caracterizaron los ecosistemas del Uruguay en base a tres atributos derivados de la curva estacional del IVN a partir de 20 años de imágenes de los satélites NOAA/AVHRR (1981-2000). Se calculó la integral anual del IVN (IVN-I), usada como estimador de la productividad primaria neta aérea; el mes de máximo de IVN (IVN-MDM) y el rango relativo de IVN (IVN-RREL), atributos que dan cuenta de la estacionalidad de la productividad primaria y reflejan aspectos centrales del funcionamiento de los ecosistemas. De acuerdo al comportamiento de estos tres atributos cada porción del territorio uruguayo se clasificó como un tipo funcional de ecosistema (TFE) combinando métodos de clasificación no supervisados, supervisados y análisis jerárquico. Se identificaron 6 TFE que difieren significativamente entre sí.

En la segunda parte de esta tesis se analizan las relaciones entre la dinámica de la intercepción de radiación con variables ambientales (climáticas y de sustrato) y el uso del suelo en nuestro país. El tipo de sustrato, el clima y el uso del suelo explicaron entre el 40 y 50 % de la variación espacial de los atributos derivados del IVN. La heterogeneidad espacial de la dinámica de la intercepción de radiación en el territorio uruguayo estuvo principalmente asociada al tipo de sustrato (representado aquí por la unidad geomorfológica dominante), probablemente debido a lo estrecho del gradiente climático. Removido el efecto de la geomorfología, el uso/cobertura del suelo fue el control más importante de la intercepción de radiación.

Los resultados tienen tanto implicancia teórica a nivel de ciencia básica, como importancia aplicada en sectores claves del desarrollo de este país. A nivel básico, aporta elementos a la discusión de la importancia relativa de los diferentes controles

ambientales sobre la intercepción de radiación y la productividad primaria. Desde una perspectiva de ciencia aplicada, sus resultados sientan las bases para el análisis rápido y espacialmente explícito de la dinámica de la productividad primaria en Uruguay, un aspecto clave en un país donde gran parte de la economía pasa por el sector agropecuario.

Palabras clave: Funcionamiento ecosistémico, Índice de Vegetación Normalizado, Teledetección, Controles de la intercepción de radiación, Uruguay.

Lista de abreviaturas:

PPN: Productividad primaria neta

PPNA: Productividad primaria neta aérea

IVN: Índice de Vegetación Normalizado

IVN-I: Integral anual del IVN

IVN-MDM: Mes de máximo IVN

IVN-RREL: Rango relativo del IVN

RFA: Radiación fotosintéticamente activa

RFAA: Radiación fotosintéticamente activa absorbida

fRFA: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación

TFE: Tipos funcionales de ecosistemas

%BNAT: Porcentaje de bosques naturales

%BART: Porcentaje de bosques artificiales

%CINV: Porcentaje de cultivos de invierno

%CVER: Porcentaje de cultivos de verano

TMA: Temperatura media anual

PMA: Precipitación media anual

MLG: Modelos lineales generales

CAPÍTULO 1. Introducción general.

En esta tesis se analizan los patrones de funcionamiento de la vegetación de Uruguay con foco en la dinámica de la interceptación de radiación fotosintéticamente activa, uno de los componentes principales de la productividad primaria. La productividad primaria es uno de los atributos clave en el funcionamiento de los ecosistemas ya que determina la cantidad de energía disponible para los niveles tróficos subsiguientes (Odum, 1971). Entender la dinámica de la productividad primaria y sus principales controles es especialmente importante en aquellos países donde gran parte de la economía gira en torno al sector agropecuario (Paruelo et al. 2004). Este es el caso de Uruguay, que depende directamente de la producción de biomasa (en forma de granos, madera, frutos, etc) o de pasturas para alimento del ganado.

El trabajo se realizó desde una perspectiva ecosistémica y a escala regional. El enfoque ecosistémico al problema de estudio brinda una visión integradora de los procesos que ocurren sobre la superficie terrestre, permitiendo entender los factores que gobiernan las relaciones entre los organismos y su ambiente físico. Esta aproximación es fundamental para el manejo de los recursos naturales ya que da cuenta de las interacciones entre los sistemas bióticos, de los cuales los humanos son una parte integral, con los sistemas físicos de los cuales depende (Chapin et al. 2002). La escala de análisis regional permite estudiar los factores que gobiernan los procesos ecosistémicos a lo largo de gradientes ambientales. Por otro lado, el análisis regional permite aclarar patrones que pueden ser enmascarados tanto a escala local, como global.

La aproximación metodológica elegida para abordar el problema de estudio se basó en el uso de información espectral aportada por sensores a bordo de satélites. Este tipo de sensores proveen información sobre la reflectancia y emisión de energía de la superficie terrestre sobre áreas extensas, a intervalos regulares de tiempo y para diferentes porciones del espectro electromagnético. La tesis está dividida en dos partes, en la primera de ellas (capítulo 2) se describe la variación espacial en Uruguay de un índice espectral estrechamente relacionado con la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación verde y por tanto con su productividad primaria. A su vez se realiza una clasificación de Uruguay en Tipos Funcionales de Ecosistemas, unidades definidas a partir de la dinámica en la interceptación de radiación. En la segunda parte de esta tesis (capítulo 3) se analizan las relaciones entre la dinámica de la interceptación de radiación con variables ambientales (climáticas y de sustrato) y el uso del suelo en nuestro país.

1.1 Marco teórico

1.1.1 Ecosistemas y funcionamiento ecosistémico.

La ecología de ecosistemas se centra en las interacciones entre los organismos y su ambiente físico, y busca entender los factores que regulan los flujos de materia y energía en los sistemas ecológicos (Chapin et al. 2002). Un ecosistema consiste en todos los organismos y los reservorios abióticos con los que interactúan. La energía y los materiales se mueven entre estos compartimientos y hacia fuera de los límites del ecosistema. Los procesos ecosistémicos se cuantifican midiendo la tasa en los flujos de materia y energía (Naeem et al. 1999). El funcionamiento ecosistémico puede caracterizarse a partir de procesos ecosistémicos como la productividad primaria, el ciclado de nutrientes o la dinámica del agua (Díaz & Cabido, 2001). Los humanos obtenemos bienes (comida, fibra, madera, etc.) y servicios (regulación de gases, control de la erosión de suelos y retención de sedimentos, regulación de flujos hidrológicos, etc.) que derivan directa o indirectamente del funcionamiento de los ecosistemas (Daily, 1997). Además de estas cualidades directamente involucradas con el mantenimiento de la vida en el planeta, el funcionamiento ecosistémico complementa y mejora las caracterizaciones estructurales de los ecosistemas (Valentini et al. 1999). Los atributos funcionales de los ecosistemas presentan algunas ventajas sobre los atributos estructurales. Por un lado, permiten una valoración cualitativa y cuantitativa directa de algunos servicios ecosistémicos (Constanza et al. 1997). Por otro lado, suelen responder más rápido a los cambios en las condiciones ambientales (Myneni, 1997), debido a la inercia en la respuesta de los atributos estructurales (Pennington, 1986; Milchunas & Lauenroth, 1995), lo que representa una ventaja en el diseño de monitoreos ambientales. Adicionalmente varios de los procesos funcionales pueden ser evaluados directamente usando técnicas de teledetección (Paruelo et al. 2001; Alcaráz et al. 2006).

1.1.2 Ciclo del carbono y productividad primaria neta aérea.

Uno de los procesos ecosistémicos que más atención ha concitado en los últimos años es el ciclo del carbono, fundamentalmente debido a su vínculo con el cambio climático global. Los humanos hemos aumentado un 30 % la concentración de CO₂ en la atmósfera fundamentalmente a través de la combustión de combustibles fósiles, la

extracción y calcinado de rocas carbonatadas y los cambios en el uso de la tierra (Vitousek, 1994; Prentice et al. 2001). Dentro del ciclo del carbono, uno de los flujos más importantes es la productividad primaria neta (PPN). Ésta representa la ganancia neta de carbono por los ecosistemas y es el resultado del carbono fijado por fotosíntesis menos el carbono respirado por los productores primarios. La cantidad de carbono almacenada en los órganos aéreos de las plantas es la productividad primaria neta aérea (PPNA). La PPNA presenta una correlación importante con varias características funcionales como el consumo por herbívoros (Oesterheld et al. 1992) o la mineralización de nitrógeno (Burke, 1997), por lo que ha sido propuesta como una de las variables que mejor resume el funcionamiento de los ecosistemas (McNaughton, 1989). ¿Cómo varía espacialmente la PPNA en Uruguay? ¿Cuál es su comportamiento estacional? En el segundo capítulo de esta tesis se intenta responder estas preguntas a través de estimadores de la PPNA basados en teledetección.

Numerosos trabajos identificaron a la precipitación como el principal control de la PPNA (Walter, 1939; Rosenzweig, 1968; Lieth, 1975; Lauenroth, 1979; Rutherford 1980; Le Houerou et al. 1988; Sala et al. 1988; McNaughton et al. 1993). La temperatura también ha sido detectada como control de la PPNA cuando la disponibilidad de agua no es un factor limitante (Lauenroth et al. 1999). ¿Que sucede con los controles sobre la PPNA en condiciones como la de Uruguay, donde el rango de variación de temperatura y precipitación es relativamente pequeño? En el tercer capítulo de la tesis se intenta responder esta pregunta utilizando los mismos estimadores de la PPNA usados en el capítulo 2 y una base de datos espacialmente explícita de variables ambientales y usos del suelo en Uruguay.

1.1.3 *El estudio de la vegetación a partir de sensores remotos.*

En los últimos años, la puesta en órbita de satélites con sensores capaces de obtener información sobre la superficie terrestre, ha generado una enorme cantidad de datos utilizados en el estudio de la Tierra. La teledetección y los sistemas de información geográfica (SIG) aparecen como herramientas importantísimas para el estudio de la vegetación. La teledetección como fuente permanente y sistemática de datos sobre el estado y distribución de la vegetación y los sistemas de información geográfica como potente herramienta de análisis e integración de información con una determinada distribución espacial. La capacidad de discriminar entre diferentes

coberturas del suelo a partir de imágenes tomadas por satélite viene dada por la respuesta diferencial de los diferentes materiales en diferentes porciones del espectro electromagnético (Curran, 1985). El uso de series temporales de imágenes de satélite permite obtener información sobre la fenología de la vegetación bajo estudio y consecuentemente sobre su funcionamiento (Sellers et al. 1997; Myneni, et al. 2002). La información recogida por sensores a bordo de satélites ha sido utilizada para caracterizar diferentes aspectos del funcionamiento de la vegetación como la evapotranspiración (Di Bella et al. 2000), el balance de energía (Nemani & Running, 1997) o la productividad primaria (Prince, 1991).

La cantidad de radiación reflejada en las longitudes de onda correspondientes al rojo (R) y al infrarrojo cercano (IR) muestra una estrecha relación con la actividad fotosintética de una superficie. Esto se debe a que los tejidos fotosintéticamente activos absorben una proporción alta de la radiación incidente en la banda del rojo y reflejan una gran proporción de la radiación en la banda del infrarrojo (Guyot, 1990). Esta reflexión diferencial en las bandas del rojo y el infrarrojo cercano permite la construcción de índices espectrales relacionados con el funcionamiento de la vegetación. Uno de los más usados es el Índice de Vegetación Normalizado (IVN):

$$IVN = (IR-R) / (IR+R)$$

El IVN muestra una relación estrecha, positiva y lineal con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación verde y por tanto con la productividad (Gallo et al. 1985; Sellers et al. 1992, Dye & Goward, 1993; Di Bella et al. 2004).

El modelo de Monteith (1972, 1977) brinda la base teórica para estimar la productividad primaria a partir de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación.

$$PPN = \varepsilon * [RFAA] \quad [1]$$

Donde PPN es la productividad primaria neta (Kg. de materia seca * área⁻¹ * tiempo⁻¹); RFAA es la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (MJ * área⁻¹ * tiempo⁻¹) y ε es la eficiencia de conversión de energía en biomasa (Kg. de materia seca * MJ⁻¹). RFAA puede a su vez ser descompuesta en dos factores (ecuación 2): la cantidad de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y la fracción de esa radiación interceptada por la vegetación (fRFA). RFA es conocida a través de su

medición en estaciones meteorológicas, y fRFA, puede ser estimada a partir del IVN (Potter et al. 1993; Ruimy & Saugier, 1994).

$$PPN = \varepsilon * [RFA * fRFA] \quad [2]$$

La relación positiva entre IVN y Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) ha sido demostrada por varios autores en diferentes ecosistemas y regiones geográficas (Tucker et al. 1985; Box et al. 1989; Prince, 1991; Paruelo et al. 1997; Paruelo et al. 2000, Piñeiro et al. 2006). Las evidencias empíricas y teóricas de la estrecha relación entre los datos espectrales y el funcionamiento de la vegetación es el motivo de la elección de este tipo de aproximación para analizar el funcionamiento de la vegetación del Uruguay.

1.2 Objetivos y organización de la tesis.

El objetivo general de esta tesis fue describir e interpretar la variación espacial del funcionamiento de la vegetación del Uruguay a nivel nacional a partir de información espectral provista por sensores a bordo de satélite. La tesis con sus objetivos específicos se organiza de la siguiente manera:

Capítulo 1: Introducción general al tema de la tesis y marco conceptual en la que está inmersa. Estructura de la tesis y objetivos (este capítulo).

Capítulo 2: Descripción del funcionamiento ecosistémico a partir de atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y clasificación del funcionamiento en unidades discretas.

- Objetivo específico 2.1: Describir la variación espacial de la integral anual del IVN (un estimador de la PPNA), el mes del máximo y el rango relativo del IVN (estimadores de la estacionalidad de la PPNA), para todo el Uruguay para un período de 20 años.
- Objetivo específico 2.2: Generar una clasificación de “Tipos Funcionales de Ecosistemas” en base al comportamiento promedio de cada porción del territorio en los atributos derivados de la curva estacional del IVN.

Capítulo 3: Análisis de las relaciones entre los atributos derivados de la curva estacional del IVN y variables climáticas (temperatura y precipitación), tipo de sustrato (unidad geomorfológica dominante) y usos del suelo.

- Objetivo específico 3.1: Identificar los principales controles sobre los atributos derivados del IVN.

Capítulo 4: Resultados principales, discusión general y perspectivas.

1.3 Bibliografía.

- Alcaráz, D.; Paruelo, J. & Cabello, J. 2006. Identification of current ecosystems and functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography* 15:200-212.
- Box, E.O.; Holbes, B.N. & Kalb, V. 1989. Accuracy of the AVHRR Vegetation Index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂ flux. *Vegetatio* 80:71-89.
- Burke, I.C.; Lauenroth, W.K. & Parton, W.J. 1997. Regional and temporal variability in aboveground net primary productivity and net N mineralization in grasslands. *Ecology* 78:1330-1340.
- Chapin, F.S.; Matson, P.A. & Mooney, H.A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York.
- Costanza, R.; d'Arge, R.; de Groot, R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Limburg, K.; Naeem, S.; O'Neill, R.V. & Paruelo, J. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Curran, P.J. 1985. Principles of remote sensing. Longman Scientific & Technical, London.
- Daily, G.C. 1997. Introduction: What are ecosystem services? Pages 1-10 in G. Daily, (Ed.). *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, D.C.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 646–655.
- Di Bella, C.M.; Paruelo, J.M.; Becerra, J.E.; Bacour, C. & Baret, F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modeling evidences. *International Journal of Remote Sensing* 25: 5415-5427.

- Di Bella, C.M., Rebella, C.M. & Paruelo, J.M. 2000. Evapotranspiration estimates using NOAA AVHRR imagery in the Pampa region of Argentina. *International Journal of Remote Sensing* 21:791-797.
- Dye, D.G. & Goward, S.N. 1993. Photosynthetically active radiation absorbed by global land vegetation in August 1984. *International Journal of Remote Sensing* 14:3361-3364.
- Gallo, K.P., Daughtry, C.S.T. & Bauer, M.E. 1985. Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sensing of Environment* 22: 209-203.
- Guyot, G. 1990. Optical properties of vegetation canopies. Applications of remote sensing in agriculture. Butterworths, London.
- Lauenroth, W.K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. Pages 3-24 in N. R. French, editor. Perspectives in grassland ecology. Ecological studies, Volume 32. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Lauenroth W.K.; Burke I.C. & Gutmann M.P. 1999. The structure and function of ecosystems in the central North American grassland region. *Great Plains Research* 9: 223-59.
- Le Houerou, H.N. 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments* 7:2 13-247.
- Lieth, H. 1975. Modeling the primary productivity of the world. Pages 237-264 in H. Lieth and R. H. Whittaker, editors. Primary productivity of the biosphere. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- 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.; Sala, O.E. & Oesterheld, M. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. Pages 548-567 in P. Goldblatt, editor. Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1995. Inertia in plant community structure: State changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecological Applications* 5: 1195-2005.
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9:747-766.

- Monteith, J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain.
Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, 281, 277–294.
- Myneni, R.B.; Keeling, C.D.; Tucker, C.J.; Asrar, G. & Nemani, R.R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981-1991. *Nature* 386: 698-702.
- Myneni R.B.; Hoffman, S.; Knyazikhin, Y.; Privette, J.L.; Glassy, J.; Tian, Y.; Wang, Y.; Song, X.; Zhang, Y.; Smith, G.R.; Lotsch, A.; Friedl, M.; Morisette, J.T.; Votava, P.; Nemani, R.R. & Running, S.W. 2002. Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. *Remote Sensing of Environment* 83: 214–231.
- Nemani, R. & Running, S. 1997. Land cover characterization using multitemporal red, near-IR and thermal-IR data from NOAA/AHVR. *Ecological Applications* 7:79-90.
- Odum, E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Naeem, S; Chapin, F.S.; Costanza, R.; Ehrlich, P.R.; Golley, F.B.; Hooper, D.U.; Lawton, J.H.; O'Neill, R.V.; Mooney, H.A.; Sala, O.E.; Symstad, A.J. & Tilman, D. 1999. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Maintaining Natural Life Support Processes. *Issues in Ecology*, number 4.
- Oesterheld, M.; Sala, O.E. & McNaughton, S.J. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356: 234-236.
- Paruelo, J.M.; Epstein, H.E.; Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grasslands region of the U.S. *Ecology* 78: 953-958.
- Paruelo, J.M.; Guerschman, J.P.; Baldi, G. & Di Bella, C. 2004. La estimación de la superficie agrícola. Antecedentes y una propuesta metodológica. *Interciencia* 29: 421-427.
- Paruelo, J.M.; Jobbágy, E.G. & Sala, O.E. 2001. Current distribution of Ecosystem Functional Types in temperate South America. *Ecosystems* 4: 683-698.
- Paruelo, J.M.; Oesterheld, M.; Di Bella, C.M.; 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.
- Pennington, W. 1986. Lags in adjustment of vegetation to climate caused by the pace of soil development: evidence from Britain. *Vegetatio* 67: 105-118.
- 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.S.; Randerson, J.T.; Field, C.B.; Matson, P.A.; Vitousek, P.M.; Mooney, H.A. & Klooster, S.A. 1993. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles* 7:811-841.
- Prentice, I.C.; Farquhar, G.D.; Fasham, M.J.R.; Goulden, M.L.; Heimann, M.; Jaramillo, V.J.; Kheshgi, H.S.; Le Quéré, C.; Scholes, R.J. & Wallace, D. W. R. 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. Chapter 3 Pages 183-237 In Houghton, J.T.; Ding, Y.; Griggs, D.J.; Noguer, M.; Van der Linden, P.J.; Dai X.; Maskell, K.; Johnson, C.A.(Eds). *Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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.
- Rosenzweig, M.L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* 102: 67-74.
- Rutherford, M.C. 1980. Annual plant production-precipitation relations in arid and semiarid regions. *South African Journal of Science* 76: 53-56.
- Ruimy, A.; Saugier, B. & Dedieu, G. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research* 99: 5263-5283.
- Sala, O.E.; Parton, W.J.; Joyce, L.A. & Lauenroth, W.K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-5.
- Sellers, P.J.; Berry, J.A.; Collatz, G.J.; Field, C.B. & Hall, F.G. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration Scheme. *Remote Sensing of Environment* 42: 187-216.
- Sellers, P.J.; Randall, D.A.; Betts, A.K.; Hall, F.G.; Berry, J.A.; Collatz, G.J.; Denning, A.S.; Mooney, H.A.; Nobre, C.A.; Sato, N.; Field, C.B.; & Henderson-sellers, A. 1997. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science* 275: 502-509.
- Tucker, C.J.; Towshend, J.R. & Goff, T.E. 1985. African land-cover classification using satellite data. *Science* 227: 369-375.

- Valentini, R.; Baldocchi, D.D. & Tenhunen, J.D. 1999. Ecological controls on land–surface atmospheric interactions. Integrating hydrology, ecosystem dynamics and biogeochemistry in complex landscapes (ed. by J.D. Tenhunen and P. Kabat), pp. 105–116. John Wiley & Sons, Berlin.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75: 1861–1876.
- Walter H. 1939. Grassland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrb Wiss Bot* 87:750–860.

CAPÍTULO 2. Tipos funcionales de ecosistemas en Uruguay.

Este capítulo esta basado en el artículo: Baeza, S.; Paruelo, J.M. & Altesor, A. 2006.
Caracterización Funcional de la Vegetación de Uruguay Mediante el Uso de Sensores Remotos.
Interciencia 31: 382-388.

2.1 Introducción

El conocimiento de la estructura y funcionamiento de la vegetación es un requisito para entender y predecir las consecuencias de los cambios globales asociados a aumentos en la concentración de gases con efecto invernadero, alteraciones climáticas y cambios en el uso del suelo (Hooper & Vitousek, 1997; IPCC, 2000). Las aproximaciones para describir la heterogeneidad de la vegetación varían tanto en escala como en el aspecto de la vegetación en que se centran. A escala local se basan principalmente en descripciones florísticas o de tipos funcionales de plantas. A escala local o regional una alternativa común para describir la heterogeneidad de la vegetación son las descripciones fisonómicas o estructurales, que caracterizan las formaciones vegetales por la forma de vida dominante (Terradas, 2001). El funcionamiento ecosistémico (intercambio de materia y energía) es otra forma de describir la heterogeneidad de los ecosistemas (Paruelo et al. 2001; Guerschman et al. 2003). Como indicábamos, esta aproximación tiene algunas ventajas sobre las aproximaciones estructurales tradicionales. Por un lado, los atributos funcionales de los ecosistemas (por ej.: productividad primaria neta, evapotranspiración, reciclado de nutrientes) generalmente responden más rápido frente a los disturbios que los atributos estructurales (por ej.: composición específica, fisonomía, abundancia relativa de tipos funcionales de plantas) (Malanson et al. 1992; Milchunas & Lauenroth, 1995). Por otro lado, la caracterización funcional de los ecosistemas permite caracterizar usando un protocolo común, tanto a los ecosistemas naturales como a los antropogénicos.

Numerosos autores han propuesto clasificaciones de la vegetación en base a índices espectrales generados a partir de datos satelitales como el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) (Tucker et al. 1985; Lloyd, 1990; Nemani & Running, 1997). Soriano & Paruelo (1992) presentaron la idea de “Biozonas”, unidades de vegetación definidas sobre la base de características del funcionamiento ecosistémico derivadas de imágenes satelitales. Paruelo et al. (2001) expanden este concepto al de “Tipos funcionales de ecosistemas” (TFE), unidades definidas por el intercambio de materia y energía de los ecosistemas e independientes de la estructura de la vegetación. El concepto de TFE muestra una clara analogía con el de Tipos Funcionales de Plantas (Chapin, 1993). Los TFE se vinculan conceptualmente con las “Land Functional Units” propuestas por Valentini et al. (1999). Si bien la determinación de TFE puede basarse en cualquier atributo funcional su definición se ha apoyado en la dinámica estacional

del IVN (Paruelo et al. 1998, 2001; Alcaráz et al. 2006) dada la cobertura espacial y disponibilidad de estos datos.

En Uruguay no existen hasta el momento descripciones de la vegetación que se basen en un protocolo de observación y extrapolación documentado y uniforme y que abarquen todo el territorio. Las clasificaciones realizadas separan grandes tipos de vegetación definidos a partir de su fisonomía (monte ribereño, monte serrano, monte de parque, praderas, etc.) o de la presencia de ciertas especies dominantes (Rosengurttt, 1944; Carrere, 1990; Soriano, 1991; Sganga, 1994).

El 83% del territorio uruguayo está cubierto por pasturas permanentes dedicadas a la ganadería (13.5 millones de ha.) La pradera natural ha disminuido su extensión en algo más de 980 mil hectáreas, pasando del 80 % del territorio en 1990 al 71 % en el 2000 debido al incremento de las pasturas mejoradas (MGAP, DIEA, 2000). Si bien existen aproximaciones a la clasificación de la vegetación de la pradera natural uruguayana en función del tipo de suelo, el sustrato geológico y la distribución de algunas especies de gramíneas, ninguna de ellas se basó en relevamientos sistemáticos de la vegetación (Milot et al. 1987; Soriano, 1991; Sganga, 1994).

Existe por otra parte información a escala local y regional que describe la composición y dinámica de las comunidades vegetales (Rosengurttt, 1943; Panario & May, 1994; Altesor et al. 1998; Altesor et al. 1999; Formoso & Colucci, 2003; Rodríguez et al. 2003; Lezama et al. 2006; entre otros). Estas descripciones cubren una superficie relativamente pequeña del territorio uruguayo.

Buena parte de las praderas naturales han sido modificadas por agricultura o implantación de bosques (Sarli, 2004; Paruelo et al. 2006). El carácter dinámico de las modificaciones del uso del suelo (reemplazo de coberturas naturales por cultivo, de unos cultivos por otros o el abandono) plantea un problema de difícil solución mediante aproximaciones tradicionales basadas en relevamientos de la estructura de la vegetación.

En este capítulo se realizó una clasificación de la vegetación del Uruguay siguiendo la propuesta metodológica de Tipos Funcionales de Ecosistemas planteada por Paruelo et al. (2001). Para ello se derivaron tres atributos de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN): la integral anual del IVN (IVN-I), estimador de la productividad primaria neta aérea; el mes de máximo de IVN (IVN-MDM) y el rango relativo de IVN (IVN-RREL), características que dan cuenta de la estacionalidad de la productividad primaria y capturan aspectos centrales del funcionamiento de los

ecosistemas. En base al comportamiento de estos tres atributos, cada porción del territorio uruguayo se clasificó como un tipo funcional de ecosistema.

2.2 Materiales y métodos

La caracterización de la heterogeneidad funcional de la vegetación a nivel regional se basó en el análisis del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) generado a partir de datos de los satélites AVHRR/NOAA. Se utilizó la base de datos NOAA/NASA Pathfinder AVHRR Land (PAL). Esta base de datos proviene de imágenes de los satélites NOAA-7, 9 y 11 corregidas radiométricamente y espacialmente (por detalles ver: James & Kallury, 1994; Rao & Chen, 1995). Las imágenes tienen una resolución espacial de 8 x 8 km. y una resolución temporal nominal de un día. Se utilizaron compuestos decádicos (una imagen cada 10 días) correspondientes a Uruguay para el periodo 1981-2000. Cada compuesto decádico se construye con el valor máximo de cada píxel de la imagen en un periodo de 10 días, de esta manera se minimizan los efectos de contaminación por nubes, aerosoles y/o problemas geométricos asociados con la inclinación solar o el ángulo de observación del satélite (Paruelo et al. 2001; Guerschman et al. 2003). Se construyeron promedios mensuales para los 20 años de la serie.

Los atributos esenciales de la dinámica de la productividad primaria fueron extraídos de la información satelital calculando tres características de las curvas estacionales del IVN: la integral anual (IVN-I), el rango relativo anual del IVN (RREL) y la fecha del máximo IVN (MDM) (Paruelo et al. 2001). Estas características resumen importantes atributos del funcionamiento ecosistémico (Nemani & Running, 1997; Paruelo et al. 1998) y explican la mayoría de la variabilidad temporal de las dinámicas del IVN en áreas templadas (Paruelo et al. 1993; Paruelo & Lauenroth, 1995).

La integral anual (IVN-I) se calculó sumando los productos del promedio de 20 años de IVN para cada período considerado y la proporción del año representada por ese período. Esta característica es un buen estimador de la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (Sellers et al. 1992) y en general de su productividad primaria (Tucker et al. 1985; Prince, 1991; Paruelo et al. 1997). El rango relativo (IVN-RREL) corresponde a la diferencia entre el máximo y el mínimo valor de IVN promediada para todo el período de tiempo considerado (1981-2000), dividido por IVN-I. Esta característica describe la variación intra-anual del IVN independientemente

de los valores de IVN-I (Paruelo et al. 2001). El mes del máximo (IVN-MDM) corresponde al mes en el que con mayor frecuencia (moda) se produce un pico o valores máximos de IVN. Estas dos características (RREL y MDM) reflejan aspectos esenciales de la estacionalidad de las ganancias de carbono del ecosistema. Los valores extremos (máximos) de IVN-RREL o los valores muy bajos de IVN-I, asociados a la línea de costa o a grandes cuerpos de agua fueron eliminados del análisis, debido a que existe una alta contaminación de la señal registrada al promediar señales de agua con señales de cobertura del suelo.

Los Tipos Funcionales de Ecosistema (TFE) se determinaron mediante una clasificación de todos los píxeles dentro del área de estudio en base a los tres atributos derivados de la curva estacional del IVN (IVN-I, IVN-MDM, IVN-RREL). Se utilizó el algoritmo ISODATA (Iterative Self-Organizing Data Analysis) (Tou & Gonzales, 1974) del Software ERDAS 8.4. ISODATA es un método de clasificación aglomerativo e iterativo en el cual la cantidad de clases es definida a priori. Para asignar un píxel a una clase el método mide la distancia espectral mínima entre cada píxel y la media de cada clase, redefiniendo una nueva media para cada clase en cada nueva iteración. El método finaliza cuando el porcentaje de píxeles inalterados llega al umbral de convergencia definido por el usuario, en este caso el 95%.

El método es sumamente sensible a las diferencias de escala de las variables consideradas. Por este motivo todas las variables fueron estandarizadas restándoles la media y dividiéndolas por la varianza antes de correr la clasificación. El método no brinda información acerca del grado de asociación entre clases ni permite identificar el número de clases que minimiza la varianza entre ellas. Por ello en una primera instancia se clasificaron los píxeles en 100 clases, un número sensiblemente mayor al necesario para describir la heterogeneidad del área. Luego de retirar tres clases muy poco representadas y que correspondían a píxeles con valores anómalos, se agruparon jerárquicamente las clases restantes utilizando la distancia euclidiana como medida de distancia y el método Ward como regla de agrupamiento (Ward, 1963). Las clases definidas con ISODATA se unieron en 6 grupos según límites naturales derivados del análisis jerárquico. Las firmas espectrales de todas las clases que conforman cada uno de los 6 grupos fueron unidas. Con las 6 firmas espectrales así obtenidas, se realizó una clasificación supervisada definiéndose con cada una, un Tipo Funcional de Ecosistema (TFE). A cada TFE se le asignó un código de dos letras y un número en base al valor promedio de cada atributo utilizado para definir las clases. La primera letra (mayúscula)

va de A-F y corresponde al valor promedio de IVN-I de mayor a menor. La segunda letra (minúscula) va de a-f y corresponde al valor promedio de IVN-RREL de mayor a menor. El número corresponde al mes del máximo (IVN-MDM), varía de 1 a 12 (1 para enero, 12 para diciembre).

Para evaluar estadísticamente las diferencias entre las clases se realizó un análisis de coordenadas discriminante. Se utilizaron las clases como variable a agrupar y los atributos derivados de la curva estacional del IVN (IVN-I, IVN-MDM, IVN-RREL), como variables independientes.

Los TFE fueron caracterizados en base a variables climáticas (precipitación media anual y temperatura media anual) y a la unidad geomorfológica más representativa. Para ello se incorporó la información en un Sistema de Información Geográfica. Las variables climáticas corresponden a una interpolación de la base de datos generada por la FAO (1985) a una grilla de 1x1 km. La información sobre las unidades geomorfológicas del Uruguay fue tomada de Panario (1987).

2.3 Resultados

Si bien Uruguay es relativamente homogéneo en cuanto a su clima y vegetación dominante, los tres atributos derivados de las curvas del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) variaron espacialmente (Figura 2.1). Los valores de IVN-I se ubicaron entre 0.37 y 0.65, la mayoría de los píxeles presentaron valores entre 0.56 y 0.62 (Figura 2.2). Este atributo, estrechamente relacionado con la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por el dosel, presentó valores mínimos a lo largo de una faja que se extiende de norte a sur por el centro del país y en el este del territorio (cuenca de la Laguna Merin, departamentos de Cerro Largo, Treinta y Tres y Rocha). Los máximos IVN-I se observaron en algunos departamentos del litoral oeste, principalmente, Paysandú y Río Negro; y hacia el este y noreste del territorio (departamentos de Rivera, este de Tacuarembó y algunos sectores de Rocha y Treinta y Tres) (Figura 2.1.A).

El rango relativo (variación intra-anual) del IVN (IVN-RREL) fue mínimo para el sudeste del país (departamentos de Rocha y Maldonado) y máximo para las zonas cerealeras del litoral del Río Uruguay (oeste del territorio) y la cuenca arroceras de la laguna Merin (este del país, departamentos de Rocha y Treinta y Tres). El territorio uruguayo fue relativamente estable en términos de este atributo. El IVN-RREL varió

entre 0.09 y 0.17 y la mayoría de los píxeles presentaron valores entre 0.1 y 0.15 (Figuras 2.1.B y 2.2).

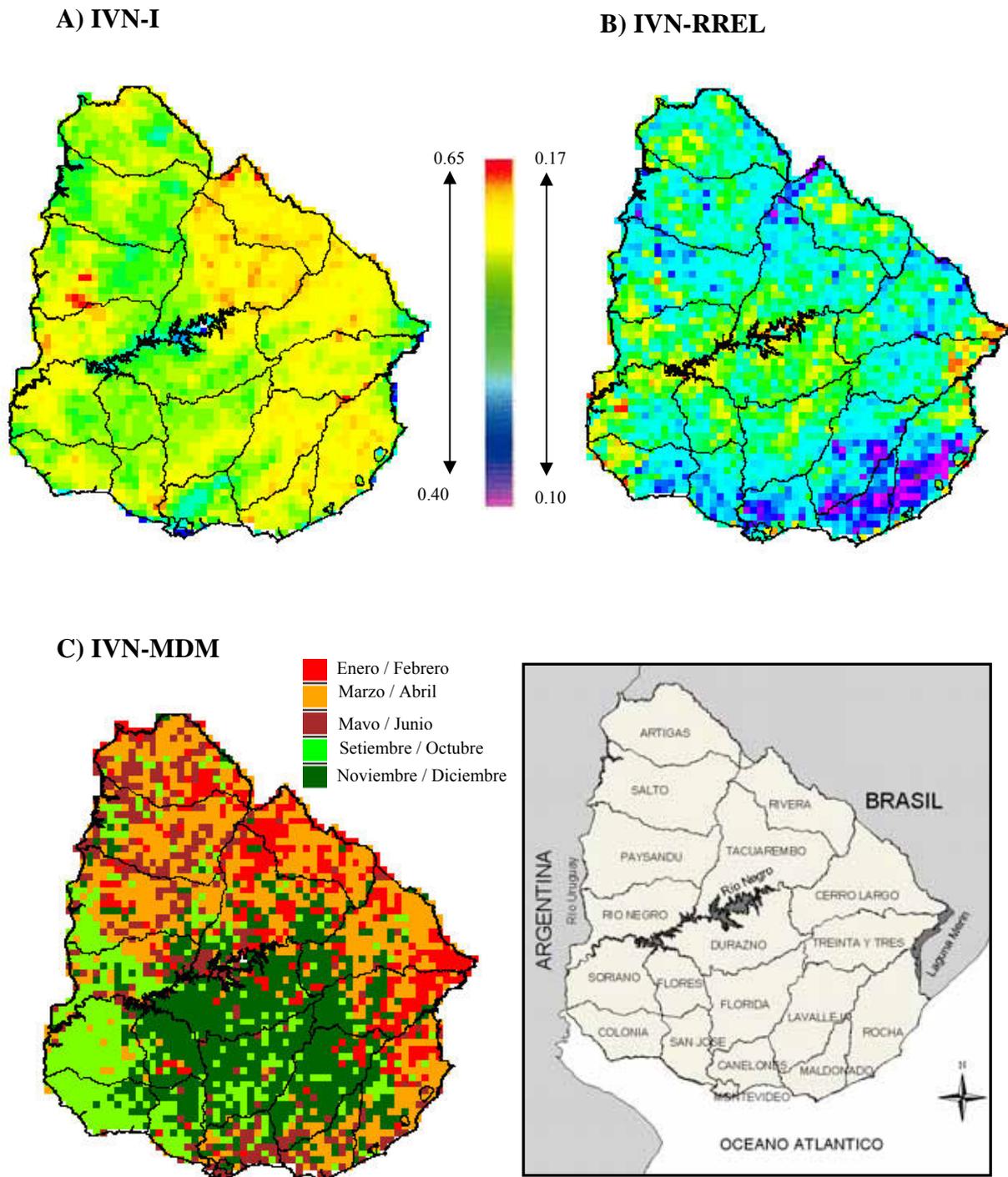


Figura 2.1: A) Integral anual del Índice de Vegetación Normalizado (IVN-I), B) rango relativo del IVN (IVN-RREL) y C) mes del máximo IVN (IVN-MDM) para la República Oriental del Uruguay. El recuadro muestra los departamentos en los que se divide el país.

El mes del máximo del IVN (IVN-MDM) varió desde la primavera temprana en el sudoeste del país hasta el final del verano-otoño en el noreste. En un 46.1% del país el máximo IVN ocurrió antes de diciembre mientras que en un 40.2% del territorio lo hizo luego de febrero (Figuras 2.1.C y 2.2). No existió ninguna porción del país que tuviera máximos de IVN invernales y sólo unos pocos píxeles tuvieron el máximo hacia finales del otoño o en la primavera temprana (Figura 2.2)

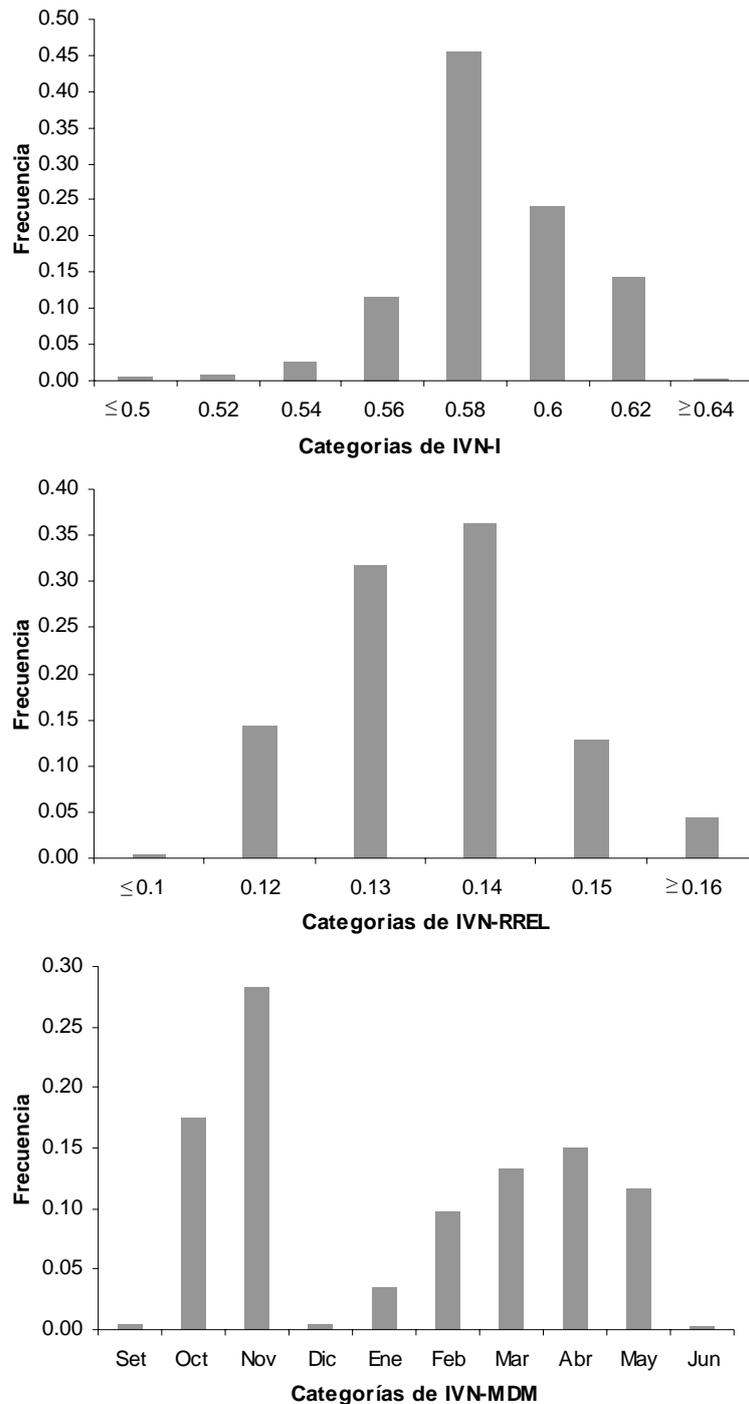


Figura 2.2: Distribución de frecuencias para los atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN). Integral anual del IVN (IVN-I), rango relativo del IVN (IVN-RREL) y mes del máximo IVN (IVN-MDM).

La clasificación realizada permitió identificar en Uruguay seis Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFE) definidos en función de la integral anual del IVN (IVN-I), un estimador de la productividad, del rango relativo del IVN (IVN-RREL) y del mes del máximo de IVN (IVN-MDM), ambos estimadores de la estacionalidad de las ganancias de carbono (Figura 2.3). El análisis de coordenadas discriminante mostró que las 6 clases definidas (TFE) difieren significativamente unas de otras ($F= 1340.3$, $p < 0.001$, $n= 2780$). La distancia de Mahalanobis entre los centroides de cada par de clases (TFE) fue estadísticamente significativa ($p < 0.01$) (Tabla 2.1).

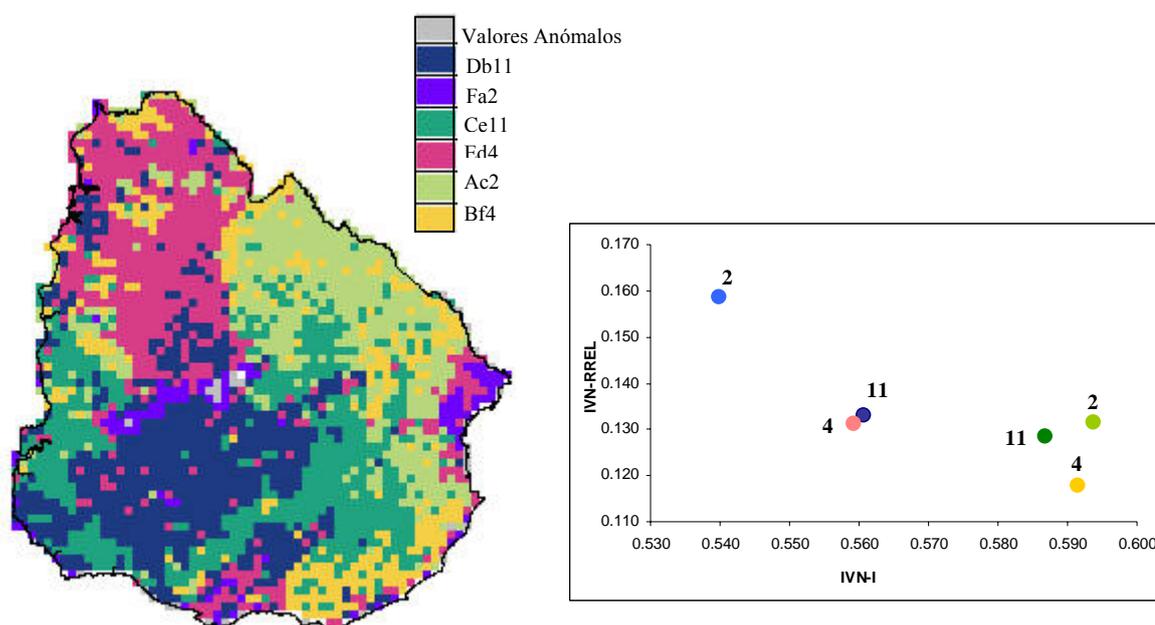


Figura 2.3: Distribución de los 6 Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFE) definidos para Uruguay en función de los tres atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado: integral anual del IVN (IVN-I), rango relativo del IVN (IVN-RREL) y mes del máximo IVN (IVN-MDM). A cada TFE se le asignó un código de dos letras y un número que describe el comportamiento de cada una de las variables consideradas: A-F, refiere a IVN-I (i.e. Productividad) de mayor a menor, a-f refiere a IVN-RREL (variación intra anual) de mayor a menor, el N° hace referencia al mes del máximo promedio (IVN-MDM). El gráfico muestra la distribución de los centroides de cada TFE en el espacio bidimensional definido por IVN-I y IVN-RREL, los números en negrita muestran el mes del máximo promedio de cada TFE.

Tabla 2.1: Distancia de Mahalanobis entre los centroides de cada par de grupos resultantes del análisis de coordenadas discriminante. El análisis se realizó con las clases como variable a agrupar y los atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN-I, IVN-RREL, IVN-MDM) como variables independientes. Todas las distancias fueron estadísticamente significativas ($p < 0.01$).

	Db11	Fa2	Ce11	Ed4	Ac2	Bf4
Db11	0	15,25	5,94	35,55	27,30	50,05
Fa2		0	31,17	16,63	28,90	45,02
Ce11			0	41,84	18,56	40,76
Ed4				0	12,81	10,95
Ac2					0	6,08
Bf4						0

Los TFE **Ac2** y **Bf4** presentan altos valores de IVN-I, pero difieren tanto en su variación intra anual (IVN-RREL), como en el mes del máximo; **Bf4** es en promedio menos estacional y su pico de crecimiento (IVN-MDM) ocurre dos meses más tarde. El TFE **Ce11** presenta valores levemente menores de IVN-I y valores intermedios de RREL, se diferencia de los dos anteriores principalmente en el mes del máximo, que ocurre antes en la estación de crecimiento (noviembre). Los TFE **Db11** y **Ed4** presentan valores de IVN-I sensiblemente menores, una variación intra-anual similar, pero difieren en su pico de crecimiento (abril y noviembre respectivamente). El TFE **Fa2** es el que tiene menor valor promedio de IVN-I y el que tiene mayor variación intra-anual (mayor IVN-RREL) (Figura 2.3).

En cuanto a su distribución espacial, el TFE **Ed4** ocurre principalmente en la mitad norte del país, estrechamente asociado con la unidad geomorfológica Cuesta Basáltica. **Db11** se encuentra ubicado principalmente en el centro sur del país, asociado a la unidad geomorfológica, Región Centro - Sur (basamento cristalino). **Fa2** ocurre principalmente en el este del territorio, y la unidad geomorfológica mayoritaria sobre la que se encuentra es el Sistema de Planicies y Fosas de la Laguna Merin; también se ubica asociado al Río Negro, aunque probablemente esto se deba a la contaminación de la señal con valores de agua. Esta clase es la más conflictiva de los TFE generados ya que muchas veces incluye píxeles cuya señal está altamente contaminada por valores de agua y/o zonas anegables. **Ac2** se encuentra fundamentalmente en el noreste del país, asociado a la unidad geomorfológica Cuenca Sedimentaria del noreste. El TFE **Bf4** se encuentra distribuido por todo el territorio, ocupando áreas relativamente pequeñas. Su mayor extensión geográfica se da en el sudeste del país y su unidad geomorfológica mayoritaria es Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera. **Ce11** se encuentra principalmente en el centro-este del país y en el litoral oeste y sudoeste. Este TFE también tiene como unidad geomorfológica mayoritaria a Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera (Figuras 2.3 y 2.4, Tabla 2.2).

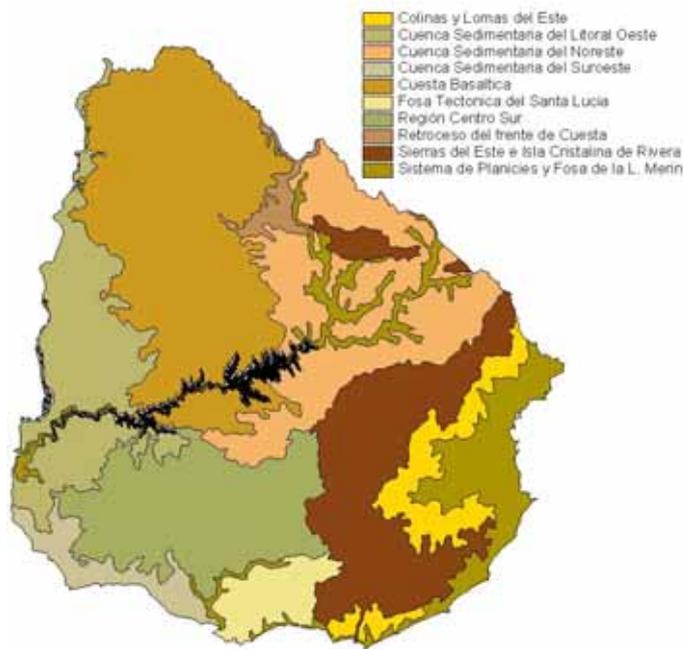


Figura 2.4: Mapa de Unidades Geomorfológicas, tomado de Panario (1987).

Tabla 2.2: Variables climatológicas básicas, sustrato geomorfológico mayoritario y área ocupada para los 6 TFE definidos para Uruguay. Precipitación Media Anual promedio (PMA). Temperatura Media Anual promedio (TMA).

TFE	Área (ha)	PMA (mm)	TMA °C	Geoforma mayoritaria
Db11	4211200	1043	16,0	Región Centro - Sur
Fa2	704000	1074	16,8	Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin
Ce11	4134400	1106	16,5	Sierras del Este e isla Cristalina de Rivera
Ed4	3788800	1156	17,5	Cuesta Basáltica
Ac2	3315200	1145	17,6	Cuenca Sedimentaria del Noreste
Bf4	2041600	1234	18,2	Sierras del Este e isla Cristalina de Rivera

2.4 Discusión

La caracterización de la vegetación realizada en este trabajo es la primera que cubre todo el país a partir de un protocolo de observación documentado y uniforme. Dicha caracterización se realizó a partir de tres atributos con claro significado biofísico que capturan características esenciales de la dinámica del carbono (Nemani & Running, 1997; Wessman et al. 1999; Paruelo et al. 2001) y permiten regionalizar a Uruguay en términos de uno de los principales atributos ecosistémicos, la productividad y su estacionalidad.

Dada la homogeneidad del territorio nacional en cuanto a su clima y vegetación dominante, la clasificación del funcionamiento ecosistémico en seis categorías parece un número razonable. Este hecho se acentúa si tenemos en cuenta la escala de análisis (regional) y la resolución espacial de la información utilizada. Un píxel de 8 x 8 km. integra la información de las diferentes coberturas del suelo dentro del área abarcada, homogeneizando aun más la respuesta espectral. Otros trabajos realizados con la misma aproximación clasifican el área de estudio en muchas más categorías de TFE, pero abarcan áreas mucho más extensas y/o heterogéneas, tanto climática como fisiológicamente. Por ejemplo, Paruelo et al. (2001) clasificaron todo el cono sur de América en 19 TFE. Su área de estudio abarca desde bosques subantárticos en el sur de Chile hasta semidesiertos en el Noroeste de Argentina, con valores de precipitación media anual que van desde 0 a más de 4000 mm por año. En este trabajo, la porción correspondiente a Uruguay se clasifica básicamente en tres TFE; esta aparente discrepancia puede explicarse por la diferencia en la extensión de las áreas de estudio de ambos trabajos. Los trabajos también difieren en el mes del máximo IVN en el norte del país; para Paruelo et al. 2001, los máximos son en primavera, mientras que en este trabajo los máximos son estivo-otoñales. En la caracterización florística de Lezama et al. 2006, la vegetación de esa zona del país se clasifica como predominantemente estival, en concordancia con los resultados de esta tesis. En otro trabajo, Alcaráz et al. (2006) dividen la península ibérica en 64 TFE (4 categorías por atributo), de los cuales 22 cubren el 90 % del área de estudio. Dicha separación es consistente con la gran diversidad de ambientes encontrados en la península ibérica que abarca desde los bosques caducifolios y mixtos del norte y noroeste de la península hasta las zonas semiáridas del sureste (Alcaráz et al. 2006).

Los TFE generados para Uruguay presentan el mismo tipo de restricciones que los generados en los trabajos arriba citados. Los TFE más productivos nunca son los más estacionales (no existen las combinaciones Aa - Bb en los códigos de TFE). Esto sucede porque aquellos TFE que tienen mayor estacionalidad (mayor rango relativo) tienen, al menos en algún momento del año, bajos valores de IVN por lo que sus valores de integral anual disminuyen.

La distribución espacial de los TFE definidos en este trabajo refleja en cierta manera los patrones de distribución espacial de las grandes unidades geomorfológicas del Uruguay (Figuras 2.3 y 2.4B). La correspondencia entre la distribución de los TFE y las unidades geomorfológicas da cuenta de la importancia del tipo de sustrato como

determinante de la heterogeneidad de la vegetación. **Ed4** y **Db11**, son dos de los TFE menos productivos del país y están muy asociados a unidades con altos porcentajes de suelos superficiales. Los tres TFE más productivos, **Ac2**, **Bf4** y **Ce11**, se encuentran asociados a suelos de origen sedimentario, más profundos y productivos o a zonas con relieve mucho más quebrado en las que la disponibilidad de agua por escurrimiento, el abrigo del viento, etc., permiten un mayor desarrollo de estratos de vegetación arbórea y arborescente.

La caracterización de ecosistemas basada en variables funcionales derivadas de sensores remotos permite eliminar el problema de extrapolar datos puntuales a toda una región en base a patrones climáticos o al sustrato sobre el cual crece la vegetación. En este caso cada píxel fue asignado a una clase en base a su comportamiento individual derivado de la curva estacional promedio del IVN. Constituye además una forma objetiva y repetible de caracterizar con “el mismo método de muestreo” grandes extensiones de terreno usando el mismo conjunto de variables. Sin embargo la clasificación no discrimina entre las causas del comportamiento de un píxel particular. Por ejemplo, la baja productividad del TFE **Ed4** probablemente responda a causas diferentes según la región geográfica; en el norte del país estaría asociada a restricciones impuestas por el tipo de sustrato (suelos muy superficiales) y en el sur del país a problemas de degradación de suelos (Figura 2.3).

Otra ventaja de los mapas funcionales frente a los mapas de vegetación potencial viene dada por la posibilidad de monitorear el funcionamiento ecosistémico a escala global. Los mapas estructurales de vegetación potencial no permiten monitorear los cambios en la cobertura del suelo provocados por la actividad humana como el avance de la agricultura, los procesos de deforestación/forestación o el aumento de zonas urbanas. El registro continuo y a intervalos regulares de tiempo realizado por los satélites permite monitorear el efecto de los cambios en el uso de la tierra sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Por ejemplo algunos trabajos han detectado un aumento de la estacionalidad asociado al uso agrícola (Paruelo et al. 2001; Guerschman et al 2003; Alcaráz et al. 2006) o un descenso de los valores de IVN asociado al cambio de bosques nativos por cultivos anuales (Paruelo et al. 2004). Además, los datos satelitales están disponibles prácticamente para toda la superficie terrestre permitiendo comparar ecosistemas muy distantes usando el mismo conjunto de datos. Por ejemplo Guerschman et al. (2005) compararon el impacto del uso de la tierra sobre el

funcionamiento de los ecosistemas en zonas templadas de Norte y Sudamérica utilizando atributos derivados del IVN.

2.5 Bibliografía

- Alcaráz, D.; Paruelo, J. & Cabello, J. 2006. Identification of current ecosystems and functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography* 15:200-212.
- Altesor, A.; Di Landro, E.; May, H. & Escurra, E. 1998. Long-term species change in an Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*, 9: 173-180.
- Altesor, A.; Pezzani, F.; Grun, S. & Rodríguez, C. 1999. Relationship between spatial strategies and morphological attributes in an Uruguayan grassland: a functional approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 457-462.
- Carrere, R. 1990. El bosque natural uruguayo, caracterización y estudios de caso. Investigaciones, CIEDUR.
- Chapin, FS. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehleringer JR, Field CB, editors. *Scaling physiological processes: leaf to globe*. London: Academic Press. p 287–312.
- FAO. 1985. Datos Agroclimáticos para America Latina y el Caribe. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Formoso, D. & Colucci, P.E. 2003. Vegetation changes in native plant communities in basaltic deep and shallow soils after 10 years of grazing exclosure in Uruguay. In *International Rangelands Congress*. Durban, South Africa.
- Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. 2005. Agricultural impacts on ecosystem functioning in temperate areas of North and South America. *Global and Planetary Change* 47: 170-180
- Guerschman, J.P.; Paruelo, J.M. & Burke, I.C. 2003. Land Use Impacts on the Normalized Difference Vegetation Index in Temperate Argentina. *Ecological Applications* 13: 616-628.
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302–1305
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2000. Special report on land use, land-use change, and forestry. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- James, M.E. & Kallury, S.N.V. 1994. The pathfinder AVHRR land data set: an improved coarse resolution data set for terrestrial monitoring. *International Journal of Remote Sensing*, 15: 3347-63.
- Lezama, F.; Altesor, A.; León R.J. & Paruelo, J.M. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecologia Austral* 16: 167-182
- Lloyd, D. 1990. A phenological classification using shortwave vegetation index imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 11: 2269-79.
- Malanson, G.P.; Westman, W.E. & Yan, Y.L. 1992. Realised versus fundamental niche functions in a model of chaparral response to climatic change. *Ecological Modeling* 64:261–77.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Estadísticas Agropecuarias (MGAP, DIEA). 2000. Censo General Agropecuario. Disponible en Internet: www.mgap.gub.uy.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecological Applications* 5:1995–2005.
- Millot, J.C.; Risso, D. & Methol, R. 1987. Relevamiento de Pasturas Naturales y Mejoramientos Extensivos en Areas Ganaderas del Uruguay. Consultora FUCREA. Informe Técnico para la Comisión Honoraria del Plan Agropecuario, MGAP, Montevideo.
- Nemani, R. & Running, S. 1997. Land cover characterization using multitemporal red, near-IR and thermal-IR data from NOAA/AHVR. *Ecological Applications*, 7:79-90.
- Panario, D. 1987. Geomorfología del Uruguay. Publicacion de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Panario, D. & May, H. 1994. Estudio comparativo de la sucesión ecológica de la flora pratense en dos sitios de la región basáltica, suelo superficial y suelo profundo en condiciones de exclusión y pastoreo. En: Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín técnico N° 13, MGAP, Dirección Suelos y Aguas, Montevideo.
- Paruelo, J.M.; Aguiar, M.R.; Golluscio, R.A.; León, R.J.C. & Pujol, G. 1993. Environmental controls of Normalized Difference Vegetation Index dynamics in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 4:425-428.

- Paruelo, J.M.; Epstein, H.E.; Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grasslands region of the U.S. *Ecology*, 78: 953-958.
- Paruelo J.M.; Garbulsky M.F.; Guerschman J.P. & Jobbágy, E.G. 2004. Two decades of normalized difference vegetation index changes in South America: identifying the imprint of global change. *International Journal of Remote Sensing* 25:2793–806.
- Paruelo, J.M.; Guerschman, J.P.; Piñeiro, G.; Jobbágy, E.G.; Verón, S.R.; Baldi, G. & Baeza, S. 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia* 10: 47-61.
- Paruelo, J.M.; Jobbajy, E. & Sala, O.E. 2001. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems*, 4: 683-698.
- Paruelo, J.M.; Jobbágy, E.G.; Sala, O.E; Lauenroth, W.K & Burke, I.C. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications*, 8:194-206.
- Paruelo, J.M. & Lauenroth, W.K. 1995. Regional patterns of NDVI in North American shrublands and grasslands. *Ecology*, 76:1888-1898.
- 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.
- Rao, C.R.N. & Chen, J. 1995. Inter-satellite calibration linkages for the visible and near-infrared channels of the Advanced Very High Resolution Radiometer on the NOAA 7, 9 and 11 spacecraft. *International Journal of Remote Sensing*, 16:1931-42.
- 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.
- Rosengurtt, B. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. Tercera Contribución. Barreiro y Ramos, Montevideo, Uruguay.
- Rosengurtt, B. 1944. Estudios sobre praderas naturales en Uruguay. 4^a Contribución. Las formaciones campestres y herbáceas del Uruguay. *AGROS* N° 134.
- Sarli, V. 2004. Impacto del cambio en el uso del suelo sobre el funcionamiento ecosistémico. Departamentos de Paysandú y Rio Negro. Tesis Maestría en Ciencias Ambientales, Fac. de Ciencias . UDELAR. Uruguay.

- Sellers, P.J.; Berry, J.A.; Collatz, G.J.; Field, C.B. & Hall, F.G. 1992. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration Scheme. *Remote Sensing of Environment*, 42: 187-216.
- Sganga, J.C. 1994. Caracterización de la Vegetación de la República Oriental del Uruguay. En: Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín técnico N° 13, MGAP, Dirección Suelos y Aguas, Montevideo.
- Soriano, A. 1991. Rio de la Plata Grasslands pp. 367-407. En R. T. Coupland editor Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Soriano, A. & Paruelo, J.M. 1992. Biozones: vegetation units defined by functional characters identifiable with the aid of satellite sensor images. *Global Ecology and Biogeography letters*, 2: 82-89.
- Tou, J.T. & Gonzalez, R.C. 1974. Pattern recognition principles. Reading (MA): Addison-Wesley.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Editorial Omega, Barcelona, España.
- Tucker, C.J.; Towshend, J.R. & Goff, T.E. 1985. African land-cover classification using satellite data. *Science*, 227: 369-375.
- Valentini, R.; Baldocchi, D.D. & Tenhunen, J.D. 1999. Ecological controls on land-surface atmospheric interactions. In: Tenhunen J.D. and Kabat, P. (eds.) Integrating hydrology, ecosystem dynamics, and biogeochemistry in complex landscapes. John Wiles & Sons Ltd. Chichester (UK) 117-46.
- Wessman, C.; Cramer, W.; Gurney, R.J.; Martin, P.; Mauser, W.; Nemani, R.; Paruelo, J.M.; Peñuelas, J.; Prince, S.D.; Running, S.W. & Waring, R.H. 1999. Remote sensing perspectives and insights for study of complex landscapes. In: Tenhunen J.D. and Kabat, P. (eds.) Integrating hydrology, ecosystem dynamics, and biogeochemistry in complex landscapes. John Wiles & Sons Ltd. Chichester (UK) 89-104.
- Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 236.

CAPÍTULO 3. Dinámica de la intercepción de radiación y su relación con factores ambientales y usos del suelo en Uruguay.

3.1 Introducción:

La descripción de la relación entre los factores ambientales y los procesos ecosistémicos ha concentrado la atención de ecólogos, particularmente de aquellos que trabajan a escala regional (Burke et al. 1998). Entender esta relación es importante tanto para el análisis de los efectos del cambio global como para evaluar el impacto humano sobre los ecosistemas (Vitousek, 1994). Entender de qué manera las variables climáticas o el uso de la tierra afectan los ecosistemas es un requisito fundamental para generar escenarios futuros y evaluar alternativas de desarrollo humano sostenibles en el tiempo.

El análisis de los controles ambientales sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) tiene una historia relativamente larga, fundamentalmente el estudio de su relación con las variables climáticas. Walter (1939) plantea una relación lineal y positiva entre la PPNA y la precipitación, por su efecto sobre la disponibilidad de agua. El mismo tipo de relaciones fue planteado mas adelante para diversas regiones geográficas (Rosenzweig, 1968; Lieth, 1975; Lauenroth, 1979; Rutherford 1980; Le Houérou et al. 1988; Sala et al. 1988; Mc Naughton et al. 1993). La relación entre PPNA y temperatura no es tan clara; Lauenroth (1979) plantea que, al menos para pastizales, el efecto de la temperatura depende de su interacción con la precipitación. En zonas limitadas por agua las temperaturas más cálidas pueden disminuir la cantidad de agua disponible, reduciendo la productividad (Epstein et al. 1996, 1997b). En zonas donde la disponibilidad de agua no es un factor limitante, temperaturas mayores pueden aumentar la PPNA al prolongar la estación de crecimiento (Lauenroth et al. 1999). Jobbágy et al. (2002), usando el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) como estimador de la PPNA, encontraron una respuesta óptima de esta variable a la temperatura en estepas patagónicas. El IVN aumentó con la temperatura, debido al inicio más temprano de la estación de crecimiento, hasta alcanzar un umbral a partir del cual comienza a disminuir por el aumento de la demanda de agua atmosférica.

De manera menos frecuente, las características del sustrato y los diferentes usos del suelo han sido utilizados para analizar los controles ambientales sobre la PPNA. En 1973, Noy-Meir planteó la hipótesis de “textura inversa”. Según esta hipótesis, los suelos de texturas gruesas suelen tener mayor productividad que los de texturas finas en zonas secas limitando las pérdidas de agua en el suelo por evaporación, mientras que en zonas húmedas sucede lo contrario. Resultados similares fueron encontrados por Sala et al. (1988) y Epstein et al. (1997a). Veron et al. (2002) detectaron que el porcentaje de

suelos sin problemas de anegamiento es el principal control de la variación espacial de la PPNA en sistemas agrícolas de Argentina. El uso del suelo ha sido detectado como el principal control sobre la PPNA en algunas ocasiones (Paruelo et al. 2001), un control importante pero no el principal (Guerschman et al. 2003; Bradford et al. 2006) o prácticamente carente de impacto en otras (Veron et al. 2002). En general se plantea que los efectos de otras variables ambientales se hacen importantes una vez removida la abrumadora influencia de la precipitación sobre la PPNA (Lauenroth, 1979; Sala et al. 1988).

La mayoría de los trabajos que intentan explicar los controles ambientales de la PPNA provienen de análisis regionales, donde se aprovechan gradientes naturales para realizar análisis correlativos. El rango de variación de las principales variables climáticas (temperatura, precipitación, etc) en Uruguay es relativamente pequeño, además, todo su territorio se encuentra enmarcado dentro de una misma región biogeográfica, los pastizales del Río de la Plata, dominando ampliamente el bioma pastizal (Soriano, 1991). Estas características hacen de Uruguay un “experimento natural” para estudiar la importancia relativa de los factores ambientales no climáticos sobre la PPNA y su estacionalidad.

En este capítulo exploramos la influencia de un conjunto de factores ambientales (climáticos y de sustrato) y antrópicos (uso del suelo) sobre la variabilidad espacial de la integral anual del IVN (un estimador de la PPNA), el rango relativo del IVN y el mes del máximo del IVN (estimadores de la estacionalidad de la PPNA) a nivel de todo el país y a nivel de porciones del territorio definidas en base a su geomorfología. El objetivo específico del trabajo fue determinar la importancia de los diferentes factores ambientales y antrópicos en el control de la variabilidad espacial de la PPNA y su estacionalidad para todo el territorio uruguayo.

Dada la poca variabilidad climática observada en el Uruguay y la relativamente escasa área dedicada a la agricultura, la hipótesis de trabajo en este capítulo plantea que la PPNA y su estacionalidad estarían controladas fundamentalmente por las características del sustrato. La predicción que se desprende de esta hipótesis y que será puesta a prueba en este capítulo es que la geomorfología será la variable ambiental a la que se asocia la mayor parte de la varianza espacial explicada de los atributos derivados de la curva estacional del IVN. Removido el efecto de la geomorfología, los controles ambientales y antrópicos alternarán su importancia dependiendo del atributo y de la unidad geomorfológica considerada.

3.2 Materiales y métodos:

Para analizar los principales controles en la dinámica de la intercepción de radiación se construyó una base de datos espacialmente explícita compuesta por cuatro conjuntos de datos: a) la cobertura y uso del suelo, b) variables climáticas, c) geomorfología y d) los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) descritos en el capítulo anterior. Toda la información recopilada fue incorporada a un Sistema de Información geográfica (SIG) y resumida a nivel de Unidad Censal para su análisis. Las unidades censales del Censo General Agropecuario son las unidades mínimas en que se encuentra disponible la información del uso y cobertura del suelo en las estadísticas oficiales del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Esta división separa al país en 637 unidades censales con un tamaño promedio de 2577 hectáreas y valores extremos que van de 306 ha hasta 125920 ha (MGAP, DIEA, 2000). Con la información resumida a este nivel se generaron modelos de regresión para analizar las relaciones entre cada uno de los atributos derivados del IVN (variables dependientes) y el conjunto de variables independientes. Estas últimas incluyeron:

a) *Descriptor de la cobertura y uso del suelo*: Los datos de uso y cobertura del suelo fueron tomados del Censo General Agropecuario (MGAP, DIEA, 2000). La información, para cada unidad censal, se resumió en cuatro variables: el porcentaje de bosques naturales (%BNAT), el porcentaje de bosques artificiales (%BART), el porcentaje de cultivos de invierno (%CINV) y el porcentaje de cultivos de verano (%CVER) (Figura 3.1). La elección de estas cuatro variables se basó en una serie de supuestos. En primer lugar se supuso que todo lo que no pertenece a alguna de estas cuatro categorías son pastizales naturales y semi-naturales. El otro supuesto fue que el resto de los usos del suelo encontrados en el país no aportaban de forma significativa a la dinámica de la productividad primaria en escalas regionales. Quedaron excluidos del análisis los usos del suelo poco extendidos o que se practican en extensiones de terreno pequeñas para la escala de análisis de un píxel de 8x8 km. (por ejemplo: cultivos de frutales, hortalizas, viñedos, etc). Las variables cultivos de verano y cultivos de invierno incluyen dos secciones completas del censo agropecuario, los cultivos cerealeros e industriales y los cultivos forrajeros anuales. Ambas categorías fueron analizadas por cultivo agrupándose según su ciclo de crecimiento (estival - invernal). Los cultivos de verano incluyeron la suma de los cultivos cerealeros e industriales: Maíz de 1ª, Maíz de

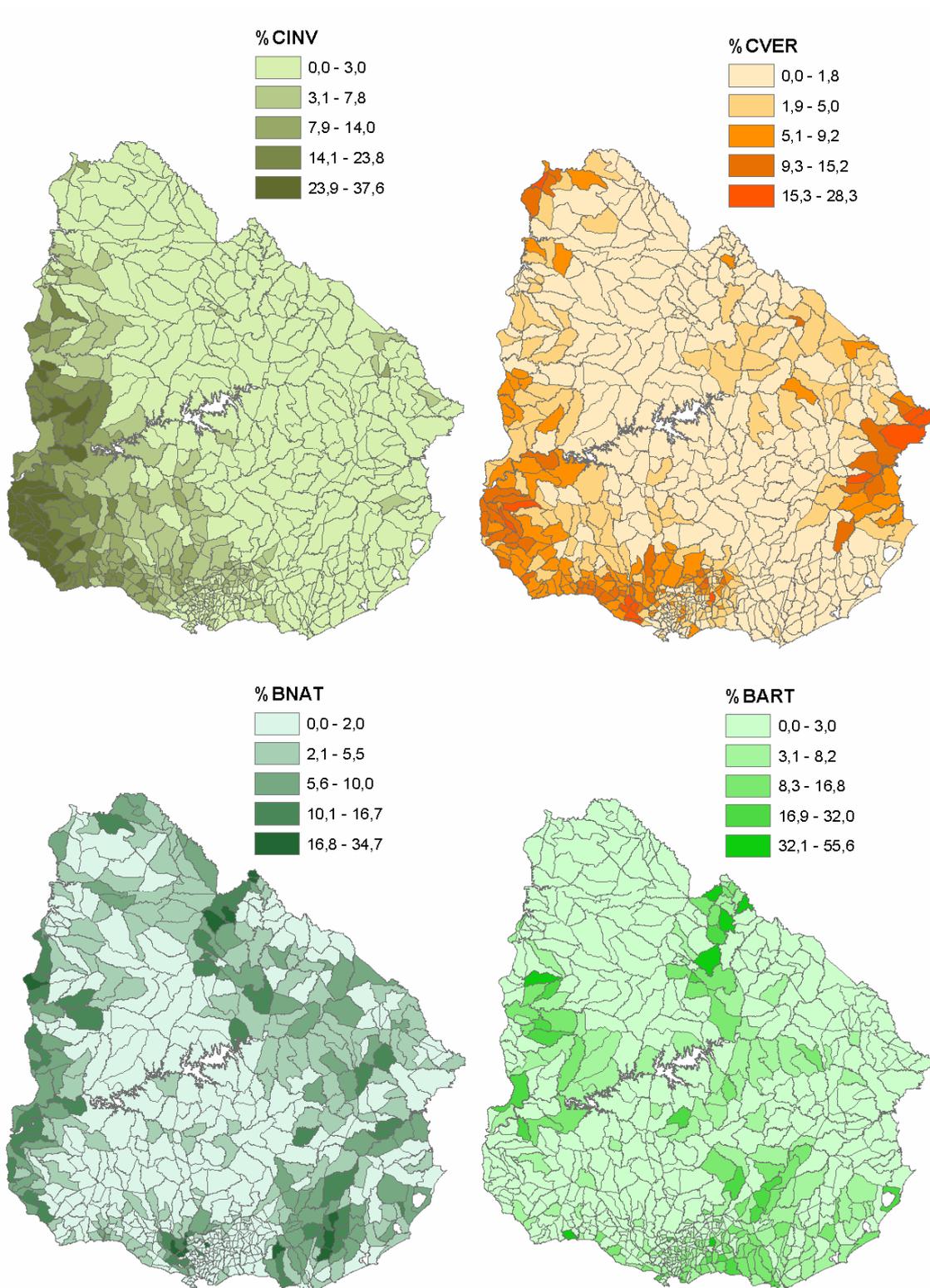


Figura 3.1: Porcentaje de cada uso/coertura del suelo por unidad censal. %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %BART: porcentaje de bosques artificiales. Elaboración propia a partir de datos del Censo General Agropecuario (MGAP, DIEA, 2000). Las clases se muestran agrupadas según el esquema de clasificación de ArcGis-ArcMap “Natural Breaks”.

2ª, Maíz de Guinea, Girasol de 1ª, Girasol de 2ª, Sorgo granífero de 1ª, Sorgo granífero de 2ª, Soja de 1ª, Soja de 2ª, Algodón, Arroz; y los cultivos forrajeros anuales: Moha, Maíz para pastoreo, Maíz para silo de grano húmedo, Maíz para otro tipo de silo, Sorgo para pastoreo, Sorgo para silo de grano húmedo, Sorgo para otro tipo de silo. Los cultivos de invierno incluyeron la suma de los cultivos cerealeros e industriales: Trigo, Cebada cervecera, Avena para grano, Lino, Alpiste; y los cultivos forrajeros anuales: Avena, Trigo y Ryegrass.

b) *Variables climáticas*: Se utilizaron dos variables climáticas, la Temperatura Media Anual (TMA) y la Precipitación Media Anual (PMA). Los datos originales corresponden a la base de datos generada por la FAO para América Latina (FAO, 1985). Las coberturas de PMA y TMA utilizadas en esta tesis (resolución espacial: 1 x 1 km.) fueron cedidas por Martín Garbulsky, y se generaron mediante la interpolación de los datos puntuales de la información recopilada por la FAO. Esta base de datos incluye valores de PMA y TMA para el periodo 1930 - 1960. Los datos más recientes tenían una resolución espacial más pobre y una extensión temporal muy variada. El mapa vectorial de las unidades censales del censo agropecuario fue superpuesto a las imágenes con la información climática para extraer el valor promedio de TMA y PMA para cada unidad censal (Figura 3.2).

c) *Geomorfología*: La información sobre la geomorfología del país fue obtenida de Panario (1987). Este trabajo divide a Uruguay en 10 unidades geomorfológicas en función del material generador y los procesos erosivos que tuvieron lugar. El mapa vectorial de unidades censales fue superpuesto al mapa vectorial con la información geomorfológica extrayendo para cada unidad censal, la unidad geomorfológica mayoritaria en esa superficie (Figura 3.3).

Las variables dependientes fueron los distintos atributos de la curva estacional de IVN presentados en el capítulo 2. Se utilizó la base de datos Pathfinder AVHRR Land (PAL) de una resolución espacial de 8 x 8 km. y una resolución temporal de 10 días. Se derivaron tres atributos de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN): la integral anual del IVN (IVN-I), estimador de la productividad primaria neta aérea; el mes de máximo de IVN (IVN-MDM) y el rango relativo de IVN (IVN-RREL), características que dan cuenta de la estacionalidad de la productividad primaria y capturan aspectos centrales del funcionamiento de los ecosistemas. Dado que las estadísticas recogidas por el censo agropecuario corresponden en su mayoría al año censal (2000), los atributos funcionales se calcularon a partir de los últimos 5 años de la

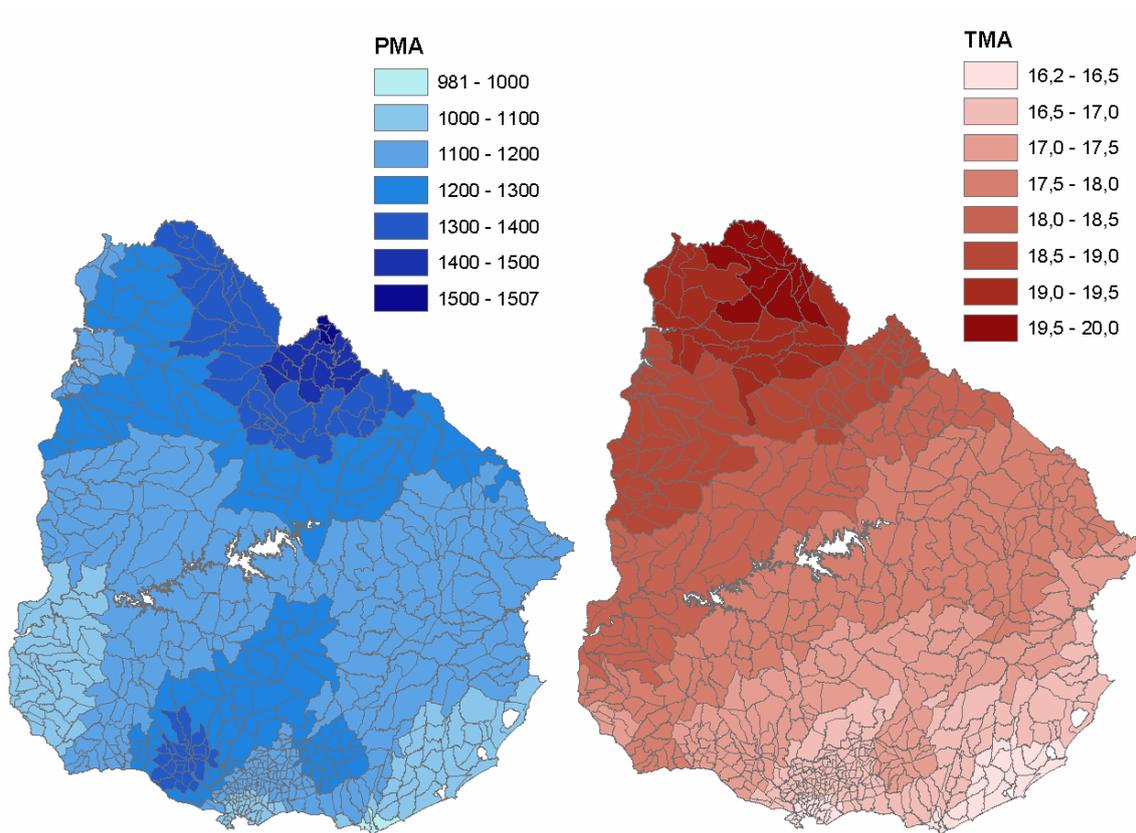


Figura 3.2: Datos Climáticos por unidad censal. PMA: precipitación media anual, promedio para cada unidad censal; TMA: temperatura media anual, promedio para cada unidad censal.

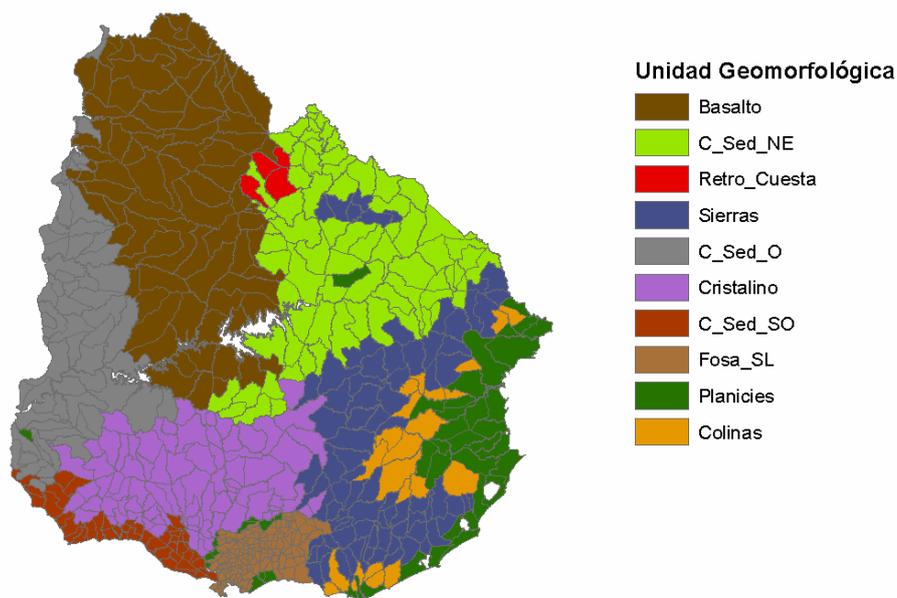


Figura 3.3: Unidad geomorfológica mayoritaria en cada unidad censal. Elaborado a partir de Panario (1987). Basalto: Cuesta Basáltica; C_Sed_NE: Cuenca Sedimentaria del Noreste; Retro_Cuesta: Retroceso del Frente de Cuesta; Sierras: Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera; C_Sed_O: Cuenca Sedimentaria del Litoral Oeste; Cristalino: Región Centro-Sur (Cristalino); C_Sed_SO: Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste; Fosa_SL: Fosa del Santa Lucia; Planicies: Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin; Colinas: Colinas y Lomas del Este.

serie temporal de IVN (1995-2000), de forma de hacer más comparables ambos conjuntos de datos.

Se generaron tres imágenes, una por atributo, siguiendo la metodología descrita en el capítulo 2. La información vectorial con los límites de las unidades censales fue superpuesta a las imágenes de los atributos derivados del IVN (Figura 3.4). Como en la mayoría de los casos los píxeles de estas imágenes eran cortados por los límites de las unidades censales y sus valores aportaban información a más de una unidad censal, las imágenes fueron degradadas en su resolución original hasta obtener píxeles de 1 x 1 km. Cabe resaltar que no se aumentó la resolución original de la imagen, cada píxel de 8 x 8 km. se transformó en 64 píxeles de 1 x 1 km., todos con el mismo valor que el píxel original. Esta subdivisión permitió calcular con más precisión el aporte de los diferentes píxeles de 8x8 km. en cada unidad censal. Para cada unidad censal se calculó entonces, el promedio del IVN-I, el promedio de IVN-RREL y la moda de IVN-MDM. En el caso de IVN-MDM, los valores se asignaron fijando el inicio de la estación de crecimiento en el mes de julio (IVN-MDM = 1) y el final en junio (IVN-MDM = 12) (Figura 3.5).

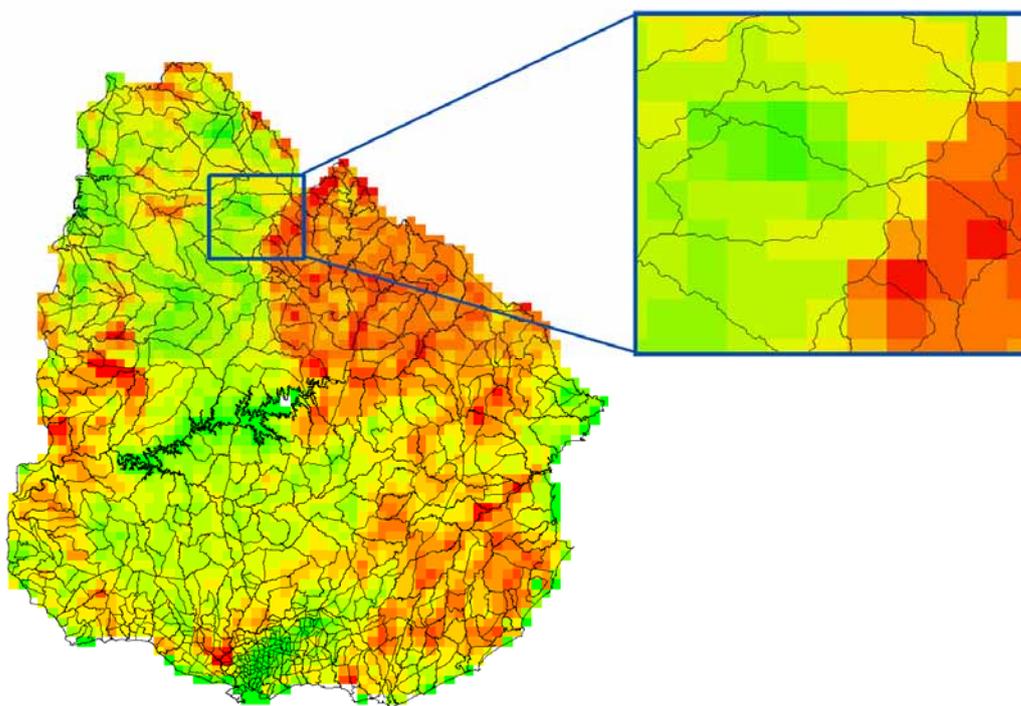


Figura 3.4: Unidades censales del Censo General Agropecuario superpuestas a la Integral anual del Índice de Vegetación Normalizado (IVN-I), promedio para el período 1995-2000. La ampliación muestra la relación de tamaños entre los píxeles NOAA/AVHRR PAL y las unidades censales.

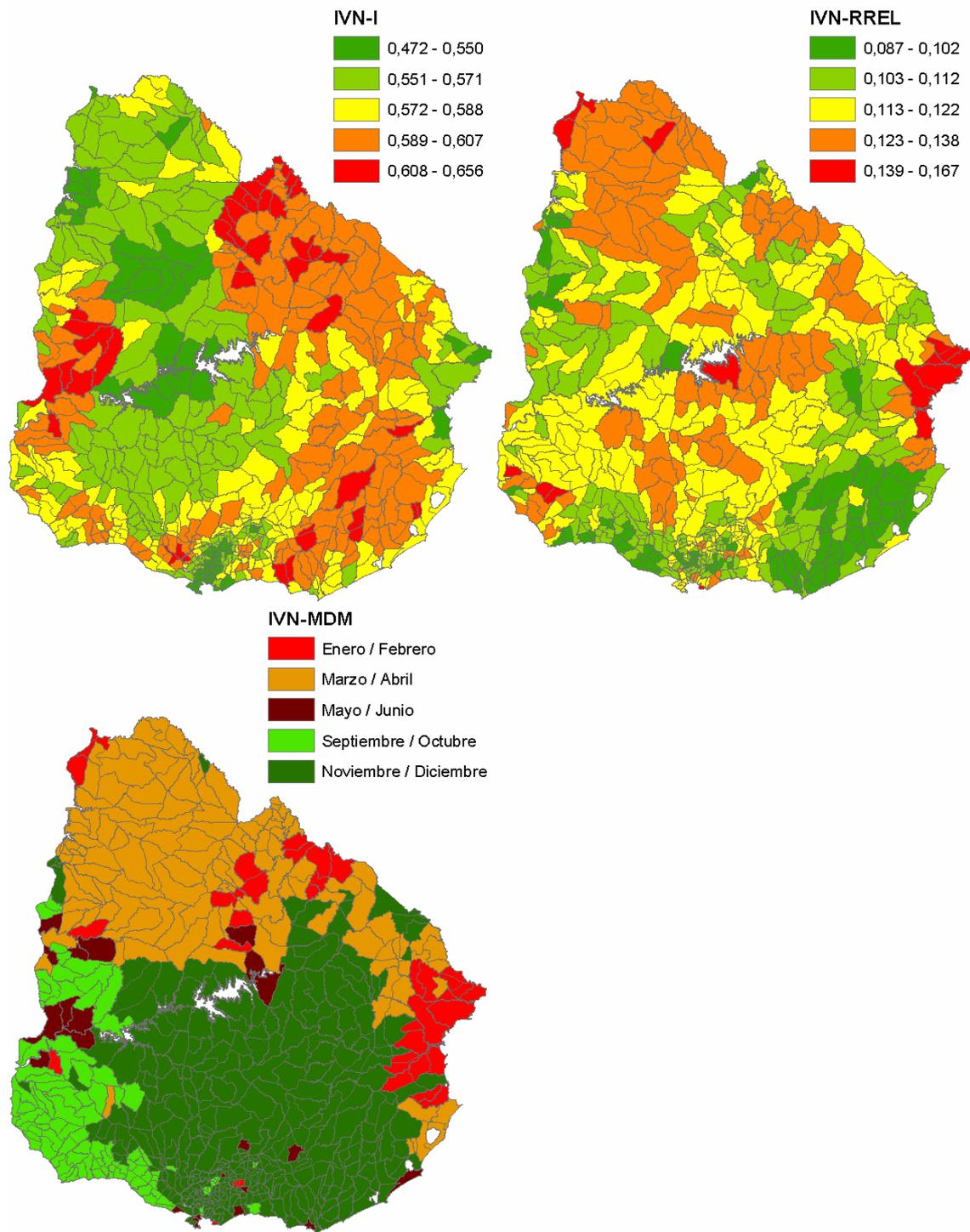


Figura 3.5: Atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) resumidos para cada unidad censal. IVN-I: integral anual del IVN, promedio por unidad censal; IVN-RREL: rango relativo del IVN, promedio por unidad censal; IVN-MDM: mes del máximo del IVN, valor mas frecuente (moda) en cada unidad censal. Las clases se muestran agrupadas según el esquema de clasificación de ArcGis-ArcMap “Natural Breaks”, salvo para IVN-MDM donde las clases se agrupan a intervalos bimensuales.

Con toda la información recopilada se construyó una matriz de datos que contenía en las filas las 637 unidades censales en que se divide el país y en las columnas las variables arriba descritas. En todos los análisis realizados los atributos derivados del IVN (IVN-I, IVN-RREL e IVN-MDM) se consideraron como variables dependientes y el resto de la información recopilada (%BNAT, %BART, %CVER, %CINV, PMA, TMA y geomorfología), como variables independientes. Para modelar las relaciones entre las distintas variables se eligieron modelos lineales y se consideraron los datos para todo el país o separándolos por unidad geomorfológica.

En este trabajo se asumió que el uso del suelo no presentó una tendencia de cambios importante en los 5 años previos al censo agropecuario. Por otra parte los datos climáticos corresponden a un período anterior al analizado. Se asumió que las medidas de tendencia central como la precipitación media anual y la temperatura media anual no varían demasiado.

Análisis estadísticos:

Debido a que la unidad geomorfológica dominante en cada unidad censal es una variable nominal que no puede ser ingresada a los modelos de regresión múltiple, se optó por aplicar modelos lineales generales (MLG) multivariados y univariados. Los MLG son una generalización de los modelos de regresión lineales que permiten poner a prueba los efectos de una o más variables independientes categóricas o continuas sobre una o varias variables dependientes (Statsoft, 2006). Los MLG multivariados se aplicaron considerando cada uno de los atributos derivados del IVN como variables dependientes, la geomorfología como variable independiente categórica y el resto de las variables ambientales (%BNAT, %BART, %CVER, %CINV, PMA y TMA) como variables independientes continuas. Como este tipo de modelos no da información acerca de la variación de la variable dependiente explicada por cada una de las variables independientes ingresadas al modelo, se aplicaron MLG univariados para ordenar las variables independientes en función de la varianza explicada por cada una. Los MLG univariados se aplicaron entre cada uno de los atributos derivados del IVN y cada una de las variables ambientales.

Las unidades censales correspondientes a la unidad geomorfológica Fosa del Santa Lucia, fueron excluidas de los análisis. En esa zona del país, las unidades censales son muy pequeñas, generalmente menores a un píxel NOAA; además la zona está

densamente poblada y las distintas actividades agrícolas se realizan en predios generalmente pequeños.

En cada una de las unidades geomorfológicas se analizó la relación entre las variables mediante modelos de regresión múltiple del tipo “Forward Stepwise” (Kleinbaum & Kupper, 1978). Nuevamente, en estos modelos, los atributos derivados del IVN se consideraron como variables dependientes y el resto de las variables ambientales y de uso del suelo como variables independientes. La independencia entre las variables es un prerequisite para este tipo de modelos (Verburg & Chen, 2000), por lo que se tomaron varios recaudos para reducir estos problemas. Como paso previo a los análisis de cada unidad geomorfológica se realizó una matriz de correlaciones entre las variables independientes. Para aquellos pares de variables cuyo coeficiente de correlación (r) tuvo un valor absoluto mayor a 0,8 una de las dos fue excluida a priori del análisis; y, para aquellos pares de variables cuyo coeficiente de correlación tuvo un valor absoluto mayor a 0,5 solo a una de ellas se le permitió el ingreso a los modelos. La siguiente precaución fue lograr modelos de la forma más simple posible (con la menor cantidad de variables posible). Para esto se permitió la entrada de variables a los modelos solo cuando su contribución a los mismos fuera significativa ($p < 0,05$) y cuando el aumento de la varianza explicada generado por esa variable fuera superior al 2%. Finalmente se evaluó la estabilidad de los modelos incluyendo en los análisis una variable aleatoria y verificando si era o no incluida en los mismos.

3.3 Resultados

A nivel de todo el país, los Modelos Lineales Generales (MLG) multivariados permitieron explicar una porción importante de la varianza de los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) a partir de las variables ambientales y de uso del suelo seleccionadas. El conjunto de variables explicó un poco más de la mitad de la varianza en la integral anual del IVN (IVN-I). Las variables PMA, %BNAT, %BART, %CINV y unidad geomorfológica dominante en cada unidad censal realizaron aportes significativos al modelo. En todos los casos IVN-I aumentó directamente con las variables ambientales y de uso del suelo, excepto para la geomorfología donde el sentido del cambio dependió de la unidad considerada (Apéndice, tabla 1A). En el caso del rango relativo del IVN (IVN-RREL) las variables ambientales y de uso del suelo explicaron casi el 40 % de la varianza. Las variables que aumentaron significativamente

la varianza explicada por el modelo fueron TMA, %BNAT, % BART, %CVER y la unidad geomorfológica mayoritaria. El rango relativo estuvo positivamente correlacionado con la TMA y el %CVER y negativamente correlacionado con la presencia de formaciones arbóreas tanto naturales como artificiales (Apéndice, tabla 1B). Las variables independientes explicaron el 48,5% de la variación en el mes del máximo IVN (IVN-MDM). Los aportes significativos al modelo vinieron dados por la TMA, el %BART (correlacionadas positivamente), el %CINV (correlacionada negativamente) y la unidad geomorfológica mayoritaria (Apéndice, tabla 1C). Al igual que en IVN-I, tanto en IVN-RREL como IVN-MDM, el sentido de la contribución de la geomorfología a los modelos dependió de la unidad considerada.

La unidad geomorfológica mayoritaria en la unidad censal fue la variable que tuvo una correlación más fuerte con los atributos derivados del IVN en los Modelos Lineales Generales univariados (Tabla 3.1). En el caso del IVN-I el orden de las variables ambientales según la varianza explicada fue: geomorfología, %BNAT, %BART, TMA, PMA, %CINV y %CVER. IVN-I estuvo positivamente relacionado con el %BNAT, el %BART y la PMA; y negativamente con la TMA. Las unidades geomorfológicas en donde el valor del IVN-I aumentó significativamente fueron Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera y Cuenca Sedimentaria del Noreste; las unidades geomorfológicas donde el IVN-I disminuyó significativamente fueron Cuesta Basáltica, Región Centro-Sur (Cristalino) y Cuenca Sedimentaria del Oeste. En el caso del rango relativo (IVN-RREL) el orden de las variables ambientales en función de la varianza explicada fue: geomorfología, TMA, %BNAT, %BART, PMA, %CVER y %CINV. Las variables TMA, PMA y %CVER estuvieron positivamente relacionadas con IVN-RREL mientras que las variables %BNAT y %BART se relacionaron de forma negativa. En cuanto a las unidades geomorfológicas, las positivamente relacionadas con el rango relativo fueron Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria del Noreste; y de forma negativa Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera, Colinas y Lomas del Este y Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste (Tabla 3.1). El orden de las variables ambientales según la varianza explicada en la distribución del IVN-MDM fue: geomorfología, TMA, %CINV, PMA, %CVER, %BART y %BNAT. De estas variables, TMA, PMA y %BART estuvieron positivamente relacionadas con IVN-MDM, mientras que el %CINV y el %CVER estuvieron negativamente relacionadas. En cuanto a las unidades geomorfológicas, la relación con IVN-MDM fue positiva con Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria del Noreste y negativa con Sierras del Este e Isla Cristalina de

Rivera, Colinas y Lomas del Este, Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste y Región Centro-Sur (Cristalino) (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Modelos Lineales Generales univariados generados entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales utilizadas ordenadas según la varianza explicada por cada una. Var. Dep.: variable dependiente; Var. Ind.: variable independiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; p: probabilidad de F ($n= 501$); Signo Beta: signo del coeficiente estandarizado del modelo; IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN, Geoforma: unidad geomorfológica; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %BART: porcentaje de bosque artificial; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; PMA: precipitación media anual; TMA: temperatura media anual. Las variables en gris claro no presentaron correlaciones significativas.

Var. Dep.	Var. Ind.	r^2	p	Signo Beta
IVN-I	Geoforma	0,364	0,000	(+), (-)
	%BNAT	0,157	0,000	(+)
	%BART	0,103	0,000	(+)
	TMA	0,041	0,000	(-)
	PMA	0,018	0,002	(+)
	%CINV	0,001	0,519	(-)
	%CVER	0,004	0,176	(-)
IVN-RREL	Geoforma	0,189	0,000	(+), (-)
	TMA	0,178	0,000	(+)
	%BNAT	0,087	0,000	(-)
	%BART	0,025	0,000	(-)
	PMA	0,022	0,001	(+)
	%CVER	0,020	0,002	(+)
	%CINV	0,000	0,667	(+)
IVN-MDM	Geoforma	0,339	0,000	(+),(-)
	TMA	0,290	0,000	(+)
	%CINV	0,131	0,000	(-)
	PMA	0,104	0,000	(+)
	%CVER	0,061	0,000	(-)
	%BART	0,012	0,013	(+)
	%BNAT	0,000	0,764	(-)

Análisis por unidad geomorfológica:

Dada la influencia de la unidad geomorfológica sobre los patrones espaciales de los atributos de la curva estacional de IVN se procedió a analizar por separado la relación entre variables ambientales y de uso del suelo para cada unidad. La unidad Fosa del Santa Lucia no fue analizada debido a que, como se explicó mas arriba, está dividida en unidades censales muy pequeñas. La unidad Retroceso del Frente de Cuesta no se analizó debido al escaso número de unidades censales que incluye (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Lista de las unidades geomorfológicas en las que se divide Uruguay y número de unidades censales (N° U.C.) del censo agropecuario en que cada unidad es mayoritaria.

Unidad Geomorfológica	N° U.C.
Cuesta Basáltica	82
Cuenca Sedimentaria del Noreste	74
Retroceso del Frente de Cuesta	4
Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera	83
Cuenca Sedimentaria del Litoral Oeste	64
Región Centro-Sur (Cristalino)	82
Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste	43
Fosa del Santa Lucia	136
Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin	46
Colinas y Lomas del Este	23

Las variables ingresadas a los modelos de regresión múltiple dependieron de la unidad considerada. La tabla 3.3 resume los aportes de las diferentes variables dependientes para explicar la variación espacial de los atributos del IVN. Los modelos completos de regresión múltiple para cada unidad geomorfológica con sus parámetros estimados y una descripción detallada de lo ocurrido en cada unidad pueden verse en la segunda parte del apéndice.

En el caso de la integral anual del IVN (IVN-I), la varianza asociada a las variables ambientales y de cobertura del suelo en las distintas unidades geomorfológicas varió entre 0% para la Cuenca Sedimentaria del Oeste y 56,5 % para la Cuesta Basáltica. La mayor parte de la variación espacial de este atributo fue explicada por las variables de cobertura / uso del suelo, fundamentalmente por la presencia de bosques naturales o artificiales. Las variables climáticas aportaron poca información para explicar la variación de IVN-I; únicamente en dos unidades geomorfológicas la precipitación media anual (PMA) ingresó en los modelos (Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria del Noreste). Prácticamente en todos los casos las variables ingresadas estuvieron positivamente correlacionadas con IVN-I. La única excepción fue en la unidad geomorfológica Colinas y Lomas del Este, donde el porcentaje de cultivos de verano (%CVER) estuvo negativamente correlacionado con la integral anual del IVN (Tabla 3.3; Apéndice, parte 2).

Tabla 3.3: Resumen de las regresiones múltiples “Forward stepwise” entre los atributos derivados del IVN y las variables independientes consideradas. Se muestra el coeficiente de determinación parcial de cada variable dependiente y el signo de la correlación. UG: unidad geomorfológica; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %BART: porcentaje de bosque artificial; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; PMA: precipitación media anual; TMA: temperatura media anual.

Var. Dep.	UG	%BNAT	%BART	%CVER	%CINV	PMA	TMA	r^2
IVN-I	Basalto	0,481 (+)	0,035 (+)			0,049 (+)		0,565
	Sed_NE		0,034 (+)			0,489 (+)		0,523
	Sierras	0,153 (+)			0,090 (+)			0,243
	Sed_O		0,139 (+)		0,181 (+)			0,320
	Cristalino	0,334 (+)	0,054 (+)	0,043 (+)	0,103 (+)			0,534
	Sed_SO							
	Planicies	0,197 (+)						0,197
	Colinas	0,148 (+)		0,201 (-)				0,349
IVN- RREL	Basalto	0,055 (-)		0,063 (+)	0,079 (-)		0,250 (+)	0,447
	Sed_NE	0,351 (-)	0,039 (-)		0,078 (-)			0,468
	Sierras	0,196 (-)	0,048 (-)			0,309 (+)		0,553
	Sed_O			0,277 (+)				0,277
	Cristalino			0,219 (-)				0,219
	Sed_SO			0,082 (-)	0,381 (+)			0,463
	Planicies			0,353 (+)	0,067 (-)			0,421
	Colinas			0,163 (+)		0,441 (+)		0,604
IVN-MDM	Basalto		0,039 (-)				0,486 (+)	0,525
	Sed_NE					0,212 (+)		0,212
	Sierras					0,105 (+)		0,105
	Sed_O				0,223 (-)			0,223
	Cristalino			0,039 (-)	0,451 (-)		0,040 (-)	0,530
	Sed_SO				0,312 (-)			0,312
	Planicies		0,177 (+)	0,076 (+)				0,253
	Colinas					0,224 (+)		0,224

La varianza del rango relativo del IVN (IVN-RREL) explicada por las variables utilizadas osciló entre 21,9% en la unidad geomorfológica Región Centro - Sur (Cristalino) y un 60,4% en la unidad Colinas y Lomas del Este. A diferencia de lo sucedido con IVN-I, no hubo ningún modelo en el que no ingresara ninguna variable independiente con las condiciones impuestas. Nuevamente, las variables de uso/cobertura del suelo fueron las que ingresaron a los modelos con mayor frecuencia. En este caso, el porcentaje de la unidad censal dedicado a cultivos (fundamentalmente los de verano) presentó mayor importancia para explicar la variación espacial de IVN-RREL que el porcentaje de la unidad censal cubierto por bosques naturales o implantados. Las variables climáticas ingresaron a los modelos en pocas unidades geomorfológicas pero siempre que lo hicieron fueron las que explicaron el mayor porcentaje de la varianza de IVN-RREL. La presencia de bosques naturales e implantados disminuyó en todos los casos los valores de IVN-RREL mientras que en el caso de los cultivos el sentido de la correlación dependió de la unidad geomorfológica y el tipo de cultivo (invierno-verano) (Tabla 3.3; Apéndice, parte 2).

La asociación del mes del máximo IVN (IVN-MDM) con las variables de uso/cobertura del suelo y las variables climáticas fue, en promedio, menor que con los otros atributos derivados del IVN. La varianza explicada por las variables independientes osciló entre 10,5% en la unidad geomorfológica Sierras y Lomadas del Este y 52,5% en la Cuesta Basáltica. El uso/cobertura del suelo contribuyó a explicar la variación de este atributo casi exclusivamente a través de la presencia de cultivos, en general retrasando el mes del máximo en la estación de crecimiento. Únicamente en la unidad geomorfológica Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin, el porcentaje de cultivos de verano (%CVER) adelantó IVN-MDM en la estación de crecimiento. En ningún caso la presencia de bosques naturales influyó significativamente en IVN-MDM, mientras que el porcentaje de bosques artificiales lo hizo sólo en dos unidades. Las variables climáticas ingresaron a los modelos de IVN-MDM con mayor frecuencia que en los otros atributos derivados del IVN mostrando en general una correlación positiva (Tabla 3.3; Apéndice, parte 2).

La mayoría de los modelos generados no presentaron *outliers* de importancia o presentaron sólo uno. La remoción de estos *outliers* no cambió, en general, cualitativa y cuantitativamente los modelos. Únicamente en las unidades geomorfológicas Región Centro-Sur (Cristalino) y Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste se detectaron *outliers* cuya remoción afectó los modelos de manera importante (ver apéndice, parte 2). Todos los modelos de regresión múltiple generados para cada una de las unidades geomorfológicas fueron muy estables. En ninguno de los casos las variables aleatorias generadas ingresaron a los modelos de regresión.

3.4 Discusión

La heterogeneidad espacial de la dinámica de la intercepción de radiación en el territorio uruguayo estuvo principalmente asociada al tipo de sustrato, representado en este trabajo por la unidad geomorfológica dominante en cada unidad censal. El grado de asociación con la geomorfología fue mayor para la integral anual del IVN (IVN-I), un estimador de la productividad primaria neta aérea. El coeficiente de correlación fue el doble al correspondiente al porcentaje de bosque nativo, la siguiente variable ambiental en orden de importancia para explicar este atributo. Para aquellos atributos que dan cuenta de la estacionalidad de la PPNA (el rango relativo del IVN y la fecha del

máximo valor de IVN), las diferencias en la variabilidad espacial asociada a la geomorfología y la siguiente variable considerada fueron del orden del 1 y 4% respectivamente. La mayoría de los trabajos que relacionan la PPNA y su estacionalidad con variables ambientales encontraron que la precipitación media anual (PMA) era la que mostraba mayor asociación. Dichos trabajos generalmente abarcan un rango de precipitación mucho mayor que el que existe en Uruguay. Por ejemplo, Sala et al. (1988) utilizan un rango que va entre los 260 y los 1200 mm/año para pastizales de Norteamérica, Lauenroth et al. (1979) utilizan un rango mayor (150-1800 mm/año) para modelar esta relación en pastizales de todo el mundo. Por otro lado, Paruelo et al. (2001b) encontraron que la PMA explicó el 49 % de la varianza de IVN-I en un rango de precipitaciones muy amplio (0-4000 mm/año) y que esta varianza explicada aumentaba hasta el 69% si consideraban solamente aquellos sitios con precipitación menor a 1200 mm. En Uruguay la PMA varía aproximadamente entre los 1000 y los 1500 mm/año. Este gradiente no sólo es más pequeño que el de la mayoría de los trabajos, sino que además, corresponde a la porción más húmeda del gradiente de precipitación del bioma pastizal, donde la disponibilidad de agua no es el único factor limitante de la productividad y en ocasiones ni siquiera el más frecuente (Lauenroth et al. 1979; Paruelo et al. 1999). Lo estrecho del gradiente de climático en Uruguay determinaría una menor asociación entre la PPNA y variables climáticas, por lo que, otros factores como el tipo de sustrato sobre el que crece la vegetación, pasarían a tener importancia. Los trabajos de Epstein et al. (1997b) detectaron un gran aumento del control del tipo de sustrato sobre la PPNA de pastizales al dejar fija la PMA. El tipo de sustrato, representado aquí por la geomorfología, estaría actuando sobre la PPNA determinando el volumen de suelo explorado, la capacidad de retención hídrica (precipitación efectiva) y la dotación de nutrientes del material parental. La importancia de las características del suelo en la determinación de la PPNA ha sido documentada en varios trabajos. Por ejemplo, en las praderas centrales de Estados Unidos se encontró que la capacidad de almacenamiento de agua actuó como control de la PPNA (Sala et al. 1988; Epstein et al. 1997a; Epstein et al. 1997b). En zonas templadas de Argentina Guerschman et al. (2003) reportaron que el mes del máximo del IVN ocurría antes en suelos más profundos y mejor drenados.

La importancia de la geomorfología sobre los diferentes aspectos analizados de la dinámica de la interceptación de radiación justificó el análisis particular de cada unidad geomorfológica. Estos análisis mostraron algunos patrones generales pero también

relaciones particulares dentro de cada unidad geomorfológica. En términos generales el IVN-I, un estimador de la cantidad de radiación interceptada por la vegetación verde y por tanto de la productividad primaria, estuvo positivamente correlacionado con el porcentaje de área boscosa (natural o artificial) de las unidades censales, el porcentaje de cultivos (fundamentalmente los de invierno) y la precipitación media anual (Tabla 3.3; Apéndice, parte 2).

El aumento de IVN-I con la superficie boscosa tiene una explicación clara, este tipo de cobertura del suelo aumenta el Índice de Área Foliar (IAF) (área de tejidos fotosintéticos por unidad de superficie) respecto del pastizal. El aumento del área foliar implica un aumento en la radiación interceptada por la vegetación verde (fPAR) que es captada por los índices espectrales como el IVN. Esta relación entre IAF (y fPAR) y el IVN ha sido demostrada para diferentes regiones del mundo y para diferentes biomas (Baret & Guyot, 1991; Gamon et al. 1995; Asner, 1998; Running et al. 2001; Di Bella et al. 2004). Si bien la relación IVN-IAF satura a altos niveles de área foliar (Sellers et al. 1994), la diferencia estructural entre los pastizales naturales y las formaciones arbóreas es tan grande que esta saturación no alcanza a enmascarar los patrones regionales detectados.

Los cultivos anuales, si bien no presentan diferencias estructurales tan grandes como las que hay entre bosque y pastizal, suelen tener mayor IAF que los pastizales (por lo menos en parte del año), lo que explicaría el aumento del IVN-I cuando aumenta el área sembrada. La única excepción a este patrón se observó en la unidad geomorfológica Colinas y Lomas del Este, donde el IVN-I estuvo negativamente correlacionado con el porcentaje de cultivos de verano. Esto puede deberse a que el período de preparación del cultivo y el período post cosecha (con poca o nula área foliar) disminuyen notoriamente el IVN dando como resultado valores de IVN-I menores a los de la cobertura vegetal típica de esa región, a pesar de los altos valores de IAF propios de los cultivos de verano. Uno de los principales cultivos de verano de esa región del país es el arroz. Los predios destinados al cultivo de arroz, además de su laboreo, están inundados durante gran parte del desarrollo del cultivo, la señal espectral correspondiente al agua podría bajar notablemente los valores de IVN.

La relación positiva entre productividad primaria y precipitación está ampliamente documentada, tanto con estimadores de la PPNA como el IVN-I (Paruelo et al. 2001b; Jobbágy et al. 2002; Bradford et al. 2006), como con mediciones de la PPNA con cosecha de biomasa a campo (Sala et al. 1988; Epstein et al. 1997a; Jobbágy

et al. 2000). El hecho de que la PMA actuara como control solamente en dos unidades geomorfológicas seguramente responda, como se discute mas arriba, a la escasa amplitud del rango de precipitación en Uruguay; este hecho se acentúa al analizar los datos por unidad geomorfológica donde el rango de la PMA es en promedio unos 250 mm.

Los patrones espaciales del rango relativo del IVN (IVN-RREL) estuvieron controlados principalmente por la presencia de cultivos (de invierno y verano), la presencia de formaciones arbóreas y en algunos casos por las variables climáticas (Tabla 3.3; Apéndice, parte 2). En términos generales la presencia de cultivos de verano aumentó la variación intraanual del IVN, excepto para la unidad geomorfológica “Región Centro-Sur (Cristalino)”. Los cultivos de invierno en general disminuyeron el rango relativo en aquellas unidades geomorfológicas en que explicaron parte de la varianza de este atributo, la excepción fue en la unidad geomorfológica Cuenca Sedimentaria del Sur Oeste. La presencia de relaciones de signo contrario entre IVN-RREL y los diferentes cultivos no tiene, en primera instancia, una explicación clara. Se esperaría una relación positiva entre la presencia de cualquier tipo de cultivo anual y el IVN-RREL debido a los altos valores de IVN durante el período de máximo crecimiento del cultivo y los bajos valores de IVN de la siembra y la cosecha, tal como lo detectaron Guerschman et al. (2003) en pastizales de la región pampeana. Una explicación parcial para este problema puede darse por los diferentes momentos del mes del máximo del IVN en las diferentes unidades geomorfológicas. Por ejemplo, la unidad geomorfológica Región Centro-Sur (Cristalino) posee valores de IVN máximos en primavera, por lo que, un aumento del porcentaje de cultivos de verano en esas unidades censales aumentaría los valores de IVN en verano reduciendo los valores de rango relativo, ya sea por el aumento de los valores mínimos de IVN o por el aumento de la integral anual (recuérdese que IVN-RREL se calcula como la diferencia entre máximo y mínimo dividida por IVN-I). De la misma manera, pero en el sentido contrario, podrían explicarse las correlaciones negativas entre el IVN-RREL y el porcentaje de cultivos de invierno en las unidades geomorfológicas Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria del Noroeste y Planicies y Lomas del Este, todas unidades con valores máximos de IVN en verano-otoño (Figuras 2.1.C y 3.5). Si bien los cultivos de invierno son prácticamente inexistentes en estas unidades geomorfológicas, la presencia de algún cultivo aislado podría explicar estos patrones. La única unidad geomorfológica donde el %CINV e IVN-RREL estuvieron positivamente correlacionados fue en la Cuenca

Sedimentaria del Suroeste donde las fechas de valores máximos del IVN coinciden con la fecha de máxima intercepción de radiación de los cultivos de invierno (primavera). El manejo que se realice de los cultivos puede proveer explicaciones adicionales. El valor mínimo en condiciones agrícolas dependerá del control de malezas que se realice. En la medida en que los lotes agrícolas permanezcan con malezas el mínimo no descenderá respecto de lo observado en la vegetación natural. Un uso del suelo no considerado en este trabajo son las praderas artificiales permanentes. Este tipo de cultivos son bastante comunes en la Región Centro-Sur y en la Cuenca Sedimentara del Sur-Oeste. En general suelen usarse para reducir la crisis de forraje invernal por lo que podría esperarse un comportamiento similar al detectado en los cultivos de invierno aunque menos estacional (menor IVN-RREL)

La disminución de la variación intra-anual del IVN con el aumento del porcentaje de bosques (naturales o artificiales) se relaciona con la fenología de las especies dominantes. Este tipo de formaciones vegetales poseen una intercepción de radiación alta durante todo el año, si lo comparamos con otro tipo de formaciones vegetales. Las especies implantadas en Uruguay son fundamentalmente de los géneros *Eucaliptus* y *Pinus*, ambos perennifolios (74 y el 24,3% de la producción forestal del país respectivamente; MGAP, DIEA, 2003). En cuanto a los bosques nativos, o están compuestos por mezclas de especies de árboles perennifolios y caducifolios (Del Puerto, 1993), o presentan alternancia en el momento de pérdida de sus hojas (González, 2003), dando como resultado que la mayoría de las formaciones boscosas nativas de Uruguay tengan hojas durante todo el año. Estos valores elevados del índice de área foliar durante todo el año disminuyen la diferencia entre los valores máximos y mínimos de IVN disminuyendo en consecuencia los valores de rango relativo del IVN.

La relación entre IVN-RREL y las variables climáticas fue baja. TMA estuvo positivamente correlacionada con IVN-RREL sólo en la unidad geomorfológica Cuesta Basáltica y la PMA aumentó el rango relativo del IVN solamente en las unidades Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera y Colinas y Lomas del Este. No existe una explicación clara para estas variables; en el caso del Basalto, caracterizado por una alta proporción de suelos superficiales con escasa capacidad de almacenamiento de agua (Altamirano et al. 1976), las unidades censales con mayor TMA podrían tener un aumento de la evapotranspiración y la evaporación del agua en el suelo haciendo a la vegetación mas dependiente de los pulsos de agua ocasionales, y por tanto, más variable en el tiempo. El aumento de IVN-RREL con la PMA ocurre en las dos unidades

geomorfológicas con los relieves más acentuados del país (Panario, 1987). En estas unidades censales la disponibilidad de agua por escurrimiento (como flujo subsuperficial) podría aumentar los valores máximos de IVN, aumentando entonces el rango relativo. Relaciones positivas entre IVN-RREL y la PMA fueron encontradas por otros autores en la región (Paruelo et al. 2001b; Guerschman et al. 2003) pero analizando extensiones territoriales mucho más amplias. En ninguno de estos casos los autores profundizan sobre las posibles causas de esta relación.

La relación entre el mes de máximo valor de IVN (IVN-MDM) y las variables analizadas no presentó un patrón constante y la varianza explicada fue, en promedio, menor a la de los otros atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (Tabla 3.3; Apéndice, parte 2). El uso del suelo tuvo una asociación importante con el momento de máxima intercepción de radiación, fundamentalmente a través de la presencia de cultivos. El porcentaje de cultivos de invierno estuvo negativamente correlacionado IVN-MDM en tres unidades geomorfológicas (Región Centro-Sur y las Cuencas Sedimentarias del Oeste y el Suroeste), probablemente debido a que el momento de mayor IAF de este tipo de cultivos (Octubre-Noviembre) desplazó la moda del mes del máximo hacia el inicio de la estación de crecimiento. El patrón opuesto ocurrió en la unidad Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin, con el %CVER llevando más adelante a IVN-MDM en la estación de crecimiento. Resultados similares se observaron en otras regiones originalmente cubiertas por pastizales, y en el presente dedicadas a la agricultura, como los pastizales pampeanos (Guerschman et al. 2003) o las praderas centrales de Estados Unidos (Paruelo et al. 2001a; Bradford et al. 2006, Guerschman et al. 2005). En la unidad geomorfológica Región Centro-Sur (Cristalino), el %CVER y el IVN-MDM estuvieron negativamente correlacionados, presentando una respuesta contraria a la esperada y a la encontrada en otros trabajos.

En cuanto a las variables climáticas, la TMA se asoció significativamente al mes del máximo del IVN en dos unidades geomorfológicas con patrones opuestos, la correlación fue negativa en la Región Centro-Sur y positiva en la Cuesta Basáltica. Relaciones negativas entre TMA e IVN-MDM fueron encontradas por Jobbágy et al. (2002) en estepas patagónicas y por Bradford et al. (2006) en las praderas centrales de Estados Unidos. La explicación de estos autores para esta relación es que las temperaturas más calidas favorecerían un inicio más temprano de la estación de crecimiento y disminuirían la disponibilidad de agua en los meses de verano (induciendo senescencia por estrés hídrico). La Región Centro-Sur posee máximos de

IVN primaverales (figuras 2.1 y 3.5) (posiblemente debido a una dominancia de especies C₃) donde altas temperatura facilitarían un inicio temprano de la estación de crecimiento, respaldando la hipótesis de Jobbágy et al. (2002). Por otro lado, en la Cuesta Basáltica los máximos de IVN son estivo-otoñales, con dominancia de especies C₄ (Lezama et al. 2006) que podrían no verse afectadas por las altas temperaturas y permitir que IVN-MDM ocurra más tarde en la estación de crecimiento. Los resultados encontrados por Epstein et al. (1997a) en las praderas centrales de Estados Unidos respaldan esta hipótesis. Estos autores encontraron relaciones negativas entre la TMA y la productividad de especies C₃ y relaciones positivas entre la TMA y la productividad de especies C₄.

La PMA estuvo positivamente correlacionada con IVN-MDM siempre que ingresó a los modelos (unidades geomorfológicas Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera, Colinas y Lomadas del Este y Cuenca Sedimentaria del Noroeste), siendo en todos los casos la única variable que explicó parcialmente la variación en este atributo. Estos resultados apoyan la hipótesis de Jobbágy et al. (2002), de que un aumento de la PMA lleva la fecha del máximo valor de IVN más adelante en la estación de crecimiento y puede explicarse porque la vegetación de las unidades censales con más agua disponible aprovecharía mejor la mayor cantidad de radiación incidente en los meses de verano (sin verse afectada por estrés hídrico).

Los modelos utilizados en este trabajo para explicar la relación entre los atributos derivados del IVN y las variables ambientales y de uso del suelo presentan algunas limitaciones que podrían ser evitadas con otros métodos de análisis. La presencia de variables nominales (geomorfología) en el conjunto de datos impidió el análisis de la información mediante modelos de regresión múltiple convencionales a nivel de todo el país. Este hecho implicó utilizar extensiones de los modelos de regresión típicos como los modelos lineales generales (MLG) y dividir los datos por unidad geomorfológica para evaluar la importancia relativa de las diferentes variables consideradas. Una alternativa sería generar modelos a partir de redes neuronales artificiales (RNA). Las RNA no asumen una determinada distribución de los datos, ni de la estructura del error; además suelen comportarse mejor que los métodos estadísticos clásicos ante la presencia de relaciones no lineales en los datos (Hornik et al. 1989; Chen et al. 1990; Lek et al. 1996). En la última década, la utilidad de las RNA para resolver problemas complejos en ecología, ha sido demostrada tanto para ambientes terrestres (Por ej: Paruelo & Tomasel, 1997; Özesmi & Özesmi, 1999; Spitz

& Lek, 1999) como acuáticos (Por ej: Lek et al. 1996; Chen & Ware, 1999; Scardi, 2001). La mayoría de estos trabajos encontraron mejor desempeño en los modelos generados mediante RNA que en los modelos lineales. Evaluar de qué manera se comportan las RNA con los datos utilizados en este trabajo podría mejorar nuestro conocimiento sobre la relación entre la dinámica de la intercepción de radiación y las variables ambientales y de uso del suelo. Además, permitiría manejar mediante una única herramienta de análisis los datos a nivel de todo el país, extrayendo patrones generales para todo el territorio.

3.5 Bibliografía

- Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echeverría, A.; Panario, D; & Puentes, R. 1976. *Clasificación de Suelos*. Dirección de Suelos y Fertilizantes. Ministerio de Agricultura y Pesca. Tomo I. Montevideo.
- Asner, G.P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* 64: 234–53.
- Baret, F. & Guyot, G. 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environment* 35:161–73.
- Bradford, J.B.; Lauenroth, W.K.; Burke, I.C. & Paruelo, J.M. 2006. The Influence of Climate, Soils, Weather, and Land Use on Primary Production and Biomass Seasonality in the US Great Plains. *Ecosystems* 9: 934–950.
- Burke, I.C.; Lauenroth, W.K. & Wessman; C.A. 1998. Progress in understanding biogeochemical cycles at regional to global scales. Pages 165–194 in P. Groffman and M. Pace, editors. *Successes, limitations, and frontiers in ecosystem science*. Springer Verlag, New York, New York, USA.
- Chen, S.; Billings, S.A. & Grant, P.M. 1990. Non-linear system identification using neural networks. *International Journal of Control* 51: 1191-1214.
- Chen, D.G. & Ware, D.M. 1999. A neural network model for forecasting fish stock recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:2385-2396.
- Del Puerto, O. 1993. *Vegetación del Uruguay*. Facultad de Agronomía, Universidad de la República.

- Di Bella, C.M.; Paruelo, J.M.; Becerra, J.E.; Bacour, C. & Baret, F. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing* 25: 5415-5427.
- Epstein, H.E.; Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. 1997b. Effects of temperature and soil texture in ANPP in the U.S. Great Plains. *Ecology* 78: 2628-2631
- Epstein, H.E.; Lauenroth, W.K.; Burke, I.C. & Coffin, D.P. 1996. Ecological responses of dominant grasses along two climatic gradients in the Great Plains of the U.S. *Journal of Vegetation Science* 7: 777-788.
- Epstein, H.E.; Lauenroth, W.K.; Burke, I.C. & Coffin, D.P. 1997a. Productivity patterns of C3 and C4 functional Types in the US Great Plains. *Ecology* 78: 722-731.
- FAO. 1985. Datos Agroclimáticos para America Latina y el Caribe. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Gamon, J.A.; Field, C.B.; Goulden M.L.; Griffin KL, Hartley AE, Joel G, Penuelas J & Valentini, R. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecol Appl* 5:28–41.
- Gonzáles, S. 2003. Ritmos de follaje y floración en algunas plantas leñosas nativas. *Agrociencia* 7: 27-38.
- Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. 2005. Agricultural impacts on ecosystem functioning in temperate areas of North and South America. *Global and Planetary Change* 47: 170-180.
- Guerschman, J.P.; Paruelo, J.M. & Burke, I.C. 2003. Land use impacts on the normalized difference vegetation index in temperate Argentina. *Ecological Applications* 13:616–28.
- Hornik, K.; Stinchcombe, M. & White, H. 1989. Multilayer feedforward networks are universal approximators. *Neural Networks* 2: 359-366.
- Jobbágy, E.G. & Sala, O.E. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications* 10: 541-549
- Jobbágy, E.G.; Sala, O.E & Paruelo, J.M. 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83:307–319.
- Kleinbaum, D. & Kupper, L.L. 1978. Applied regression analysis and other multivariate methods. Duxbury, North Scituate, Massachusetts, USA.

- Lauenroth, W.K. 1979. Grassland primary production: North American grasslands in perspective. Pages 3-24 in N. R. French, editor. Perspectives in grassland ecology. Ecological studies, Volume 32. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Lauenroth, W.K.; Burke, I.C. & Gutmann, M.P. 1999. The structure and function of ecosystems in the central North American grassland region. *Great Plains Research* 9:223–59.
- Le Houérou, H.N. 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments* 7:2 13-247.
- Lek, S.; Delacoste, M.; Baran, P.; Dimopoulos, I.; Lauga, J. & Aulagnier, S. 1996. Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology. *Ecological Modelling* 90: 39-52.
- Lezama, F.; Altesor, A.; León R.J. & Paruelo, J.M. 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecologia Austral* 16: 167-182.
- Lieth, H. 1975. Modeling the primary productivity of the world. Pages 237-264 in H. Lieth and R. H. Whittaker, editors. Primary productivity of the biosphere. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Estadísticas Agropecuarias (MGAP, DIEA). 2000. Censo General Agropecuario. Disponible en Internet: www.mgap.gub.uy.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Estadísticas Agropecuarias (MGAP-DIEA) 2003. La actividad forestal a través del censo agropecuario.
- 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.
- Mc Naughton, S.J.; Sala, O.E. & Oesterheld, M. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. Pages 548–567 in P. Goldblatt, editor. Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystem: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics* 4:25–51.
- Odum, E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA.

- Özesmi, S.L., & Özesmi, U. 1999. An artificial neural network approach to spatial habitat modelling with interspecific interaction. *Ecological Modelling* 116: 15–31.
- Panario, D. 1987. Geomorfología del Uruguay. Publicación de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Paruelo, J.M.; Burke, I.C. & Lauenroth, W.K. 2001a. Land-use impact on ecosystem functioning in eastern Colorado, USA. *Global change biology* 7:631–39.
- Paruelo, J.M.; Jobbajy, E.G. & Sala, O.E. 2001b. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems* 4: 683-698.
- 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. & Tomasel, F. 1997. Prediction of functional characteristics of ecosystems: a comparison of artificial neural networks and regression models. *Ecological Modelling* 98: 173-186.
- Rosenzweig, M.L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* 102:67–74.
- Running, S.W.; Thorton, P.E.; Nemani, R.R. & Glassy, JM. 2001. Global terrestrial gross and net primary productivity from the earth observing system. In: Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, Howarth RW, Eds. *Methods in ecosystem science*. Berlin Heidelberg New York: Springer.
- Rutherford, M.C. 1980. Annual plant production-precipitation relations in arid and semiarid regions. *South African Journal of Science* 76:53-56.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystem: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics* 4:25–51.
- Sala, O.E., Parton, W.J., Joyce, L.A. & Lauenroth, W.K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-5.
- Scardi, M., 2001. Advances in neural network modeling of phytoplankton primary production. *Ecological Modelling* 146: 33-46.
- Sellers, P.J.; Tucker, C.J.; Collatz, G.J.; Los, S.O.; Justice, C.O.; Dazlich, D.A. & Randall, D.A. 1994. A global 1° by 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* 15:3519–45.

- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. In: Coupland R.T. (ed.), *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, pp. 367–407.
- Spitz, F. & Lek, S. 1999. Environmental impact prediction using neural network modeling. An example in wildlife damage. *Journal of Applied Ecology* 36: 317-326.
- StatSoft, Inc. 2006. *Electronic Statistics Textbook*. Tulsa, OK.
- Verburg, P.H. & Chen, Y.Q. 2000. Multiscale characterization of land-use in China. *Ecosystems* 3: 369–385.
- Veron, S.R.; Paruelo, J.M.; Sala, O.B. & Lauenroth, W.K. 2002. Environmental control of primary production in agricultural systems of the Argentine Pampas. *Ecosystems* 5:625–35.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75: 1861-1876.
- Walter, H. 1939. Grassland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrb Wiss Bot* 87: 750–860.

Capítulo 4. Resultados principales, discusión general y perspectivas.

En esta tesis se presenta la primera caracterización de los ecosistemas del Uruguay que abarca todo el territorio, mediante un protocolo de observación documentado y uniforme. El trabajo se centró en el análisis del funcionamiento ecosistémico, particularmente en la dinámica de la intercepción de radiación fotosintéticamente activa, principal componente de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA). La caracterización de la heterogeneidad se basó en la definición de Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFE) a partir de información espectral provista por sensores a bordo de satélites. Los resultados tienen tanto implicancia teórica a nivel de ciencia básica, como importancia aplicada en sectores claves del desarrollo de este país. A nivel básico, aporta elementos a la discusión de la importancia relativa de los diferentes controles ambientales sobre la intercepción de radiación y la productividad primaria. Desde una perspectiva de ciencia aplicada, sus resultados sientan las bases para el análisis rápido y espacialmente explícito de la dinámica de la productividad primaria en Uruguay, un aspecto clave en un país donde gran parte de la economía pasa por el sector agropecuario. Por otro lado las técnicas aquí descritas permiten monitorear el estado de la vegetación rápidamente, con un protocolo detallado y repetible, a intervalos regulares de tiempo. De esta manera se pueden evaluar tanto diferentes prácticas de uso de la tierra, como detectar potenciales problemas en zonas productivas o en áreas protegidas.

Los Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFE) definidos en este trabajo difirieron significativamente entre sí y deben entenderse como unidades con funcionamiento similar. Estas unidades no tienen necesariamente un correlato estructural (por ejemplo, tipo de vegetación). Si bien existe una importante correlación entre estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Paruelo et al. 2004a), esta no es total. Un mismo tipo funcional corresponde a más de un tipo de vegetación y probablemente píxeles que abarcan una gran proporción de cobertura arbórea sean clasificados de la misma manera que pastizales altamente productivos o ciclos de doble cultivo (invierno-verano) en la misma estación de crecimiento. Sin embargo en términos de intercambio de materia y energía con la atmósfera tienen una alta similitud.

Una ventaja de la definición de TFE es su vínculo directo con procesos ecosistémicos claves como la productividad primaria. Por otra parte, al no requerir de calibraciones a campo, las estimaciones pueden generarse rápidamente y con alta frecuencia. La cantidad de años de datos recogidos por los satélites de la serie NOAA (a partir de 1980) y su cobertura global ha permitido monitorear las tendencias temporales

de las ganancias de carbono. Por ejemplo, en las dos últimas décadas se han detectado aumentos globales en la interceptación de radiación en Sudamérica (Paruelo et al. 2004b) y Norteamérica (Hicke et al. 2002), aunque las ganancias netas de carbono dependen del bioma considerado. En el capítulo dos de esta tesis se trabajó con el comportamiento promedio en 20 años de datos de la serie temporal de IVN (1981-2000). Una continuación interesante a este trabajo sería explorar cuáles fueron las tendencias temporales en Uruguay de los atributos derivados del IVN, analizando los posibles condicionantes de esas tendencias.

Aproximaciones similares a las realizadas en esta tesis han sido utilizadas recientemente para analizar el funcionamiento ecosistémico en áreas protegidas. La caracterización de este funcionamiento permite generar situaciones de referencia con las cuales comparar los efectos del cambio en el uso del suelo sobre los ecosistemas (Garbulsky & Paruelo, 2004; Paruelo et al. 2005). En nuestro país hemos usado este tipo de metodologías para evaluar la representatividad funcional de las áreas propuestas por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) en el espacio del funcionamiento ecosistémico (Paruelo et al. 2007). En dicho trabajo comparamos el funcionamiento ecosistémico de las áreas protegidas con la vegetación de pastizal, el tipo de cobertura dominante en Uruguay, utilizando imágenes de IVN del sensor MODIS. La relativa rapidez con la que se puede lograr la descripción del funcionamiento y la disponibilidad de datos continuos hacen a este tipo de técnicas ideales para el monitoreo continuo y con un mismo protocolo de todas las unidades que conforman la red de áreas protegidas.

Los resultados del capítulo 3 confirmaron la hipótesis planteada, identificando a las características del sustrato, representadas aquí por la geomorfología, como la variable que explica la mayor parte de la varianza espacial de los atributos derivados del IVN. Al igual que en otras regiones del planeta (Paruelo et al. 2001a, 2001b; Guerschman et al. 2003; Williams et al. 2004; Guerschman et al. 2005; Alcaraz et al. 2006), el uso del suelo también fue un control importante de las ganancias de carbono de los ecosistemas. El conocimiento de los controles ambientales y antrópicos de la interceptación de radiación y la productividad es de especial importancia para calibrar modelos globales y regionales de circulación de carbono. McGuire et al. (2001) plantean la necesidad de no simplificar el tratamiento del uso del suelo en estos modelos. Los resultados de esta tesis aportan evidencias para mejorar el conocimiento sobre el impacto del cambio en el uso del suelo sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

La descripción de las relaciones entre el funcionamiento de la vegetación y las variables ambientales y de uso del suelo tiene en este trabajo una limitante asociada a la resolución de la información espacial de los datos de IVN y a la de la base de datos utilizada. Seguramente mejorar la resolución espacial de las bases de datos permitiría explicar algunas de las situaciones planteadas o desenmascarar posibles artefactos estadísticos o metodológicos en estos resultados. Las posibles mejoras abarcan todas las variables consideradas. El nuevo sensor MODIS a bordo de los satélites TERRA y AQUA genera imágenes de la superficie terrestre con frecuencia similar a los satélites de la serie NOAA pero posee una resolución espacial muy superior (250 x 250m) y mejor performance radiométrica (Huete et al. 2002; Fensholt, 2004). El uso de datos de IVN generados a partir de MODIS permitiría una descripción funcional mucho más fina de la vegetación de nuestro país al no integrar la información (de áreas potencialmente muy diferentes) en porciones del territorio de 8 x 8 km. Por ejemplo, las imágenes del sensor MODIS han sido utilizadas con éxito para describir la dinámica de la PPNA en comunidades de pastizal de la región basáltica (Baeza et al. enviado). Otra posibilidad de mejora resultaría de considerar la distribución estacional de las variables climáticas y no solamente los promedios anuales. Probablemente, en zonas de suelos superficiales, la precipitación caída en verano explicaría mejor la dinámica de la intercepción de radiación que la PMA. Utilizar variables cuantitativas de las características del suelo (profundidad; porcentaje de arena, limo y arcilla; contenido de materia orgánica) en vez de zonas mas o menos homogéneas definidas en base a la geomorfología, podría brindar mayor información de los potenciales controles edáficos sobre la PPNA. Este tipo de información existe para Uruguay bajo la forma de la Carta de reconocimientos de Suelos del Uruguay (Altamirano et al. 1976) y la cartografía de Índices de Productividad y Grupos de Suelo CONEAT (MGAP, DGRNR, CONEAT, 1996) pero hasta el momento el contenido digital de estas cartas no es de uso público. Finalmente no existen mapas de cobertura / uso del suelo espacialmente explícitos para nuestro país. Los mapas existentes son de carácter muy general, son parciales, o no tienen un protocolo metodológico documentado. A pesar de estas limitaciones los análisis realizados ponen de relieve una serie de patrones que permite establecer hipótesis cuantitativas acerca de los controles ambientales y de uso del suelo sobre el funcionamiento ecosistémico en el Uruguay.

Es importante destacar que los atributos del IVN utilizados en esta tesis son estimadores de la PPNA y su estacionalidad. Dichos atributos suelen estar estrechamente relacionados con la PPNA fundamentalmente a escala temporal anual y a escalas espaciales regionales a globales (Tucker et al. 1985; Box et al. 1989; Prince, 1991; Paruelo et al. 1997). Sin embargo una estimación mas precisa de la PPNA mediante índices espectrales, requiere la calibración de modelos que relacionen las propiedades ópticas de las cubiertas vegetales con la productividad real observada a campo. Esto es especialmente importante cuando intentamos captar los cambios estacionales en la productividad. (Gower et al. 1999; Nouvellon et al. 2000; Piñeiro et al. 2006). La mejora en las estimaciones pasa por una adecuada estimación de la eficiencia de conversión de energía en biomasa (ϵ). Modelos que incluyen un ϵ variable en función de la temperatura y la precipitación fueron calibrados con éxito para pastizales de la región por Piñeiro et al. (2006). Recientemente hemos aplicado estos modelos para calcular la PPNA de diferentes comunidades de pastizal en el Basalto Superficial, a partir de imágenes de IVN de la serie MODIS/TERRA, obteniendo valores similares a los obtenidos con cortes de biomasa (Baeza et al, enviado). El aumento en la resolución espacial proporcionado por las imágenes MODIS permite, además de analizar el funcionamiento ecosistémico a escala regional con mayor detalle, estimar la interceptación de radiación y la PPNA a nivel de potreros o establecimientos agropecuarios. La PPNA es el principal determinante de la carga de ganado en sistemas de ganadería extensiva (Oesterheld et al. 1998). Disponer de información de PPNA con alta resolución temporal es un insumo importantísimo para generar presupuestos forrajeros y evaluar la eficiencia de diferentes prácticas de manejo (Grigera et al. 2007). Entre las líneas de investigación a futuro sería importante continuar con una caracterización estructural y funcional de las diferentes unidades de pastizal que componen el campo natural uruguayo, la principal cobertura del suelo en nuestro país.

4.1 Bibliografía.

- Alcaraz, D.; Paruelo, J. & Cabello, J. 2006. Identification of current ecosystems and functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography* 15:200-212.

- Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echeverría, A.; Panario, D. & Puentes, R. 1976. *Clasificación de Suelos*. Dirección de Suelos y Fertilizantes. Ministerio de Agricultura y Pesca. Tomo I. Montevideo.
- Baeza, S.; Lezama, F.; Piñeiro, G.; Altesor, A. & Paruelo, J.M. Spatial and Functional Heterogeneity of Uruguayan Grasslands. Enviado, *Journal of Applied Vegetation Science*.
- Box, E.O.; Holbes, B.N. & Kalb, V. 1989. Accuracy of the AVHRR Vegetation Index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂ flux. *Vegetatio* 80:71-89.
- Fensholt, R. 2004. Earth observation of vegetation status in the Sahelian and Sudanian West Africa: comparison of Terra MODIS and NOAA AVHRR satellite data. *International Journal of Remote Sensing* 25:1641–59.
- Garbulsky, M.G. & Paruelo, J.M. 2004. Remote sensing of protected areas. An approach to derive baseline vegetation functioning. *Journal of Vegetation Science* 15: 711-720.
- Gower, S.T.; Kucharik, C.J. & Norman, J.M. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment* 70: 29–51.
- Grigera, G.; Oesterheld, M. & Pacín, F. 2007. Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems* 94: 637-648.
- Guerschman J.P. & Paruelo J.M. 2005. Agricultural impacts on ecosystem functioning in temperate areas of North and South America. *Global and Planetary Change* 47: 170-180
- Guerschman J.P.; Paruelo J.M. & Burke I.C. 2003. Land use impacts on the normalized difference vegetation index in temperate Argentina. *Ecological Applications* 13:616–28.
- Hicke, J.A.; Asner, G.P.; Randerson, J.T.; Tucker, C.; Los, S.; Birdsey, R.; Jenkins, J.C. & Field, C. 2002. Trends in North American net primary productivity derived from satellite observations, 1982-1998. *Global Biogeochemical Cycles* 16: 1-16.
- Huete, A.; Didan, K.; Miura, T.; Rodriguez, E.P.; Gao, X. & Ferreira, L.G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 83: 195-213
- McGuire, A.D.; Sitch, J.S.S ; Clein, R.; Dargaville, G.; Esser, J.; Foley, M.; Heimann, F.; Joos, J.; Kaplan, D.W.; Kicklighter, R.A.; Meier, J.M.; Melillo, B.M.; Prentice,

- I.C.; Ramankutty, N.; Reichenau, T.; Schloss, A.; Tian, H.; Williams, L.J. & Wittenberg, U. 2001. Carbon balance of the terrestrial biosphere in the twentieth century: analyses of CO₂, climate and land-use effects with four process-based ecosystem models. *Global Biogeochemical Cycles* 15:183-206.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección General de Recursos Naturales Renovables, Comisión Nacional de Estudio Agroeconómico de la Tierra (MGAP, DGRNR, CONEAT) 1996. Índices de Productividad, Grupos CONEAT. Montevideo, Uruguay.
 - Nouvellon, Y; Lo Seen, D.; 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.
 - Oesterheld, M.; DiBella, C.M. & Kerdules, H. 1998. Relation between NOAA AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications* 8: 207-212.
 - Paruelo, J.; Altesor, A.; Arocena, D.; Vasallo, M.; Baldi, G. & Baeza, S. 2007. Funcionamiento ecosistémico en áreas protegidas. En: IV Congreso Nacional de Áreas Protegidas, Trinidad, Uruguay.
 - Paruelo, J.M.; Burke I.C. & Lauenroth W.K. 2001a. Land-use impact on ecosystem functioning in eastern Colorado, USA. *Global change biology* 7:631–39.
 - Paruelo, J.M.; Epstein, H.E.; Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grasslands region of the U.S. *Ecology*, 78: 953-958.
 - Paruelo, J.M.; Garbulsky, M.F; Guerschman, J.P. & Jobbágy, E.G. 2004b. Two decades of NDVI changes in South America: identifying the imprint of global changes. *International Journal of Remote Sensing* 25:2793-2806.
 - Paruelo, J.M.; Golluscio, R.A.; Guerschman, J.P.; Cesa, A.; Jouve, V.V., & Garbulsky, M.F. 2004a. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography* 13: 385–395.
 - Paruelo, J.M.; Jobbajy, E.G. & Sala, O.E. 2001b. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems*, 4: 683-698.
 - Paruelo, J.M.; Piñeiro, G.; Oyonarte, C.; Alcaráz, D.; Cabello, J. & Escribano, P. 2005. Temporal and spatial patterns of ecosystem functioning in protected arid areas in southeastern Spain. *Applied Vegetation Science* 8: 83-102.

- 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.
- 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.
- Tucker, C.J.; Towshend, J.R. & Goff, T.E. (1985). African land-cover classification using satellite data. *Science*, 227: 369-375.
- Williams, J.W.; Seabloom, E.W.; Slayback, D.A.; Stoms, D.M. & Viers, J.H. 2005. Anthropogenic impacts upon plant species richness and net primary productivity in California. *Ecology Letters* 8: 127–137.

APÉNDICE

1) Modelos lineales generales a nivel de todo el país

Tabla 1: Modelos lineales generales entre los atributos derivados del IVN (variables independientes) y las variables ambientales y de uso del suelo (variables dependientes). A) Integral anual del IVN (IVN-I); B) Rango relativo del IVN (IVN-RREL); C) Mes del máximo IVN (IVN-MDM). Se muestran las pruebas F entre la suma de cuadrados (SS) del modelo completo versus la suma de cuadrados residual y los parámetros estimados. r múltiple: coeficiente de correlación múltiple; r² múltiple: coeficiente de determinación múltiple; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; p: probabilidad de F ($n=501$); t: valor del estadístico t de Student, p: probabilidad de $t > |t|$; Beta: coeficiente estandarizado del modelo. PMA: precipitación media anual; TMA: temperatura media anual; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %BART: porcentaje de bosque artificial; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; Geoforma: unidad geomorfológica. Nivel hace referencia a las diferentes unidades geomorfológicas. Sed_O: Cuenca sedimentaria del litoral Oeste; Basalto: Cuesta Basáltica; Planicie: Sistema de planicies y fosa de la Laguna Merin; Sed_NE: Cuenca Sedimentaria del Noreste; Sierras: Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera; Colinas: Colinas y lomadas del Este; Sed_SO: Cuenca sedimentaria del Sur-Oeste; Cristalino: Región Centro-Sur. Las variables en gris claro no realizaron aportes significativos al modelo.

A) IVN-I

Prueba SS modelo completo vs. SS residual.				
r múltiple	r ² múltiple	F	P	
0,717	0,514	36,79	0,000	
Parámetros estimados.				
Variable	Nivel	t	P	Beta
Intercepto		58,576	0,000	
PMA		4,586	0,000	0,224
TMA		-0,856	0,392	-0,058
%BNAT		7,684	0,000	0,271
%BART		6,121	0,000	0,211
%CVER		-0,448	0,655	-0,020
%CINV		4,758	0,000	0,260
Geoforma	Sed_O	-3,162	0,002	-0,150
Geoforma	Basalto	-6,724	0,000	-0,324
Geoforma	Planicie	0,419	0,676	0,017
Geoforma	Sed_NE	5,741	0,000	0,206
Geoforma	Sierras	5,523	0,000	0,216
Geoforma	Colinas	3,473	0,001	0,122
Geoforma	Sed_SO	-2,892	0,004	-0,119
Geoforma	Cristalino	-4,176	0,000	-0,162

B) IVN- RREL

Prueba SS modelo completo vs. SS residual.				
r múltiple	r ² múltiple	F	p	
0,619	0,383	21,57	0,000	
Parámetros estimados.				
Variable	Nivel	T	p	Beta
Intercepto		-1,627	0,104	
PMA		-1,958	0,051	-0,108
TMA		8,040	0,000	0,610
%BNAT		-6,162	0,000	-0,245
%BART		-2,787	0,006	-0,108
%CVER		4,672	0,000	0,234
%CINV		-0,688	0,492	-0,042
Geoforma	Sed_O	-1,382	0,168	-0,087
Geoforma	Basalto	2,964	0,003	0,139
Geoforma	Planicie	-0,247	0,805	-0,021
Geoforma	Sed_NE	0,133	0,894	0,007
Geoforma	Sierras	-2,837	0,005	-0,178
Geoforma	Colinas	2,592	0,010	0,130
Geoforma	Sed_SO	-2,556	0,011	-0,144
Geoforma	Cristalino	3,832	0,000	0,206

C) IVN-MDM

Prueba SS modelo completo vs. SS residual.				
r múltiple	r² múltiple	F	p	
0,696	0,485	32,68	0,000	
Parámetros estimados.				
Variable	Nivel	t	p	Beta
Intercepto		-6,804	0,000	
PMA		0,416	0,677	0,021
TMA		7,764	0,000	0,538
%BNAT		-0,252	0,801	-0,009
%BART		2,344	0,019	0,083
%CVER		-0,134	0,893	-0,006
%CINV		-5,206	0,000	-0,293
Geoforma	Sed_O	-1,009	0,314	-0,049
Geoforma	Basalto	0,781	0,435	0,039
Geoforma	Planicie	4,000	0,000	0,163
Geoforma	Sed_NE	-0,035	0,972	-0,001
Geoforma	Sierras	-0,533	0,594	-0,021
Geoforma	Colinas	-0,795	0,427	-0,029
Geoforma	Sed_SO	-1,328	0,185	-0,056
Geoforma	Cristalino	-2,647	0,008	-0,106

2) Regresiones múltiples (“Forward Stepwise”) realizadas para cada unidad geomorfológica

Cuesta Basáltica:

Tres variables explicaron el 56,5% de la variación de la integral anual del IVN (IVN-I) en esta unidad geomorfológica (%BNAT, PMA, %BART). Las tres variables estuvieron positivamente correlacionadas con IVN-I. El %BNAT explicó el 48 % de la varianza, mientras que la PMA y el %BART explicaron respectivamente el 5 y el 3,5 % de la varianza residual (Tabla 2). Si bien dos de las variables ingresadas al modelo (%BNAT y PMA) estuvieron algo correlacionadas ($r = 0,55$), estas son claramente independientes. La presencia o ausencia de monte nativo no responde a la precipitación (en los rangos de Uruguay), su presencia está asociada a las vías de drenaje, el tipo de suelo, etc. (Del Puerto, 1993). El modelo tenía un *outlier* que fue removido. Su remoción no cambió cualitativamente el modelo y la varianza explicada se mantuvo en el mismo rango.

El modelo generado para el rango relativo del IVN (IVN-RREL) incluyó cuatro variables (TMA, %CVER, %CINV, %BNAT) que explicaron el 44,7% de la variación en este atributo. IVN-RRELL estuvo positivamente relacionado con TMA y %CVER e

inversamente relacionado con %CINV y %BNAT. La mayor parte de la variación fue explicada por TMA (25%) y el resto de la varianza fue explicada en porcentajes similares por las demás variables (Tabla 2). Ninguno de los pares de variables independientes ingresadas al modelo presentó una correlación importante ($|r| < 0,50$). Al igual que en el caso anterior se detectó un *outlier* que fue removido con las mismas consecuencias que en el caso del IVN-I.

El mes de máximo IVN (IVN-MDM) estuvo positivamente correlacionado con TMA que explicó el 48,6% de la variación en este atributo. El aumento del %BART disminuyó el mes del máximo en esta unidad geomorfológica y su inclusión al modelo aumentó la varianza explicada un 4% (Tabla 2). No existió correlación entre las variables independientes del modelo y, al igual que con los otros dos atributos, se removió un *outlier* detectado sin consecuencias cualitativas y cuantitativas en el modelo.

Tabla 2: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Cuesta Basáltica”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 82$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %BNAT: porcentaje de bosque natural; PMA: precipitación media anual; %BART: porcentaje de bosque artificial; TMA: temperatura media anual; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno

Var. Dep.	intercepto	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	185,436	0,565	33,36	%BNAT	0,507	0,481	< 0,01
				PMA	0,354	0,049	< 0,01
				%BART	0,202	0,035	< 0,05
IVN-RREL	<i>-0,008</i>	0,447	15,37	TMA	0,444	0,250	< 0,01
				%CVER	0,448	0,063	< 0,01
				%CINV	-0,381	0,079	< 0,01
				%BNAT	-0,256	0,055	< 0,01
IVN-MDM	<i>-28,29</i>	0,525	43,17	TMA	0,610	0,486	< 0,01
				%BART	-0,217	0,039	< 0,05

Nota: Los valores de intercepto en itálica no son significativos.

Cuenca Sedimentaria del Noreste:

El modelo de IVN-I incluyó dos variables que explicaron el 52,3% de su variación. IVN-I aumentó linealmente con la PMA y el %BART. La PMA explicó el 48,9% de la variación mientras que el %BART aumentó 3,4% la varianza explicada. Para IVN-RREL las variables involucradas en el modelo fueron tres (%BNAT, %CINV,

%BART), todas inversamente relacionadas con el rango relativo. El %BNAT explicó el 35,1% de la variación en IVN-RREL mientras que el %CINV y el %BART aumentaron la varianza explicada un 7,8 y un 3,5% respectivamente. En el caso del mes del máximo del IVN, solo la PMA estuvo relacionada significativamente, explicando el 21% de su variación (Tabla 3).

En esta unidad geomorfológica, las variables Temperatura Media Anual (TMA) y Precipitación Media Anual (PMA) estuvieron fuertemente correlacionadas por lo que TMA fue excluida del análisis. En ninguno de los tres modelos generados para esta unidad se detectaron *outliers* de importancia.

Tabla 3: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Cuenca Sedimentaria del Noreste”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 74$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; PMA: precipitación media anual; %BART: porcentaje de bosque artificial; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	188,407	0,523	38,98	PMA	0,613	0,489	< 0,01
				%BART	0,204	0,034	< 0,05
IVN-RREL	0,127	0,468	20,51	%BNAT	-0,605	0,351	< 0,01
				%CINV	-0,320	0,078	< 0,01
				%BART	-0,202	0,039	< 0,05
IVN-MDM	<i>-4,015</i>	0,212	19,38	PMA	0,460	0,212	< 0,01

Nota: Los valores de intercepto en itálica no son significativos.

Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera:

En esta unidad geomorfológica las variables ambientales y de uso del suelo explicaron apenas el 24,3% de la variación en la integral anual del IVN. IVN-I aumento linealmente con el %BNAT y el %CINV, explicando estas variables el 15,3 y el 9% respectivamente. El modelo generado para IVN-RREL incluyó tres variables (PMA, %BNAT, %BART) que explicaron el 55,3% de su varianza. IVN-RREL estuvo positivamente correlacionado con la PMA y negativamente correlacionado con el %BNAT y el %BART; la primera de estas variables explicó el 30,9% de la variación y las otras dos el 19,6 y el 4,8% de la varianza residual, respectivamente. En cuanto al mes del máximo del IVN (IVN-MDM), solo la PMA estuvo positivamente relacionada, explicando solamente el 10,5% de su variación (Tabla 4).

Al igual que en la unidad geomorfológica “Cuenca Sedimentaria del Noreste”, la TMA y la PMA estuvieron altamente correlacionadas por lo que TMA fue excluida del análisis. De la misma manera, tampoco se registraron *outliers* de importancia en ninguno de los tres modelos generados.

Tabla 4: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2_p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 83$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; PMA: precipitación media anual; %BART: porcentaje de bosque artificial.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2_p	p
IVN-I	201,183	0,243	12,83	%BNAT	0,423	0,153	< 0,01
				%CINV	0,301	0,090	< 0,01
IVN-RREL	0,041	0,553	32,54	PMA	0,497	0,309	< 0,01
				%BNAT	-0,451	0,196	< 0,01
				%BART	-0,218	0,048	< 0,01
IVN-MDM	-2,488	0,105	9,463	PMA	0,323	0,105	< 0,01

Nota: Los valores de intercepto en *itálica* no son significativos.

Cuenca Sedimentaria del Oeste:

Dos variables (%BART y %CINV) explicaron el 32% de la variación de IVN-I en esta región geomorfológica. La integral anual del IVN aumentó linealmente con el %BART y el %CINV que explicaron el 13,9 y el 18,1% de la variación de este atributo respectivamente. En el caso de IVN-RREL la única variable involucrada fue el %CVER, que estuvo positivamente correlacionada, explicando el 27,7% de la varianza. Para el mes del máximo del IVN (IVN-MDM), nuevamente una sola variable ingresó al modelo (%CINV), explicando el 22,3%. Conforme aumentó el área cubierta por cultivos de invierno en las unidades censales, el mes del máximo fue menor (estuvo más cerca del inicio de la estación de crecimiento) (Tabla 5).

Las variables independientes que explicaron la variación de IVN-I no presentaron una correlación importante entre ellas. Solamente se encontró un *outlier* de importancia en el modelo generado para IVN-RREL, su remoción no cambió cualitativamente el modelo y la varianza explicada se mantuvo en el mismo rango.

Tabla 5: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Cuenca Sedimentaria del Oeste”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 64$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %BART: porcentaje de bosque artificial; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; %CVER: porcentaje de cultivos de verano.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	197,427	0,320	14,32	%BART	0,536	0,139	< 0,01
				%CINV	0,455	0,181	< 0,01
IVN-RREL	0,110	0,277	23,38	%CVER	0,526	0,277	< 0,01
IVN-MDM	8,509	0,223	17,84	%CINV	-0,473	0,223	< 0,01

Región Centro-Sur (Cristalino):

Cuatro de las variables ambientales y de uso del suelo fueron incluidas en el modelo de IVN-I en esta unidad geomorfológica (%BNAT, %CINV, %BART y %CVER) explicando el 53,4% de su varianza. IVN-I estuvo positivamente relacionado con todas ellas. El %BNAT explicó el 33,4% de la variación de IVN-I y las otras tres variables aumentaron la varianza explicada el restante 20%. El modelo generado para IVN-RREL incluyó solamente a la variable %CVER; ésta estuvo negativamente correlacionada y explicó el 21,9% de la variación en este atributo. En el caso de IVN-MDM las variables involucradas en el modelo fueron 3 (%CINV, TMA, %CVER) y explicaron el 53% de la varianza. Todas las variables estuvieron inversamente correlacionadas, el %CINV explicó un 45,1% de la varianza, la TMA un 4% y el %CVER un 3,9% (Tabla 6).

El modelo generado para IVN-MDM presentó dos *outliers* importantes. Estos *outliers* son las únicas dos unidades censales que tienen mes del máximo en otoño y no en primavera como el resto de las unidades censales de la “Región Centro-Sur”. A diferencia de los casos de *outliers* en los modelos de otras unidades geomorfológicas, su remoción si provocó un aumento muy grande de la varianza explicada. La no remoción de los *outliers* implicaba una violación grave de los supuestos de la regresión múltiple, presentando una distribución de los residuales muy apartada de la distribución normal y forzando de manera muy importante la recta de regresión.

Tabla 6: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Región Centro-Sur (Cristalino)”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 82$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; %BART: porcentaje de bosque artificial; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; TMA: temperatura media anual.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	197,699	0,534	22,05	%BNAT	0,490	0,334	< 0,01
				%CINV	0,289	0,103	< 0,01
				%BART	0,278	0,054	< 0,01
				%CVER	0,249	0,043	< 0,01
IVN-RREL	0,121	0,219	22,49	%CVER	-0,468	0,219	< 0,01
IVN-MDM	15,086	0,530	28,56	%CINV	-0,446	0,451	< 0,01
				TMA	-0,357	0,040	< 0,05
				%CVER	-0,263	0,039	< 0,05

Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste:

El modelo de IVN-I generado en esta unidad geomorfológica no permitió la entrada de ninguna de las variables ambientales con las restricciones impuestas. En el caso del IVN-RREL, el modelo incluyó 2 variables (%CINV, %CVER) que explicaron el 46,3% de la varianza. IVN-RREL aumentó linealmente con el %CINV y decreció con el %CVER; el %CINV explicó el 38,1% de la varianza de este atributo y el %CVER la aumentó un 8,2%. Solamente el %CINV estuvo correlacionado (negativamente) con IVN-MDM, explicando un 31,2% de su variación (Tabla 7). El modelo para IVN-MDM poseía un *outlier* muy importante, que de permanecer violaba los supuestos de la regresión múltiple, forzándola mucho la recta resultante. Su remoción provocó que cambiaran las variables que ingresaban al modelo (antes de removerlo ingresaban al modelo TMA y %CVER, ambas negativamente relacionadas).

Tabla 7: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Cuenca Sedimentaria del Sur-Oeste”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 43$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; %CVER: porcentaje de cultivos de verano.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	-	-	-	-	-	-	-
IVN-RREL	0,103	0,463	17,26	%CINV %CVER	0,645 -0,287	0,381 0,082	< 0,01 < 0,05
IVN-MDM	4,629	0,312	18,13	%CINV	-0,558	0,312	< 0,01

Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin:

Únicamente el %BNAT realizó una contribución significativa y positiva al modelo generado para el IVN-I en esta unidad geomorfológica. IVN-I aumentó cuando aumento el %BNAT, que explicó el 19,7% de su varianza. El modelo generado para IVN-I poseía un *outlier* que fue removido, al igual que en varios de los casos anteriores, su remoción no cambió cualitativamente el modelo y la varianza explicada se mantuvo en el rango. En el caso de IVN-RREL dos variables ingresaron al modelo (%CVER, %CINV) explicando el 42,1% de la variación en este atributo. IVN-RREL aumentó conforme aumentó el %CVER y disminuyó el %CINV; la primera de estas variables explicó el 35,3% de la variación, mientras que la segunda la aumentó la varianza explicada un 6,7%. Dos variables (%BART, %CVER), ambas positivamente relacionadas, explicaron el 25,3% de la variación de IVN-MDM. El %BART dio cuenta de un 17,7% de la variación mientras que el %CVER explicó un 7,6% de la varianza residual (Tabla 8).

Tabla 8: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Sistema de Planicies y Fosa de la Laguna Merin”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 46$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %BNAT: porcentaje de bosque natural; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; %CINV: porcentaje de cultivos de invierno; %BART: porcentaje de bosque artificial.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	200,025	0,197	10,57	%BNAT	0,444	0,197	< 0,01
IVN-RREL	0,107	0,421	15,60	%CVER	0,631	0,353	< 0,01
				%CINV	-0,262	0,067	< 0,05
IVN-MDM	5,44	0,253	7,29	%BART	0,528	0,177	< 0,01
				%CVER	0,295	0,076	< 0,05

Colinas y Lomas del Este:

Dos variables (%CVER, %BNAT) explicaron el 34,9% de la varianza del IVN-I en esta unidad geomorfológica. El IVN-I disminuyó cuando aumentó el %CVER y aumentó con el %BNAT; la primera de estas variables explicó el 20,1% de la varianza mientras que el %BNAT la aumentó un 14,8%. En modelo generado para IVN-RREL incluyó dos variables, ambas correlacionadas positivamente con este atributo. IVN-RREL aumentó linealmente con la PMA y el %CVER; ambos atributos explicaron el 60,4% de la variación, 44,1 y 16,3% respectivamente. El mes de máximo del IVN (IVN-MDM) estuvo positivamente relacionado con la PMA que fue la única variable ingresada en el modelo; esta variable dio cuenta del 22,4% de la varianza (Tabla 9).

Todos los modelos de regresión múltiple generados para cada una de las unidades geomorfológicas fueron muy estables. En ninguno de los casos las variables aleatorias generadas ingresaron a los modelos de regresión.

Tabla 9: Relación entre los atributos derivados del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y las variables ambientales determinadas mediante regresiones múltiples del tipo “Forward Stepwise” para la unidad geomorfológica “Colinas y Lomas del Este”. Var. Dep.: variable dependiente; r^2 : coeficiente de determinación del modelo ajustado; F: valor del estadístico F de Snedecor para todo el modelo; Beta: coeficiente estandarizado de la regresión r^2p : coeficiente de determinación parcial; p: probabilidad de F ($n = 83$). Abreviaturas: IVN-I: Integral anual del IVN; IVN-RREL: rango relativo de IVN; IVN-MDM: mes del máximo del IVN; %CVER: porcentaje de cultivos de verano; %BNAT: porcentaje de bosque natural; PMA: precipitación media anual.

Var. Dep.	y-intercept	r^2	F	Var. Indep.	Beta	r^2p	p
IVN-I	201,067	0,349	5,35	%CVER	-0,444	0,201	< 0,05
				%BNAT	0,385	0,148	< 0,05
IVN-RREL	<i>-0,049</i>	0,604	15,28	PMA	0,531	0,441	< 0,01
				%CVER	0,426	0,163	< 0,01
IVN-MDM	<i>-6,109</i>	0,224	6,06	PMA	0,473	0,224	< 0,05

Nota: Los valores de intercepto en itálica no son significativos.