

Estimación de la productividad primaria neta de ecosistemas terrestres del mundo en relación a factores ambientales

I. A. Gómez y G. C. Gallopín

Grupo de Análisis de Sistemas Ecológicos (asociado a Fundación Bariloche), Casilla de Correo 138
8400 S. C. de Bariloche, Río Negro, Argentina.

Resumen. Se elaboraron modelos de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de ecosistemas terrestres con mínima intervención humana, en relación a factores climáticos, edáficos y vegetacionales. Investigaciones anteriores resultaron en modelos climáticos elaborados con información limitada. Es de interés, entonces, analizar la relación entre la PPNA y el clima con una base de datos más amplia. Se supone, además, que dicha relación depende del tipo de ecosistema y de las condiciones edáficas. A escala global la precipitación y la evapotranspiración fueron las únicas variables estadísticamente significativas. La relación entre la PPNA y las variables climáticas dependió del tipo de ecosistema: la PPNA varió linealmente con la precipitación y la evapotranspiración en los dos tipos de pastizales considerados. La función logística es la que mejor ajustó los datos de bosques tropicales, en tanto que los datos de bosques templados en su conjunto no mostraron una relación clara con el clima; sin embargo, la PPNA de bosques templados perennifolios exhibió una relación lineal con las variables relacionadas al uso de agua y temperatura, y los datos de bosques templados caducifolios sólo se relacionaron significativamente con la edad. La capacidad productiva de los suelos también afectó la PPNA. El efecto fue corroborado a nivel global y en los pastizales tropicales. La eficiencia en el uso del agua (cociente entre ANPP y evapotranspiración) indica que los bosques son los más eficientes y los pastizales templados los menos eficientes. Se estimó que la producción primaria neta aérea en América Latina es de 13×10^9 toneladas anuales.

Abstract. Predictive models of aboveground net primary productivity (ANPP) of terrestrial ecosystems under minimal human intervention were analyzed in relation to climatic, edaphic, and vegetation parameters. Previous research on the subject resulted in climatic models based on limited data. It is of considerable interest, therefore, to analyze the relationship of ANPP and climate with an expanded data set. We hypothesize that the relation between ANPP and climate, at the global scale, depends on ecosystem type and soil conditions. At the global level, annual precipitation and evapotranspiration were the only statistically significant climatic parameters. The relationship between ANPP and water use varied among ecosystem types. Linearity was corroborated for the two types of grassland considered. Although data for tropical and subtropical forests are scarce, a logistic, highly significant relationship with water use variables was found. Temperate and cold temperate forests and woodlands showed no clear relationship with climatic parameters. Discrimination into evergreen and deciduous forests improved the results: evergreen forests showed a high correlation with water use variables and temperature, while deciduous forests exhibited significant relationship only with age, in particular when young forests (< 100 years old) were taken into consideration. Soil productive capacity, a variable less commonly available, also affected the variation of ANPP; for our data set its effect was corroborated at the global level, in particular for tropical and subtropical grasslands. Water use efficiency (the ratio of ANPP to annual evapotranspiration) indicated that forests were the most efficient communities, followed by tropical and subtropical grasslands. Temperate grasslands were the least efficient. Through a simple model combining our data set, above-ground net primary production in terrestrial ecosystems of Latin America was estimated at around 13×10^9 tons a year.

Introducción

A nivel regional la productividad primaria neta puede visualizarse como un indicador generalizado del potencial ecológico (McNaughton et al. 1989), y es un dato básico necesario en el planeamiento y manejo de los recursos naturales renovables. Los estudios de productividad en ecosistemas terrestres con mínima intervención humana se han incrementado notablemente en la década pasada a través de los resultados del Programa Biológico Internacional. Estos y otros trabajos publicados permiten el estudio de la productividad a escala global, en relación a factores del ambiente físico y biótico obtenibles generalmente. Los trabajos clásicos en el tema, como los de Rosenzweig (1968) y Lieth (1975), presentan modelos climáticos simples basados en un número limitado de datos, en particular el primero. Los modelos de Lieth relacionan la productividad con la temperatura o la precipitación y son frecuentemente utilizados en la estimación de la productividad regional, aun cuando su capacidad predictiva es relativamente baja ($r^2=0.58$ según nuestros cálculos). Más recientemente, Lieth (1984) incorpora datos nuevos a sus modelos sin modificarlos, pero introduce un factor de corrección por el tipo de suelo. Estos modelos no se ajustan por ejemplo a los datos de bosques tropicales resumidos en Brown y Lugo (1982) y sobreestiman la productividad de los bosques templados (De Angelis et al. 1981). Webb et al. (1978) estiman la productividad en función de la evapotranspiración y el tipo de ecosistemas, en un modelo lineal múltiple de altísima calidad predictiva, pero utilizan un banco de datos pequeño.

En este trabajo se analiza la variación de la PPNA a escala global de ecosistemas naturales con mínima intervención humana, utilizando modelos de regresión. Se supone que la relación entre la PPNA y los factores climáticos depende del tipo de ecosistema y de las condiciones edáficas. El caudal de datos incluidos en la elaboración de los modelos globales de este trabajo es mayor que el utilizado por los autores antes mencionados y se ha realizado un esfuerzo particular para incluir datos de América Latina. Esta región (que incluye Sudamérica, Centro América y México) en relación a su superficie ha estado sub-representada en trabajos anteriores.

Materiales y Métodos

La mayoría de los datos de PPNA se obtuvieron de los resultados del Programa Biológico Internacional (De Angelis et al. 1981, Medina y Sarmiento 1979, Sims y Coupland 1979, Singh y Joshi 1979, UNESCO 1978, 1979) y siguen sus conceptos generales; se utilizaron también otras recopilaciones (Bourlière y Hadley 1970, Brown y Lugo 1982, Cannell 1982, Lieth 1975 y Murphy 1975) y datos de otros autores. Se realizó un esfuerzo especial para incluir datos de América Latina (16% del total). La información básica está disponible a quien la solicite. Algunos datos representan promedios de mediciones realizadas durante varios años, y otros corresponden a una sola medición. Además de la variabilidad debida a las condiciones ecológicas y ambientales, los datos de productividad varían inevitablemente por las diferencias entre los objetivos y metodologías empleados por los distintos autores para la medición de la productividad. Sólo se incluyeron datos de ecosistemas naturales y seminaturales (sujetos a mínima intervención humana), siguiendo los conceptos del Programa Biológico Internacional. De cualquier manera, los datos varían en la duración del período de protección, en particular en los pastizales tropicales. Se han descartado datos que no presentaban información sobre la condición de los ecosistemas.

En los análisis estadísticos los ecosistemas fueron agrupados usando dos criterios no excluyentes de clasificación: a) de acuerdo a su distribución geográfica: zonas tropicales y subtropicales (30°N - 30°S, Misra 1979) y zonas templadas y templado-frías (>300); b) de acuerdo a su forma de vida principal (herbácea o leñosa).

Los promedios anuales de temperatura, precipitación (lluvia y nieve), evapotranspiración y longitud del período de crecimiento se obtuvieron en la mayoría de los casos de las mismas fuentes que los datos de productividad. En algunos casos se recurrió a fuentes y cálculos adicionales: los datos pertenecientes a bosques se obtuvieron de Galoux et al. (1981); algunos datos de temperatura

se obtuvieron de series estadísticas y algunos de evapotranspiración se calcularon según el método descrito por Thornthwaite (1948). Sin embargo, en los análisis de regresión se incluyeron, de los datos calculados, sólo aquellos que se pudieron corroborar por fuentes independientes.

La elaboración y clasificación de la capacidad productiva de los suelos (CPS) fue realizada en forma independiente del resto de la investigación por tres expertos en el tema. En la medida en que la descripción del lugar de estudio de la productividad lo permitía, se resumió toda la información de las condiciones edáficas, siguiendo los criterios generales descritos en Gómez et al. (1982), que incluyen textura y estructura, drenaje, pH, contenido de materia orgánica y nitrógeno, relación C/N, salinidad y Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC). La heterogeneidad en la calidad y cantidad de la información permitió identificar sólo 3 clases. Previo al análisis, y con el objetivo de estimar la productividad de cada lugar, se promediaron los valores de la PPNA de un mismo lugar que exhibían el mismo valor de la variable independiente que entraba en el modelo. Se ensayaron varios modelos climáticos: 1) regresión lineal simple y múltiple (con los valores originales así como con sus transformaciones logarítmicas); 2) el modelo exponencial y 3) el logístico, ambos descritos por Lieth (1975) y Chapman (1976), y teóricamente adecuados por su forma asintótica; 4) el modelo tipo beta, descrito en Martín (1968), pues su forma de campana puede explicar la variación de la PPNA con la temperatura; y 5) el modelo exponencial con la función tipo beta incluida en uno o en sus dos parámetros, que resultó ser menos adecuado que los anteriores.

La bondad del ajuste se evaluó mediante la técnica de minimización de la suma de cuadrados; en el caso de ajustes no lineales se utilizó el método descrito por Powell (1964). El coeficiente de correlación y el error standard de la estimación permiten la comparación de resultados. Tal como fuera propuesto por Draper y Smith (1968) y Webb et al. (1978), se utilizó el estadístico F para detectar diferencias significativas entre modelos lineales simples y múltiples. La detección de datos fuera de la tendencia (“outliers” estadísticos) se realizó según el método descrito por Barnett y Lewis (1978).

Las variables nominales “tipo de ecosistema” y “capacidad productiva de los suelos” fueron transformadas a numéricas e incluidas en los modelos climáticos según la técnica de variables booleanas o artificiales (“dummy”) descrita por Draper y Smith (1968), tal como sigue:

El modelo de productividad (P) con una variable climática (E) y cuatro tipos de ecosistemas tiene la siguiente forma:

$$P = a + bX_1 + eX_2 + dX_3 + eE_1 + fE_2 + gE_3 + hE_4$$

donde

$X_{1,3}$ son variables binarias artificiales:

$X_1 = 1, X_2 = X_3 = 0$ para pastizales tropicales y subtropicales $X_2 = 1, X_1 = X_3 = 0$ para bosques tropicales y subtropicales.

$X_1 = X_2 = 1, X_3 = 0$ para bosques templados y templado-fríos.

$X_3 = 1, X_1 = X_2 = 0$ para pastizales templados y templado-fríos.

$E_{1,4}$ son variables artificiales de rango continuo:

$E_1 = E, E_2 = E_3 = E_4 = 0$ para pastizales tropicales y subtropicales.

$E_2 = E, E_1 = E_3 = E_4 = 0$ para bosques tropicales y subtropicales.

$E_3 = E, E_1 = E_2 = E_4 = 0$ para bosques templados y templado-fríos.

$E_4 = E, E_1 = E_2 = E_3 = 0$ para pastizales templados y templado-fríos .

El modelo de productividad (P) con una variable climática (E) y tres clases de capacidad productiva de los suelos (CPS) tiene la siguiente forma:

$$P = a + bX_1 + cX_2 + dE_1 + eE_2 + fE_3$$

donde

Tabla 1. Productividad primaria neta aérea en relación a condiciones edáficas y disponibilidad de agua en ecosistemas terrestres.

Table 1. Aboveground net primary productivity in relation to soil and water conditions in terrestrial ecosystems.

Tipo de Ecosistema		CPS	n	PPNA (g. m ⁻² . año)		
				Rango	Media	E.S.
Pastizales tropicales y subtropicales	Total	B	12	42-909	412	73.6
		M	17	87-1020	586	78.6
		A	20	244-3396	1286	194.3
		T	85	42-3396	690	67.3
	Precipitación < 350 mm	B	4	42-318	137	20.5
		M	2	87-108	97	10.5
		A	1	-	244	
		T	15	42-318	137	20.5
	Precipitación > 350 mm	B	8	280-909	540	49.8
		M	15	162-1020	651	168.1
		A	19	310-3396	1340	196.5
		T	70	90-3396	817	74.9
Pastizales templados y templado-fríos	Total	B	2	120-532	326	206
		M	12	125-449	277	30.1
		A	27	82-483	278	24.8
		T	47	45-532	263	19.9
	Precipitación < 350 mm	B	1	-	120	-
		M	3	125-266	175	45.6
		A	9	82-218	145	14.3
		T	17	45-218	132	14.1
	Precipitación > 350 mm	B	1	-	532	-
		M	9	168-449	313	30.1
		A	18	87-483	344	24.2
		T	30	87-483	339	19.6
Bosques tropicales y subtropicales	Total	B	2	1240-1240	1240	-
		M	4	1110-1390	1223	68.7
		A	2	537-794	666	128.5
		T	14	301-1280	1076	121
	Precipitación < 1000 mm	A	2	537-794	665	128.5
		T	4	301-794	493	113
	Precipitación > 1000 mm	B	2	1240-1240	1240	-
		M	4	1110-1390	1222	68.7
		T	10	960-1820	1309	82.4

Tipo de Ecosistema		CPS	n	PPNA (g. m ⁻² . año)		
				Rango	Media	E.S.
Bosques y arbustales templados y templado-fríos	Total	B	7	51-537	362	70.5
		M	29	111-1304	631	56.7
		A	26	562-1670	1065	51.1
		T	91	51-1670	769	37.7
	Precipitación < 1000 mm	B	4	51-537	385	114.4
		M	19	255-779	472	39
		A	13	650-1670	1125	84.3
		T	55	51-1670	690	50.6
	Precipitación > 1000 mm	B	2	383-451	417	34
		M	8	870-1304	1048	55.4
		A	4	742-1171	1013	96.7
		T	24	383-1638	913	57
	Caducifolios	M	6	440-1224	944	111.9
		A	19	742-1670	1122	56.4
		T	43	250-1670	946	46.8
	Perennifolios Total	B	7	51-537	362	70.5
		M	23	111-1304	550	54.4
		A	7	562-1171	902	87.4
		T	7	562-1171	902	87.4
	Perennifolios templados	M	1	-	1304	-
		A	5	562-1171	962	108.9
		T	12	562-1638	956	90.9
	Perennifolios Boreales	B	7	51-537	362	70.5
		M	20	111-989	520	48.6
		T	27	51-898	479	42
	Perennifolios Chaparrales	M	2	450-490	470	20
		T	7	92-1056	477	124.2
	Perennifolios Mediterráneos	A	2	650-852	751	101

CPS: Capacidad productiva de los suelos: B: baja: M: media: .A: alta: 't': total: n: número de datos: E/S.: error estandard.

$X_{1,2}$ son variables binarias artificiales:

$X_1 = 1, X_2 = 0$ para CPS baja

$X_1 = 0, X_2 = 1$ para CPS media

$X_1 = X_2 = 1$ para CPS alta

E_{1-3} son variables artificiales de rango continuo:

$E_1 = E, E_2 = E_3 = 0$ para CPS baja

$E_2 = E, E_1 = E_3 = 0$ para CPS media

$E_1 = E, E_1 = E_2 = 0$ para CPS alta

Cuando las tres intercepciones resultantes no son estadísticamente diferentes las variables artificiales X_1 y X_2 se excluyen de las ecuaciones, resultando en una única ordenada al origen.

Se obtuvieron unidades homogéneas por superposición de mapas climáticos (Budiko 1963), de grandes unidades de suelos (FAO y UNESCO 1971, 1976) y de vegetación (UNESCO 1.981, Morello, en prensa y Burkart et al., en prensa) a escala 1:10⁷, a las que se le asignaron valores de PPNA según las estimaciones de regresión (ecuac. 15, Tabla 3; ecuac. 18, Tabla 4; ecuac. 23, Tabla 5 y ecuac. 35, Tabla 6), corregidos por factores edáficos. Estos factores de corrección (varían entre 1.3 y 0.7) se estimaron tomando en cuenta los resultados de las regresiones y discusiones con expertos y se corroboraron con los descriptos por Buringh et al. 1975. Las superficies se midieron con una grilla de 1 mm².

Los valores de superficie de los grandes biomas para el globo se obtuvieron de Whittaker y Likens (1975).

Resultados

Los resultados principales indican que las zonas tropicales y subtropicales son más productivas que las templadas y templado-frías (Tabla 1); la proporción de la PPNA entre ambas zonas es 2.6 para pastizales y 1.4 para bosques. Sin embargo, cuando las condiciones hídricas limitan el crecimiento de los pastizales (precipitación menor de 350 mm), la proporción es 1.0. Cuando la comparación entre bosques se restringe a bosques templados (excluyendo bosques boreales, mediterráneos y chaparrales) la proporción de PPNA de bosques tropicales y subtropicales a bosques templados y templado-fríos disminuye de 1.4 a 1.1 (Whittaker y Likens (1975) encontraron valores de 1.2 y 1.5 respectivamente). Estos resultados sugieren que en promedio la PPNA de los bosques tropicales y subtropicales no es mucho mayor que la de los bosques templados.

La capacidad productiva de los suelos (CPS) afecta la PPNA en dos de los grupos de datos; en los pastizales tropicales y subtropicales y en los bosques templados y templado-fríos, la PPNA de lugares con CPS alta es, en promedio, tres veces superior a la de lugares con CPS baja. No existe información suficiente acerca de los bosques tropicales y subtropicales, y a este nivel global de análisis la CPS no parece tener un efecto claro en los pastizales templados y templado-fríos, en su mayoría de CPS buena a media.

Modelos globales de productividad primaria neta aérea (PPNA)

Las variables relacionadas al uso del agua (evapotranspiración y precipitación) se relacionan en forma significativa con la PPNA (ecuac. 1-2 y 8-9, Tabla 2). A este nivel global del análisis, ni la temperatura ni la longitud del período de crecimiento agregan, como variables independientes explícitas, información significativa. La inclusión del tipo de ecosistema mejoró significativamente el ajuste ($P < 0.001$ ecuac. 3 y 10, Tabla 2), mientras que la capacidad productiva de los suelos (CPS) mejoró el ajuste cuando usada en conjunción con la precipitación ($P < 0.05$ ecuac. 11, Tabla 2), pero no cuando se combina a la evapotranspiración ($P < 0.75$, ecuac. 4, Tabla 2); esto se debe principalmente a la dispersión de los datos de la PPNA correspondientes a lugares con alta CPS ($r^2 = 0.4$ en ecuac. 7 y 14, Tabla 2).

Modelos específicos de productividad primaria neta aérea (PPNA)

La significancia de cada parámetro climático, de las condiciones edáficas y en un caso la edad

Tabla 2. Relaciones de la productividad primaria neta aérea en función de condiciones climáticas vegetacionales y edáficas.

Table 2. Relationships between aboveground net primary productivity and climate, vegetation and soil conditions.

Variables Independientes			Regresión	n	r ²	ES	P	Parámetros		
Clima	CPS	TE						a	b	c
etr	no	no	1 Lineal simple	56	0.57	260	0.001	72	0.698	-
etr	no	no	2 Exponencial	56	0.58	256	-	2298	0.428	-
etr	no	si	3 Lineal múltiple	56	0.85	163	0.001	(3)		
etr	si	no	4 Lineal múltiple	52	0.54	277	0.001	(4)		
etr	B	no	5 Lineal simple	8	0.84	173	0.005	159	0.55	-
etr	M	no	6 Lineal simple	19	0.56	300	0.001	39	0.795	-
etr	A	no	7 Lineal simple	24	0.40	227	0.001	-67	0.905	-
pp	no	no	8 Lineal simple	148	0.45	308	0.001	213	0.427	-
pp	no	no	9 Exponencial	148	0.52	287	-	1409	0.722	-
pp	no	si	10 Lineal múltiple	148	0.64	256	0.001	(10)		
pp	si	no	11 Lineal múltiple	87	0.47	315	0.001	(11)		
pp	B	no	12 Lineal simple	13	0.86	144	0.001	158	0.289	-
pp	M	no	13 Lineal simple	30	0.76	206	0.001	66	0.540	-
pp	A	no	14 Logística	44	0.40	344	-	849	86	0.01

Notas: Variables independientes (x); etr: evapotranspiración real media anual; pp: precipitación media anual; CPS: capacidad productiva de los suelos (como en Tabla 1); TE: tipo de ecosistema; n: número de datos; r²: coeficiente de determinación; ES: error standard; Funciones: Lineal simple, PPNA= a + b x. Exponencial PPNA = a (1 - e^{-(bx/1000)}). Logística PPNA = a/(1+be^{-cx}). Lineal múltiple: (3) PPNA = 385-356 X₁ +266 X₂ -335 X₃ + 0.553 etr₁ + 0.361 etr₂ +0.924 etr₃ +0.428 etr₄; significativamente diferente del modelo simple (P<0.001). (4) PPNA = 230-72 X₁ -191 X₂ +0,550 etr₁ +0,795 etr₂ +0,902 etr₃; no significativamente diferente del modelo simple con el mismo n (P<0.75). (10) PPNA = 138-104 X₁ +548 X₂ -55 X₃ +0,514 pp₁ +0,230 pp₂ +0,244 pp₃ +0,140 pp₄; significativamente diferente del modelo simple (P<0,001). (11) PPNA = -80+238 X₁ +149 X₂ +0,289 pp₁ +0,535 pp₂ +0,453 pp₃; significativamente diferente del modelo simple con el mismo n (P < 0,05).

se controló en modelos múltiples específicos para cada tipo de ecosistema a fin de verificar la linealidad supuesta en los modelos múltiples globales.

a) *Pastizales tropicales y subtropicales*. La linealidad fue corroborada en los modelos en función de la evapotranspiración y la precipitación (ecuac. 15-16, Tabla 3; Figura 1). Ni la temperatura ni la longitud del período de crecimiento agregan información relevante ya sea en los modelos no lineales o múltiples. Sólo para los casos en que se contaba con datos de precipitación hubo suficiente información para incluir la CPS, que resultó tener un efecto altamente significativo (ecuac. 17, Tabla 3, $P < 0.001$).

b) *Paslizales templados y templado fríos*. Los modelos lineales de la PPNA en función de la evapotranspiración y la precipitación son los únicos estadísticamente significativos (ecuac. 18 y 20, Tabla 4, Figura 2). Las diferencias con los modelos no lineales son prácticamente inexistentes en el primer caso y muy pequeñas en el segundo (ecuac. 19 y 21, Tabla 4). Otros parámetros climáticos no son significativos; tampoco lo es la CPS (contamos con sólo 2 datos con CPS baja y no hay diferencias notables entre los valores con CPS alta y media).

c) *Bosques tropicales y subtropicales*. Las ecuaciones lineales de la PPNA con las variables relacionadas al uso del agua no son significativas ($P = 0.10$ ecuac. 22 y 24, Tabla 5). Los modelos no lineales (ecuac. 23 y 25, Tabla 5; Figura 3) aumentan la correlación y disminuyen los errores de la estimación. Ni la temperatura ni la longitud de la estación del crecimiento son relevantes. Esto es así tanto para los modelos simples como combinados con varios parámetros climáticos.

d) *Bosques y arbustales templados y templado fríos*. Los modelos climáticos simples lineales no explican adecuadamente la variación de la PPNA; las funciones no lineales aumentan moderadamente la correlación (ecuac. 26-27, 31-32 36, Tabla 6). La inclusión de la CPS en los modelos simples es significativa ($P = 0.05$, ecuac. 28; y $P = 0.001$, ecuac. 33, Tabla 6). La inclusión de la temperatura en estos modelos no tiene efecto significativo. Cuando los datos correspondientes a lugares con alta CPS se excluyen de las regresiones, los ajustes mejoran (ecuac. 29-30, 34-35 y 38, Tabla 6). Probablemente una clasificación más detallada de la CPS mejoraría los resultados.

Tabla 3. Relaciones de la productividad primaria neta aérea en función de condiciones climáticas y edáficas en pastizales tropicales y subtropicales.

Table 3. Relationships between aboveground net primary productivity and climate and soil conditions in tropical and subtropical grassland.

Variables Independientes		Regresión	n	r ²	FS	P	Parámetros	
Clima	CPS						a	b
etr	no	15 Lineal simple	15	0.82	115	0.001	29	0.553
pp	no	16 Lineal simple	51	0.60	202	0.001	34	0.514
pp	si	17 Lineal múltiple	22	0.82	149	0.001	(17)	

Notas: Referencias como en Tabla 2. * Por falta de datos no se analizó el efecto de la (TS). Las ecuaciones 15 y 16 se derivan de las funciones múltiples 3 y 10 de tabla 2. (17) $PPNA = -117 + 0.428 pp_1 + 0.626 pp_2 + 0.964 pp_3$; significativamente diferente del modelo simple con el mismo n ($P < 0.001$).

El mismo tipo de análisis llevado a cabo sólo con los datos de bosques perennifolios mejora la capacidad predictiva de los modelos (ecuac. 39-47, Tabla 6, Figura 4); la PPNA de bosques caducifolios exhibe una tendencia creciente significativa con la edad, en particular cuando se incluyen sólo bosques de menos de 100 años (ecuac. 48-49, Tabla 6). La inclusión de variables climáticas en este último caso no mejoró el ajuste.

Tabla 4. Relaciones de la productividad primaria neta aérea en función de condiciones climáticas en pastizales templados y templado-fríos.

Table 4. Relationships between aboveground net primary productivity and climatic conditions in temperate and cold-temperate grassland.

Variables Independientes Clima	Regresión	n	r ²	ES	P	Parámetros	
						a	b
ctr	18 Lineal simple	22	0.55	67	0.001	51	0.428
ctr	19 Exponencial	22	0.56	66	-	564	1.303
pp	20 Lineal simple	34	0.48	95	0.001	83	0.340
pp	21 Exponencial	34	0.51	92	-	450	1.897

Notas: Referencias como en Tabla 2. * Por falta de datos no se analizó el efecto de la CPS. Las ecuaciones 18 y 20 se derivan de las funciones múltiples 3 y 10 de tabla 2.

Tabla 5. Relaciones de la productividad primaria neta aérea en función de condiciones climáticas en bosques tropicales y subtropicales

Table 5. Relationships between aboveground net primary productivity and climatic conditions in tropical and subtropical forests.

Variables Independientes Clima	Regresión	n	r ²	ES	P	Parámetros		
						a	b	c
ctr	22 Lineal simple	7	0.50	171	0.10	651	0.361	-
ctr	23 Logística	7	0.97	46	-	1247	1814	0.01
pp	24 Lineal simple	12	0.29	373	0.10	686	0.230	-
pp	25 Logística	12	0.63	284	-	1315	4974	0.01

Notas: Referencias como en Tabla 2. * Por falta de datos no se analizó el efecto de la CPS. Las ecuaciones 22 y 2-1 se derivan de las funciones 3 y 10 de tabla 2.

Tabla 6. Relaciones de la productividad primaria neta aérea en función de condiciones climáticas, edáficas y bióticas en bosques y arbustales templados y templado-fríos.

Table 6. Relationships between aboveground net primery productivity and climatic, edafic and biotic conditions in temperate and cold-temperate forests.

Variables Independientes		Regresión	n	r ²	ES	P	Parámetros		
Clima	CPS						a	b	c
etr	no	26 Lineal simple	13	0.22	353	0.25	326	0.973	-
etr	no	27 Logística	13	0.41	322	-	1041	24	0.01
etr	Si	28 Lineal múltiple	14	0.61	315	0.05	(28)	-	-
etr	B-M	29 Lineal simple	9	0.44	279	0.05	102	0.991	-
etr	B-M	30 Semilogarítmica	9	0.56	250	0.025	-2445	1149	-
pp	no	31 Lineal simple	52	0.13	357	0.01	615	0.228	-
pp	no	32 Logística	52	0.44	289	-	1006	111	0.01
pp	si	33 Lineal múltiple	29	0.63	274	0.005	(33)	-	-
pp	B-M	34 Lineal simple	13	0.65	237	0.001	203	0.433	-
pp	B-M	35 Semilogarítmica	13	0.76	197	0.001	-2576	1106	-
t	no	36 Beta	47	0.43	301	-	3360059	5.795	5.853
t	si	37 Lineal múltiple	28	0.66	256	0.001	(37)	-	-
t	B-M	38 Lineal simple	13	0.58	257	0.05	410	51.739	-
PERENNIFOLIOS									
etr	no	39 Lineal simple	7	0.79	157	0.01	-138	1.553	-
etr	no	40 Semilogarítmica	7	0.72	140	0.025	1.989	0.0015	-
pp	no	41 Lineal simple	23	0.43	312	0.001	309	0.362	-
pp	no	42 Semilogarítmica	23	0.57	270	0.001	-2305	1024	-
pp	si	43 Lineal múltiple	13	0.77	218	0.005	(43)	-	-
pp	B-M	44 Semilogarítmica	9	0.82	174	0.001	-2520	1076	-
t	no	45 Beta	21	0.45	327	-	2844483	6.041	5.421
t	si	46 Lineal múltiple	13	0.89	174	0.005	(46)	-	-
t	B-M	47 Lineal simple	9	0.82	173	0.001	390	67.228	-
CADUCIFOLIOS									
Edad		48 Logística	25	0.54	219	-	1107	17.562	0.797
Edad (< 100 años)		49 Semilogarítmica	16	0.69	221	0.001	2.423	0.008	-

Notas: Igual a Tabla 2. t = temperatura media anual. las ecuaciones 26 y 31 se derivan de las funciones múltiples 3 y 10 de tabla 2. neta: PPNA = $a \times T^b \times (1-T)^c$ donde $T = (x-15)/15$. Semilogarítmica: PPNA = $a + b \log x$ (ecuaciones 30, 35, 42 y 44); Log PPNA = $a + b x$ (ecuaciones 40 y 49). (28) PPNA = $260 + 0.403 \text{etr}_{(1)} + 0.831 \text{etr}_{(2)} + 1482 \text{cir}_{(3)}$. Significativamente diferente del modelo o lineal simple mn el mismo n (P = 0,05). (33) PPNA = $-655 + 909 X_1 + 948 X_2 - 0.217 \text{pp}_{(1)} + 0.403 \text{pp}_{(2)} - 0.093 \text{pp}_{(3)}$. Significativamente diferente del modelo lineal simple con el mismo n (P = 0,01). (37) PPNA = $-745, 1114 X_1 + 1214 X_2 + 39.927, t_{(1)} 47.329 t_{(2)} - 58.990 t_{(3)}$. (43) PPNA = $278 + 1.188 \text{pp}_1 + 0.388 \text{pp}_2 + 0.474 \text{pp}_3$. No significativamente diferente del modelo lineal simple con el mismo n (P = 0.50). (46) PPNA = $-766 + 1134 X_1 + 1188 X_2 + 39.927 t_1 + 70.083 t_2 + 65.280 t_3$.

La productividad primaria neta aérea en los ambientes terrestres latinoamericanos

La PPNA es alta a moderada ($>800 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) en aproximadamente el 40% de la superficie latinoamericana; estas áreas cubren la mayor parte de las zonas boscosas tropicales y subtropicales, y pequeñas áreas de bosques templados, y generan cerca del 72% de la producción anual (Tabla

7). La PPNA es moderada a baja (400-800 g.m⁻².año⁻¹) en el 26% de la superficie e incluye la mayor parte de los bosques templados, los bosques tropicales y subtropicales secos y los pastizales; producen el 22% de la producción anual. La PPNA es baja (<400 g.m⁻².año⁻¹) en el 20% de la superficie (zonas áridas y semiáridas) donde se genera el 6% de la producción anual. El resto de la superficie (14%) está cubierta por cultivos, a veces acompañados por ganadería.

Discusión y Conclusiones

La productividad primaria neta aérea (PPNA) y el ambiente. Rosenzweig (1968) relaciona la productividad con la evapotranspiración, una variable que considera simultáneamente los efectos de la radiación, el agua y la temperatura, pero su modelo no se ajusta a datos más recientes. Lieth (1973, 1975, 1984) relaciona la productividad con la precipitación o la temperatura en dos modelos simples (frecuentemente utilizados en la estimación de la productividad regional) que sobreestiman la productividad cuando se incluyen por ejemplo datos recientes de bosques templados (De Angelis et al. 1981) y tropicales (Brown y Lugo 1982). Nuestros resultados elaborados con una base de datos más amplia, indican que sólo la evapotranspiración y la precipitación son estadísticamente significativas. A este nivel global de análisis ni la temperatura ni la longitud del período de crecimiento son estadísticamente relevantes (a pesar que ambas guardan una relación teórica con la evapotranspiración). Es probable que se necesiten datos más detallados de estos dos parámetros. Por ejemplo, datos de temperatura durante la estación del crecimiento y/o durante el año anterior podrían mejorar los resultados. Por otro lado, aunque la longitud del período de crecimiento es una variable integradora, su efecto puede resultar oscurecido por el hecho de que generalmente se la mide como un único período, cuando en realidad pueden existir varios períodos cortos de crecimiento fuera de la estación principal (sobre todo en latitudes medias y bajas, es decir en la mayor parte de América Latina).

Tabla 7. Productividad primaria neta aérea y producción anual en los grandes biomas latinoamericanos.
Table 7. Aboveground net primary productivity and production in Latin American biomes.

Rango de PPNA	Bosques y arbustales tropicales y subtropicales		Bosques y arbustales templados y templado-fríos		Sabanas y pastizales tropicales y subtropicales		Pampas		Páramo		Desiertos y semi-desiertos	
	% S	% P	% S	% P	% S	% P	% S	% P	% S	% P	% S	% P
> 1000	46	47										
800-999	29	24	3	< 1								
600-799	6	4	43	< 1	15	2					< 1	< 1
400-599	13	6	45	< 1	83	8	93	2	100	< 1	2	< 1
200-399	5	1	6	< 1	< 2	< 1	7	< 1			32	2
< 200	< 1	< 1	3	< 1							66	2
Total	10.7*	82	0.4*	2	2.5*	10	0.4*	22	0.1*	< 1	3.3*	4

* En millones de Km². PPNA en g.m⁻².año⁻¹. Producción total: 12.7x10⁹ Ton/año. % S: Porcentaje del bioma en superficie. % P Porcentaje de la producción

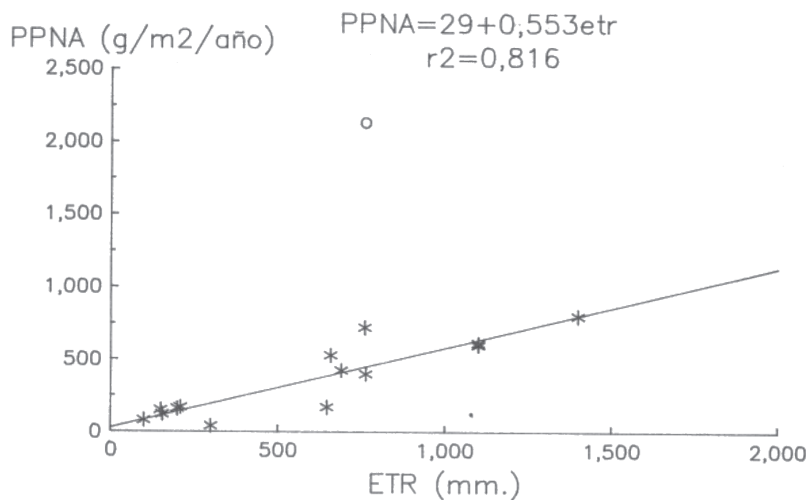


Fig. 1. Productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la evapotranspiración anual (ETR) en pastizales tropicales y subtropicales (o= dato fuera de la tendencia).

Fig. 1 Aboveground net primary productivity (PPNA) in relation to annual evapotranspiration (ETR) in tropical and subtropical grassland (o= statistical outlier).

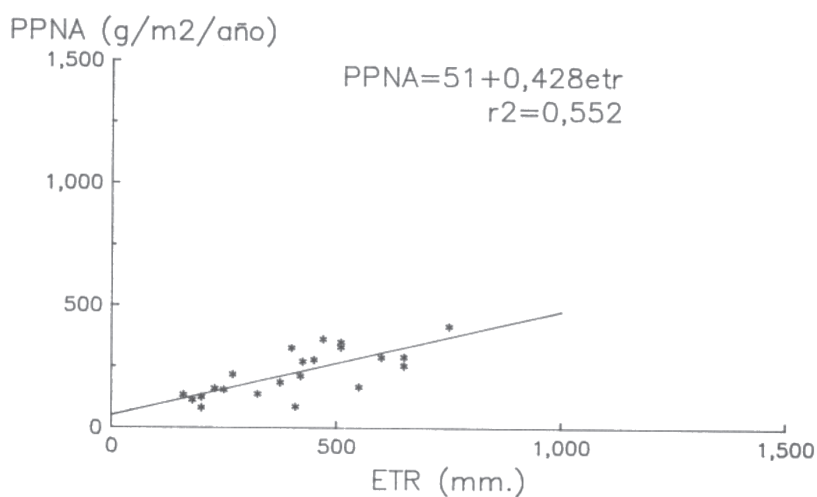


Fig. 2. Productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la evapotranspiración anual (ETR) en pastizales templados y templado-frios.

Fig. 2. Aboveground net primary productivity (PPNA) in relation to annual evapotranspiration (ETR) in temperate and cold-temperate grassland.

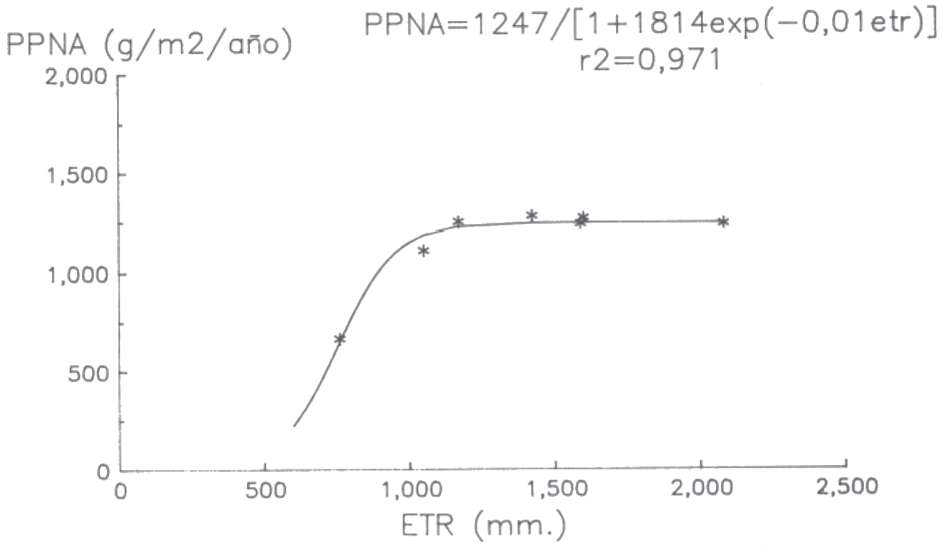


Fig. 3. Productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la evapotranspiración anual (ETR) en bosques tropicales y subtropicales.

Fig. 3. Aboveground net primary productivity (PPNA) in relation to annual evapotranspiration (ETR) in tropical and subtropical forest

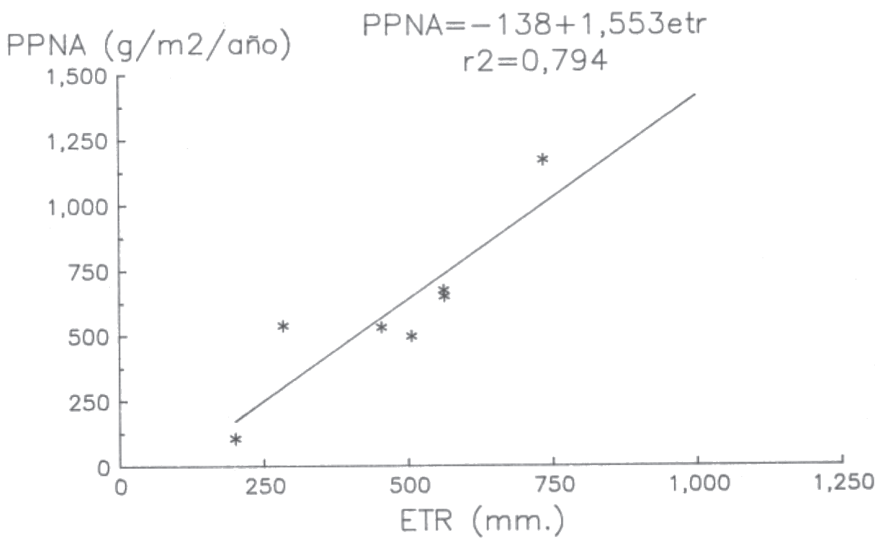


Fig. 4. Productividad primaria neta aérea (PPNA) en función de la evapotranspiración anual (ETR) en bosques perennitios templado, y templado-fríos.

Fig. 4. Aboveground net primary productivity (PPNA) in relation to annual evapotranspiration (ETR) in temperate and cold-temperate evergreen forest.

La PPNA a nivel global se predice más adecuadamente con el modelo lineal múltiple que considera la evapotranspiración y el tipo de ecosistema. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Wcbb et al. (1978) para 20 ecosistemas norteamericanos ($r^2=0.99$): bosques, praderas y desiertos fríos, y desiertos cálidos. Las principales diferencias con nuestros resultados se dan en los ajustes para bosques. Wcbb et al. (1978) ajustan una regresión lineal horizontal para cuatro bosques (caducifolios y de alta CPS) y concluyen que en bosques Ja PPNA es independiente de la evapotranspiración. Sin embargo, el agregado de más datos con un rango de evapotranspiración mayor muestra una gran dispersión de los datos de la PPNA relativa a la evapotranspiración, lo cual oscurece los resultados y requiere, como se verá más adelante, un análisis más detallado.

No contamos con suficiente información edáfica para incluir la CPS en el modelo combinado de la PPNA en función de la evapotranspiración y el tipo de ecosistema. Los resultados del modelo múltiple en función de la evapotranspiración y la CPS indican que esta última variable no es estadísticamente relevante. Esto se debe, como se mencionó en los resultados, a la gran dispersión de los datos con CPS alta (los ajustes mejoran cuando estos datos se excluyen), lo cual sugiere una clasificación más detallada de este parámetro. Gran parte de esa variabilidad es atribuible a la contribución de los datos de bosques templados y templado-fríos, que son los que presentan la más baja correlación lineal entre la productividad y la evapotranspiración. En cambio, el modelo múltiple de la precipitación y la CPS, elaborado con un mayor número de datos distribuidos en un rango de precipitación amplio, es estadísticamente significativo e indica que la productividad aumenta con el aumento de la CPS. Es interesante que el incremento de la PPNA por unidad de aumento de evapotranspiración (pendientes de las ecuac. 5, 6 y 7, Tabla 2) aumenta con la CPS. Esto se repite, parcialmente (ecuac. 12 y 13, Tabla 2) en el caso de la precipitación (la pendiente de la regresión lineal para CPS alta, no presentada en la Tabla 2, es de 0.453).

La información disponible indica que la evapotranspiración y la precipitación son las variables que más influyen la variación de la PPNA en los pastizales tropicales y subtropicales. Singh y Joshi (1979) concluyen que no existe una relación significativa entre la PPNA y la precipitación dado que los pastizales tropicales pueden representar diferentes estadios sucesionales. De hecho los resultados preliminares de este trabajo fueron similares a los obtenidos en Singh y Joshi (1979), pero el análisis de datos fuera de la tendencia ("outliers" estadísticos) motivó la exclusión de 5 datos de la India (incluidos también en el análisis de Singh y Joshi) que se alejaban claramente de la tendencia general. Además el modelo múltiple que incluye la CPS exhibe una correlación relativamente alta; es decir, precipitación y CPS influyen significativamente en la variación de la PPNA, mientras que la inclusión de otros parámetros climáticos no mejora el ajuste.

En los pastizales templados y templado-fríos, la PPNA aumenta linealmente con la precipitación y la evapotranspiración, únicas variables estadísticamente significativas. Estos resultados son coincidentes con los presentados por Sala et al. (1988), Sims y Singh (1978) y Sims y Coupland (1979) en praderas americanas, aunque los últimos autores encontraron que a partir de los 5011 mm de precipitación anual la PPNA se mantiene constante; sin embargo, nuestro modelo exponencial que representa dicha situación, no es estadísticamente más adecuado que el lineal. Wcbb et al. (1978) ajustan los datos de Sims y Singh (1978) a un modelo exponencial en función de la evapotranspiración, sugiriendo que en praderas en condiciones de alta disponibilidad de agua no pueden capitalizar el agua adicional disponible. Según nuestros resultados, sin embargo, el modelo exponencial tampoco es significativamente mejor que el lineal. La información disponible sugiere que ambos tipos de pastizales en condiciones de alta disponibilidad de agua podrían capitalizar el agua adicional.

Aunque la escasez de datos de bosques tropicales y subtropicales hace que nuestros resultados sean tentativos, estos sugieren que las variables relacionadas al uso del agua son las únicas significativas. El modelo logístico indica un incremento rápido de la PPNA hasta un punto en el que se hace independiente de la disponibilidad de agua, posiblemente debido a la operación de otros factores limitantes del crecimiento.

Contrariamente a las expectativas, la PPNA de bosques templados y templado-fríos no se relaciona significativamente con las variables climáticas, sugiriendo la conveniencia de elaborar una clasificación de CPS más detallada o de incluir en los modelos factores bióticos, tales como la duración de las hojas. De hecho, los modelos correspondientes a bosques perennifolios exhiben una correlación alta de la PPNA con la precipitación, evapotranspiración y temperatura, pero no con la edad. Los problemas de ajuste se dan en los bosques caducifolios (la mayor parte con CPS alta); en estos la edad es la única variable significativa, y sólo cuando se consideran los bosques jóvenes (< 100 años). Esto podría contribuir a explicar el hecho llamativo que la dispersión de los datos de la PPNA en función de la evapotranspiración es mayor para los suelos de CPS alta que para los otros suelos. Los modelos propuestos por varios autores (Webb et al. 1978, O'Neill y De Angelis 1981) no son estadísticamente significativos para nuestro conjunto de datos (que incluye el de ellos).

Eficiencia en el uso del agua. La eficiencia en el uso del agua (EUA), el cociente entre la PPNA y la evapotranspiración, relaciona la energía acumulada para las funciones del ecosistema con un componente importante del ciclo hidrológico; la EUA es un parámetro valioso para comparar ecosistemas de ambientes diversos (Le Houérou 1984), y se ha comprobado que depende de factores climáticos, edáficas y del tipo y estado de alteración de la vegetación (Le Houérou 1984, Fisher y Turner 1978, Sims y Singh 1978). Nuestros resultados indican que los bosques templados y templado-fríos exhiben en promedio la mayor EUA, y también el mayor rango (Rango: 0.26 2.80, Media = 1.29); los valores promedios de la EUA decrecen según las condiciones edáficas (Rango: 1.15 2.80, 0.50 2.45 y 0.26 1.89, Media: 2.04, 1.17 y 0.93 para CPS alta, media y baja respectivamente). La EUA en los bosques tropicales y subtropicales es en promedio algo menor (Rango 0.60 1.19, Media: 0.89). Le siguen en orden decreciente los valores de la EUA correspondientes a pastizales tropicales y subtropicales, que exhiben un rango muy amplio (Rango 0.14 1.78, Media 0.63) con los valores promedios de la ELDA decrecientes según las condiciones edáficas (Rango 0.41 1.78, 0.25 0.70 y 0.25 0.83, Media 0.83, 0.51 y 0.57 para CPS alta media y baja respectivamente). Los pastizales templados y templado-fríos exhiben los valores menores de EUA (Rango 0.21 0.84, Media = 0.57). De acuerdo a nuestros resultados la EUA depende del tipo de ecosistema y de las condiciones edáficas; en todos los casos la variabilidad dentro de los grupos de datos es alta, y no se ha encontrado una relación clara entre la EUA y la evapotranspiración o la precipitación, excepto por el hecho de que la mayor parte de las comunidades con alta EUA se concentran en los rangos intermedios de evapotranspiración (o precipitación). Esto es coincidente con los resultados de Singh y Joshi (1979) y algunos de los de Le Houérou (1984). Sims y Singh (1978), en cambio, encontraron que la EUA se relaciona con la precipitación anual y la precipitación durante la estación de crecimiento, que tienen efectos opuestos. Es probable entonces que la variabilidad de nuestros datos disminuyera si se consideraran otros parámetros climáticos en conjunción con los aquí tratados.

Producción primaria aérea en América Latina. La producción primaria neta aérea para el globo es de aproximadamente 70×10^9 ton/año (PPNA promedio de bioma \times superficie de bioma), y América Latina produce el 19%. La producción de sus bosques tropicales y subtropicales (10.4×10^9 ton/año) es el 40% de la producción global de este tipo de bioma. La producción de sus pastizales y sabanas tropicales y subtropicales (1.3×10^9 ton/año) representa el 12% de la producción mundial de este tipo de biomas. Para los otros biomas aquí considerados la contribución de América Latina es menor que el 10%.

Agradecimientos. Los autores expresan su agradecimiento a: E. Rapoport, J. Rabinovici y R. Maronna por sus consejos y críticas. A. Marcolin, R. Ortiz, L. Sancholuz y N. Gazia por la clasificación de las condiciones edáficas. M. Bertiller, G. Defosse. A. Lugo, P. Medina, C. Merino, C. Montaña, P. Sims y A. Soriano por su aporte de datos de productividad. J. Burgos por proveer el mapa de evapotranspiración. M. Gross por su programación en computadora y A. Dezzotti por su ayuda en el procesamiento de los datos. Esta investigación es parte del proyecto "Prospección Ecológica de América Latina" financiado por la Universidad de las Naciones Unidas y el CONICET de Argentina.

Bibliografía

- Barnett, V. y T. Lewis. 1978. *Outliers in Statistical Data*. John Wiley y Sons, New York. 365 pgs.
- Bourlière, F. y M. I ladley. 1970. The Ecology of Tropical Savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:125-152.
- Brown, S. y A.E. Lugo. 1982. The Storage and Production of Organic Matter in Tropical Forests and their Rote in the Global Carbon Cycle. *Biotropica* 14:161-187.
- Budyko, M.I. 1963. Atlas Tjeplobogo Balansa Zemnogo Shara. Moscu-Leningrado.
- Buringh, P., I.L.D.J. van Heemst y G.J. Staring. 1975. Computation of the Absolute Maximum Food Production of the World. *Aft. Bodemkunde en Geologic. Landbouwhogeschool, Wageningen.* 59 págs.
- Burkart, R., B. Marchetti y J. Morello. En Prensa. *Grandes Ecosistemas de México y América Central*. Cap. 2. En: G.C. Gallopin et al. Eª prensa.
- Cannell, M.G.K. 1982. *World Forest Biomass and Primary Production Data*. Academic Press, London. 391 págs.
- Coupland, R.T. (Compilador). 1979. *Grassland Ecosystems of the World*. Cambridge University Press, Cambridge. 401 págs.
- Chapman, S.B. 1976. Production Ecology and Nutrients Budgets. Pigs. 157-228. *En: "Methods in Plant Ecology"*, S.B. Chapman (Compilador). Blackwell Scientific Publ., London. 536 pgs.
- De Angelis, D.L., R.H. Gardner y H. Shugart. 1981. Productivity of Forest Ecosystems Studies During the IBP: The Woodland Data Set. Pigs. 587-672. *En: D.E. Reichle 1981.*
- Draper, N.R. y H. Smith. 1968. *Applied Regression Analysis*. Wiley, New York. 407 pgs.
- FAO y UNESCO. 1971. *Soil Map of the World. South America. Vol. IV*. FAO, UNESCO, Paris. 193 pgs.
- FAO y UNESCO. 1976. *Mapa Mundial de Suelos. México y América Central. Vol. 111*. FAO, UNESCO, Paris. 104 pgs.
- Fischer, R.A. y N.C. Turner. 1978. Plant Productivity in the Arid and Semiarid Zones. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 29:277-317.
- Gallopin, G.C., I.A. Gómez y M. Winograd (Compiladores). En prensa. *El Futuro Ecológico de un Continente: Una Visión Perspectiva de América Latina*. United Nations University Press, Tokyo.
- Galoux, A., P. Benecke, G. Gietl, H. Lager, C. Kayser, O. Kiele, K.R. Knoer, C.E. Murphy, G. Schnock y T.R. Sinclair. 1981. Radiation, Heat, Water and Carbon Dioxide Balances. Pigs. 87-204. *En: D.E. Reichle 1981.*
- Gómez, I.A., G.C. Gallopin y M. Gross. 1982. Modelos de la Productividad Primaria Neta de Zonas Tropicales. *Ecología Argentina* 7:1-16.
- Le Houdrou, H.N. 1984. Rain Use Efficiency: A Unifying Concept in Arid-land Ecology. *J. Arid Environ.* 7:213-247.
- Lieth, H. 1973. Primary Production: Terrestrial Ecosystems. *Human Ecology* 4:303-332.
- Lieth, H. 1975. Modelling the Primary Productivity of the World. Pigs. 237-283. *En: H. Lieth y R.H. Whittaker. 1975.*
- Lieth, H. 1984. Biomass Pools and Primary Productivity of Natural and Managed Ecosystems Types in a Global Perspective. Pigs. 7-14. *En: Options Méditerranéennes. Centre International de Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes. Workshop Agroecology, Zaragoza, 166 pgs.*
- Lieth, H. y R.H. Whittaker. 1975. *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer Verlag, New York. 339 pgs.
- Martin, F.F. 1968. *Computer Modelling and Simulation*. John Wiley, New York. 331 pgs.
- McNaughton, S.J., M. Oosterheld, D.A. Frank y K.J. Williams. 1989. Ecosystem-level Patterns of Primary Productivity and Herbivory in Terrestrial Habitats. *Nature* 341:142-144.
- Medina, E. y G. Sarmiento. 1979. Tropical Grazingland Ecosystems of Venezuela. *Ecophysiological Studies in the Trachypogon Savanna (Central Llanos)*. Pigs. 612-625. *En: UNESCO, UNEP, FAO. 1979.*
- Misra, R. 1979. Tropical Grasslands. Introduction. Pigs. 189-196. *En: R.T. Coupland. 1979.*
- Morello, J. En Prensa. *Grandes Ecosistemas de Sudamérica*. Cap. 1. En: G.C. Gallopin et al. En prensa.
- Murphy, P.G. 1975. Net Primary Productivity in Tropical Terrestrial Ecosystems. Pigs. 217-231. *En: H. Lieth y R.H. Whittaker. 1975.*
- O'Neill, R.V. y D.L. De Angelis. 1981. Comparative Productivity and Biomass Relations of Forest Ecosystems. Págs. 4H-450. *En: D.E. Reichle. 1981.*
- Powell, M.J.D. 1964. An Efficient Method for Finding the Minimum of a Function of Several Variables without Calculating Derivatives. *Computation* 7:155-162.
- Reichle, D.E. 1981. *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge. 683 pgs.
- Rosenzweig, M.L. 1968. Net Primary Productivity of Terrestrial Communities: Prediction from Climatological Data. *Am. Nat.* 102:67-74.
- Sala, O.E., W.J. Parton, L.A. Joyce y W.K. Lauenroth. 1988. Primary Production of the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* 69:40-45.
- Sims, P.L. y R.T. Coupland. 1979. Natural Temperate Grasslands. Producers. Pigs. 49-72. *En: R.T. Coupland. 1979.*
- Sims, P.L. y J.S. Singh. 1978. The Structure and Functioning of the Western North American Grasslands. III. Net Primary Production, Turnover and Efficiencies of Energy Capture and Water Use. *J. Ecol.* 66:573-597.
- Sims, P.L., J.S. Singh y W.K. Lauenroth. 1978. Comparative Structure and Function of Ten Western North American Grasslands. I. Abiotic and Vegetational Characteristics. *J. Ecol.* 66:251-285.
- Singh, J.S. y M.C. Joshi. 1979. Tropical Grasslands. Primary Production. Pigs. 197-218. *En: R.T. Coupland. 1979.*
- Thornthwaite, C.W. 1948. An Approach Toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review* 38:55-94.
- UNESCO. 1981. *Mapa de la Vegetación de América del Sur*. UNESCO, Darantiere Press, Paris. 189 pgs.

- UNESCO, UNEP y FAO. 1978. Gross and Net Primary Production and Growth Parameters. Part I. Págs. 233-248. *En*: "Tropical Forest Ecosystems". UNESCO, UNEP, FAO (Compiladores). Presses Universitaires de France, Vendôme. 683 págs.
- UNESCO, UNEP y FAO. 1979. Phenology and Primary Production. Part I. Págs. 119-145. *En*: UNESCO, UNEP y FAO. 1979. UNESCO, UNEP y FAO (Compiladores). 1979. Tropical Grazingland Ecosystems. Imprimeire de ta Manutention, Mayenne. 655 págs.
- Webb, W.L., S.S. Szarek, W.K. Lauenroth, R.S. Kinerson y M. Smith. 1978. Primary Productivity and Water Use in Native Forest, Grassland, and Desert Ecosystems. *Ecology* 59:1239-1247.
- Whittaker, R.H. y G.E. Likens. 1975. The Biosphere and Man. Págs. 305-328. *En*: H. Lieth y R.H. Whittaker. 1975.