
CARACTERIZACIÓN FUNCIONAL DE LA VEGETACIÓN DEL URUGUAY MEDIANTE EL USO DE SENSORES REMOTOS

Santiago Baeza, José M. Paruelo y Alice Altesor

RESUMEN

El Índice de Vegetación Normalizado (IVN) es un índice espectral derivado de sensores a bordo de satélites que muestra una relación positiva y lineal con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel. El IVN es un buen estimador de la productividad primaria, un importante atributo ecosistémico. En este trabajo fueron caracterizados 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. La variación espacial de los tres atributos utilizados se asocia principalmente a las regiones geomorfológicas y a los patrones de uso del suelo, y no a las variables climáticas.

SUMMARY

The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) is a spectral index derived from sensors on board of satellites that shows a positive and lineal relationship with the proportion of photosynthetic active radiation absorbed by the canopy. The NDVI is a good estimator of primary productivity, an important ecosystem attribute. In this article the ecosystems of Uruguay were characterized on the basis of three attributes derived of the seasonal curve of the NDVI using 20 years of images of the satellites NOAA/AVHRR (1981-2000). The annual integral of the NDVI (IVN-I), an estimate of the aboveground net primary production; the month of maximal NDVI (IVN-MDM);

and the relative range of NDVI (IVN-RREL), attributes that account for the seasonal character of the primary production and reflect critical aspects of the ecosystem functioning, were the calculated attributes. Based on their behavior, each portion of the Uruguayan territory was classified as an ecosystem functional type (TFE), combining supervised and unsupervised classification methods, together with hierarchical analysis. Six TFE that differed significantly among them were identified. The spatial variation of the three attributes was associated mainly to the geomorphologic structure and land use patterns, and not to climatic variables.

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 y Vitousek, 1997; IPCC, 2000). Las aproximaciones para des-

cribir 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; Guershman *et al.*, 2003). Esta aproximación tiene algunas ventajas sobre las aproximaciones estructurales tradicionales. Por un lado, los atributos funcionales de los ecosistemas (productividad

primaria neta, evapotranspiración, reciclado de nutrientes, etc.) generalmente responden más rápido frente a los disturbios que los atributos estructurales (composición específica, fisonomía, abundancia relativa de tipos funcionales de plantas) (Malanson *et al.*, 1992; Milchunas y Lauenroth, 1995) Por otro lado, la caracterización funcional de los ecosistemas permite caracterizar, usando un protocolo co-

PALABRAS CLAVE / Funcionamiento Ecosistémico / Índice de Vegetación Normalizado / Teledetección / Uruguay /

Recibido: 13/05/2005. Modificado: 17/03/2006. Aceptado: 05/04/2006.

Santiago Baeza. Licenciado en Ciencias Biológicas. Universidad de la República (UDELAR). Uruguay. Estudiante de Maestría, PEDECIBA. Dirección: Depto. de Ecología, Fac. de Ciencias. UDELAR. Iguaú 4225. CP 11400.

Montevideo, Uruguay. e-mail: sbaeza@fcien.edu.uy
José M. Paruelo. Ingeniero Agrónomo y M.Sc., Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Ph.D., Colorado State University, EEUU. Profesor, Facultad de

Agronomía – IFEVA, UBA, CONICET y Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias - UDELAR. e-mail: paruelo@ifeva.edu.ar
Alice Altesor. Licenciada en Ciencias Biológicas, M.Sc. Universi-

dad Nacional Autónoma México. Dr. en Ecología, Centro de Ecología, UNAM. México. Profesor, Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. UDELAR, Uruguay.

O Índice de Vegetação da Diferença Normalizada (IVN) é um índice espectral derivado de sensores a bordo de satélites que mostra uma relação positiva e linear com a fração da radiação fotossinteticamente ativa absorvida pelo dossel. Por isto o IVN é um bom estimador da produtividade, um dos principais atributos ecossistêmicos. Neste trabalho caracterizamos os ecossistemas do Uruguai com base em três atributos derivados da curva estacional do IVN, obtidos a partir de 20 anos de imagens dos satélites NOAA/AVHRR (1981-2000). Foi calculada a integral anual do IVN (IVN-I), usada como estimador da produtividade primária líquida aérea, o mês de máximo de IVN (IVN-

MDM) e o rango relativo de IVN (IVN-REEL), características que dão conta da sazonalidade da produtividade primária e refletem aspectos centrais do funcionamento dos ecossistemas. De acordo com o comportamento destes três atributos, cada porção do território uruguaio, foi classificada como um tipo funcional de ecossistema (TFE) combinando métodos de classificação não supervisionados, supervisionados e análise hierárquica. Identificaram-se 6 TFE que diferem significativamente uns de outros. A variação espacial dos três atributos utilizados associa-se principalmente às regiões geomorfológicas e aos padrões de uso do solo, e não às variáveis climáticas.

mún, tanto a los ecosistemas naturales como a los antropogénicos.

La percepción remota es una alternativa para describir la heterogeneidad espacial del funcionamiento ecosistémico a diferentes escalas, desde locales a globales (Soriano y Paruelo, 1992; Paruelo *et al.*, 1998; Paruelo *et al.*, 2001; Piñeiro *et al.*, 2002; Alcaráz *et al.*, 2006). La información derivada de los datos recogidos por los sensores a bordo de satélites puede representar de forma adecuada atributos funcionales de los ecosistemas como la productividad primaria (Prince, 1991), la evapotranspiración (Di Bella *et al.*, 2000) o el balance de energía (Nemani y Running, 1997).

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 la 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. Uno de los más usados es el Índice de Vegetación Normalizado, expresado como $IVN = (IR-R) / (IR+R)$, este índice muestra una relación estrecha, positiva y lineal con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por

el dosel (Gallo *et al.*, 1985; Sellers *et al.*, 1992; Dye y Goward, 1993; Di Bella *et al.*, 2004).

La productividad primaria, tasa de producción de biomasa por unidad de área y tiempo, es un atributo importante en los ecosistemas ya que determina la cantidad de energía disponible para niveles tróficos superiores (McNaughton, 1989). Relaciones positivas entre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) y el IVN han sido reportadas para diferentes ecosistemas en diferentes regiones geográficas (Tucker *et al.*, 1985; Box *et al.*, 1989; Prince, 1991; Paruelo *et al.*, 1997, 2000; Piñeiro *et al.*). El modelo de Monteith (1981) brinda la base teórica para estimar la PPNA a partir de la fracción fotosintéticamente activa absorbida por el dosel.

Numerosos autores han propuesto clasificaciones de la vegetación en base a índices espectrales generados a partir de datos satelitales como el IVN (Tucker *et al.*, 1985; Lloyd, 1990; Nemani y Running, 1997). Soriano y 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 (Rosengurt, 1944; Carrere, 1990; Soriano, 1991; Sganga, 1994).

El 83% del territorio uruguayo esta cubierto por pasturas permanentes dedicadas a la ganadería (1350000ha). La pradera natural ha disminuido su extensión en algo más de 980000ha, pasando del 80% del territorio en 1990 al 71% en el 2000, debido al incremento de las pasturas mejoradas (MGAP, 2000). Si bien existen aproximaciones a la clasificación de la vegetación de la pradera natural uruguayo en función del tipo de suelo, el sustrato geológico y la distribución de algunas

especies de gramíneas (Millot *et al.*, 1987; Soriano, 1991; Sganga, 1994), ninguna de ellas se basó en relevamientos sistemáticos de la vegetación.

Existe, por otra parte, información a escala local y regional que describe la composición y dinámica de las comunidades vegetales (Altesor *et al.*, 1998, 1999; Azpitarte y Gueif, 1999; Rodríguez *et al.*, 2003; Lezama *et al.*, 2004). 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). 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 trabajo 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 Verde 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. Con base en el comportamiento de estos tres atributos, cada porción del territorio uruguayo se clasificó como un Tipo Funcional de Ecosistema (TFE). Por otra parte, se describió la heterogeneidad funcional de la vegetación del Uruguay según los tres atributos derivados de la curva estacional del IVN, y se comparó dicha heterogeneidad con los patrones climático, geomorfológico y de uso del suelo.

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 (para detalles ver James y Kallury, 1994; Rao y Chen, 1995). Las imágenes tienen una resolución espacial de 8x8km 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 pixel de la imagen en un periodo de 10 días, de manera de minimizar 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; Guershman *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 (Paruelo *et al.*, 2001) 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). Estas características resumen importantes atributos del funcionamiento ecosistémico (Nemani y Running, 1997; Paruelo *et al.*, 1998) y explican la mayor parte de la variabilidad temporal de las dinámicas del IVN en áreas templadas (Paruelo *et al.*, 1993; Paruelo y Lauenroth, 1995).

La integral anual (IVN-I) se calculó sumando los productos del promedio de 20 años de IVN para cada periodo considerado y la proporción del año representada por ese periodo. 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 periodo 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 pixeles 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 y González, 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 pixel a una clase el método mide la distancia espectral mínima entre cada pixel y la media de cada clase, redefiniendo una nueva media para cada clase en cada nueva iteración. El método finaliza cuando el porcentaje de pixeles 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 pixeles 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 pixeles 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) y 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 1x1km. La información sobre las unidades geomorfológicas del Uruguay fue tomada de Panario (1988). Los TFE fueron comparados con los datos de uso del suelo recogidos por el Censo General Agropecuario (MGAP, 2000).

Resultados y Discusión

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 1). Los valores de IVN-I se ubicaron entre 0,37 y 0,65; y la mayoría de los pixeles presentaron valores entre 0,56 y 0,62 (Figura 2). Este atributo, estrechamente relacionado con la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por el do-

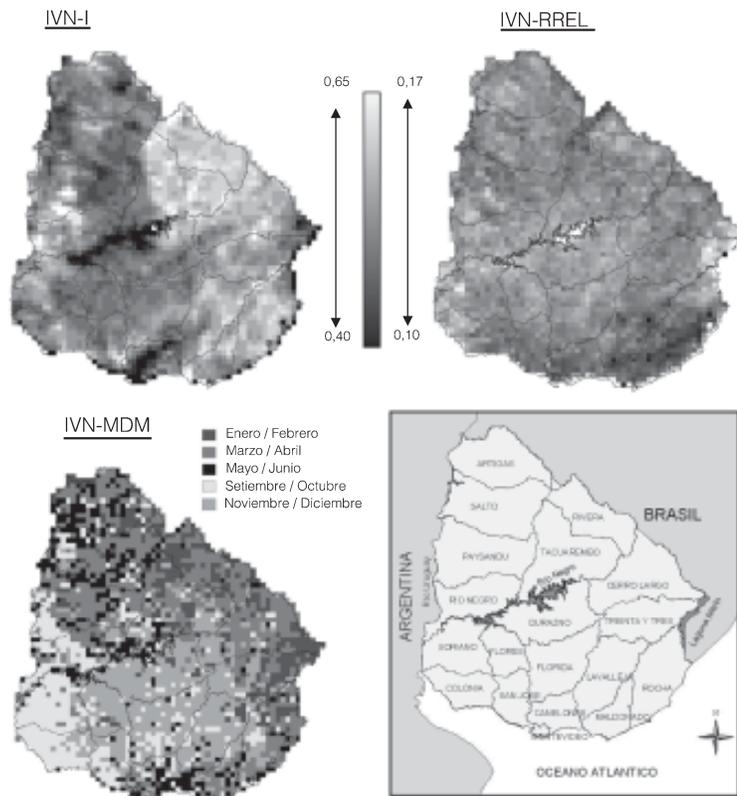


Figura 1. Integral anual del Índice de Vegetación Normalizado (IVN-I), rango relativo del IVN (IVN-RREL) y mes del máximo IVN (IVN-MDM) para la República Oriental del Uruguay. El recuadro muestra los departamentos en los que se divide el país. Versión a color de las figuras disponible en www.agro.uba.ar/users/paruelo/TFE_ROU.

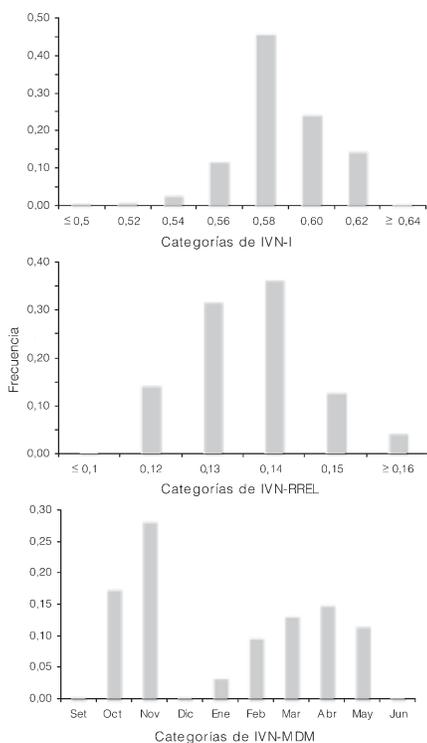


Figura 2. Distribución de frecuencias para los atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado (IVN). Integral anual del IVN (IVN-I), rango relativo del IVN (IVN-RREL) y mes del máximo IVN (IVN-MDM).

sel, presentó (Figura 1) 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 sectores de Rocha y Treinta y Tres).

Los patrones regionales de IVN-I, parecen estar influenciados por tres grandes factores: las variables climáticas, principalmente la precipitación media anual (PMA);

regiones se observan valores más bajos de IVN-I. Otro factor que afectaría los niveles de IVN-I es el uso del suelo, por ejemplo, en los departamentos de Río Negro y Paysandú se observan valores extremos de IVN-I (Figura 1) que se corresponden con una zona de gran desarrollo de la actividad forestal (Sarli, 2004).

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 arrocera de la laguna Merin (este del país, departamentos de Rocha y Treinta y Tres). 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 1 y 2). Las zonas de alta variación intra-anual se corresponden con áreas de cultivos altamente estacionales como la

cuenca arrocera de la laguna Merin o la zona cerealera del litoral oeste. En estas zonas se observan IVN muy altos (son más productivas) durante la estación de crecimiento del cultivo y permanecen en barbecho durante el resto del año (con valores bajos de IVN). Esto da lugar a altos valores de IVN-RREL (Figura 1).

El mes del máximo del IVN (IVN-MDM) varía 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 1 y 2). La variación relativa en la proporción de especies C3 y C4 (Paruelo y Lauenroth, 1996) y los cambios en la disponibilidad de agua dependientes del tipo de sustrato explicarían este patrón.

La clasificación realizada identificó 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 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; Tabla I) fue estadísticamente significativa ($p<0,01$).

La clasificación de Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFE) permite regionalizar a Uruguay en términos de uno de los principales atributos ecosistémicos, la productividad y su estacionalidad. Las 6 clases generadas agrupan píxeles (sectores del territorio) que se comportan de forma similar en términos de cuánto producen en el año y como varía esa productividad.

Los TFE Ac2 y Bf4 presentan altos valores de IVN-I, pero difieren tanto en su va-

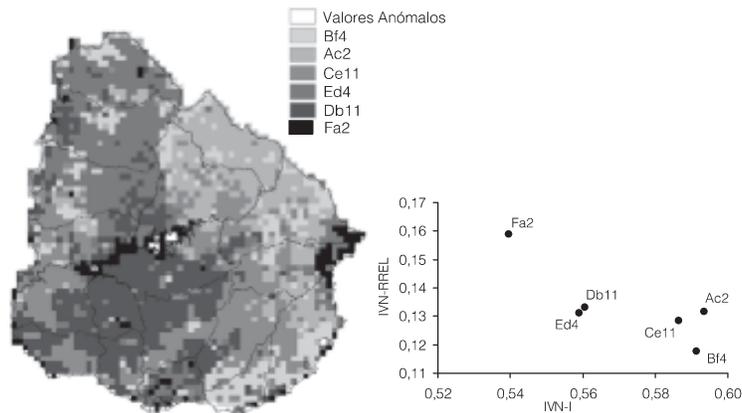


Figura 3. Distribución de los seis Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFE) definidos para Uruguay en función de los tres atributos derivados de la curva estacional del Índice de Vegetación Normalizado: IVN-I, IVN-RREL e IVN-MDM). A cada TFE se le asignó un código de dos letras y un número que describe el comportamiento de cada una de las variables consideradas: A-F refiere a IVN-I (productividad) de mayor a menor, a-f refiere a IVN-RREL (variación intra anual) de mayor a menor, el número se refiere 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.

riación 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 Cel 1 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 Db1 1 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 intranual (mayor IVN-RREL).

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 ge-

nerados 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 (areniscas). 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

TABLA I
DISTANCIA DE MAHALANOBIS ENTRE LOS CENTROIDES DE CADA PAR DE GRUPOS RESULTANTES DEL ANÁLISIS DE COORDENADAS DISCRIMINANTE*

	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

* El análisis fue realizado 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 ($p < 0,01$).

TABLA II
VARIABLES CLIMATOLÓGICAS BÁSICAS, SUSTRATO GEOMORFOLÓGICO MAYORITARIO Y ÁREA OCUPADA PARA LOS 6 TFE DEFINIDOS PARA URUGUAY

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 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

TFE: Tipos Funcionales de Ecosistemas; PMA: Precipitación Media Anual promedio; TMA: Temperatura Media Anual promedio.

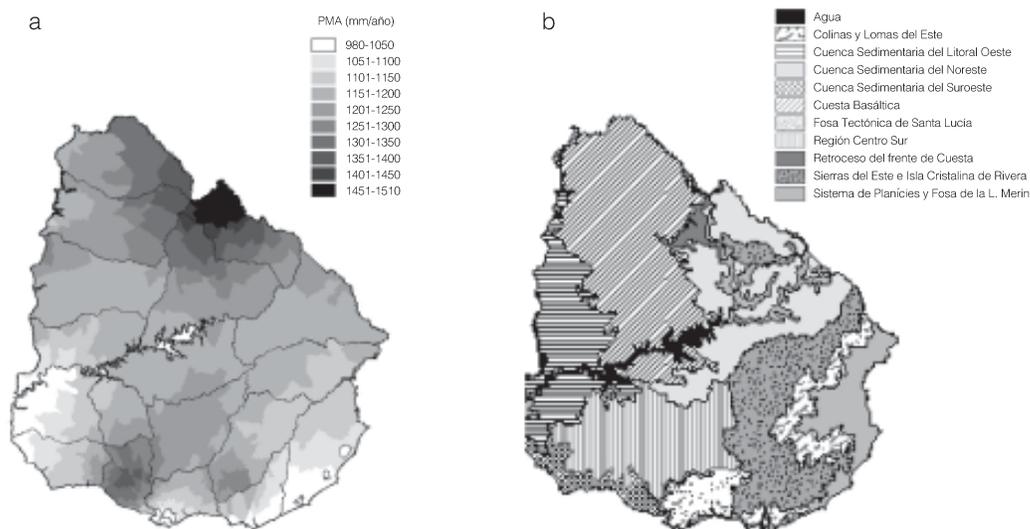


Figura 4. a: Distribución de la precipitación media anual (PMA) según estadísticas climatológicas recopiladas por la FAO (FAO, 1985). B: Mapa de Unidades Geomorfológicas, tomado de Panario (1988).

país y en el litoral oeste y sudoeste. (Figuras 3 y 4B, Tabla II).

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. 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 Ce1 I, 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, definido a partir de variables con un claro significado biofísico. 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 responde 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 3).

El problema de delimitar ecosistemas ha sido ampliamente reconocido en la literatura (Allen y Hoekstra, 1992; Pace y Groffman, 1998). En este sentido es importante destacar que los TFE no se corresponden de manera unívoca con unidades de vegetación discretas y que un mismo TFE puede incluir varias y diferentes formas de cobertura del suelo, siempre y cuando la dinámica de su productividad primaria se comporte de modo similar. La ausencia de mapas de vegetación de todo el territorio uruguayo impide la comparación de los resultados de este trabajo con las diferentes unidades de vegetación/coberturas del suelo presentes en el país. Además, la resolución espacial de la información utilizada (8x8km) integra generalmente en un mismo píxel la respuesta espectral de más de un tipo de cobertura del suelo. Incluir en este tipo de aproximaciones la nueva generación de sensores remotos de alta resolución temporal como el MODIS (resolución espacial 250x250m, resolución temporal un día) permitiría mejorar las caracterizaciones funcionales de la vegetación, debido a la mejor calidad geométrica y radiométrica de las imágenes generadas (Huete *et al.*, 2002; Justice *et al.*, 2002). Por otro lado, su mayor resolución espacial permitiría comparar el funcionamiento con la estructura de la vegetación o caracterizar el funcionamiento de unidades de vegetación discretas previamente definidas con aproximaciones clásicas.

Analizar en profundidad la relación de las variables consideradas con variables meteorológicas y estadísticas agropecuarias que reflejen los principales usos de la tierra permitiría plantear hipótesis cuantitativas acerca de las relaciones entre el funcionamiento ecosistémico y factores ambientales y antrópicos. Este tipo de relaciones constituye un valioso auxiliar en la evaluación de las consecuencias de los cambios globales sobre los ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la colaboración de los miembros del Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, IFEVA, Facultad de Agronomía, UBA; en particular de German Baldi, por su apoyo en el análisis y tratamiento de los datos. Este trabajo contó con el apoyo económico del Proyecto FONTAGRO (FTG/RF 01-03-RG).

REFERENCIAS

- Alcaráz D, Paruelo JM y Cabello J (2006) Current distribution of Ecosystem Functional Types in the Iberian Peninsula. *Global Ecol. Biogeogr.* 15: 200-210.
- Allen TFH, Hoekstra TW (1992) Toward a unified ecology (Complexity in Ecological Systems Series). Columbia University Press. Nueva York, EEUU. 384 pp.
- Altesor A, Di Landro E, May H, Escurra, E (1998) Long-term species change in an Uruguayan grassland. *J. Veget. Sci.* 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. *J. Veget. Sci.* 10: 457-462.
- Azpitarte IJ, Guelf MJ (1999) *Estudio comparativo de comunidades vegetales de pradera natural sobre suelos profundos y superficiales del basamento cristalino*. Tesis. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 52 pp.
- Box EO, Holbes BN, Kalb V (1989) Accuracy of the AVHRR Vegetation Index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂ flux. *Vegetatio* 80: 71-89.
- Carrere R (1990) *El bosque natural uruguayo, caracterización y estudios de caso*. Investigaciones SIEDUR. Montevideo, Uruguay, 105 pp.
- Chapin FS (1993) Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. En Ehleringer JR, Field CB (Eds.) *Scaling physiological processes: leaf to globe*. Academic Press. Londres, RU. pp. 287-312.
- Di Bella CM, Rebella CM, Paruelo JM (2000) Evapotranspiration estimates using NOAA AVHRR imagery in the Pampa region of Argentina. *Int. J. Remote Sens.* 21: 791-797.

- Di Bella CM, Paruelo JM, Becerra JE, Bacour C, Baret F (2004) Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: experimental and modelling evidences. *Int. J. Remote Sens.* 25: 5415-5427.
- Dye DG, Goward SN (1993) Photosynthetically active radiation absorbed by global land vegetation in August 1984. *Int. J. Remote Sens.* 14: 3361-3364.
- FAO (1985) *Datos Agroclimáticos para América Latina y el Caribe*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia. 600 pp.
- Gallo KP, Daughtry CST, Bauer ME (1985) Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sens. Envir.* 22: 209-203.
- Guershman JP, Paruelo JM, Burke IC (2003) Land Use Impacts on the Normalized Difference Vegetation Index in Temperate Argentina. *Ecol. Appl.* 13: 616-628.
- Guyot G (1990) Optical properties of vegetation canopies. En Steven MD, Clark JA (Eds.) *Applications of Remote Sensing in Agriculture*. University Press, Cambridge, RU. pp 19-46.
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Huete A, Didan K, Miura T, Rodríguez EP, Gao X, Ferreira LG (2002) Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sens. Envir.* 83: 195-213.
- IPCC (2000) *Special report on land use, land-use change, and forestry*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, RU. 375 pp.
- James ME, Kallury SNV (1994) The pathfinder AVHRR land data set: an improved coarse resolution data set for terrestrial monitoring. *Int. J. Remote Sens.* 15: 3347-3363.
- Jobbágy EG, Sala OE, Paruelo JM (2002) Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83: 307-319.
- Justice CO, Townshend JRG, Vermote EF, Masuoka E, Wolfe RE, Saleous N, Roy DP, Morisette JT (2002) An overview of MODIS Land data processing and product status. *Remote Sens. Envir.* 83: 3-15.
- Lezama F, Baeza S, Altesor A, Paruelo JM, Piñeiro G, León R (2004) Distribución Espacial de las Comunidades de Pas-

- tizal en la Región Basáltica (Uruguay). En *XX Reunión Del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Área Tropical y Subtropical*. Grupo Campos. Salto, Uruguay.
- Lloyd D (1990) A phenological classification using shortwave vegetation index imagery. *Int. J. Remote Sens.* 11: 2269-2279.
- Malanson GP, Westman WE, Yan YL (1992) Realised versus fundamental niche functions in a model of chaparral response to climatic change. *Ecol. Model.* 64:261-277.
- McNaughton SJ, Oesterheld M, Frank DA, Williams JK (1989) Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341: 142-144.
- MGAP (2000) *Censo General Agropecuario*. DIEA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. www.mgap.gub.uy.
- Milchunas DG, Lauenroth WK (1995) Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecol. Appl.* 5: 1995-2005.
- Millot JC, Risso D, Methol R (1987) *Relevamiento de Pasturas Naturales y Mejoramientos Extensivos en Áreas Ganaderas del Uruguay*. Informe Técnico Consultora FUCREA. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. 199 pp.
- Monteith JL (1981) Climatic variation and the growth of crops. *Quart. J. Royal Meteorol. Soc.* 107: 749-774.
- Nemani R, Running S (1997) Land cover characterization using multitemporal red, near-IR and thermal-IR data from NOAA/AHVR. *Ecol. Appl.* 7: 79-90.
- Pace L, Groffman PM (1998) *Successes, limitations and frontiers in ecosystem science*. Springer. Nueva York, EEUU. 499 pp.
- Panario D (1988) *Geomorfología del Uruguay*. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 44 pp.
- Paruelo JM, Aguiar MR, Golluscio RA, León RJC, Pujol G (1993) Environmental controls of Normalized Difference Vegetation Index dynamics in Patagonia. *J. Veget. Sci.* 4: 425-428.
- Paruelo JM, Lauenroth WK (1995) Regional patterns of NDVI in North American shrublands and grasslands. *Ecology* 76: 1888-1898.
- Paruelo JM, Lauenroth WK (1996). Relative Abundance of Plant Functional Types in Grasslands and Shrublands of North America. *Ecological Applications* 6: 1212-1224.
- Paruelo JM, Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grasslands region of the U.S. *Ecology* 78: 953-958.
- Paruelo JM, Jobbágy EG, Sala OE, Lauenroth WK, Burke IC (1998) Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecol. Appl.* 8: 194-206.
- Paruelo JM, Lauenroth WK, Burke IC, Sala OE (1999) Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems* 2: 64-68.
- Paruelo JM, Oesterheld M, Di Bella CM, Arzadum M, Lafontaine J, Cahuepé M, Rebella CM (2000) Estimation of primary production of sub-humid rangelands from remote sensing data. *Appl. Veget. Sci.* 3: 189-195.
- Paruelo JM, Jobbágy E, Sala OE (2001) Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems* 4: 683-698.
- Piñeiro G, Paruelo JM, Loreti J (2002) Seasonal changes in light interception among land use/land cover classes: an analysis based on SAC-C images. *29th Int. Symp. on Remote Sensing of the Environment*. Buenos Aires, Argentina. pp. 455-459.
- Piñeiro G, Oesterheld M, Paruelo JM (en prensa) Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*.
- Prince SD (1991) Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *Int. J. Remote Sens.* 12: 1301-1311.
- Rao CRN, 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. *Int. J. Remote Sens.* 16: 1931-1942.
- Rodríguez C, Leoni E, Lezama F, Altosor A (2003) Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *J. Veget. Sci.* 14: 433-440.
- Rosengurt B (1944) Estudios sobre praderas naturales en Uruguay. 4^a Contribución. Las formaciones campestres y herbáceas del Uruguay. *AGROS* N° 134. Montevideo, Uruguay. 45 pp.
- Sala EO, Parton WJ, Joyce LA, Lauenroth WK (1988) Primary production of the Central Grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-45.
- Sarli V (2004) *Impacto del cambio en el uso del suelo sobre el funcionamiento ecosistémico*. Departamentos de Paysandú y Río Negro. Tesis. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 105 pp.
- Sellers PJ, Berry JA, Collatz GJ, Field CB, Hall FG (1992) Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration Scheme. *Remote Sens. Envir.* 42: 187-216.
- Sganga JC (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. Dirección de Suelos y Aguas. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay. pp. 5-14.
- Soriano A (1991) Rio de la Plata Grasslands. En Coupland RT (Ed.) *Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 367-407
- Soriano A, Paruelo JM (1992) Biozones: vegetation units defined by functional characters identifiable with the aid of satellite sensor images. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 2: 82-89.
- Terradas J (2001) *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega. Barcelona, España. 760 pp.
- Tou JT, González RC (1974) *Pattern recognition principles*. Addison-Wesley. Reading, MA. EEUU. 377 pp.
- Tucker CJ, Townshend JR, Goff TE (1985) African land-cover classification using satellite data. *Science* 227: 369-375.
- Valentini R, Baldocchi DD, Tenhunen JD (1999) Ecological controls on land-surface atmospheric interactions. En Tenhunen JD, Kabat P (Eds.) *Integrating hydrology, ecosystem dynamics, and biogeochemistry in complex landscapes*. Wiley. Chichester, RU. pp. 117-146.
- Ward JH (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58: 236.