

Factores fisiográficos, edáficos y antrópicos asociados a la heterogeneidad e integridad funcional en comunidades vegetales leñosas en la región noreste de Santiago del Estero.

*Tesis presentada para optar al título de Magíster de la Universidad de Buenos Aires,
Área Recursos Naturales*

Josefina Uribe Echevarria
Ingeniera en Recursos Naturales y Medio Ambiente-Universidad Nacional de La
Pampa- Año 2014

Lugar de trabajo: Estación Experimental Agropecuaria Quimilí-INTA



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires.

COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis

Dardo Rubén López

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Rosario)

Doctor en Biología (Mención en Ecología) (Universidad Nacional del Comahue)

Co-director de Tesis

Ignacio Martín Barberis

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Rosario)

Magister Scientiae en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

PhD, Department of Plant Science (University of Cambridge).

Consejero de Estudios

Martín Oesterheld

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD en Biología (Universidad de Syracuse)

JURADO DE TESIS

JURADO

Esteban Kowaljow

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Biología (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

María Lucrecia Lipoma

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctora en Biología (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Sebastián Aguiar

Licenciado en Ciencias Ambientales (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Para la Pancha y Keta.

Agradecimientos

A Dardo López quien estuvo desde el comienzo, no solo en el tema del presente trabajo de investigación sino en todo momento y más allá de su rol como director, gracias por el apoyo y contención emocional.

A Ignacio Barberis, gracias por guiarme con excelencia, y por los aportes en cada paso en el proceso del trabajo de investigación.

A Martín Oesterheld por su apoyo en ser mi consejero académico de la UBA.

A INTA por solventar mi beca de posgrado.

A Amanda Vizgarra, por su dedicación y acompañamiento en el trabajo de campo y gabinete para el estudio de suelo; como así también el compartir las risas y los miedos.

A Francisco, Luján, Eugenio, Fanny y Lau Cavallero por compartir hermosos momentos durante esta etapa y también por la ayuda en el análisis de datos.

A la Estación Forestal INTA Villa Dolores por prestarme sus espacios de oficina y alojamiento para intercambiar el análisis de datos y estructura de la tesis con mi Director.

Al Licenciado en Edafología Miguel Boetto, ex técnico de la Dirección de Minería de la Provincia de Santiago del Estero por el material de fotos aéreas, carta de suelos y la información brindada.

A la Escuela para Graduados “Ing. Agr. Alberto Soriano” FAUBA.

A mis compañeros, ayudantes de campo Walter, Juan, Lino, Rafael Sebastián y Martín.

A mis directores de beca Marcelo Navall y Guillermo Merletti.

Al personal de Administración de Parques Nacionales, especialmente Julia Bada y guardaparques de Parque Nacional Copo por hacer mas fácil el trabajo a campo.

A mis compañero/as de INTA Quimilí: especialmente Liliana, Clara, Deivid, Gustavo Gil, María Luisa, Mario, que me acompañaron y asesoraron en cada momento para cumplir con los objetivos de este trabajo.

A la Dirección de Bosques de la Provincia de Santiago del Estero y sus trabajadores por brindarme alojamiento en IFIA (Monte Quemado).

A la Comunidad Vilela Lula de La Armonía, Comunidad La Cañada y cada productor que me abrió sus puertas.

A Norma Andolfi, Daniel Ferreyra y Madres Ma. Elena, Isabel y Melisa de la Escuela Secundaria San José de Calasanz de Pampa de los Guanacos por el afecto.

A mi familia, quienes me sostuvieron y tuvieron la mayor de las paciencias para que este trabajo de investigación se lleve a cabo.

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Índice general

Índice general	iv
Índice de Tablas	vii
Índice de Figuras	ix
Abreviaturas y Acrónimos	xii
Resumen.....	xiv
Abstract	xv
Capítulo 1	2
1. 1 Introducción general	2
1.1.1 Factores ambientales asociados a la heterogeneidad.	2
1.1.2 La heterogeneidad de la vegetación de la Ecorregión Chaqueña	4
1.1.3 Atributos de la heterogeneidad de la vegetación: ¿cómo se cuantifican?.....	6
1.1.4 Heterogeneidad de la vegetación y degradación por sobre uso antrópico	8
1.1.5 Estructura de tesis	14
1.2 Materiales y métodos.....	15
1.2.1 Área de estudio	15
1.2.2 Medición a campo.....	19
Capítulo 2.....	25
2.1 Introducción.....	25
2.2 Materiales y métodos.....	29
2.2.1 Características edáficas evaluadas.	29
2.2.2 Medición a campo de variables respuestas.	31
2.2.3 Análisis de datos	32
2.3 Resultados	35
2.3.1 Tipologías de suelo a partir de la descripción de perfiles de suelo según geoforma y posición topográfica.	35
2.3.2 Análisis de componentes principales.	45
2.3.3 Evaluación de las diferencias entre variables fisiográficas y variables edáficas.	47
2.4 Discusión	50

Capítulo 3.....	57
3.1 Introducción.....	57
3.1.2 Ecorregión Chaqueña.....	60
3.2 Materiales y métodos.....	63
3.2.1 Sitios de muestreo.....	63
3.2.2 Variables respuesta evaluadas	63
3.2.3 Medición a campo de características fisonómicas y florísticas de la vegetación.	64
3.2.4 Análisis de datos	69
3.3 Resultados	75
3.3.1 Comunidades definidas a partir de variables fisonómicas.....	75
3.3.2 Análisis de permutaciones múltiples para diferenciar a los grupos fisonómicos en función de la densidad de individuos de especies arbóreas y del área basal.	80
3.3.3 Análisis de permutaciones múltiples para diferenciar a los grupos fisonómicos en función de la cobertura de cada especie leñosa y herbácea.	83
3.3.4 Relación entre atributos fisonómicos florísticos y variables edáficas o con grupos de suelo.	86
3.4 Discusión	89
3.4.1 Caracterización de las comunidades vegetales encontradas a partir de atributos fisonómicos y florísticos.....	89
3.4.2 Relación entre atributos fisonómicos florísticos y variables edáficas o con grupos de suelo.	94
Capítulo 4.....	97
4.1 Introducción.....	97
4.1.1 Cambios en el régimen de disturbios y efectos en la estructura vegetal de un ecosistema.....	97
4.2 Materiales y Métodos	101
4.2.1 Características de tipos de usos antrópicos a partir de variables indicadores.	101
4.2.2 Medición a campo y trabajo de gabinete de variables indicadores de factor de uso.....	101
4.2.3 Análisis de datos	102
4.3 Resultados	106
4.4 Discusión	111
Capítulo 5.....	117

5.1 Introducción.....	117
5.2 Materiales y Métodos	121
5.2.1 Área de Estudio.....	121
5.2.2 Variables a evaluar.....	121
5.2.3 Clasificación de variables evaluadas según funciones ecosistémicas:	124
5.2.4 Medición a campo y trabajo de gabinete de variables respuestas.....	127
5.2.5 Análisis de datos	130
5.3 Resultados	135
5.3.1 Relación entre la heterogeneidad estructural de la vegetación y la simplificación ecológica del ecosistema.	135
5.3.2 Relaciones factores y niveles de uso con simplificación ecológica del ecosistema.	140
5.4 Discusión	145
Capítulo 6.....	154
6 Síntesis y conclusiones finales.	154
Bibliografía	161
Anexo	200
Anexo Capítulo 1.....	201
Anexo Capítulo 3.....	203
Anexo de Capítulo 4.....	206
Anexo de Capítulo 5.....	211

Índice de Tablas

Tabla 1.1: Sitios de muestreo ordenado por paisaje (Este y Oeste), geoforma y posición topográfica (Unidad de paisaje) (Loma y Media Loma), con su ubicación geográfica (Latitud y Longitud).....	21
Tabla 1.2: Total de sitios de muestreo encontrados a campo y luego redefinidos en gabinete	233
Tabla 2.1: Comparación de características edáficas cualitativas y cuantitativas (promedios y error estándar de la media) de los diferentes perfiles de suelo encontrados en los 36 sitios de muestreo de la región noreste de Santiago del Estero	43
Tabla 2.2: Valores promedios y error estándar de variables edáficas para los cuatro grupos de suelo categorizados por sus características fisiográficas de los 35 sitios de muestreos	48
Tabla 3.1: Variables respuesta fisonómicas y florísticas	63
Tabla 3.2: Valores promedios y error estándar de variables fisonómicas y los autovectores del eje principal 1 del PCA	78
Tabla 3.3: Valores promedios y error estándar de densidad de individuos ($n^{\circ} \cdot ha^{-1} > 10$ cm DAP) por especies arbóreas de los grupos de comunidades formadas a partir del cluster	81
Tabla 3.4: Valores promedios y error estándar de área basal ($m^2 \cdot ha^{-1}$) de 11 especies arbóreas dominantes de los grupos de comunidades formadas a partir del cluster.....	82
Tabla 3.5: Valor promedio y error estándar de coberturas de especies leñosas y herbáceas y suelo desnudo sin cobertura leñosa de los grupos de comunidades vegetales constituidos con el análisis cluster	84
Tabla A1.1: Definiciones de Unidad de paisaje, Sitio Ecológico y Comunidad (Anexo).....	201
Tabla A3.1: Constancias de cobertura de especies leñosas y herbáceas de los grupos de comunidades vegetales constituidos con el análisis cluster de la Figura 3.1 (Anexo).....	203
Tabla A4.1: Tipo de Distribución, Modelo, valor de p y R^2 ajustado para las relaciones entre el índice de factor de disturbio y factores de uso como variables explicativas y las variables respuesta estructurales de la vegetación (Anexo).....	206

Tabla A5.1: Tipo de Distribución, Modelo, valor de p y R^2 ajustado para las relaciones entre los índices de heterogeneidad de la vegetación (IHHV e IHVV) como variables explicativas y las variables de respuesta proxys de funciones ecosistémicas (Anexo).	211
Tabla A5.2: Tipo de Distribución, Modelo, valor de p y R^2 ajustado para las relaciones entre el índice de factor de disturbio y factores de uso como variables explicativas y las variables de respuesta proxys de funciones ecosistémicas (Anexo).....	212
Tabla A5.3: Matriz de correlación de Pearson (coeficientes/probabilidades) con las variables respuestas, Índice de Resistencia a la Erosión (IRE), Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (IHHV), Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHVV), Índice de Signos de Erosión (Isde) (Anexo).....	214
Tabla A5.4: Resultado de Modelo lineal Mixto Generalizado para la variable explicativa IHHV y la variable respuesta como proxy de función ecosistémica de Regulación, Renovales total (n° de plantas*ha-1) con factor aleatorio Paisaje (este y oeste). Valor de AIC=547; BIC= 553.....	214.

Índice de Figuras

Figura 1.1: Esquema para evaluar la Complejidad Estructural de la Vegetación en base al Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación leñosa y el Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación leñosa.	8
Figura 1.2: Mapa de ubicación de sitios de muestreo en paisaje del este y oeste en la región noreste de Santiago del Estero	16
Figura 2.1: Esquemas que ejemplifican perfiles de distintos tipos de suelo encontrados en los 36 sitios de muestreo en las distintas geoformas y posiciones topográficas	45
Figura 2.2: Biplot de PCA de variables de respuestas de suelo.....	47
Figura 3.1: Dendrograma de análisis cluster de variables fisonómicas	78
Figura 3.2: Biplot de PCA para las variables de respuestas fisonómicas	80
Figura 3.3: Gráfico de regresión segmentada entre las variables Materia orgánica de suelo (MO) y logaritmo base 10 del Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (IHHV).....	86
Figura 3.4: Grafico Bipartite entrada entre los grupos fisonómicos de las comunidades vegetales y los grupos de Tipologías de Suelo.....	87
Figura 4.1: Biplot de PCA de variables de respuestas de factores de uso	1077
Figura 4.2: Gráficos de Boxplot de las variables proxys de factor de uso	10808
Figura 4.3: Gráfico de Boxplot del Índice de factor de disturbio para cada grupo fisonómico.....	109
Figura 4.4: Curvas de modelos de regresión para Distancia a Aguada como variable explicativa, y como variable respuesta la proporción de cobertura de suelo desnudo.....	110
Figura 5.1: Diagramas boxplot entre grupos fisonómicos para las variables respuesta proxys de funciones ecosistémicas.....	13636
Figura 5.2: Curva de modelo de regresión entre la variable explicativa Índice de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y variable respuesta Renovales Totales y Renovales Tipo III	13737
Figura 5.3: Curva de modelo de regresión entre las variables explicativas Índices de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y Vertical (IHVV) y la variable respuesta Índice de Resistencia a la Erosión (IRE)	13939
Figura 5.4: Curva de modelo de regresión entre las variables explicativas Índices de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y Vertical (IHVV) y las variables respuesta Provisión	

de Madera ($m^2 \cdot ha^{-1}$) y Provisión de forraje (% de cobertura de especies forrajeras).
14040

Figura 5.5: Curva de modelo de regresión entre la variable explicativa Distancia a aguada (m) y las variables respuesta de Renovales total (n° plantas. ha^{-1}) y Mantillo ($kg \cdot ha^{-1}$).....141

Figura 5.6: Curvas de modelo de regresión entre la variable explicativa de factor de uso Distancia a aguada y las variables respuesta Provisión de madera ($m^2 \cdot ha^{-1}$) y Provisión de forraje (% cobertura de especies forrajeras). Curva de modelo entre la variable explicativa el Índice de factor de disturbio (IFD) y la variable de respuesta Provisión de forraje (% cobertura de forrajeras)..... 144

Figura 5.7: Ejemplos de mosaicos de parches de vegetación en una matriz de Interparches (claros) con diferentes niveles de heterogeneidad (Discusión)..... 14949

Figura A1.1: Mapa de suelos (1:150000) para Diagnóstico territorial del Parque Provincial Copo-Santiago del Estero (Abatedaga et al. 1997).....201.

Figura A3.1: Esquema de metodología de muestreo de transecta para variables ambientales y productivas. A: vista en planta; B: en paralelo, dividido en las alturas de cada estrato leñoso..... 205.

Figura A4.1: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias en Proporción de Cobertura de Suelo Desnudo entre los 10 valores más cercanos y los 10 valores más alejados de la variable explicativa “Distancia a la aguada” 210.

Figura A5.1: Gráficos de dispersión entre la variable explicativa (eje x) Índices de Heterogeneidad y las variables respuesta (eje y) Número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa) y Contenido de Materia Orgánica de Suelo (%).....215

Figura A5.2: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y 10 valores más bajos de la variable explicativa IHHV y la variable respuesta de función de regulación216

Figura A5.3: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y 10 valores más bajos de la variable explicativa IHHV e IHVV y la variable respuesta IRE216

Figura A5.4: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y 10 valores más bajos de las variables explicativas de los Índices de Heterogeneidad y la variable respuesta de provisión217

Figura A5.5: Gráficos de dispersión entre las variables explicativa factor de uso y la variable respuesta Número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa)...218

Figura A5.6: Gráficos de dispersión entre las variables explicativa factor de uso y la variable respuesta Contenido de Materia Orgánica en el suelo.....219

Figura A5.7: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más lejanos y 10 valores más cercanos de la variable explicativa Distancia a aguada y las variables respuesta de función de regulación.....220

Figura A5.8: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y los 10 valores más bajos de las variables explicativas Distancia a la aguada e Índice de factor de Disturbio (IFD) y la variable respuesta de provisión221

Figura A5.9: Curva de modelo lineal mixto generalizado entre la variable explicativa (eje x) Índice de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y variable respuesta (eje y) Renovales Totales. Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según paisaje (factor alatorio): puntos rojos (paisaje este) y puntos amarillos (paisaje oeste).....221.

Abreviaturas y Acrónimos

AB: Área basal.

AIC: Criterio de Información de Akaike.

alP: altura de pedestal

AS: área de la sección del surco

BCAyC: Fisonomía Bosque Complejo Alto y Cerrado.

BABAB: Fisonomía Bosque Alto Baja Área Basal.

BCCIBAB: Fisonomía Bosque Complejo Cerrado Intermedio Baja Área Basal.

BCI: Bosque Cerrado Intermedio.

CaCO₃: Carbonato de Calcio.

CobBasalSuelo: Cobertura a nivel del suelo (estrato herbáceo y mantillo) expresada como proporción.

CoLAI: Cobertura de Estrato Leñoso Alto.

CoLB: Cobertura de Estrato Leñoso Bajo.

CoLM: Cobertura de Estrato Leñoso Medio.

CobP: Cobertura total de suelo (proporción) con vegetación leñosa.

CoMT: Proporción de cobertura de mantillo total.

COS: Carbono Orgánico del Suelo.

DAP: Diámetro a la altura del pecho.

D: Diversidad.

e: exponencial.

Σ =sumatoria.

EsAl: estrato alto leñoso.

EsBa: estrato bajo leñoso

EsMe: estrato medio leñoso.

GLM: Modelos Lineales Generalizados.

GPS: Sistema de Posicionamiento Geográfico.

\bar{h} : altura promedio del estrato considerado.

Ht: grupo de suelo Haplustol típico.

IFD: Índice de Factor de Disturbio.

IHHVe: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación.

IHVV: Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación.

IRE: Índice de Resistencia a la Erosion.

Isde: Índice de Signos de Erosion.

IP: largo de pedestal

LIP: Largo interparches (sin vegetación leñosa, presencia de suelo desnudo o de especies herbáceas).

Log10IHHV: Logaritmo en base 10 de Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación.

Ln: Logaritmo natural.

LP: Largo parche (i.e. vegetación leñosa).

MBGI: Manejo de Bosque con Ganadería Integrada.

MO: Materia orgánica

MODIS: Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer.

MRPP: Análisis de permutaciones múltiples.

n°S: número de surcos

μ : promedio.

Parque: Fisonomía Parque o Bosque Abierto.

PCA: Análisis de Componentes Principales.

pi: Abundancia relativa de la especie.

PIL: Planicie Interfluvial de Loma.

PICTO: Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica Orientados.

PP: número de plantas en pedestal

PVML: Paleocauce viejo de Media Loma.

PROP: cobertura expresada en proporción al estrato considerado

σ : Desvío.

SEs: Sitios Ecológicos.

SD: Suelo Desnudo.

TIP: Tamaño de interparche sin vegetación leñosa.

Resumen

Este trabajo consistió en evaluar la relación entre factores fisiográficos, edáficos y antrópicos con la heterogeneidad y la integridad ecológica de las comunidades vegetales leñosas del Noreste de Santiago del Estero. Para el Chaco Semiárido, no se conocen trabajos que cuantifiquen la heterogeneidad de la vegetación y su relación con atributos edáficos o grupos de suelo o de manejo. Tampoco se ha evaluado la degradación desde el enfoque de complejidad estructural y pérdida de funciones ecosistémicas. Para ello se buscaron 36 sitios de muestreo con diferentes fisonomías, *a priori* asociadas a diferentes tipos y/o régimen de usos antrópicos y/o disturbios naturales, ubicadas en dos tipos de paisajes de la llanura Mega Abanico aluvial del Río Salado. En cada sitio de muestreo se determinaron variables de: suelo, y estructurales (fisonómicas–florísticas) e indicadores de funciones ecosistémicas. Se encontró que en el Noreste de Santiago del Estero existen grupos de suelo, que, por su geoforma, ubicación en la posición del terreno y características edáficas, definen unidades de paisaje. A su vez, se diferenciaron cinco tipos o grupos de comunidades vegetales sobre la base de atributos fisonómicos más que de atributos florísticos, las cuales se asociaron a distintas intensidades de disturbios más que a grupos de suelo. Valores elevados de complejidad estructural se asociaron a mayores valores de funciones ecosistémicas. Así, se generó conocimiento sobre la cuantificación de la heterogeneidad estructural de estas comunidades leñosas que permite comprender como se interrelacionan su estructura y funcionamiento, constituyendo un marco prometedor para comprender los procesos de degradación de estos ecosistemas y de restauración ecológica.

Abstract

This study aimed to assess the relationship between physiographic, edaphic, and anthropogenic factors with the heterogeneity and ecological integrity of woody plant communities in the Northeast region of Santiago del Estero. In the Semiarid Chaco, there is a lack of studies quantifying vegetation heterogeneity and its relationship with edaphic attributes or soil groups and management practices. Furthermore, degradation has not been evaluated from the perspective of structural complexity and loss of ecosystem functions. To address these gaps, 36 sampling sites were selected, characterized by diverse physiognomies a priori associated with different types and/or regimes of anthropogenic use and/or natural disturbances. These sites were situated in two types of landscapes within the Mega Abanico alluvial plain of the Salado River. At each sampling site, soil and structural (physiognomic-floristic) variables were determined, along with indicators of ecosystem functions. It was found that in the Northeast region of Santiago del Estero, soil groups defined landscape units based on their landform, terrain position, and edaphic characteristics. Furthermore, five vegetal communities were differentiated based on physiognomic attributes rather than floristic attributes, and these communities were associated with varying disturbance intensities rather than soil groups. Higher values of structural complexity were linked to greater values of ecosystem functions. Thus, insights were gained into quantifying the structural heterogeneity of these woody communities, enabling the comprehension of how their structure and functioning are interrelated. This framework holds promise in understanding degradation in these ecosystems and ecological restoration processes.

Capítulo 1

Introducción general



Capítulo 1

1. 1 Introducción general

1.1.1 Factores ambientales asociados a la heterogeneidad.

La heterogeneidad es una característica fundamental de los ecosistemas terrestres y comprende a la variabilidad de cualquier atributo ecológico en el espacio y en el tiempo, como puede ser la biomasa vegetal, nutrientes del suelo, temperatura, entre otros, pero también puede incluir a los procesos asociados a dichos atributos (Li y Reynolds 1995). La heterogeneidad de la vegetación tiene un rol clave sobre la diversidad biológica, la resiliencia y la provisión de servicios ecosistémicos (Dronova 2017). Dicha heterogeneidad es el resultado de la interacción entre factores del relieve y del suelo con procesos ecológicos, hidrológicos y biogeoquímicos en interacción con el clima y su variabilidad (Reynolds y Wu 1999). La complejidad de los ecosistemas está asociado a la diversidad biológica, funcional y a la heterogeneidad horizontal y vertical (Cavallero et al. 2015) Entender la complejidad de la estructura espacial necesita de enfoques que permitan explorar las relaciones estructurales-funcionales de los ecosistemas (Cadenasso et al. 2006).

Estudiar a diferentes escalas espaciales la heterogeneidad es importante, porque en cada nivel de la escala espacial actúan diferentes procesos que determinan la heterogeneidad de la vegetación (Crawley y Harral 2001, Bisigato et al. 2009). A escala de ecorregión o continental ($>10^6$ m²) la heterogeneidad vegetal refleja la influencia de factores climáticos, grandes relieves (ej. presencia de cordones montañoso, sierras, llanuras, asociadas a procesos geológicos y paleo-evolutivos del relieve) y a su

interacción con el clima (ej. lluvias orográficas) (Chaneton 2005). A escalas “intermedias” de paisaje (ej. entre 100 ha y 100000 ha), las fuentes de heterogeneidad dependen de factores geofísicos, bióticos y de disturbios antropogénicos, que determinan la formación de diferentes parches de cobertura y composición vegetal y que a su vez producen heterogeneidad de hábitat para otros seres vivos (Hutchings et al. 2000). Por ejemplo, la heterogeneidad a nivel de un paisaje (ej. > 100 ha) suele estar determinada por la diferenciación de comunidades a través de gradientes ambientales, o cambios abruptos, asociados al relieve topográfico (Milchunas et al. 1989, Burnett et al. 1998), régimen de drenaje (Huxman et al. 2005), propiedades físico-químicas del suelo o combinaciones complejas de esas variables (Perelman et al. 2005). En una escala de mayor detalle (ej. < 100 ha), en el control de la heterogeneidad vegetal las comunidades presentan una variación más o menos gradual en las condiciones del hábitat donde interactúan factores ecológicos, como la competencia y facilitación, con factores abióticos como la topografía, fertilidad, pH o salinidad del suelo (Chaneton 2005).

Una manera de estudiar qué factores y procesos están asociados a la heterogeneidad de la vegetación es a una escala de unidad de paisaje (Fuhlendorf et al. 2017). Una unidad de paisaje es el elemento base de un paisaje a una escala en cuestión reconocible en un paisaje como por ejemplo dentro de una cuenca hidrográfica (ej. una escala de 1:50.000 o 1:20.000). Son unidades territoriales homogéneas a la escala de observación y diferentes de los elementos vecinos en cuanto a la forma de la tierra (ej. topografía / pendiente, características edáficas), características de la vegetación e incluida la respuesta de la vegetación a la acción o uso humana (Zonneveld 1989, Matteucci 2004). Específicamente, los Sitios Ecológicos (SE) representan la unidad mínima del paisaje (i.e. unidad del paisaje) que se diferencia de otras unidades del paisaje por sus características recurrentes de clima, geología, relieve y de suelo, que tiene la capacidad de producir una

cantidad de biomasa vegetal potencial, la cual tiene una dinámica natural específica y determinadas características para responder a acciones de manejo y a disturbios naturales (Bestelmeyer et al. 2009, 2010, Karl y Talbot 2016) (ver Anexo Tabla A.1.1). Un ejemplo de referencia sobre descripción de SE fue el trabajo en el Desierto de Chihuahua, Nuevo México, Estados Unidos, en el cual se definieron 9 grupos de SEs basados en datos fisiográficos, geológicos y características geomorfológicas asociados con cambios importantes en clima y vegetación, en la cual la dinámica de las comunidades de plantas estaba asociada a un gradiente de suelo de diferentes SEs (Bestelmeyer et al. 2016). En este contexto, la identificación de SE resulta fundamental para comprender las características y dinámica intrínsecas de los ecosistemas bajo uso antrópico.

1.1.2 La heterogeneidad de la vegetación de la Ecorregión Chaqueña

La ecorregión chaqueña se caracteriza por una gran heterogeneidad espacial que se asocia a múltiples factores que interactúan entre sí a diferentes escalas. Dichos factores son el clima, el relieve, suelo y régimen de disturbios como los incendios, el pastoreo y la explotación forestal (Chaco Húmedo: Adámoli et al. 1990, Lewis 1991, Placci 1995, Cabral et al. 2003, Barberis et al. 2005, Torrella et al. 2011 y Chaco Seco: Adámoli et al. 1990, Cabido et al. 1994, Tálamo y Caziani 2003, Kunst 2011, Tálamo et al. 2015, Cabido et al. 2018).

Existen trabajos de análisis regional de la heterogeneidad espacial tanto para la región del Chaco Húmedo, como para la del Chaco Seco (Semiárido y Árido). En la región del Chaco Húmedo, en la Cuña Boscosa Santafesina, se realizaron estudios de relación entre la estructura boscosa y la heterogeneidad ambiental local, identificando distintas comunidades vegetales en relación a factores biofísicos tales como el relieve e hidrológicos (Lewis 1991, Barberis 1998, Barberis et al. 1998, 2002, 2005), que

representarían unidades de paisajes o Sitios Ecológicos (SE) (sensu Bestelmeyer et al. 2009, 2010, Moseley et al. 2010). Por su parte, en el noroeste del Chaco Semiárido, provincia de Salta, Adámoli et al. (1972) describieron unidades ecológicas asociadas a la acción del modelado fluvial, el clima y sus relaciones con el establecimiento de las comunidades vegetales, siguiendo una tipología que permite agruparlas en semejanzas ecológicas. Asimismo, en la misma ecorregión, se realizaron trabajos que describen comunidades vegetales asociadas a unidades ecosistémicas (a una escala más grande que las unidades ecológicas de Adámoli et al. 1972), en el suroeste de la provincia de Santiago del Estero (Sarmiento 1963, Kunst et al. 2006). Así, realizaron una clasificación en función al rol que cumplen los factores físicos y los factores de disturbios como el fuego y el pastoreo en el cambio de estructura de estas comunidades. En estos trabajos se delimitaron sitios ecológicos (SE) asociados a factores biofísicos y antrópicos. Específicamente, en el trabajo del suroeste de la provincia de Santiago del Estero (Kunst et al. 2006) se definieron tres sitios ecológicos: (1) sitio de loma o tierra alta constituido por bosques de dos quebrachos (*Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*), donde coexisten con el estrato de arbustos y herbáceo-graminoso adaptados a la sombra, (2) el SE de tierras bajas, que tiene las características de recibir agua adicional, prevalece la fisonomía de sabanas, con alta productividad forrajera para la actividad ganadera, y (3) el SE intermedio o media loma, que podría considerarse un ecotono entre los dos extremos, y está dominado por bosques abiertos. Sin embargo, hay pocos estudios que determinen si estos patrones biofísicos se repiten en otras zonas del Chaco Semiárido, y si las dinámicas de la vegetación son diferentes a las que se establecieron en esta zona de estudio. En este contexto, es importante conocer las propiedades intrínsecas de las unidades de paisaje (i.e. SE) para comprender la dinámica de la vegetación que desarrolla múltiples vías sucesionales o transiciones entre estados o para definir comunidades

vegetales de referencia en dichos sitios ecológicos específicos (Briske et al. 2005, 2006, Bestelmeyer et al. 2009). Teniendo en cuenta que a la región del Chaco Semiárido se la interpreta como una constante interrelación bosque-ecotono-sabanal (Adámoli et al. 1972, López de Casenave et al. 1995, Briske et al. 2005), es fundamental comprender cómo influye la heterogeneidad espacial de la vegetación a diferentes escalas, y asociarla a diferentes tipos e intensidades de usos antrópicos y factores ambientales.

1.1.3 Atributos de la heterogeneidad de la vegetación: ¿cómo se cuantifican?

Para entender la relación entre la heterogeneidad estructural de la vegetación y la integridad ecológica de los ecosistemas es importante identificar y describir los atributos de la heterogeneidad de la vegetación (Lezama et al. 2006). La heterogeneidad de la vegetación no solo se evalúa por la estructura fisonómica sino también por la composición florística y la diversidad de plantas (Stein y Kreft 2014). La fisonomía es un atributo estructural en el estudio de comunidades vegetales y se evalúa a través de la cobertura de cada una de las formas de vida en diferentes estratos, es decir por el ordenamiento en sentido vertical y horizontal de los componentes de una comunidad (Rangel y Velázquez 1997). La composición florística se entiende como la enumeración de las especies de plantas presentes en un lugar, usualmente teniendo en cuenta su densidad o abundancia, su distribución y/o su biomasa (Cano y Stevenson 2009). Otro atributo estructural es la diversidad de especies que generalmente se lo cuantifica con índices de diversidad como el índice de Shannon, o el Simpson que tiene en cuenta el número de especies (riqueza) y su frecuencia (o equitativita), la cual se puede estimar a diferentes escalas de paisaje o región (i.e. diversidad alfa, beta o gamma) (Whittaker 1960, 1972).

A su vez, existen índices de vegetación que permiten medir la complejidad estructural de las comunidades vegetales (Zhongming et al. 2010). La complejidad estructural se la puede medir mediante dos índices de Heterogeneidad de la vegetación:

Horizontal y Vertical (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). Ambos índices fueron validados en un estudio regional sobre la dinámica de recuperación de bosques quemados del NO de la Patagonia (Cavallero et al. 2015) y se han validado en la zona del Chaco Seco en el proyecto PICTO-2014-0050 (López et al. 2016), en el cual se han propuesto mejoras a dichos índices (Carranza et al. 2018, Alaggia et al. 2020) y se propone utilizarlos en este trabajo para relacionarlos a procesos y factores clave de los ecosistemas bajo estudio. La combinación de dichos índices brinda información cuantitativa sobre la complejidad estructural de la vegetación, asumiendo que, a mayor Heterogeneidad Vertical y Horizontal, mayor será la complejidad estructural y por ende la diversidad de nichos ecológicos para la biota del ecosistema será mayor. Estos índices permiten describir la fisonomía de diferentes tipos de bosques o bien de estados degradados de un mismo tipo de bosque a partir de variables cuantitativas (i.e. Sitio Ecológico; López et al. 2016) (ej. Figura 1.1).

En la Ecorregión del Chaco, principalmente el Chaco Semiárido, hasta el momento no se encontraron trabajos que hayan cuantificado la complejidad estructural de la vegetación (ej. Heterogeneidad horizontal y vertical) y si dicha heterogeneidad está asociada a grupos de suelo o algún atributo edáfico. La dinámica entre las diferentes formaciones vegetales a nivel de comunidad que existe en la Región del Chaco Semiárido, incluyendo su estructura y función (Newman et al. 2019) es fundamental para comprender cómo se estructura la vegetación a diferentes escalas, y asociarla a diferentes tipos e intensidades de usos antrópicos y a factores ambientales. En este contexto, primero es importante conocer la heterogeneidad y las propiedades intrínsecas de las unidades de paisaje (i.e. SE) para comprender cómo se estructura la vegetación a diferentes escalas, y asociarla a diferentes factores fisiográficos, como el relieve y factores edáficos. Esto

aportará conocimiento fundamental para proponer pautas de manejo para ecosistemas y para el ordenamiento territorial de bosques (Bestelmeyer et al. 2009, 2017).

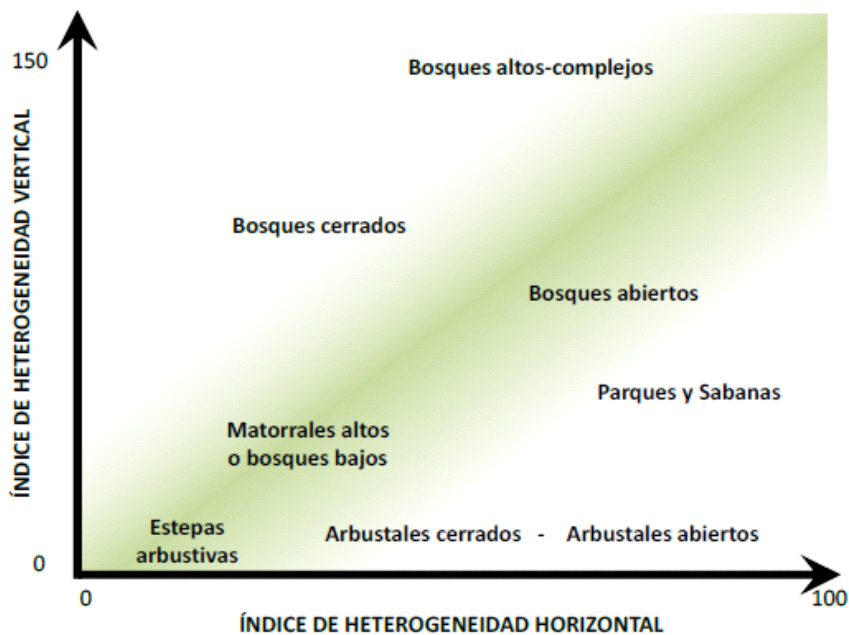


Figura 1.1: Esquema para evaluar la Complejidad Estructural de la Vegetación en base al Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación leñosa (eje x) y el Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación leñosa (eje y) (a mayor valor en cada eje, mayor es la heterogeneidad; en el extremo inferior izquierdo se encuentran sistemas poco complejos y hacia el extremo superior derecho los sistemas serían más complejos) (adaptado de Carranza et al. 2018). En los dos ejes se presentan rangos de valores orientativos (y preliminares) para definir diferentes fisonomías asociadas a: tipos forestales o estados degradados de bosques (*basado en datos de Cavallero 2012, López et al. 2013, Cavallero et al. 2015, Alaggia et al. 2020*). Dentro de este esquema se ejemplifican fisonomías correspondientes a: estepas arbustivas (altura menor a 0,5 m, y con cobertura vegetal total < 60%), arbustales o matorrales bajos (altura dominante de la vegetación < 2m), matorrales altos o bosques bajos (alturas dominantes entre 2 y 10 m), parques y sabanas (alturas mayor a 2 m, con cobertura de leñosa <25% para sabanas, y entre 25 y 50% para parques; y con dominancia del estrato gramíneo por sobre el estrato arbustivo bajo), y bosques con alturas superiores a los 10 m (bosques cerrados, abiertos, y altos y complejos).

1.1.4 Heterogeneidad de la vegetación y degradación por sobre uso antrópico

El uso y el nivel de intensificación agropecuaria de la tierra puede alterar sustancialmente la heterogeneidad espacial a diferentes escalas, ya sea aumentándola como disminuyéndola. Esto sucede cuando por ejemplo se homogeniza a escala de Unidad de Paisaje, generando procesos de degradación, pero se introduce nuevos patrones

a otras escalas mas amplias (paisajes o regionales) (Turner 2010, Bestelmeyer et al. 2011, López et al. 2013). Por otro lado, según la hipótesis de disturbio intermedio, donde la biodiversidad de una comunidad alcanza su máximo con intensidades medias de disturbio, (Connell 1978, Wilson 1994, Reynolds 1995), la heterogeneidad de la vegetación también puede aumentar a presión de un factor de disturbio (ej. pastoreo) bajo o moderado. Sin embargo, con alta o muy alta presión del factor de disturbio la heterogeneidad espacial empieza a disminuir debido a que los parches de vegetación se vuelven más simétricos, y comienza a dominar una matriz más homogénea, generalmente de suelo desnudo (o con muy poca cobertura vegetal del suelo) (López et al. 2013). Actualmente hay pocas evidencias o trabajos que hayan abordado a diferentes escalas la heterogeneidad de los paisajes que se encuentren bajo la presión de diferentes disturbios y forzantes antrópicos y/o naturales.

En la región árida y semiárida de EE.UU, el aumento de la intensidad y de la frecuencia de disturbios antrópicos (ej. sobrepastoreo) durante años y décadas, en interacción con procesos de sequía, acarrea la conversión a gran escala de los pastizales a arbustales (Peters y Havstad 2006, Archer y Predick 2014, Bestelmeyer et al. 2018). En estas nuevas comunidades vegetales, los nutrientes del suelo están concentrados bajo los arbustos, mientras que el viento y el agua remueven los materiales de los interparches (suelo desnudo) y transportan materiales de suelo a otras posiciones del paisaje (Schlesinger et al. 1990, Bestelmeyer et al. 2009).

Si bien el proceso descrito anteriormente ocurre principalmente en pastizales y sabanas arbustivas, actualmente uno de los grandes problemas asociados a la degradación de bosques a nivel global ha sido la perdida de funciones y servicios ecosistémicos y la disminución de la resiliencia (Ghazoul et al. 2015, Peri et al. 2017, Lipoma et al. 2021). La resiliencia ha sido definida en la literatura como la capacidad de un sistema para

recuperarse de una perturbación (Holling 1996), y también como la capacidad de un sistema para sostener su funcionamiento en el tiempo a pesar de enfrentar algunos cambios (Lipoma et al.2021). Para la región Chaqueña, en varios estudios se evaluó la degradación de los ecosistemas desde un punto de vista pastoril (Kunst et al. 2006, Grau et al. 2015), utilizando el grado de arbustización del ecosistema y pérdida de productividad forrajera y asociándolo a una homogeneización de los paisajes. Sin embargo, no se conocen estudios que hayan evaluado la degradación desde el enfoque de complejidad estructural y pérdida de funciones y/o servicios ecosistémicos (Müller 2005, Cavallero et al. 2015). Por ello, es fundamental comprender si una homogeneización de la estructura vegetal de la región del Chaco Semiárido se asocia con una simplificación ecológica del ecosistema. Es decir, si una homogenización estructural de la vegetación se asocia con pérdida de la integridad funcional de bosques, entendida como disminución en factores y/o procesos clave asociados a funciones ecosistémicas de bosques de la ecorregión del chaco semiárido del noroeste de Santiago del Estero.

Precisamente, los bosques del Gran Chaco, y especialmente del Chaco Semiárido son los bosques de Argentina más afectados por la deforestación del avance de la frontera agropecuaria (Paruelo et al. 2005, Zak et al. 2008, Mónaco et al. 2020) y la degradación y fragmentación de los bosques por sobreuso ganadero-forestal (Morello y Saravia Toledo 1959, citado por Bonino 2006, Adámoli et al. 1990, Tálamo y Caziani 2003, Macchi y Grau 2012). Los principales desafíos que enfrenta la región chaqueña es resolver el conflicto entre la tensión por la producción de commodities (alimentos y bioenergía), y la conservación de servicios ambientales. Esto es particularmente importante en la región chaqueña, pues allí se localizan extensas áreas con potencial para la expansión de la agricultura en el futuro (Aguar et al. 2018). La expansión de la frontera agropecuaria en la región produce la pérdida de servicios ecosistémicos que la vegetación leñosa natural

del Chaco brinda a la sociedad (Mónaco et al. 2020), como la regulación hídrica, conservación de la biodiversidad, conservación del suelo y de la calidad de agua, fijación de carbono. Desde el 2007, la Ley Nacional de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de Bosques Nativos (Ley Nacional N° 26.331, 2007) y sus correspondientes leyes provinciales de ordenamiento territoriales de bosques nativos (i.e Ley Provincial de bosques nativos de Santiago del Estero N° 6942, 2008), plantea un nuevo panorama de manejo y conservación de bosques. Estas leyes clasifican el uso de la tierra en función a criterios de sustentabilidad ambiental en categorías de conservación. La categoría (II) Amarillo de mediano valor de conservación que los bosques presenta un gran desafío para su conservación, debido a que estos bosques son sometidos a aprovechamiento sostenible, turismo, recolección e investigación científica. La mayor parte de los bosques nativos en Argentina cuentan con ganadería. El Manejo de Bosque con Ganadería Integrada (MBGI) se presenta como la alternativa para el desarrollo del sector ganadero bajo esquemas sostenibles de tecnologías de bajo impacto ambiental acordes a los objetivos de la ley de bosques. Este nuevo panorama plantea desafíos científicos-tecnológicos, en donde la investigación debe aportar conocimientos concretos para entender mejor los controles biofísicos naturales y el efecto de los usos (y sobre-usos) antrópicos de los bosques, y su relación con la dinámica intrínseca de estos ecosistemas complejos (Bestelmeyer et al. 2017). En este sentido, teniendo en cuenta la heterogeneidad de paisajes y fisiografías del Chaco Semiárido, los diferentes tipos de suelos y estructuras vegetales descritos; esta tesis se plantea la siguiente hipótesis y objetivo general para paisajes boscosos ubicados en el noreste de Santiago del Estero:

Hipotesis general: La heterogeneidad y la integridad ecológica de las comunidades leñosas del Noreste de Santiago del Estero están asociadas a factores fisiográficos, edáficos y antrópicos.

Objetivo general: Evaluar la relación entre factores fisiográficos, edáficos y antrópicos con la heterogeneidad y la integridad ecológica de las comunidades leñosas del Noreste de Santiago del Estero.

A su vez se plantean las siguientes hipótesis y objetivos específicos para cada capítulo:

Hipótesis específicas:

- 1- La relación entre factores fisiográficos como paisaje, geformas y posición topográfica se asocia a características edáficas que permiten definir diferentes unidades de paisaje.
- 2- Existen comunidades vegetales que se diferencian entre sí por distintos atributos fisonómicos y florísticos y que están asociadas a tipos o grupos de suelo y/o con algún atributo edáfico.
- 3- Diferentes regímenes de disturbio y/o tipos de usos antrópico se asocian con diferentes tipos de comunidades vegetales (i.e. con diferencias fisonómicas y/o florísticas).
- 4- Con alta y muy alta presión de uno (o más) factor(es) de disturbio, se registrarán los mayores niveles de homogeneización estructural a nivel comunidad vegetal.
- 5- Una mayor homogeneización estructural de la vegetación a nivel de sitio ecológico se asocia a una simplificación ecológica del ecosistema, por ejemplo: menor diversidad de especies, menor reclutamiento de especies claves y/o fundacionales, y mayor erosión de suelo (i.e. menor capacidad del sistema de retener sedimentos y nutrientes).

Objetivos específicos:

- 1- Establecer si en el noreste de Santiago del Estero existen factores geomorfológicos, posición topográfica y/o edáficos como la textura o profundidad

del suelo que permitan identificar unidades de paisaje diferentes y/o que permitan caracterizar tipologías de suelo.

- 2- Evaluar si existen diferentes comunidades vegetales heterogéneas en cuanto a la fisonomía (cobertura por estrato, tamaño de parche, heterogeneidad vertical y horizontal) y a la composición florística en el noreste de la provincia de Santiago del Estero, y si dichas diferencias están asociadas a tipos de suelos o a atributos del suelo.
- 3- Evaluar si diferentes historias de uso, determinadas por distintos tipos de usos antrópicos y/o intensidades de disturbios (asociado a diferente intensidad, frecuencia, extensión y/o duración de uno o más factores de disturbio), se asocian con diferentes estructuras de las comunidades encontradas para cada unidad de paisaje (i.e. Sitios Ecológicos: SE).
- 4- Evaluar si una homogeneización de la estructura vegetal de comunidades leñosas del noreste de Santiago del Estero se asocia con una simplificación ecológica del ecosistema (ej. menor diversidad de especies, menor nivel de reclutamiento de especies clave y menor capacidad de retención de sedimentos y nutrientes por parte del suelo).

1.1.5 Estructura de tesis

Con la finalidad de abordar la hipótesis y el objetivo general planteados, en los siguientes capítulos se proponen ejes temáticos con sus respectivas hipótesis y objetivos específicos. En el **Capítulo 2**, se establece si en el noreste de Santiago del Estero existen factores fisiográficos (geomorfológicos) y edáficos que permitan identificar unidades de paisaje diferentes y caracterizar tipologías de suelo. En el **Capítulo 3** se enfoca en evaluar si existen diferentes comunidades vegetales en cuanto a la fisonomía y a la composición florística en el noreste de la provincia de Santiago del Estero, y si dichas diferencias están asociadas a tipos de suelos o a atributos del suelo. En el **Capítulo 4** se evalúa si diferentes historias de uso, determinadas por distintos tipos usos antrópicos y/o intensidades de disturbios (asociado a diferente intensidad, frecuencia, extensión y/o duración de uno o más factores de disturbio), se asocian con diferentes estructuras de las comunidades encontradas para cada unidad de paisaje (i.e. Sitios Ecológicos: SE). En el **Capítulo 5** se analiza si una homogeneización estructural de la vegetación se asocia a la pérdida de procesos ecológicos de ecosistemas boscosos en el Chaco semiárido. Por último, en el **Capítulo 6** se desarrolla una síntesis de lo encontrado en este trabajo con aportes y sugerencias para futuras investigaciones.

1.2 Materiales y métodos

1.2.1 *Área de estudio*

El área de estudio se encuentra en el noreste de la provincia de Santiago del Estero, dentro de la región fitogeográfica Chaco Seco (Burkart et al. 1999), en el Distrito Chaqueño Occidental (Cabrera 1971), también denominado Distrito fitogeográfico Chaqueño Semiárido, cubriendo un rango de latitud desde los 25° 40' S a los 26° 12' S, mientras que las longitudes varían de 61° 42' O a 62° 44' O (Figura 1.2). El clima del Chaco Semiárido se caracteriza por ser continental, cálido-subtropical, con registros de temperatura media anual de 21,5° C, con una máxima absoluta en verano de hasta 47° C y una temperatura media mensual del mes más caliente de 28° C y 16° C de temperatura media del mes más frío (Boletta 1988). Las precipitaciones varían entre los 500 y 700 mm anuales, ocurren principalmente en el semestre más cálido y disminuyen de este a oeste (Burkart et al. 1999). La evapotranspiración potencial media anual aumenta de 1100 a 1200 mm de este a oeste, donde el balance hídrico del área es deficitario en la mayoría de los meses del año (Boletta 1988, 2001, Angueira et al. 2007). Los vientos predominantes son de los cuadrantes sur y norte, siendo calientes y desecantes los que soplan del cuadrante norte a fines de invierno y principio de la primavera (Boletta 2001).

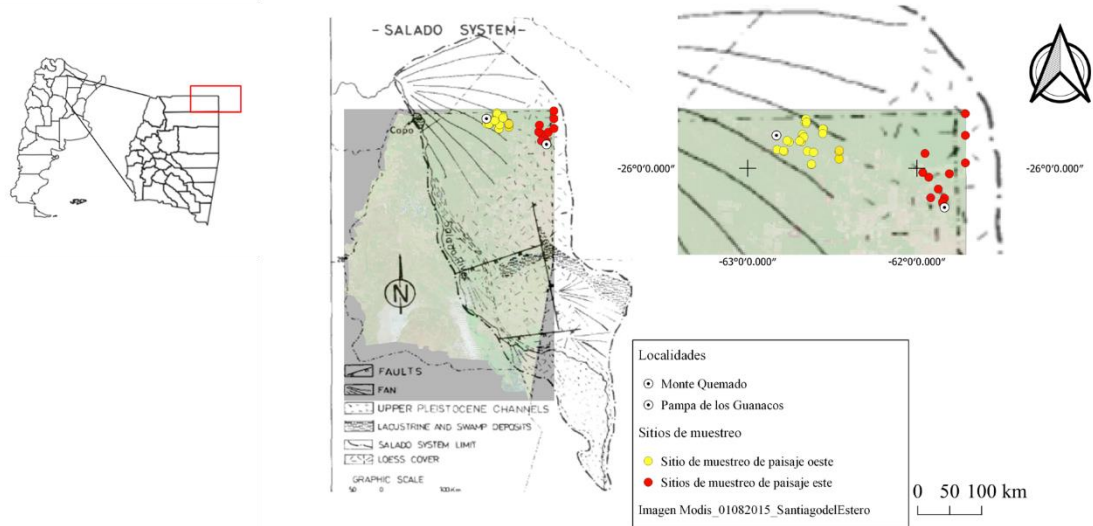


Figura 1.2: Mapa de ubicación de sitios de muestreo en paisaje del este y oeste en la región noreste de Santiago del Estero. Utilización de mapa geomorfológico de Iriondo (1993) para caracterizar las geoformas que se encuentran dentro del área de estudio: los abanicos aluviales (donde se ubican los sitios de muestreo del paisaje oeste) y la cubierta de loess (ubicados los sitios de muestreo del paisaje este).

En cuanto a los rasgos geomorfológicos, se encuentra dentro del cuarto sistema de grandes geoformas del Chaco Semiárido, constituido por el abanico de ríos muertos o paleocauces que se abren en abanico en la curva del Juramento- Salado en J.V. González –Quebrachal en Salta y la provincia del Chaco (Adámoli et al. 1972, Morello y Rodríguez 2009). Específicamente se ubica en la subunidad geomorfológica Paleobanico aluvial del Río Salado, parte de un gran abanico aluvial cuyo ápice se encuentra en las elevaciones de la Cordillera Oriental y Sierras Subandinas (Angueira et al. 2007). Esta antigua planicie aluvial posee un gradiente de pendiente muy suave de 0,06% orientado desde noroeste hacia el noreste, este y sureste. Los sitios bajo estudio forman parte de la zona proximal (Zona de Monte Quemado) y zona media (Área de Pampa de los Guanacos) de este mega-abanico (Iriondo 1993, Peri 2012, Thalmeier et al. 2021). Toda el área se encuentra surcada por numerosos cauces divagantes, actualmente secos y que modifican su dirección de acuerdo a su posición en el terreno. La abundancia de estos ríos muertos

da una idea de que a lo largo del Cuaternario han ido divagando y originando el desplazamiento que ha efectuado el Río Salado a lo largo de la llanura Chaco-Santiagueña hasta alcanzar su posición actual (Angueira 2016). Dentro de esta subunidad se diferencian 3 geofomas que presentan las siguientes características:

- Planicies interfluviales: son áreas que separan los antiguos cauces y que se corresponden con un modelo fisonómico netamente forestal. En estos sitios dominan suelos de incipiente a débil desarrollo, generados a partir de sedimentos de texturas medias a medianamente finas como las arcillas y limos de coloración rojiza o pardo clara con sulfatos dispersos (Angueira et al. 2007).

- Paleocauces antiguos: son los más antiguos, debido a sus rasgos casi completamente obliterados por sedimentos suprayacentes se dificulta su visualización. Presentan un sentido de escurrimiento general NO-SE y un diseño distributivo de escala regional. Son de baja sinuosidad y sus planicies aluviales poseen un ancho estimado, ya que sus márgenes no son netos, de 1 km a 3 km, siendo los más anchos cercanos al ápice del abanico aluvial (Chañar Muyo, Salta) (Iriondo 1993, Peri y Rosello 2010, Peri 2012). Los suelos aquí desarrollados han adquirido una moderada evolución edafogenética ya que en profundidad presentan sedimentos arenosos pero que en superficie han recibido aportes de materiales areno-arcillosos posiblemente provenientes de los interfluvios que los circundan (Abatedaga et al. 1997). También existe otro tipo de paleocauces antiguos, similares a los primeros, pero con anchos menores (de 1.000 a 2.000 m) y orientaciones NNE a N, que parecen más nuevos en la zona proximal del abanico.

- Paleocauces nuevos: este grupo de paleocauces son más actuales que los anteriores e incluye a los cauces primitivos del río Salado. Están bien demarcados y han sido de primera magnitud, con sentido de escurrimiento principalmente NO-NE, con desvíos locales N-S, NNE-SSO a NE-SO y O-E. Son más angostos que los primeros, entre 90 y

300 metros y de diseños meandriformes con sinuosidades variables (Peri y Rosello 2010, Peri 2012). Estos sitios se hallan colmatados por aluviones arenosos y desde el punto de vista edáfico son poco desarrollados.

La fisonomía vegetal en los paisajes mencionados, pertenecientes a la región del Chaco Semiárido, se caracteriza por los bosques xerofíticos interrumpidos por los pastizales que se encuentran en los sitios bajos o en paleocauces (Tálamo y Caziani 2003, Giménez et al. 2017). En los bosques asociados a las zonas más altas, predominan los quebrachos (*Schinopsis lorentzii* y *Aspidoperma quebracho-blanco*), que se encuentran en el estrato arbóreo superior (15 - 25 m de altura). Luego de menor altura predominan especies arbóreas como el mistol (*Sarcomphalus mistol*), el guayacán (*Libidibia paraguariensis*), el algarrobo blanco (*Neltuma alba*), el algarrobo negro (*Neltuma nigra*), el chañar (*Geoffroea decorticans*), la brea (*Parkinsonia praecox*), el yuchán (*Ceiba chodatii*) y el peje (*Jodina rhombifolia*) y las cactáceas *Cereus forbesii*, *Harrisia pomanensis* y *Opuntia quimilo*. Especies de los géneros *Capparicordis*, *Cynophalla* y *Anisocapparis*, junto con arbustos espinosos como *Celtis pallida*, *Achatocarpus praecox*, *Castela coccinea*, *Schinus johnstonii* caracterizan el estrato arbustivo (Cabrera 1994, Cabrera y Willink 1980, citado por López de Casenave et al. 1995, Morello y Rodríguez 2009, Oyarzabal et al. 2018, Roger et al. 2019). El estrato herbáceo está compuesto por gramíneas como *Setaria lachnea*, *Digitaria californica*, *Chloris ciliata*, *Gouinia latifolia*, *Leptochloa virgata*, *Oplismenus hirtellus setarius*, *Leptochloa pluriflora* y *Leptochloa crinita*; también aparecen las bromeliáceas *Bromelia hieronymi*, *Bromelia serra*, *Deinacanthon urbanianum* y del género *Tillandsia*. Otras especies herbáceas encontradas son *Gomphrena haenkeana*, *Pfaffia glomerata* y diversas especies de los géneros *Solanum* y *Justicia*. Tanto los paleocauces antiguos como nuevos conforman franjas más

o menos paralelas, cubiertas de pastizales de *Elionorus muticus* y especies herbáceas-graminosas asociadas, que en pastizales no degradados se pueden hallar las siguientes gramíneas: *Schizachyrium tenerum*, *Heteropogon contortus*, *Cenchrus pilcomayensis* (Zerda y Tiedemann 2010, Ledesma et al. 2017). Estos pastizales interrumpen la masa boscosa presente en los interfluvios. Estas franjas cubiertas de pastizales van perdiendo su dominancia por especies leñosas de sucesión pioneras como *Vachellia aroma* cuya expansión se asocia a la intensidad (y/o frecuencia) del fuego y pastoreo (Grau et al. 2015, Andrade-Díaz et al. 2023).

1.2.2 Medición a campo.

Para responder a las hipótesis planteadas, se buscaron unidades de paisaje con diferentes fisonomías (que *a priori* se asociaron a diferentes tipos y/o régimen de usos antrópicos y/o disturbios naturales), ubicadas en la geoforma de Planicie interfluvial en dos tipos de paisajes de la gran cuenca de la llanura aluvial del Río Salado (Figura 1.1): (1) Planicies interfluviales del este (E) en el departamento Copo (Zona de Pampa de los Guanacos) y (2) Planicies interfluviales del oeste (O) en el departamento Copo (Zona de Monte Quemado) (Tabla 1.1). La identificación de las unidades de paisaje se realizó a través de la fotointerpretación de imágenes satelitales (de diferentes años con imágenes Landsat y Sentinel). Se definen como paisaje del este y oeste porque estos dos sectores se diferencian por presentar una pequeña variación en cuanto a las precipitaciones medias anuales, disminuyendo en 41 mm de este a oeste (Pampa de Los Guanacos: 787 mm y Monte Quemado: 746 mm) (Van Meer y Domínguez 2021). Desde un punto de vista geomorfológico, estos sectores comprenden distintas unidades geomorfológicas dentro del Sistema del Mega-abanico Fluvial Juramento-Salado, donde estos sectores se desarrollaron sobre diferentes materiales originarios: abanicos en el sector oeste y base de loess en el este (Figura 1.2) (Iriondo 1993, Peri y Rosello 2010, Thalmeier et al. 2021).

Las planicies interfluviales ocupan el 90% del área total de la zona de estudio (Tálamo y Caziani 2003). Seleccionar sitios de muestreo en dos paisajes tuvo la finalidad de aumentar la probabilidad de encontrar sitios ecológicos diferentes. Dentro de cada tipo de paisaje, *a priori* se pretendió seleccionar dos posiciones topográficas que se definieron como unidades de paisaje: loma y bajos, en base a interpretación de terreno con imágenes de Google Earth, mapa de suelos de 1:150000 del área de Parque Nacional Copo (Abatedaga et al. 1997) y fotografías aéreas de la zona de Monte Quemado del año 1980 (Lic. Boetto, M., Dirección de Minería de la Provincia de Santiago del Estero Comunicación personal 2017). *A priori* se seleccionaron las siguientes unidades de paisaje: 1.1. “lomas en planicies del E”, 1.2 “bajos en planicies del E”, y 2.1 “lomas en planicies del O” y 2.2 “bajos en planicies del O”.

Sin embargo, fue difícil diferenciar en terreno algunas cuestiones fisiográficas, ya que las pendientes eran muy suaves y los desniveles eran de muy baja magnitud. Por lo tanto, luego de realizar los muestreos de suelo (Capítulo 2) se observó una mayor variabilidad de tipos de suelos de la que se preveía al inicio de la tesis, con lo cual se realizaron estudios y análisis complementarios. Por lo tanto, se redefinió a posteriori la designación del tipo de geoforma y la ubicación topográfica que le corresponde a cada sitio seleccionado y muestreado a campo a partir de: (i) del relevamiento de suelo a campo que se realizaron in situ (con posterior análisis en laboratorio de muestras de suelo, ver Capítulo 2); (ii) con herramientas de modelos digital de terreno y de interpretación visual de los paisajes y las geoformas en imágenes satelitales; (iii) con cartografía disponible como la carta de suelo de Parque Copo (ver Anexo Figura A1.1); y con (iv) toda la información antes mencionada se realizaron consulta al técnico que confeccionó dicha cartografía (Lic. Boetto, M., Dirección de Minería de la Provincia de Santiago del Estero,

Comunicación personal 2017). Por lo tanto, en el paisaje este (E), dentro de la geoforma Planicie interfluviales se encontraron: 4 sitios de muestreo en la posición topográfica de loma y 2 sitios en la posición de media loma. A su vez, dentro del mismo sector, en la geoforma de Paleocauce viejo se encontraron 7 sitios en la posición del terreno de media loma. Por su parte, en el paisaje oeste (O) dentro de la geoforma Planicies interfluviales se encontraron 7 sitios de muestreo con posición topográfica de loma. Luego, dentro de la geoforma Paleocauce viejo se encontraron 2 sitios de muestreo en la posición topográfica de loma y 9 sitios de muestreo en media loma. Finalmente, en la geoforma Paleocauce nuevo se encontró 1 sitio de muestreo en la posición topográfica de loma (Tabla 1.2).

Tabla 1.1: Sitios de muestreo ordenado por paisaje (Este y Oeste), geoforma y posición topográfica (Unidad de paisaje) (Loma y Media Loma), con su ubicación geográfica (Latitud y Longitud).

Paisaje	Geoforma	Posición topográfica	Sitios de muestreo	Siglas	Latitud	Longitud
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Pérez	3E	25°54'44.1 0"S	61°57'5.00 "O
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Establecimiento Vincentin	9E	26°10'27.5 0"S	61°55'3.20 "O
Este	Planicie interfluvial	Loma	Establecimiento ElMistol	12E	26°1'30.70" S	61°57'51.9 0"O
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Establecimiento Gutierrez"Loro"	14E	26°12'0.46" S	61°50'53.0 0"O
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Establecimiento Gutierrez"Loro"	15E	26°12'34.1 7"S	61°50'45.0 0"O
Este	Planicie interfluvial	Loma	Punto Pirámide	16E	25°40'36.5 0"S	61°42'47.0 0"O
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Punto Interprovincial	18E	25°48'17.5 0"S	61°42'46.3 0"O
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Punto Juramento	20E	25°58'4.00" S	61°42'46.8 0"O
Este	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Lasarte	31E	26° 3'10.22"S	61°55'44.3 5"O
Este	Planicie interfluvial	Media Loma	Establecimiento Vásquez	34E	26°1'56.39" S	61°48'25.7 1"O
Este	Planicie interfluvial	Loma	Puesto Pereyra	35E	26°7'22.45" S	61°52'23.6 9"O

Este	Planicie interfluvial	Media Loma	Puesto González	36E	26°10'36.17"S	61°50'12.35"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Establecimiento La Aguelina	10	25°50'17.90"S	62°41'34.70"O
Oeste	Planicie interfluvial	Media Loma	Paraje Bélgica	20	25°47'38.51"S	62°33'21.39"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Los Unidos3	40	25°43'37.20"S	62°39'7.10"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Aguas Blancas	50	25°53'43.70"S	62°47'15.80"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Puesto La Cañada	60	25°42'28.08"S	62°39'18.29"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Maza	70	25°44'4.39"S	62°39'9.54"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Sañarito	80	25°43'41.08"S	62°39'40.13"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Establecimiento Boggetti	100	25°53'22.19"S	62°49'32.30"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Puesto Cuellar	110	25°54'3.70"S	62°47'2.90"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Puesto Galvan10	130	25°48'54.00"S	62°40'3.80"O
Oeste	Paleocauce viejo	Loma	Paraje LaGloria1	170	25°49'43.40"S	62°40'53.00"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Paraje LaArmonia2	190	25°46'0.39"S	62°33'16.72"O
Oeste	Paleocauce viejo	Loma	Paraje LaArmonia3	210	25°46'4.58"S	62°33'2.05"O
Oeste	Planicie interfluvial	Media Loma	Chacra Díaz	230	25°50'37.94"S	62°45'14.17"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Establecimiento Chazarreta	250	25°54'17.80"S	62°36'37.67"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Moyano6	260	25°49'54.58"S	62°41'6.78"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Moyano7	270	25°50'33.86"S	62°40'51.27"O
Oeste	Paleocauce nuevo	Loma	PuestoGalvan8	290	25°48'0.43"S	62°40'32.37"O
Oeste	Paleocauce viejo	Media Loma	Establecimiento Iara	300	25°53'56.36"S	62°38'45.89"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	LosTigres	320	25°58'39.40"S	62°37'22.16"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Chacra Loscuras	330	25°50'10.90"S	62°45'59.00"O
Oeste	Planicie interfluvial	Loma	Orué(Com.LaArmonia)	220	25°53'37.90"S	62°27'27.70"O
Oeste	Planicie interfluvial	Media Loma	Hazam5	240	25°54'2.82"S	62°27'32.07"O
Oeste	Planicie interfluvial	Media Loma	Hazam 8	280	25°56'39.70"S	62°27'32.50"O

Tabla 1.2: Total de sitios de muestreo en cada unidad de paisaje (Loma y Media Loma), en cada geoforma (Planicie Interfluvial, Paleocauce viejo, Paleocauce joven) y en cada paisaje (Este y Oeste); encontrados a campo y luego redefinidos en gabinete.

Paisaje	Planicie Interfluvial	Paleocauce viejo	Paleocauce joven	Total
Este	5 (3 Loma y 2 Media Loma)	7 (7 Media Loma)	-	12
Oeste	12 (8 Loma y 4 Media Loma)	11 (2 Loma y 9 Media Loma)	1 (1 Loma)	24
Total de sitios	17	18	1	36

Capítulo 2

Factores fisiográficos (geomorfológicos) y edáficos que permiten caracterizar unidades de paisaje.



Capítulo 2

2.1 Introducción

Estudiar y comprender la heterogeneidad de la vegetación es clave porque un cambio en dicha heterogeneidad espacial tendrá probablemente efectos diversos sobre el funcionamiento actual de los ecosistemas y la futura resiliencia de bosques ante una variedad de factores de disturbios (Buma y Wessman 2012). Los esfuerzos de evaluación, seguimiento y manejo de un ecosistema requieren de información sobre las condiciones de dicho ambiente en estudio y la relación de los indicadores con el cambio del ecosistema (Bestelmeyer et al. 2009). Los factores que determinan la heterogeneidad de la vegetación dependen de la escala de análisis en la que el sistema es estudiado (Chaneton 2005, Bisigato et al. 2009). Una manera de estudiar qué factores y procesos ocurren en un área homogénea es a través de la clasificación de unidades de paisaje o Sitios Ecológicos (Fuhlendorf et al. 2017, Frank Buss et al. 2019). Los Sitios Ecológicos (SEs) son la superficie mínima del paisaje (ej. unidad o elemento del paisaje) que se diferencia de otras unidades del paisaje que, por sus características recurrentes de clima, relieve, geológicas y de suelo. Tienen la capacidad de producir una cantidad de biomasa vegetal con una composición florística definida, la cual tiene una dinámica natural específica y determinadas características para responder a acciones de manejo y a disturbios naturales (Bestelmeyer et al. 2009, 2010).

En este sentido, numerosos trabajos de investigación aplican directa o indirectamente el concepto y clasificación de SEs porque permite estratificar el paisaje y organizar la información ecológica para la evaluación de la salud de la vegetación natural (Blanco et al. 2013). A diferencia de las clasificaciones basadas únicamente en la vegetación, las clasificaciones de sitios ecológicos se basan en la premisa de que las diferencias en las comunidades de plantas y su resiliencia se rigen por diferencias

subyacentes en los suelos, la geomorfología, la hidrología y el clima además de su biota (Cabido et al. 1994, Bestelmeyer et al., 2009, Williamson et al. 2016). Por ejemplo, en el Desierto de Chihuahua, Nuevo México, delimitaron el sistema de paisaje, con un mapeo basado en las propiedades geomorfológicas y de suelo, identificando SEs (Bestelmeyer et al. 2009). En ese trabajo, encontraron una relación positiva entre la cobertura de *Larrea tridentata* en antiguas sabanas arbustivas y el contenido de carbonato de calcio (CaCO_3) en el primer horizonte B del perfil del suelo (Bestelmeyer et al. 2009). Indirectamente, en el Chaco Árido, centro de la Argentina, se delimitaron SEs. En esta región, el factor limitante para el desarrollo vegetal es el agua y su disponibilidad en el suelo está influenciada por los procesos aluviales y eólicos (en planicie) y tectónicos (abruptos y piedemonte), que reflejan la distribución de la vegetación. Por ejemplo, sobre la Planicie Occidental se desarrollan los bosques de *Aspidosperma quebracho-blanco* (“quebrachal”) en terrenos altos de la planicie con suelos franco-arenosos a arenosos, muy permeables y con escaso desarrollo. En contraposición, en el sector más deprimido de esta planicie los suelos presentan sedimentos más finos y con drenaje deficiente, con manifestaciones de salinidad. Se observa en estos sitios la disminución de la cobertura arbórea y la predominancia de arbustos xerofíticos: micrófilos caducifolios, espinosos y de hojas coriáceas o suculentas (Cabido et al. 1994). Otro ejemplo de cómo los factores fisiográficos controlan la heterogeneidad de la vegetación es en el caso de los pastizales del centro de la Depresión del Salado (Pampa Húmeda). Allí encontraron que la interacción entre los efectos de los diferentes componentes espaciales del ambiente edáfico (diferencias en las secuencias de horizontes, la salinidad y el pH) es significativa en la determinación de la composición florística de las comunidades de pastizal asociados a dichos suelos (Batista y León 1992, Oesterheld et al. 2005).

Por su parte, en el Chaco Semiárido se realizaron trabajos que describen comunidades vegetales asociadas a unidades ecosistémicas en función del rol que cumplen los factores físicos-ambientales y los factores de disturbios y en el cambio de estructura de estas comunidades (Sarmiento 1963, Kunst et al. 2006). En estos trabajos se delimitaron SEs asociados a factores biofísicos y antrópicos. Específicamente, en un trabajo realizado en el suroeste de la provincia de Santiago del Estero (Kunst et al. 2006) se definieron tres sitios ecológicos: (1) sitio de loma o tierra alta dominados por bosques de dos quebrachos (*Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*), donde coexisten el estrato de arbustos y herbáceo-graminoso adaptados a la sombra, (2) el SE de tierras bajas, que tiene las características de recibir agua adicional, en donde prevalece una fisonomía de sabana, con altos rendimientos forrajeros para la actividad ganadera, y (3) el SE intermedio o media loma, que podría considerarse un ecotono entre los dos extremos, está dominado por bosques abiertos. Sin embargo, hay pocos estudios que hayan evaluado cuáles son los factores fisiográficos (ej. geomorfológicos) y edáficos que determinen estos patrones biofísicos o ecológicos (Álvarez 2009), y no existen estudios que analicen si estos patrones se repiten en otras zonas del Chaco Semiárido. En este contexto, es importante conocer si existen propiedades intrínsecas (geomorfológicas y edáficas) que definan unidades de paisaje, para luego evaluar si dichas propiedades modulan o determinan los patrones de la vegetación, y de ese modo determinar si se trata de SEs. Esto aportará conocimiento para comprender la dinámica de la vegetación, que desarrollan múltiples vías sucesionales entre comunidades vegetales o transiciones entre estados alternativos en dichos sitios ecológicos específicos (Briske et al. 2005, 2006, Bestelmeyer et al. 2009).

Ante la pregunta sobre la existencia de factores ambientales que diferencian unidades de paisaje, se plantea como hipótesis que, en el noreste de Santiago del Estero,

los factores fisiográficos como paisaje, geformas y posición topográfica, se asocian a características edáficas específicas que permite diferenciarlas como diferentes unidades de paisaje.

Predicciones:

Las unidades de paisaje del noreste de Santiago del Estero ubicadas en diferentes zonas pluviométricas (i.e. con diferencias en precipitaciones media anual) y con diferentes características geomorfológicas y posición topográfica (ej. altos y bajos) tendrán diferentes características edáficas (ej. profundidad de horizontes, contenido de carbono, arcilla, profundidad de carbonatos).

Para comprobar dicha hipótesis se plantea el siguiente objetivo general:

Establecer si en el Noreste de Santiago del Estero existen factores climáticos, geomorfológicos, topográficos y/o edáficos como la textura o profundidad del suelo que permitan identificar unidades de paisaje diferentes y caracterizar tipologías de suelo.

Y como objetivos específicos:

- 1) Definir y caracterizar tipologías de suelo a partir de la descripción de perfiles y variables edáficas en los sitios ubicados en diferentes geforma y posición topográfica.
- 2) Evaluar cuáles son las principales diferencias entre estas tipologías de suelo respecto a atributos de paisaje, geomorfológicos, posición topográfica y variables edáficas.

2.2 Materiales y métodos

Para determinar si existen relaciones entre factores geomorfológicos y edáficos que permitan identificar unidades de paisaje y/o tipologías de suelo, se realizó un total de 36 pozos de observación. Estos 36 sitios de muestreo están ubicados en los dos sectores este y oeste perteneciente al Mega-abanico aluvial del Rio Salado (ver capítulo 1 y Tabla 1.1). Para describir el perfil de suelo, los pozos de observación tuvieron una profundidad de hasta los 60 cm. Con barreno se exploró hasta alcanzar el horizonte C y/o el estrato impermeable, que en este estudio se consideró una discontinuidad litológica identificada como 2Bt (Abatedaga et al. 1997, Moretti et al. 2020).

2.2.1 Características edáficas evaluadas.

Para definir y caracterizar la tipología de suelos (objetivo específico 1), en las planillas edafológicas utilizadas en el relevamiento de los pozos de observación se registró:

- el tipo de paisaje, geoforma y posición topográfica,
- la secuencia de horizontes, drenaje y permeabilidad del perfil,
- espesor del horizonte A (cm),
- textura del horizonte A y C (contenido de limo, arcilla y arena (%)),
- contenido de materia orgánica (%) en los 20 cm superficiales y
- densidad aparente (g/cm^3) en los primeros 5 cm de profundidad.

Se evaluaron las siguientes variables de suelo para el objetivo específico 2

- Espesor de Horizonte A (cm): indicador de desarrollo de suelo y/o procesos de erosión (Porta Casanellas et al. 1999, Frank Buss et al. 2019).

-Contenido de limo+arcilla en horizonte A (%): indicador de calidad de suelo, a mayor contenido de limo+arcilla más estable sería la materia orgánica del suelo (MO), porque el carbono orgánico está asociado con pequeñas partículas minerales (Gili et al. 2010).

-Profundidad de carbonatos de calcio (CaCO_3) (cm): es un buen indicador de la historia de percolación de agua, porque cuanto más profundo estén los CaCO_3 , mayor es la cantidad de agua que percoló a través del perfil, muy asociado a qué factores formadores y procesos pedogenéticos influyeron en su evolución (Frank Buss et al. 2019).

-Profundidad del horizonte C o estrato impermeable (cm): Indicador de la edad del suelo. Los suelos más evolucionados o suelos antiguos presentan mayor desarrollo de horizontes (número de horizontes), es decir, mayor será la profundidad del horizonte C o del estrato impermeable (Porta Casanellas et al. 1999).

-Densidad aparente (g/cm^3) a los 5 cm de la superficie del suelo: se tomó a esta profundidad para inferir las dificultades para la emergencia, el enraizamiento y la circulación de aire y agua (Porta Casanellas et al. 1999).

-Materia orgánica (MO) en los primeros 20 cm superficiales del suelo (%): es un indicador de calidad de suelo y disponibilidad de nutrientes (Frank Buss et al. 2019). La MO es la principal componente del suelo asociada a la fertilidad y potencial productivo del mismo. A su vez otorga estructura al suelo, y por lo tanto capacidad de retención de agua e infiltración (Alaggia et al. 2020).

-Contenido de limo+arcilla en el horizonte C o impermeable (%): la textura del horizonte del material original permite inferir cual ha sido el desarrollo pedogenético.

Para designar los tipos de paisaje, geomorfología y posición, se asignaron como variables categóricas:

- Denominados como paisajes: **Este y Oeste** (sectores pertenecientes al Mega-abanico aluvial del Rio Salado).
- Las geoformas: **Planicies interfluviales, Paleocauces viejos y Paleocauces nuevos.**
- Las posiciones topográficas: **Loma y Media loma.**

2.2.2 Medición a campo de variables respuestas.

Para el objetivo específico 1, en cada sitio se caracterizó el paisaje y se describió la morfología del perfil de suelo, de acuerdo a las normas propuestas por Etchevehere (1976). Se utilizó un centímetro para medir el espesor del horizonte A y un barreno para explorar la profundidad del horizonte C o el estrato impermeable. También se utilizó ácido clorhídrico para determinar la profundidad de Carbonato de Calcio (CaCO_3). De cada pozo de observación, se extrajeron muestras de los horizontes A, horizonte C o estrato impermeable para los análisis granulométricos por el método de la pipeta (Robinson 1922).

Para determinar la Materia Orgánica del Suelo (MO), se evaluó en los primeros 20 cm de profundidad del suelo el contenido de carbono orgánico total de suelo, con el método de oxidación húmeda de Walkley y Black (1934). Para ello, se tomó en cada sitio de muestreo (Figura 1.2, Tabla 1.1 de Capítulo 1), una muestra compuesta de 10 submuestras obtenidas. Estas se obtuvieron cada un metro desde el inicio de las transectas especificadas en el Capítulo 3 (ver Anexo Figura A3.6), en cada uno de los sitios de muestreo de cada tipo de unidad de paisaje seleccionada. Para convertir carbono orgánico total del suelo en MO, se utilizó el factor de corrección 1,724 (Cambardella et al. 2001).

Para evaluar densidad aparente, en cada sitio de muestreo (Tabla 1.1 Capítulo 1) se tomaron muestras compuestas de 3 submuestras, en el primer estrato del suelo de 0-5 cm de profundidad, utilizando el método de cilindro (Blake y Hartge 1986).

2.2.3 Análisis de datos

Previo a un análisis estadístico para definir tipologías de suelo, se analizó la descripción de cada ficha edafológica. Se estudió en que posición del terreno se encontraba cada pozo de observación, utilizando los mapas de los paleocauces, Modelo digital de elevación e imágenes satelitales. En base a la geoforma, posición en el terreno y la secuencia de horizontes de cada pozo se identificaron grupos de suelo: Planicies interfluviales posición topográfica de loma; Planicies interfluviales posición topográfica de media loma; paleocauces viejos posición topográfica de loma; paleocauces viejos posición topográfica de media loma y paleocauce nuevo posición topográfica de loma.

2.2.3.1 Tipologías de suelo a partir de variables edáficas.

Para determinar si existen tipologías de suelo a partir de características edáficas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con el propósito de encontrar cuáles son, de las variables evaluadas, las que explican la mayor variación. Las variables analizadas fueron: espesor (cm) de horizonte A, contenido de limo+arcilla (%) en el horizonte A, profundidad (cm) de carbonato de calcio (CaCO_3), profundidad (cm) de horizonte C u horizonte más impermeable, densidad aparente (g/cm^3) en los primeros 5 cm del perfil del suelo, materia orgánica (%) y contenido de limo+arcilla (%) en el horizonte C (u horizonte más impermeable). Los datos fueron estandarizados (Kenkel et al. 2002) y se utilizó el paquete “Factoextra” en R versión 4.1.1 (R Core Team 2020).

2.2.3.2 Relación entre variables fisiográficas y variables edáficas.

Para determinar cuáles son las principales diferencias entre las tipologías de suelo (identificadas en el ítem 2.2.3.1) respecto a los atributos de paisaje, geomorfológicos, posición topográfica y variables edáficas (objetivo específico 2) se utilizó análisis de permutaciones múltiples (MRPP). Este método no paramétrico permite probar la

hipótesis de que no hay diferencias entre dos o más grupos de entidades. Tiene la ventaja de no requerir supuestos (como la normalidad multivariada y la homogeneidad de varianzas) (Zimmerman et al. 1985). El método MRPP presenta un estadístico, que es un descriptor de la homogeneidad dentro del grupo en comparación con la expectativa aleatoria, estadístico A. Cuando todos los elementos son idénticos dentro de los grupos, entonces el delta observado=0 y $A=1$, el valor más alto posible para A. Si la heterogeneidad dentro de los grupos es igual a la expectativa por casualidad, entonces $A=0$. Para el cálculo de distancia de matriz se utilizó la Euclídea relativa (McCune y Mefford 2011). No se incluyó en el análisis estadístico el sitio de muestreo Paleocauce nuevo ubicado en la posición de loma, ya que para las comparaciones múltiples se necesitan más de dos repeticiones. Por lo tanto, el número de muestreo total fue de 35 sitios. Para ello, se construyó una matriz primaria con los sitios de muestreo ($n=35$) y las 7 variables edáficas: Espesor de horizonte A (cm), Contenido de limo+arcilla (%) en el horizonte A (%), Profundidad de carbonato de calcio (CaCO_3), Profundidad de horizonte C u horizonte impermeable (cm), Densidad aparente (g/cm^3) en los primeros 5 cm del perfil del suelo, Materia orgánica (%) en los primeros 20 cm de profundidad y Contenido de limo+arcilla en el horizonte C o impermeable (%). Se utilizaron 2 matrices secundarias de datos: 1) matriz con los 35 sitios de muestreo asignados a los paisajes este y oeste correspondientes, 2) matriz con los 35 sitios de muestreo con sus correspondientes geoformas (planicies interfluvios, paleocauces viejos) y posición topográfica (loma y media loma), conformando la combinación de 4 grupos fisiográficos (Planicie interfluvial de Loma; Planicie Interfluvial de Media Loma; Paleocauce Viejo de Loma y Paleocauce Viejo de Media Loma). Los análisis de MRPP para cada variable fisiográfica se realizaron en el programa PC-ORD versión 6.0 (McCune y Mefford 2011). Se corrigió el valor de p

para las comparaciones múltiples con el método Holm (Martínez Clambor 2012) y se utilizó un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

2.3 Resultados

2.3.1 Tipologías de suelo a partir de la descripción de perfiles de suelo según geoforma y posición topográfica.

Planicies interfluviales posición topográfica de loma.

En esta geoforma, se identificaron 2 grupos de suelo en función de la secuencia de horizontes. El primer grupo (con 9 sitios de muestreo) se asocia a un perfil predominante de escaso desarrollo pedogenético, integrado por una secuencia de tres horizontes. Se caracteriza por presentar el mayor espesor del horizonte A respecto a los demás perfiles identificados. Sin embargo, la profundidad del horizonte C y la presencia de los carbonatos de calcio (CaCO_3) es la más cercana a la superficie respecto al resto de los perfiles (Tabla 2.1, Figura 2.1).

El otro grupo (con 2 sitios) posee un perfil con más desarrollo que el perfil predominante, con respecto a todos los sitios ubicados en esta geoforma. Posee un 10 % menos de espesor del horizonte A y un 16% menos de contenido de materia orgánica con respecto al perfil menos desarrollado ubicado en esta geoforma. La profundidad del horizonte C es de 57 cm, es decir que no se diferencia con el perfil anteriormente descrito. Sin embargo, la presencia de carbonatos de calcio es a partir de los 70 cm de profundidad (Tabla 2.1, Figura 2.1).

Planicies interfluviales posición topográfica de media loma.

En esta unidad de paisaje se describió un tipo de suelo con la secuencia A-Bw-BC-Ck (con 6 sitios de muestreo). Se caracteriza por un drenaje algo excesivo a bien drenado y la permeabilidad varía de moderadamente rápida a moderada. El horizonte A posee un espesor 7% más bajo que del segundo perfil de *planicie interfluvial de loma*. Comparándolo con el mismo perfil, el contenido de materia orgánica es un 9% más alto.

La profundidad del horizonte C fue 9 % mayor que el perfil A-Bw-BC-C-Ck ubicado en la posición de loma, en esta misma geoforma. La profundidad de los carbonatos de calcio se encuentra un 27% más profundo siguiendo con la comparación del mismo perfil (Tabla 2.1, Figura 2.1).

Paleocauces viejos posición topográfica de loma.

Para esta geoforma y posición topográfica se identificaron 2 sitios de muestreo con la secuencia de horizontes A-Bw-BC-C-Ck. Comparando este perfil con el suelo más desarrollado de *planicie interfluvial de loma* (A-Bw-BC-C-Ck), el horizonte A contiene un 12 % menos de espesor. Así mismo, el contenido de materia orgánica en este perfil es un 16% mayor que el perfil con que se compara. La profundidad del horizonte C se encontró a un 3,5% más cercana a la superficie que para el segundo perfil de *planicie interfluvial de loma*. Sin embargo, la presencia de carbonatos de calcio está 3% más profundo que en el perfil más desarrollado de *planicie interfluvial de loma* (Tabla 2.1, Figura 2.1).

Paleocauces viejos posición topográfica de media loma.

En esta geoforma y ubicación en el terreno se reconocieron cuatro perfiles de suelo (Tabla 2.1). El suelo dominante está integrado por la secuencia de horizontes A-Bt-BC-C-Ck (con 7 sitios). Este perfil se diferencia del resto de los suelos por presentar el mayor contenido de materia orgánica. Se identificó el horizonte C a una profundidad 22% más cercana a la superficie que al perfil más desarrollado (horizonte Bt3) de esta geoforma. Por otro lado, la presencia de carbonatos de calcio en este suelo fue un 22% más cercano a la superficie que en el perfil menos desarrollado (horizonte Bw) de esta unidad de paisaje (Tabla 2.1, Figura 2.1).

En segundo lugar (de acuerdo a la cantidad de pozos descriptos), se caracterizó el perfil compuesto por la secuencia A-Bt1-Bt2-BC-Ck (con 5 sitios). Su horizonte A posee el mayor contenido de material fino que el resto de los suelos descriptos, y su espesor es 13% mayor que el del perfil anterior. La profundidad del horizonte C y la de los carbonatos de calcio es un 13 y 8 % más profundo respectivamente que del suelo anterior (Tabla 2.1, Figura 2.1).

En tercer grupo de suelo en esta geoforma y posición topográfica, se encontró un perfil similar al anterior, pero más desarrollado, porque se suma un horizonte Bt3, en la siguiente secuencia A-Bt1-Bt2-Bt3-BC-Ck (con 2 sitios). El espesor del horizonte A es el más bajo respecto al resto de los perfiles de esta geoforma. Sin embargo, presenta un 7% más de materia orgánica que el perfil descripto anteriormente (A-Bt1-Bt2-BC-Ck). Siguiendo con la misma comparación de perfil, el horizonte C se encontró en un 10% más profundo y los carbonatos de calcio se encontraron 2 cm más cerca de la superficie (Tabla 2.1, Figura 2.1).

Por último, el cuarto tipo de suelo presenta una secuencia de horizontes A-Bw-BC-C-Ck (con 2 sitios). Es el perfil menos desarrollado en esta unidad de paisaje. La textura del horizonte A es de material intermedio en comparación con los otros dentro de esta unidad de paisaje y con el espesor más desarrollado que el resto (Figura 2.1). El horizonte C se describió en menor profundidad que el resto de los perfiles de esta unidad de paisaje. Sin embargo, la presencia de los carbonatos de calcio reaccionó con ácido clorhídrico cerca del metro (Tabla 2.1, Figura 2.1).

Paleocauce nuevo posición topográfica de loma.

En esta geoforma se registró un solo sitio y se reconoció un perfil A-AC-C. El drenaje es excesivo y permeabilidad rápida a muy rápida. El horizonte A se caracteriza

por un buen desarrollo en su espesor (25 cm), de textura gruesa a intermedia. Se encontró un contenido de materia orgánica menor a de los otros grupos de suelo. El horizonte C se encuentra a los 51 cm de profundidad, de textura arenosa franca, sin presencia de carbonatos de calcio hasta el 150 cm del perfil (Tabla 2.1, Figura 2).

Tabla 2.1: Comparación de características edáficas cualitativas y cuantitativas (promedios y error estándar de la media) de los diferentes perfiles de suelo encontrados en los 36 sitios de muestreo de la región noreste de Santiago del Estero.

N° de sitios	Geoforma	Posición topografica	Secuencia de horizontes	Drenaje y permeabilidad del perfil	Espesor del horizonte A (cm) y textura	Materia orgánica (%)	Densidad aparente (g/cm ³)	Profundiad del horizonte C (cm) y textura	Profundiad de carbonatos de Calcio (cm)
9	Planicie interfluvial	Loma	A-AC-Ck	Bien drenado y permeabilidad moderada	24 ± 1 Franca	2,5 ± 0,01	1,16 ± 0,04	46 ± 1,75 franco limoso	46 ± 1,75
2	Planicie interfluvial	Loma	A-Bw-BC-Ck	Algo excesivo y moderadamente rápida	21,5 ± 1,2 Franca	2,1 ± 0,32	1,1 ± 0,1	57 franca a franca arenosa	70 ± 9
6	Planicie interfluvial	Media loma	A-Bw-BC-Ck	Algo excesivo a bien drenado y moderadamente rápida a moderada	20 ± 1 Franca a franca arcillosa	2,3 ± 0,3	1,2 ± 0,05	63 ± 6 cm franco arenoso, franco arcillo limoso, franco a franco limoso	96 ± 12
2	Paleocauces viejos	Loma	A-Bw-BC-Ck	Bueno a algo excesivamente drenado y moderada a moderadamente rapida	19 ± 0,5 Franco limoso y franco arenoso	2,5 ± 0,3	1 ± 0,05	55 ± 2,4 Franco limoso y franco arenoso	72 ± 1,2
7	Paleocauces viejos	Media loma	A-Bt-BC-Ck	Bueno a moderadamente bien drenado y moderada a moderadamente lento	11 ± 1 Franca, franca arcillosa a franca limosa	3 ± 0,2	1,2 ± 0,04	59 ± 11 Franca limosa	72 ± 7

5	Paleocauces viejos	Media loma	A-Bt1-Bt2-BC-Ck	Bueno superficialmente y en profundidad varía de bien a moderadamente bien drenado. Moderada en superficie a moderadamente lenta en la base del perfil.	12,6 ± 1,3 Franca arcillosa	2,5 ± 0,2	1,2 ± 0,05	68 ± 5 Franca, franca limosa y franca arcillosa	78 ± 7
2	Paleocauces viejos	Media loma	A-Bt1-Bt2-Bt3-BC-Ck	Buen drenaje en superficie a algo excesivamente subsuperficialmente. Permeabilidad moderada en superficie a moderadamente rápida en la base del perfil.	7,5 ± 1,2 Franca arcillosa a franca	2,7 ± 0,16	1,15 ± 0,06	76 ± 1,6 Franca	76 ± 1,6
2	Paleocauces viejos	Media loma	A-Bw-BC-Ck	Bien drenado y permeabilidad moderada.	15 Franco a franco limoso	2,9 ± 0,16	1 ± 0,06	58 ± 0,5 Franco a franco limoso	93 ± 3,3
1	Paleocauce nuevo	Loma	A-AC-C	Algo excesivo y rápida a muy rápida	25 Arenoso franco	2,06	1,3	51 Arenoso franco	Sin carbonatos

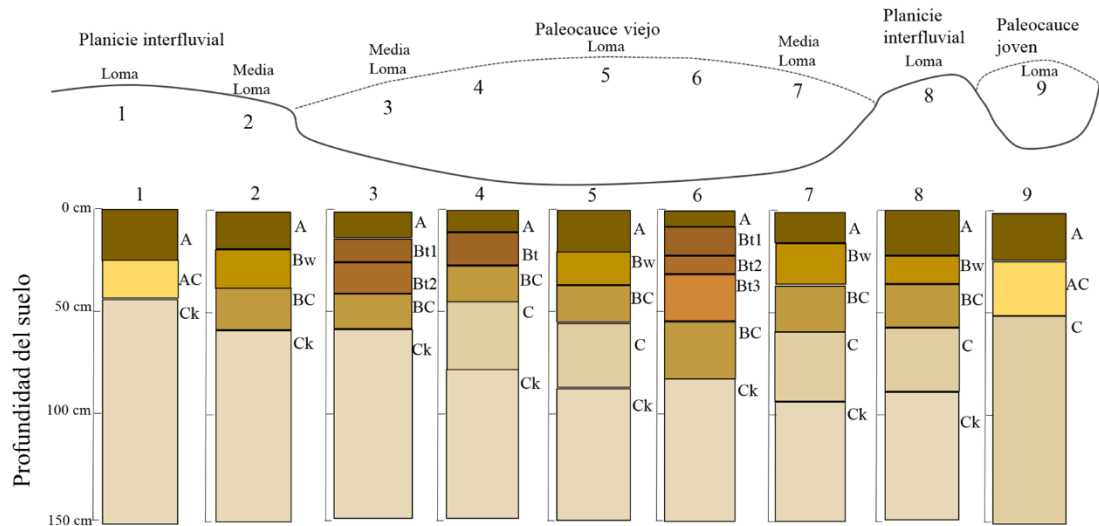


Figura 2.1: Esquemas que ejemplifican perfiles de distintos tipos de suelo (B) encontrados en los 36 sitios de muestreo en las distintas geoformas y posiciones topográficas (A). En el esquema A las líneas discontinuas representan las lomas ubicadas en las geoformas de Paleocauces viejos y Paleocauces nuevos. Las líneas continuas representan a la geoforma Planicie interfluvial (En la Tabla 2.1 se detallan características de los tipos de suelo).

2.3.2 Análisis de componentes principales.

En el análisis de componentes principales se observa cómo se ordenan los grupos de suelo mencionados en la sección 2.3.1. En la Figura 2.2 se indica como quedaron distribuidos los sitios y las variables estudiadas respecto a los componentes principales 1 y 2, presentando un porcentaje de variación entre los dos componentes del 61%. El componente principal 1 está fuertemente condicionado por las variables: contenido de limo + arcilla en el horizonte A y en el horizonte C (%) y contenido de Materia orgánica (%). La relación de estas variables con el componente principal 1 es negativa. Esto determina una separación de nueve sitios de paleocauces viejos de media loma, ubicados en el extremo izquierdo del biplot (triángulos rellenos) (Figura 2.2).

Por su parte, el componente principal 2 está determinado por la profundidad del horizonte C (cm) (Figura 2.2). Se observa un patrón de relaciones geoformas/posición topográfica con los ejes (asociados a las variables edáficas). Los sitios ubicados en

posición topográfica de media loma (formas rellenas) se encuentran en el extremo positivo del eje principal 2 (i.e. se asocian a mayor profundidad del horizonte C), mientras que los sitios ubicados en posición de loma, que en su mayoría pertenecen a la geoforma planicie interfluvial (formas rectángulo vacía) se encuentran en el extremo negativo del eje principal 1 del biplot (i.e. asociándose a una menor profundidad del horizonte C) (Figura 2.2).

Los sitios que se encuentran en el centro del biplot no están asociados a ningún valor extremo de variable edáfica distintiva, que las caracterice y las diferencie de otros grupos (Figura 2.2). Estos sitios se agrupan entre planicies interfluviales y paleocauces viejos ubicados en media loma. En su mayoría son sitios con perfiles de suelo A-Bw-BC-Ck ó A-Bw-BC-C-Ck (Figura 2.1). Sin embargo, hay dos puntos extremos en el cuadrante derecho superior del biplot que difieren en geoforma, pero están ubicados en la misma posición topográfica de media loma. El sitio ubicado en paleocauce viejo está asociado a una mayor profundidad del horizonte C o estrato impermeable. Este sitio posee un horizonte de discontinuidad litológica (2Bt) y cierto desarrollo pedogenético. El sitio ubicado en planicie interfluvial está asociado a mayor profundidad de carbonatos de calcio (CaCO_3). También está asociado negativamente a la variable edáfica contenido de limo+arcilla del horizonte A y C, es decir que granulométricamente posee material medio grueso.

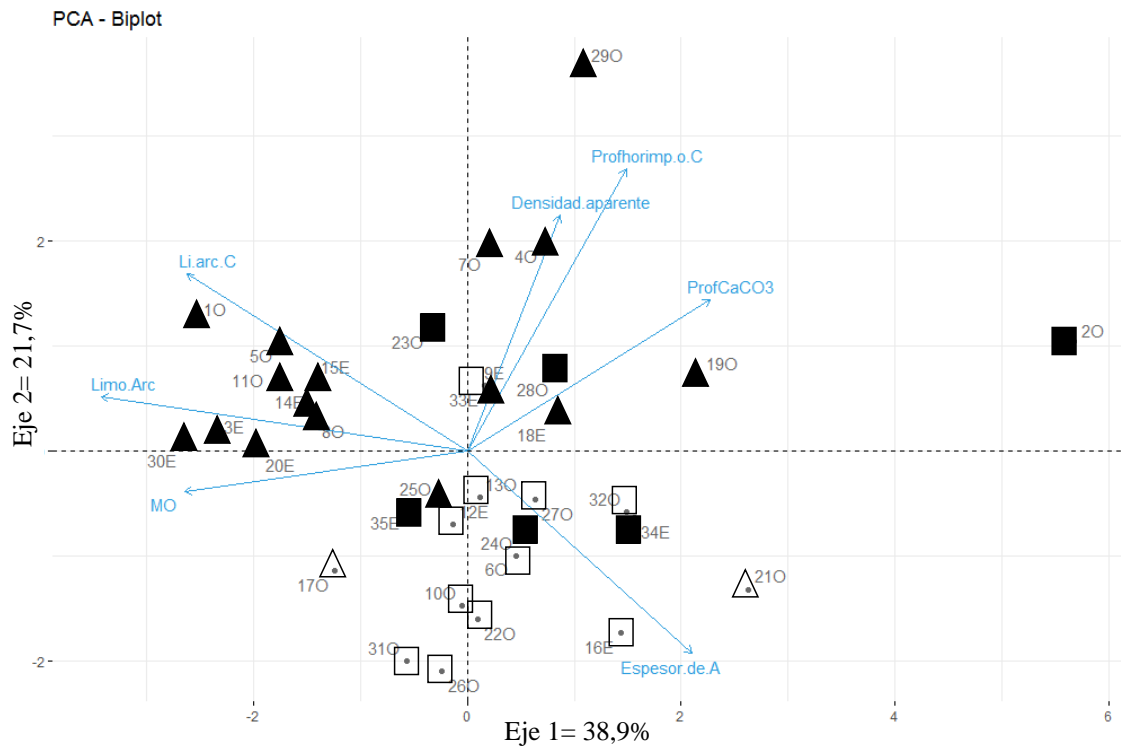


Figura 2.2: Biplot de PCA de variables de respuestas de suelo. Las formas representan a las geoformas: planicie interfluvial (cuadrados) y paleocauces viejos (triángulos). Las formas con relleno representan sitios ubicados en la posición topográfica de media loma y las formas vacías representan sitios en posición topográfica de loma. Los ejes principales 1 y 2 explican un 61% de la variabilidad total de la información analizada: contenido de limo+arcilla en el horizonte A (%): Limo+Arc; Espesor de horizonte A (cm): Espesor de A, profundidad de horizontes C (cm): Profhorimp.o.C, profundidad de carbonatos (CO_3) (cm): ProfCaCO₃, Densidad aparente (g/cm^3): Densidad aparente, Materia orgánica (%): MO y contenido de limo + arcilla en el horizonte C (%): Li+arc C.

2.3.3 Evaluación de las diferencias entre variables fisiográficas y variables edáficas.

El análisis de permutaciones múltiples (MRPP) determinó que no existen diferencias entre los paisajes este y oeste respecto a las variables edáficas ($p > 0,05$; $A = 0,04$). Sin embargo, existen diferencias entre las geoformas (planicie interfluviales y paleocauces viejos) y posiciones topográficas (loma y media loma) dadas por dichas variables edáficas ($p = 0,000001$; $A = 0,28$). Los sitios ubicados en la geoforma de Planicies interfluviales de posición topográfica de loma tienen suelos que se diferencian significativamente de los sitios ubicados en la geoforma de Paleocauces viejos de

posición en el terreno de media loma (Tabla 2.2). Siguiendo las variables edáficas que explican mejor la variación de los datos (Figura 2.2), se observa que: el contenido de limo+arcilla del horizonte A y del horizonte C (%) es en promedio un 52% y 14% más bajo, respectivamente, en el grupo de planicies interfluviales de loma que en los grupos de paleocauces viejos de media loma (Tabla 2.2). El contenido de materia orgánica presenta un 14% más bajo en promedio en las planicies interfluviales de loma que en los paleocauces viejos ubicados en media loma. En las planicies interfluviales de loma, la profundidad del horizonte C en promedio es un 25% más cercana a la superficie en comparación con los paleocauces viejos de media loma (Tabla 2.2).

Tabla 2.2: Valores promedios y error estándar de variables edáficas para los cuatro grupos de suelo categorizados por sus características fisiográficas de los 35 sitios de muestreos. Letras distintas (entre paréntesis) indican que hay diferencias significativas (MRPP) en cuanto a variables edáficas entre los grupos fisiográficos con nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

Grupos de suelo	Paleocauce	Paleocauce	Planicie	Planicie
Variables	Viejo	Viejo	Interfluvial	Interfluvial
	Media Loma	Loma	Media Loma	Loma
	N = 16	N = 2	N = 6	N = 11
	(A)	(AB)	(AB)	(B)
Espesor de Horizonte A (cm)	11,6 ± 0,95	19 ± 0,35	20 ± 0,72	24,3 ± 0,75
%Limo+Arcilla en horizonte A	69 ± 3	52 ± 17,3	59 ± 7,5	60 ± 2
Profundidad de carbonatos de calcio (cm)	73,6 ± 5,8	72,5 ± 2,5	96 ± 15	58,4 ± 5,5

Profundidad de horizonte C (cm)	64 ± 6	55 ± 5	$63,2 \pm 7$	$48 \pm 2,23$
%Materia Orgánica	$2,8 \pm 0,13$	$2,5 \pm 0,6$	$2,4 \pm 0,4$	$2,4 \pm 0,1$
Densidad aparente (g/cm ³)	$1,2 \pm 0,03$	$0,9 \pm 0,1$	$1,2 \pm 0,1$	$1,14 \pm 0,04$
%Limo+arcilla en horizonte C	$67 \pm 2,6$	$52,4 \pm 17$	$58,7 \pm 8$	$57,3 \pm 2,3$

2.4 Discusión

En términos generales se encontró que existen grupos de suelo, que, por su geoforma, ubicación en la posición del terreno y características edáficas, definen unidades de paisaje o “grupos de sitios ecológicos” (Caudle et al. 2013) (Tablas 2.1 y 2.2, Figuras 2.1 y 2.2). Principalmente, existen dos grupos de suelo contrastantes que se diferencian entre sí: las planicies interfluviales de loma de escaso desarrollo pedogenético y los paleocauces viejos de media loma de horizontes con acumulación de arcillas (argílicos). No obstante, existe un gradiente de perfiles de suelo, que no se diferencian significativamente entre sí respecto a variables edáficas y que poseen diferentes geoformas y/o posiciones topográficas (Figura 2.2, Tabla 2.2). Por otro lado, no se encontraron diferencias en cuanto a tipologías de suelo en factor de paisaje este y oeste.

En el noreste de Santiago del Estero, los factores que permiten identificar diferentes unidades de paisaje son principalmente la topografía y las características edáficas (Abatedaga et al. 1997). De esta forma se acepta parcialmente la hipótesis de que los factores de paisaje (asociados al clima sector este y oeste), geomorfología, topografía y propiedades edáficas son los que definen las unidades de paisaje para el área de estudio. Esta hipótesis se apoya en que cuando el clima y la geomorfología son factores constantes o relativamente homogéneos, es la topografía la que determina diferentes unidades de paisaje, los cuales son observados en indicadores de suelo (Frank Buss et al. 2019). En este trabajo, el contenido de limo+arcilla de los horizontes A y C, la profundidad del horizonte C y el contenido de materia orgánica en los primeros 20 cm de profundidad permitieron diferenciar distintas unidades de paisaje (Figura 2.2, Tabla 2.2). Aún falta definir si dichas unidades de paisaje se diferencian por características de la vegetación y

por lo tanto conforman lo que se define como Sitio Ecológico (Butler et al. 2003, Bestelmeyer 2006, Buxbaum y Vanderbilt 2007, Bestelmeyer et al. 2009). Quizás hubiese sido necesario evaluar la heterogeneidad a escalas espaciales mayores para observar efecto sobre estas variables. Por ejemplo, comparar haber evaluado entre el paisaje con influencia del Río Dulce con el gran paisaje con influencia del Río Salado o comparar entre esta región del Chaco Semiárido con el Chaco Sub-húmedo (área de influencia de los Bajos Submeridionales).

Los factores aluviales y eólicos del sistema aluvial del Río Salado influyeron en el desarrollo y en la heterogeneidad de los suelos (Abatedaga et al. 1997, Vizgarra et al. 2018). En las geoformas de Paleocauces viejos, los suelos presentan mayor desarrollo pedogenético reflejándose en la profundidad del horizonte C, la acumulación de material fino (acumulación de arcillas en horizonte Bt) y la existencia de discontinuidades litológicas (Figuras 2.1 y 2.2, Tabla 2.2). Esto implica que el factor que influyó aquí es la geomorfología y también la posición topográfica (Castellanos 1968, Porta Casanellas et al. 1999, Peri y Rosello 2010). Así mismo, en las geoformas de Planicies Interfluviales en posición topográfica de loma, el factor que estaría actuando es el relieve o la posición topográfica, caracterizado por el escaso desarrollo pedogenético (horizonte de material original cerca de la superficie) y la presencia de carbonatos de calcio cerca de la superficie (Figura 2.1, Tabla 2.2). Esto se asociaría a que las lomas suelen estar expuestas a pérdida de materiales, más que a ganancias y por ende a menor aporte de agua como ocurre en otras ubicaciones del paisaje (ej. media loma y bajos) (Young y Hammer 2000, Rulli y Rosso 2007, Frank Buss et al. 2019).

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas de suelos entre sitios ubicados en los paisajes este y oeste (sección Resultados 2.3.3), aunque su escala espacial sea más fina (513.000 hectáreas) que el trabajo de Iriondo (1993). Posiblemente ello se

deba a que se trate de un mismo tipo de desarrollo de geofomas para toda la región (Peri y Rosello 2010, Thalmeier et al. 2021). Otro factor que no determinó diferencias entre paisaje por variables edáficas es el promedio anual de precipitaciones, en el cual hay 40 mm de diferencia entre el este y el oeste (Van Meer y Domínguez 2021). Esto podría atribuirse a la gran influencia del paisaje y su sistema hidrográfico/hidrológico, con aportes de agua de la gran cuenca Mega Abanico Aluvial del Rio Salado, que habría tenido un gran efecto formador del paisaje (Castellanos 1968, Iriondo 1993, Thalmeier et al. 2021).

Si se comparan los suelos evaluados con el Atlas de Suelos de la República Argentina, de una escala 1:500.000 (Moscatelli 1990, Angueira et al. 2007), que, si bien la escala del Atlas es de menor detalle para el área de estudio, se pueden encontrar algunas similitudes en cuanto a la clasificación taxonómica. Así, se encuentra que el grupo de suelo contrastante de Planicies interfluviales de loma con escaso desarrollo pedogenético (Figura 2.1, Figura 2.2), se asemeja a la unidad taxonómica subgrupo Haplustoles énticos de la unidad cartográfica Asociación (Moscatelli 1990, Angueira et al. 2007). Tienen la similitud de ubicarse en la posición topográfica de loma y que la textura superficial es franca (Tabla 2.2). En el Atlas de Suelo (Moscatelli 1990), esta unidad no es tan representativa en superficie, similar a este trabajo, en el cual estos perfiles de suelo representan el 25% del total relevado (Tabla 2.1).

El otro grupo de suelo contrastante (i.e. que se diferenció significativamente del resto de los suelos, Tablas 2.2; Figura 2.1 y 2.2) del área de estudio son los paleocauces viejos situados en posición de media loma del terreno. Los perfiles de estos sitios se caracterizan por un buen desarrollo de horizontes, con clara diferenciación de los mismos. Presentan un horizonte de acumulación de arcillas, que en algunos suelos varía la secuencia de horizonte Bt, Bt1 y hasta Bt2 y Bt3 (Figuras 2.1 y 2.2, Tabla 2.2). Esto se

debería a su posición en el terreno y geoforma, en donde han recibido mayor acumulación de agua (i.e. histórica-evolutiva) y como consecuencia alcanza mayor desarrollo pedogenético, respecto a los sitios de loma (Abatedaga et al. 1997). Este grupo de suelos se asemeja a la unidad taxonómica subgrupo Argiustoles típicos ubicados en posición de explanadas en la unidad cartográfica de Asociación (Moscatelli 1990, Angueira et al. 2007).

Los grupos de suelo que no presentan diferencias significativas (Figura 2.1; Tabla 2.2), por geoforma (Planicie interfluvial y Paleocauce viejo) ni por posición topográfica (loma y media loma), se comportan como un gradiente entre los contrastes de Planicie interfluvial de loma y Paleocauce viejo de media loma. Tienen un perfil similar entre ellos que es la secuencia A-Bw-BC-Ck, que en algunos puede variar con un horizonte mineral poco edafogenizado, el horizonte C y luego con un horizonte cálcico (Ck) (Figura 2.2). Siguiendo el concepto de SE (Bestelmeyer et al. 2009), estos perfiles de suelo no determinan una unidad de paisaje en sí, sino que podrían conformar un grupo de suelos asociados a los sitios ecológicos de Planicie interfluvial de loma (poco desarrollados) y Paleocauce viejo de media loma (suelos argiustoles). Este concepto de grupo de suelos con algunas diferencias entre sí asociados a un sitio ecológico (o grupo de sitios ecológicos) se suele utilizar debido a que en la naturaleza muchas veces existen gradientes topográficos que no “encajan” en modelos discretos. Sin embargo, poder ordenar la información en modelos y patrones (e.i. como sitios ecológicos y estados) permite una clasificación y ordenamiento de la información disponible de los suelos y la vegetación asociada a la misma que en general es compleja, siempre y cuando dicha simplificación sea explícita y beneficie en su comprensión ecológica y manejo sustentable (Bestelmeyer et al. 2009, 2017). Para confirmar esto, se deberían realizar estudio de la vegetación, su

dinámica espacio-temporal y su respuesta al manejo y disturbios naturales (Bestelmeyer 2006, Bestelmeyer et al. 2009, 2010).

A su vez, los sitios de suelo de Planicie interfluvial y Paleocauce viejo, con la misma secuencia de horizontes A-Bw-BC-Ck (Figura 2.1), presentan variabilidad con respecto a la profundidad de horizonte C, la presencia de carbonatos de calcio, el espesor de horizonte A y el contenido de limo+arcilla de horizonte A y C (Tabla 2.2). Esa variabilidad podría deberse a la posición en el relieve. Los sitios de las planicies interfluviales con suelos de incipiente a débil desarrollo, ubicados en la posición topográfica de media loma, ligeramente cóncavas, podrían estar acumulando agua de lluvia y/o por escurrimiento superficial, provenientes de los sectores altos adyacentes. Esto favorecería la lixiviación de los carbonatos de calcio y material fino hacia el horizonte B. Por el contrario, los paleocauces viejos con esta secuencia de horizontes están ubicados en posición topográfica de loma, lo cual están sometidos a menor acumulación de agua, que los sitios ubicados en media loma como así también menor aporte de sedimentos finos en el horizonte B (Abatedaga et al. 1997) (Figura 2.1 y 2.2). Por lo tanto, se lo puede clasificar como un gran grupo complejo de suelo, identificados como haplustoles típicos similar a lo que encontró en el mapa de suelo de Parque Nacional Copo (Abatedaga et al. 1997).

En síntesis, en este capítulo se puede determinar la existencia de dos tipos de suelos muy contrastantes que son los de Planicies Interfluviales de Loma (poco desarrollados pedogenéticamente), y los Paleocauces viejos de media loma (argiustoles). Pero también que dentro de una misma geoforma y posición topográfica existe una gran variedad de suelos (Figura 2.1), que representa un gradiente entre los dos anteriores. Por lo tanto, en esta región existen diferentes propiedades intrínsecas de suelo, relieve y geomorfología que pueden determinar o modular patrones diferentes de la vegetación.

Sin embargo, falta definir si existe algún patrón que relacione alguna propiedad edáfica con la vegetación, para comprender los patrones y la dinámica de la vegetación, y si se asocian al desarrollo de múltiples vías sucesionales entre comunidades vegetales, es decir transiciones entre estados alternativos en dichos sitios ecológicos específicos (Briske et al. 2005, 2006, Bestelmeyer 2006, Bestelmeyer et al. 2009). En el próximo capítulo se evaluará si existe una asociación entre variables edáficas analizadas en este capítulo y variables de vegetación. También se determinará si existe una relación entre los grupos de suelo definidos en este capítulo y tipos de estructuras fisonómicas y/o florísticas de las comunidades vegetales en la zona de estudio.

Capítulo 3

Análisis de la complejidad estructural en comunidades leñosas en el noreste de Santiago del Estero.



Capítulo 3

3.1 Introducción

La complejidad de los ecosistemas boscosos es una propiedad clave emergente de la estructura y funcionamiento de estas comunidades. Sin embargo, la mayoría de los estudios se centran en evaluar solo algunos componentes del ecosistema, ya sea bióticos (ej. cobertura de especies), abióticos (ej. micro-clima, ciclos de elementos), y aún falta una evaluación más integral de la complejidad de los ecosistemas (Gaucherel et al. 2020, Peri et al. 2021). La complejidad de un ecosistema es el resultado de la combinación de componentes bióticos, abióticos y humanos que forman una red de interacciones, que en general es muy difícil cuantificar (López et al. 2013, Gaucherel et al. 2020).

El estudio de la complejidad de la estructura espacial es un enfoque actual y muy relevante para explorar las relaciones estructura-función en la organización de la comunidad, dinámica de poblaciones, sucesión, disturbios, función ecosistémica y conservación (Cadenasso et al. 2006). La complejidad puede caracterizarse por la heterogeneidad espacial (vertical y horizontal) de un ecosistema. La heterogeneidad es la complejidad o variabilidad de las propiedades estructurales y funcionales de un ecosistema en el espacio y en el tiempo (Li y Reynolds 1995). Específicamente, la heterogeneidad de la vegetación es la variabilidad y/o distribución espacial (horizontal y vertical) y temporal de componentes estructurales (e.g. composición, biomasa, cobertura) de las comunidades en un área de extensión conocida, cuya disposición se asocia a la variación de los factores ecológicos (Chaneton 2005). Dicha heterogeneidad se relaciona con la diversidad biológica y la resiliencia ecológica, y tiene implicancia en la diversidad de servicios ecosistémicos críticos (Cavallero et al. 2015, Dronova 2017).

La heterogeneidad espacial de los bosques se distingue de otros ecosistemas por sus estructuras complejas que se relacionan con altos valores de índices de biodiversidad

(Thompson et al. 2009). La distribución espacial de los diferentes estratos vegetales de un bosque es el principal impulsor de la provisión de hábitat y, por lo tanto, de la biodiversidad del bosque (Frey et al. 2019). El manejo y la conservación de una alta heterogeneidad de la vegetación es importante para preservar la mayor biodiversidad posible (Walz y Syrbe 2013). Es por ello, que estudiar y medir cuantitativamente la heterogeneidad de la vegetación es fundamental para saber qué niveles de complejidad estructural se deben mantener, evitando la simplificación de los ecosistemas y la pérdida de biodiversidad (Ruiz-Jaen y Aide 2005, Bestelmeyer et al. 2009, Walz y Syrbe 2013, Zellweger et al. 2013).

La medición directa de la estructura de los bosques resulta costosa con los métodos actuales como los inventarios forestales. Por lo tanto, la evaluación cuantitativa de la complejidad de la vegetación sigue siendo un desafío en la investigación vigente. La estructura forestal tiene múltiples aspectos y existe una amplia variedad de indicadores con métodos de teledetección para describirlos, pero aún no se han generado herramientas cuantitativas y prácticas para medir a campo (fácil de medir y económicas) (Ferraina et al. 2022). Por ello es fundamental validar herramientas y cuantificar la complejidad estructural, que le permita a los administradores y/o manejadores de bosques tener más herramientas en que basarse para decidir qué árboles o grupo de árboles se conservarán y cómo manejar el bosque (% de superficie de rolado, % de corta forestal) (Frey et al. 2019).

Una manera de cuantificar la heterogeneidad es a través de los atributos estructurales de la vegetación de un ecosistema (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). La estructura de un ecosistema puede estimarse en base a la composición de la comunidad, la distribución tridimensional de la biomasa vegetal, las formas de crecimiento y/o la presencia de especies invasoras (Friedel 1991, Ludwig et al. 2000, Scheffer et al. 2001, Stringham et al. 2003, Müller 2005, Walker 2005, Kandziora et al.

2013). En estudios tradicionales de bosques, la composición de una comunidad se estima a través del método fitosociológico o con los índices de diversidad alfa, beta y gamma, ofreciendo información de la heterogeneidad composicional dentro de una comunidad, entre comunidades y a nivel de paisaje (Lezama et al. 2006, Aoyama et al. 2020). Por otra parte, la distribución tridimensional de la biomasa vegetal se puede medir a partir de parámetros como densidad, cobertura, frecuencia, área basal (para comunidades con presencia de especies arbóreas), entre otras.

A su vez, existen índices de vegetación que permiten medir la complejidad estructural de las comunidades vegetales (Zhongming et al. 2010). Dicha complejidad estructural puede medirse mediante dos índices de Heterogeneidad de la vegetación: Horizontal (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015) y Vertical (Cavallero et al. 2015). La combinación de dichos índices brinda información sobre la complejidad estructural de la vegetación, asumiendo que, a mayor heterogeneidad vertical y horizontal, mayor será la complejidad estructural y por ende la diversidad de nichos ecológicos para la biota del ecosistema será mayor (Cavallero et al. 2015, Alaggia et al. 2020). A su vez, es una metodología que permite cuantificar la fisonomía de diferentes tipos de bosque o bien de estados degradados de un mismo tipo de bosque (Carranza et al. 2018).

Para cuantificar la fisonomía de comunidades con especies leñosas, los trabajos sobre índices de heterogeneidad (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015) definen a la heterogeneidad horizontal como el tamaño de grano de una variable (largo de parche de la cobertura total de la vegetación leñosa y largo de interparche sin cobertura de especies leñosas) y su variabilidad (desvío estándar) (Li y Reynolds 1995, López et al. 2013). Por lo tanto, para el estudio de la heterogeneidad de bosques se define a un ‘parche’ como un conjunto de individuos de especies leñosas (arbustos y/o árboles) cuya cobertura se ve interrumpida por la presencia de suelo desnudo o de especies herbáceas (claros o

‘interparche’ de aquí en más) (Cavallero et al. 2015). El Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación calcula la variabilidad en el largo de parche y la distribución espacial de los mismos. El número de parches e interparches aumenta la heterogeneidad cuando se registran numerosos parches de distinto tamaño, e irregularmente distribuidos en el espacio (distinto tamaño de interparche), respectivamente.

A su vez, la heterogeneidad vertical está definida por la cantidad y altura de estratos que se presentan en la comunidad vegetal. La misma se calcula en base a la altura promedio, el desvío estándar (σ) y la cobertura (expresada como proporción) de cada estrato. Se adoptó el sistema de clasificación de Raunkiær (1934) (Cavallero et al. 2015). Las Fanerófitas incluyen todas las plantas leñosas o herbáceas de gran tamaño (e.g. árboles, arbustos, cañas) cuyas yemas de renuevo de los individuos adultos se encuentran en vástagos por encima de los 0.5 m del suelo. Se propone dividir el espacio vertical en tres estratos: estrato leñoso bajo (< 2 m); estrato leñoso medio (entre 2 y 8 metros) y estrato leñoso alto (> 8 m) (López de Casenave et al 1995). La comunidad que posea mayor variabilidad de altura tendrá más heterogeneidad vertical, y viceversa (Cavallero et al. 2015, Carranza et al. 2018).

3.1.2 Ecorregión Chaqueña

La gran heterogeneidad espacial de la ecorregión chaqueña está determinada por la interacción entre factores de clima, de relieve, de suelo y de régimen de disturbios generados por los incendios, el pastoreo y/o la explotación forestal (ej. Morello y Adámoli 1974, Barberis et al. 1998, 2002, Tálamo y Caziani 2003, Kunst 2011, Torrella et al. 2011, Fernández et al. 2020). Para el Chaco Árido, Cabido et al. (1994) describieron comunidades vegetales y el medio físico en la provincia de Córdoba. Dicha vegetación comprende bosques xerofíticos, arbustales espinosos cuya fisonomía y composición

florística está relacionada con la disponibilidad de agua y factores antrópicos. Así mismo describen clases de vegetación por fisonomía (altura de árboles y arbustos, cobertura) y por su composición. En el Chaco Semiárido, Brassiolo et al. (2002) clasificaron 5 tipos de cobertura y usos de la tierra en el área de Parque Nacional Copo y zona de amortiguamiento, a partir del análisis de imagen Landsat 7 TM. Esas clases de coberturas se definieron a partir de la dominancia y cobertura de especies forestales y uso. Sin embargo, hay pocos estudios que cuantifiquen la heterogeneidad o la complejidad que determinen distintos patrones fisonómicos-florísticos de las comunidades vegetales en el Chaco Semiárido. Asimismo, para esta región, hasta el momento no se encontraron trabajos que hayan estudiado si dicha heterogeneidad está asociada a grupos de suelo o algún atributo edáfico. En este contexto, es importante conocer la heterogeneidad y las propiedades intrínsecas de las unidades de paisaje (i.e. SE) para comprender cómo se estructura la vegetación a diferentes escalas, y asociarla a diferentes factores fisiográficos, como el relieve y factores edáficos. Para ello, la finalidad de este capítulo es evaluar si existen diferentes comunidades vegetales heterogéneas en cuanto a la fisonomía (cobertura y alturas por estrato y heterogeneidad vertical y horizontal) y a la composición florística en el noreste de la provincia de Santiago del Estero, y si dichas diferencias están asociadas a tipos de suelos o a atributos del suelo. En este sentido, se plantea la siguiente hipótesis: en el noreste de Santiago del Estero existen comunidades vegetales con diferentes atributos estructurales (fisonómicos y florísticos) que están asociadas a tipos o grupos de suelo y /o algún atributo edáfico específicos.

Se predice que se encontrarán comunidades vegetales con diferencias en las coberturas de estratos leñosos, en la heterogeneidad vertical y horizontal de la vegetación leñosa, en la composición florística y riqueza y diversidad florística que permite diferenciar grupos o tipologías de comunidades vegetales. Además, se predice que dichos

grupos o tipologías de comunidades vegetales se asocian a diferentes grupos o tipologías de suelo o atributo edáfico específicos.

Para ellos se plantean 3 objetivos específicos:

1. Identificar y caracterizar las comunidades vegetales en base a atributos fisonómicos-florísticos.
2. Determinar si estas comunidades vegetales están asociadas a los grupos de suelo del noreste de la provincia de Santiago del Estero y si existe alguna asociación entre atributos fisonómicos y variables edáficas o con grupos de suelo.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Sitios de muestreo.

Para establecer si existen diferentes comunidades vegetales en cuanto a la fisonomía y a la composición florística y, al mismo tiempo, determinar si dichas comunidades vegetales están asociadas a atributos edáficos o asociados a grupos de suelo se seleccionaron los 36 sitios de muestreo de los dos sectores este y oeste perteneciente al Mega Abanico aluvial del Rio Salado (ver metodología 1.2.2; ver Tabla 1.1 del Capítulo 1; ver Tabla 2.1 y metodología 2.2.2 en Capítulo 2). Sin embargo, no se tuvo en cuenta en el análisis de datos un sitio que pertenece a la geoforma “Paleocauce nuevo” porque no tuvo repeticiones (es decir, era el único sitio con características de esa geoforma). Por lo tanto, se analizaron 35 sitios de muestreo.

3.2.2 Variables respuesta evaluadas

Se registraron las siguientes variables estructurales fisonómicas y florísticas (Tabla 3.1) para evaluar si existen diferentes comunidades vegetales en cuanto a la fisonomía y a la composición florística.

Tabla 3.1: Variables respuesta fisonómicas y florísticas (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015, Alaggia et al. 2020). *Variable estructural fisonómica calculada a partir de las variables tomadas a campo en las transectas de muestreo.

**Índices calculados a partir de las variables estructurales tomadas a campo en las transectas de muestreo.

	1- Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación Suma de Estratos (IHHV _e)**
	2- Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHVV)**

Variables fisonómicas	3- Cobertura por estrato (%): Cobertura estrato leñoso bajo (CoLB), Cobertura estrato leñoso medio (CoLM), Cobertura estrato leñoso alto (CoLAI) 4- Cobertura de suelo desnudo (%) 5- Cobertura de mantillo total (%) 6- Área basal ($m^2 \cdot ha^{-1}$) * 7- Altura máxima promedio de árboles en faja (m)
Variables florísticas	8- Cobertura de cada especie leñosa (%) 9- Cobertura de cada especie latifoliada (herbáceas) (%) 10- Cobertura de cada especie gramínea (%)

Para determinar si existe asociación entre las comunidades vegetales y los grupos de suelo y/o atributos edáficos se registraron las siguientes variables analizadas en el capítulo 2:

- Espesor de Horizonte A (cm);
- Contenido de limo+arcilla en horizonte A (%);
- Profundidad de carbonatos de calcio ($CaCO_3$) (cm);
- Profundidad del horizonte C o estrato impermeable (cm);
- Densidad aparente (g/cm^3);
- Materia orgánica (MO) en los primeros 20 cm de la superficie del suelo (%);
- Contenido de limo+arcilla en el horizonte C o impermeable (%).

3.2.3 Medición a campo de características fisonómicas y florísticas de la vegetación.

Para estimar las variables respuesta 1-5 y 8-10 (Tabla 3.1), en cada sitio de muestreo se instaló una transecta de 300 m de longitud (ver Anexo Figura A3.1). La

instalación de dichas transectas coincide con la ubicación de los sitios de muestreo de suelo. Este tipo de metodología de transectas ha sido propuesta para evaluar la dinámica de recuperación de bosques quemados del NO de la Patagonia (Cavallero et al. 2015) y en ecosistemas de pastizales templados para evaluar y cuantificar cambios estructurales y funcionales de la vegetación integrando el método de *Landscape Functional Analysis* (Tongway y Hindley 2004) y el modelo de *Estados y Transiciones Estructural Funcional* propuesto por López et al. (2013). Así mismo se han validado en la zona del Chaco Seco (Semiárido y Árido) en el proyecto PICTO-2014-0050 (López et al. 2016), en el cual se propusieron mejoras a dichos índices y su uso en el Manual de Indicadores para Monitoreo de Planes Prediales MBGI (manejo de bosque con ganadería integrada) Región Parque Chaqueño (Alaggia et al. 2020). En la mayoría de los sitios de muestreo ($n = 35$), las transectas se instalaron en dirección oeste-este o noroeste-sureste (sentido de la pendiente dominante). Sin embargo, en 10 sitios de muestreo las transectas no se instalaron con este criterio. Esto se debió a que por razones de limitado acceso (caminos o picadas y puestos cerca), poca visibilidad en el sitio (bosques y vegetación muy cerrada y de difícil tránsito) y pendientes muy suaves ($\leq 1\%$) no se logró identificar el sentido de la pendiente (no era evidente en terreno). La época de muestreo de vegetación fue a principios de la primavera de 2017 y del otoño de 2018. La descripción de los perfiles de suelo se realizó en junio-julio de 2018. La metodología de muestreo fue simple y aleatorio sin repeticiones en el espacio y en el tiempo. En cada transecta se registró:

- Cada intervalo de 1 metro:

Presencia/ ausencia de especies leñosas en los 3 estratos de vegetación y de especies herbáceas a través del método de intercepción por puntos (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Para ello, adaptando el sistema de clasificación de Raunkiaer (1934), se registró la especie del individuo más alto tocado por la proyección vertical del punto, en cada uno

de los siguientes estratos (que dominaba sólo en ese estrato, sensu Alaggia et al. 2020): Nanofanerófitos= < 2 m, Microfanerófitos= 2 m - 8 m, Mesofanerófitos y Macrofanerófitos > 8 m; y como así también el estrato herbáceo (que en general no supera 1 m de altura). Cuando en un mismo estrato existía más de un individuo, en la planilla de campo se registró la especie del individuo más alto dentro de cada estrato. Un mismo individuo nunca puede registrarse en dos estratos diferentes del mismo punto sobre la transecta, aunque sí puede registrarse el mismo individuo en diferentes puntos de muestreo a lo largo de la transecta. Con esta información se estimó:

Cobertura y composición de especies leñosas por estrato (bajo, medio y alto): El porcentaje se estimó a partir del número de veces que las especies leñosas en los estratos bajo, medio y alto fueron interceptadas de manera perpendicular a la transecta, sobre el total de la misma.

Cobertura de especies herbáceas (latifoliadas y gramíneas) **y criptógamas.**

Cobertura basal (i.e. de la corona o base de la mata) **de especies forrajeras** como indicador del vigor forrajero del sistema.

Cobertura al nivel de suelo: se registraron los tipos de cobertura (suelo desnudo), mantillo (fino o grueso) y/o cubierto por la base de una herbácea o gramínea (cobertura basal de gramíneas).

- Cada intervalo de 5 m:

Altura de especies leñosas por estrato: Teniendo en cuenta la clasificación del sistema vertical de Raunkiær y utilizando el método por intercepción, se registró la altura a la cual los individuos más altos encontrados en cada estrato interceptan la proyección vertical del punto de la transecta (que no necesariamente coincidió con la altura máxima del individuo interceptado).

Para calcular las variables respuesta 1 y 2 de la Tabla 3.1: Índices de Heterogeneidad de la Vegetación: Horizontal suma de estratos (adaptada de López et al. 2013) y Vertical (propuesta por Cavallero et al. 2015), se tuvo en cuenta la cobertura de leñosas de los 3 estratos de la vegetación y las alturas de especies leñosas por estrato. De acuerdo a Li y Reynolds (1995), la heterogeneidad espacial puede ser evaluada sobre la base del tamaño de parche de una variable y su variabilidad (desviación estándar = σ). En este trabajo se ajustó el índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (IHHV) como Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación suma de estratos (IHHV_e) y se calculó como:

$$\text{IHHV}_e = \sum_i \text{estratos} (\sigma_{LP} / \mu_{LP}) \times N^{\circ} \text{parches} + (\sigma_{LIP} / \mu_{LIP}) \times N^{\circ} \text{interparches}.$$

Donde σ = desvío, μ = promedio, LP = largo de parche (i.e. vegetación leñosa), LIP = largo interparches (sin vegetación leñosa, presencia de suelo desnudo o de especies herbáceas) y Σ estratos = cada estrato leñoso (estrato leñoso bajo, medio y alto).

Se calculó un IHHV por cada estrato leñoso (bajo, medio y alto) y el IHHV_e fue obtenido al sumar el IHHV de cada estrato (López et al. 2016, Carranza et al. 2018, Alaggia (en redacción)).

El primer término de la fórmula indica si hay variabilidad en el Largo de Parche (LP) y el segundo término de la fórmula indica si los parches de vegetación están regular o irregularmente distribuidos en el espacio. El número de parches e interparches aumenta la heterogeneidad cuando se registran numerosos parches de distinto tamaño, o están irregularmente distribuidos en el espacio (distinto tamaño de interparche), respectivamente. El IHHV_e varía entre 0 y $+\infty$; es cero cuando no se registran parches de vegetación leñosa ($\mu_{LP} = 0$), cuando todos los parches son de igual tamaño ($\sigma_{LP} = 0$),

y/o cuando los parches están regularmente distribuidos en el espacio ($\sigma_{LIP} = 0$) independientemente del número de parches. En cambio, para que el valor de IHHV sea grande, o mayor a 0 debe tener parches e interparches de diferentes tamaños y distribuidos irregularmente. Podes tener parches de igual tamaño pero distribuidos irregularmente y también presenta valores altos de IHHV.

Por otra parte, la heterogeneidad vertical está definida por la cantidad y altura de estratos que se presentan en la comunidad vegetal. Adaptando el sistema de clasificación de Raunkiaer (1934) de Nanofanerófitos, Microfanerófitos Mesofanerófitos (10 m-25 m) y Macrofanerófitos, para los bosques de la región Chaqueña se estima la heterogeneidad vertical de la vegetación al dividir el espacio vertical en tres estratos: bajo (individuos de altura < 2 m), medio (individuos entre 2 m y 8 m) y alto (individuos $8 > m$) (López de Casenave et al. 1995, Alaggia et al. 2020). El aporte de cada estrato se suma bajo el supuesto de que la aparición de cada estrato (y una mayor altura máxima de cada estrato) adiciona complejidad vertical a la comunidad. La comunidad que posea mayor variabilidad de altura tendrá más heterogeneidad vertical, y viceversa (Cavallero et al. 2015, Carranza et al. 2018).

El Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHHV) se calcula de la siguiente manera:

$$IHHV = (\bar{h}_{EsBa} \times \sigma_{EsBa} \times PROPEsBa) + (\bar{h}_{EsMe} \times \sigma_{EsMe} \times PROPEsMe) + (\bar{h}_{EsAl} \times \sigma_{EsAl} \times PROPEsAl)$$

Donde \bar{h} = altura promedio del estrato considerado,

σ = desvío estándar,

PROP = cobertura expresada en proporción al estrato considerado,

EsBa = estrato leñoso bajo,

EsMe= estrato leñoso medio,

EsAl= estrato alto leñoso.

El Índice de Heterogeneidad Vertical está basado en la altura promedio, el desvío estándar y la cobertura (como la proporción del total) por estrato. La cobertura por estrato expresada como la proporción ($\text{Prop} = \text{cobertura}/100$) corrige el valor del índice por el aporte que hace cada estrato al valor de IHVV. Si el estrato alto posee el 50% de la cobertura, el valor de PROPEsAl será igual a 0,5, con lo cual el estrato alto aportará un 50% al valor del índice. El aporte de cada estrato se suma bajo el supuesto de que la aparición de cada estrato (y una mayor altura máxima de cada estrato) adiciona complejidad vertical a la comunidad. La altura de cada estrato se multiplica por su desvío estándar, asumiendo que, si dos comunidades registran la misma altura promedio para un determinado estrato, la comunidad que posea mayor variabilidad de altura, tendrá más heterogeneidad vertical (Cavallero et al. 2015, Carranza et al. 2018).

Finalmente, para las variables respuesta 6-7 de la Tabla 3.1, se midió en fajas de 10 m de ancho \times 300 m de longitud (5 m a cada lado de la transecta) la **altura y Diámetro a la altura del pecho (DAP)** de individuos de especies arbóreas con diámetro mayor a 5 cm (ver Anexo Figura A3.5). A partir de los datos de DAP se estimó la variable respuesta área basal ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

3.2.4 Análisis de datos

3.2.4.1 Para variables fisonómicas-florísticas.

A priori se realizaron análisis exploratorios descriptivos (multivariados), con las variables tanto fisonómicas como florísticas. Las variables que mostraron bajo peso en los análisis de correspondencia y/o de componentes principales, se descartaron. Así, las

variables que no se tuvieron en cuenta para el análisis final son: Proporción de cobertura de suelo desnudo, Índice de diversidad de Shannon (alfa) para especies leñosas tamaño de parche y variables florísticas (cobertura de cada especie leñosa, cobertura de cada especie latifoliada (herbáceas), cobertura de cada especie gramínea).

Para determinar si existen diferentes comunidades vegetales en cuanto a la fisonomía se realizó un análisis de clasificación aglomerativo empleando el método de agrupamiento de Ward como algoritmo de fusión y la distancia Euclídea relativa como medida de disimilitud (Timm 2002). Se utilizaron 8 de las 12 variables estructurales de cada transecta definidas luego de un análisis de componentes principales. Las 4 variables fueron descartadas por estar correlacionadas entre sí y porque al ejecutar análisis de componentes principales no mejoraba el porcentaje de variación de explicación. Las variables que se utilizaron para el cluster son: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación ($IHHV_e$), Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHVV), porcentaje de cobertura de cada estrato leñoso (bajo, medio y alto) (CoLB), (CoLM), (CoLAl), altura máxima promedio de los árboles (Hmax), área basal ($m^2 \cdot ha^{-1}$) y proporción de la cobertura de mantillo total (CoMT).

Luego se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con el propósito de encontrar qué variables seleccionadas para agrupar las transectas son las que explican la mayor variación. Como las variables analizadas no tienen la misma escala, se estandarizaron los datos (Kenkel et al. 2002). Se realizó un test de aleatorización para evaluar la significancia ($p < 0,05$) de cada componente principal.

Por último, la denominación de los grupos de comunidades vegetales, formados sobre la base del análisis de agrupamiento de los sitios de muestreo (basado en las variables estructurales fisonómicas), se tuvo en cuenta a partir de los siguientes criterios:

Tipo de comunidad: definida por la cobertura dominante de cada estrato y la complejidad estructural (índices de heterogeneidad horizontal y vertical, e.g. sabana o parque, arbustal, bosque); a la cual se le puede anexar el adjetivo de complejo o de nivel cobertura del estrato leñoso (abierto o cerrado) cuando este sea un rasgo destacado de dicha comunidad vegetal, ej. Bosques complejos, o bosque cerrado.

Altura promedio de los árboles, con 3 categorías: bajo (i.e. <2m), intermedio (i.e. 3-8 m) o alto (i.e.>8m).

Rasgos fisonómico-silvícola dominante: asociado a la densidad de individuos arbóreos, o al área basal (i.e. variables medidas en la faja de 300×10 m); por ej.: denso (o de alta área basal (i.e. $>8 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$)), o de área basal baja o intermedia (i.e. $<8 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

Entonces la denominación tendrá al menos 3 términos, cada uno asociado a los 3 criterios anteriores, por ejemplo: Bosque complejo-alto y denso; o Bosque bajo con baja área basal.

3.2.4.2 Análisis de permutaciones múltiples para diferenciar a los grupos de comunidades.

Para establecer si existen diferencias entre las comunidades por atributos fisonómicos-florísticos de la vegetación se utilizó análisis de permutaciones múltiples (MRPP) con los grupos fisonómicos formados en el cluster. Se realizaron dos análisis, un MRPP para la densidad de cada especie arbórea con diámetro > 10 cm (11 especies), y otro MRPP para el área basal de cada especie arbórea. Para ello, se construyeron dos matrices principales; una para la variable densidad de especie arbórea y la otra para el área basal de cada especie arbórea (11 especies arbóreas \times 35 sitios). Se determinó como matriz secundaria a los cinco grupos fisonómicos como variable categorica por los 35 sitios. La matriz secundaria se utilizó para ambas matrices primarias.

Para determinar si existen diferencias entre los grupos fisonómicos formados a partir de la clasificación, en función de la cobertura de especies leñosas y del estrato herbáceo (latifoliadas y gramíneas), se realizó un MRPP. Primero, se seleccionaron 29 especies de las 33 especies muestreadas (leñosas y herbáceas) que se registraron en los 35 sitios de muestreo (ver Anexo Tabla A3.1 para el total de especies encontradas). La selección se realizó a partir del criterio de fidelidad, que es el grado en que la presencia de una especie está ligada a un determinado tipo de comunidad (Perelman et al. 2005). Así la tabla se conformó con una matriz de 29 especies \times 35 sitios. Se eliminaron las especies con grado 2 que son indiferentes, y de grado 1 que son especies accidentales o muy poco frecuentes en una comunidad.

Para el MRPP se utilizó como matriz primaria, la tabla reducida de 29 especies \times 35 sitios de muestreo y como matriz secundaria, los grupos fisonómicos como variable categórica por los 35 sitios de muestreos. Se confeccionó una tabla con los valores promedios y desvíos estándar de las coberturas de especies a partir de los grupos de comunidades vegetales que se formaron en el análisis cluster.

Tanto el análisis de clasificación aglomerativo para variables fisonómicas y florísticas, como los análisis MRPP se realizaron en el programa PC-ORD versión 6.0 (McCune y Mefford 2011). Se corrigió el valor de p para las comparaciones múltiples con el método Holm (Martínez Clambor 2012). Se utilizó paquete “Factoextra” en RStudio versión 4.1.1 (R Core Team 2020) para el Análisis de Componentes Principales. Los datos fueron estandarizados para el Análisis de Componentes Principales (Kenkel et al. 2002).

3.2.4.3 Relación entre atributos fisonómicos-florísticos y variables edáficas y comunidades vegetales con tipologías de suelo.

Se consideraron las siete variables edáficas analizadas en el capítulo 2 como variables explicativas y las variables fisonómicas-florísticas que se estudiaron en este capítulo como variables respuesta para evaluar si existe asociación o relación entre propiedades del suelo. El método utilizado fue el modelo lineal y regresiones segmentadas con el programa SigmaPlot Versión 10.0. Se utilizó un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

Las variables fisonómicas que se analizaron son: Índice de heterogeneidad horizontal y vertical de la vegetación (IHHV y IHVV, respectivamente); porcentaje cobertura de leñosas total; porcentaje de cobertura de cada estrato leñoso (bajo (CoLB), medio (CoLM) y alto (CoLAI)) (CoLB)); proporción de cobertura de herbáceas. Las variables florísticas analizadas son: proporción de cobertura de *Schinopsis lorentzii*, *Senegalia gilliesi*, *Leptochloa* sp.

Se realizó prueba para los supuestos de normalidad y homocedasticidad para las variables respuestas con el test de normalidad (Shapiro-Wilks modificado) y gráfico de dispersión respectivamente. Las variables que no cumplían con los supuestos se las transformó con logaritmo base 10. Se utilizó Infostat (Di Rienzo et al. 2009).

Por otro lado, para determinar si las tipologías de suelo están asociadas a las diferentes comunidades vegetales encontradas con distintas fisonomías, se confeccionó un gráfico bipartite (García Santi 2017) a partir de una tabla de doble entrada con los grupos de comunidades vegetales que se encontraron en este capítulo y las tipologías de suelo definidas en el capítulo 2: Planicies interfluviales de Loma; Paleocauces viejos de Media Loma y Haplustol típico. Se denominó a este último grupo de suelo ya que no presentó diferencias significativas (Figura 2.1; Tabla 2.2, Capítulo 2), por geoforma (Planicie interfluvial y Paleocauce viejo) ni por posición topográfica (loma y media

loma). Este grupo se comporta como un gradiente entre los contrastes de Planicie interfluvial de loma y Paleocauce viejo de media loma. En general el grupo Haplustol típico se caracteriza por la secuencia A-Bw-BC-C y está conformado por las 2 geoformas. Se utilizó el criterio de llamarlo por la clasificación taxonómica de suelo por su secuencia de horizontes. Se utilizó RStudio versión 4.1.1 (R Core Team 2020) para realizar el gráfico bipartite.

3.3 Resultados

3.3.1 Comunidades definidas a partir de variables fisonómicas.

Basado en el dendrograma, se diferenciaron cinco grupos de comunidades fisonómicas separando los grupos rojo y naranja del resto (Figura 3.1). Esta diferenciación se asocia principalmente a los valores de las variables respuesta: Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación, Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación, Cobertura de estrato leñoso alto y Área basal (Tabla 3.2). A continuación, se caracterizan los diferentes grupos de comunidades identificados por colores según la Figura 3.1, y complementando con información de la Tabla 3.2:

Grupos rojo y naranja

El grupo rojo, que representa el 20% del total de sitios (Tabla 3.2), se separa del resto en el dendrograma (Figura 3.1), con los valores más bajos en cuanto a índice de heterogeneidad vertical de la vegetación, cobertura del estrato leñoso medio y alto y de la variable área basal. Es el grupo con la menor cobertura leñosa en todos sus estratos, ya que tiene un 62% de valor más bajo en cobertura de estrato leñoso medio y un 83% menos de cobertura de estrato leñoso alto comparado con el grupo verde (que es el de mayor cobertura de especies leñosas). Sin embargo, dentro de la cobertura leñosa, lo que predomina en el grupo rojo es el estrato leñoso bajo (Tabla 3.2), con una altura media (error estándar) de $0,8 (\pm 0,03)$ m. Para el estrato leñoso medio, la altura media es $3,6 (\pm 0,2)$ m y para el estrato leñoso alto es de $6,6 (\pm 0,61)$ m. Este grupo es el que posee los valores más bajos de área basal (Tabla 3.2). Por lo tanto, los sitios del grupo rojo constituyen un grupo de fisonomía de **parques**, compuestos por bosques abiertos y de sabanas (arbustivas o arbóreas), que poseen baja complejidad estructural y baja área basal.

El grupo *naranja*, cuya representación en total de sitios es del 17% (Tabla 3.2) es el que menor distancia tiene con el rojo (Figura 3.1), porque presenta tan solo un 1% más bajo de valor promedio de $IHHV_e$ y un valor promedio de 7% más alto de área basal que el grupo rojo. En cuanto a sus diferencias con el grupo rojo, el grupo naranja presenta un 62% más alto de valor promedio de $IHVV$. Sin embargo, las variables antes mencionadas en el grupo naranja tienen valores que son relativamente bajos, al igual que en el grupo rojo, respecto al resto de los grupos. El grupo naranja se diferencia del resto por presentar el valor promedio más bajo de $CoLB$ (Tabla 3.2). En cuanto a la configuración vertical, el valor promedio de la altura media del estrato leñoso bajo para el grupo naranja es de $0,8 (\pm 0,2)$ m y del estrato leñoso medio es $2,75 (\pm 0,14)$ m y del estrato leñoso alto $4,9 \pm (0,52)$ m (Tabla 3.2). Asimismo, domina el estrato leñoso medio que presentan valores de cobertura altos (67 ± 5 m, Tabla 3.2), por lo tanto, representaría un grupo de **bosque cerrado intermedio**.

Grupo verde

El grupo verde presenta la mayor cantidad de sitios (43%) (Tabla 3.2); es el grupo que más se aleja de los grupos rojo y naranja (Figura 3.1). Este grupo presenta altos valores de índices de heterogeneidad, y de cobertura de estrato leñoso alto, medio y bajo. Esto indica que es el grupo de mayor cobertura de estratos leñosos y muy complejo. El grupo verde es el que mayor valor presenta de $IHVV$ con el 63% de valor más alto comparado con el grupo bosque abierto (grupo rojo) y se diferencia de todos los grupos por presentar mayor valor promedio de área basal con un 71% de valor más alto con respecto al grupo bosque abierto (Tabla 3.2). En cuanto a las alturas de los estratos leñosos (media \pm error estándar) también presenta altos valores medios y bajos valores de error estándar: para el estrato leñoso bajo es de $1,06 (\pm 0,01)$ m, para el estrato medio es de $3,23 (\pm 0,04)$ m y $9,65 \pm (0,5)$ m para el estrato leñoso alto. Por lo tanto, el grupo verde

representa bosques con fisonomía de **bosque complejo alto y cerrado**, y con elevada área basal.

Grupos rosa y azul

Los grupos rosa y azul son los grupos que le siguen en menor distancia al grupo verde (Figura 3.1). El grupo rosa representa solo el 8,5% del total de sitios (Tabla 3.2). Este grupo presenta un 6% de valor promedio más bajo en $IHHV_e$ y un 50% más bajo con valor promedio de $IHVV$ comparado con el grupo verde. A su vez, el grupo rosa presenta un 27% de valor promedio más bajo de cobertura estrato leñoso alto en comparación con el grupo verde, mientras que el grupo azul presenta un valor promedio 5% menor que el grupo verde. En lo que se distingue el grupo rosa del resto es que presenta el mayor valor promedio de cobertura de estrato leñoso bajo con 39% (Tabla 3.2). El grupo rosa se caracteriza en su configuración vertical con valor promedio (y error estándar) de $0,8 (\pm 0,02)$ m de la altura media para el estrato leñoso bajo; $3,73 \pm 0,03$ m para el estrato medio; y para el estrato alto es $6,7 \pm 0,6$ m, y una altura de árboles de más de 7 m, siendo el segundo grupo más elevada (luego del grupo verde). El *grupo rosa* representa a una fisonomía de **bosque alto, con baja área basal**.

El grupo azul se diferencia del resto por presentar el mayor valor promedio de $IHHV_e$, siendo un 5% más alto que el grupo verde y un 36% más alto que el grupo rojo. El grupo azul presenta el 11% del total de sitios de muestreo (Tabla 3.2). A diferencia del grupo verde, el grupo azul tiene muy bajo valor promedio de área basal y un 31% de valor promedio más bajo en cuanto a $IHVV$ 31% (Tabla 3.2). En cuanto a la altura media (y error estándar) en cada estrato leñoso, el grupo azul presenta valores mayores en el estrato leñoso bajo y medio ($1,22 \pm 0,06$ m y $3,6 \pm 0,05$ m, respectivamente) en comparación con

el grupo verde. Pero el valor en el estrato leñoso alto es menor que el grupo verde, donde el grupo azul presenta un 24% más bajo que el grupo verde (grupo de mayor cobertura y/o altura del estrato alto). Por lo tanto, el grupo azul representaría a **bosques cerrado-complejo-intermedio y con baja área basal**. Cerrado por su cobertura de especies leñosas, complejo por los altos niveles de $IHHV_e$ y $IHVV$, Intermedio por su altura promedio de árboles y con baja área basal.

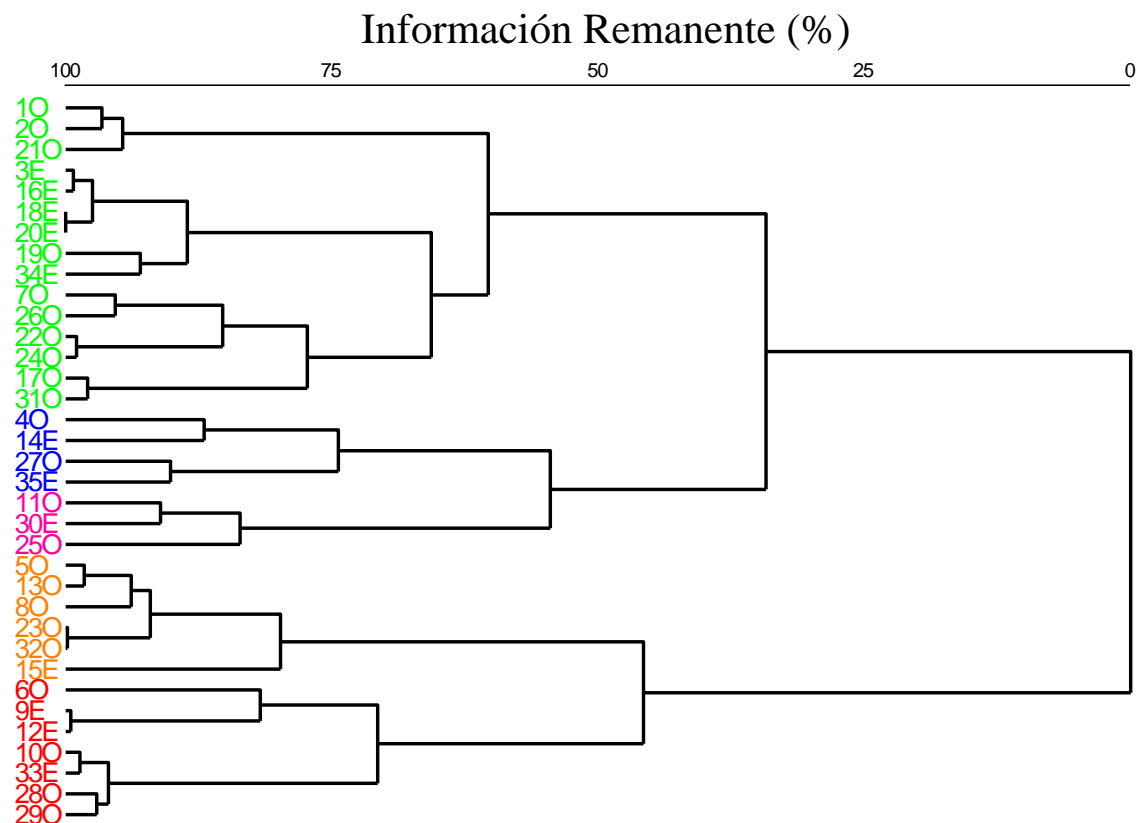


Figura 3.1: Dendrograma de análisis cluster de variables fisonómicas: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación Suma de Estratos, Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación, Área basal, altura promedio de los árboles, cobertura de estrato leñoso alto, cobertura de estrato leñoso medio, cobertura de estrato leñoso bajo, cobertura de mantillo total. Método de agrupamiento Ward con medida de distancia Euclídea relativa con PC-ORD versión 6.0.

Tabla 3.2: Valores promedios y error estándar de variables fisonómicas y los autovectores del eje principal 1 del PCA, el cual dio con $p < 0,05$ con nivel de significancia $\alpha = 0,05$. Variables fisonómicas. Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación suma de estratos ($IHHV_e$), Índice de Heterogeneidad Vertical ($IHVV$), altura promedio de los árboles ($Hmax$), Área Basal (AB), Cobertura de estrato leñoso alto ($CoLAI$), Cobertura de estrato leñoso medio ($CoLM$), Cobertura de estrato leñoso bajo ($CoLB$), Cobertura de mantillo total ($CoMT$).

Grupos de comunidades de vegetación	Grupo color rojo N=7	Grupo color naranja N=6	Grupo color rosa N=3	Grupo color azul N=4	Grupo color verde N=15	Autovectores de CP1
IHHV _e	124 ± 10	123 ± 17	172 ± 8,4	194 ± 8,3	184 ± 4	-0,83
IHV _V	3 ± 0,8	8 ± 1	8 ± 1,3	11 ± 1,1	16 ± 2	-0,85
H _{max} (m)	4 ± 1,1	5 ± 0,1	7 ± 0,7	6 ± 0,13	7 ± 0,2	-0,48
AB (m ² .ha ⁻¹)	2,7 ± 0,82	2,9 ± 1	3,8 ± 0,74	4,5 ± 0,45	9,3 ± 0,67	-0,86
CoLAI (%)	4 ± 0,8	9 ± 3	17 ± 1,4	22 ± 4	23,2 ± 2	-0,84
CoLM (%)	26 ± 7	67 ± 5	41 ± 8	67 ± 5	68 ± 2	-0,67
CoLB (%)	31 ± 3	17 ± 4	39,6 ± 4,5	32 ± 4	38,5 ± 2,4	-0,65
CoMT (%)	0,9 ± 0,01	0,8 ± 0,03	0,79 ± 0,04	0,89 ± 0,02	0,95 ± 0,01	-0,66

Por su parte, el Análisis de Componentes Principales (PCA) (Figura 3.2) determinó que los sitios de muestreo se ordenan en función de un gradiente de variación dado principalmente por las variables área basal, IHV_V, CoLAI e IHHV_e (Tabla 3.2). La forma en que se ordenan los sitios de muestreo en el biplot del PCA (Figura 3.2) coincide con su agrupamiento en el dendrograma (Figura 3.1). En el biplot se presentan tres grupos extremos que separan el eje principal (i.e. eje 1) y el eje 2, explicando un 70% de la variación con los dos primeros ejes (Figura 3.2). Por un lado, el grupo verde posee una asociación positiva con las variables IHV_V, área basal, IHHV_e y con CoLAI (Figura 3.2; Tabla 3.2). En la parte derecha del biplot (Figura 3.2) se encuentran los otros dos grupos extremos, los de color naranja y color rojo. Estos grupos están asociados negativamente con el IHV_V, el IHHV_e, el área basal y la CoLAI. A su vez, en el centro del biplot del PCA se observa el grupo rosa y azul con una asociación débil con las variables área basal, IHV_V, IHHV_e y CoLAI (Figura 3.2).

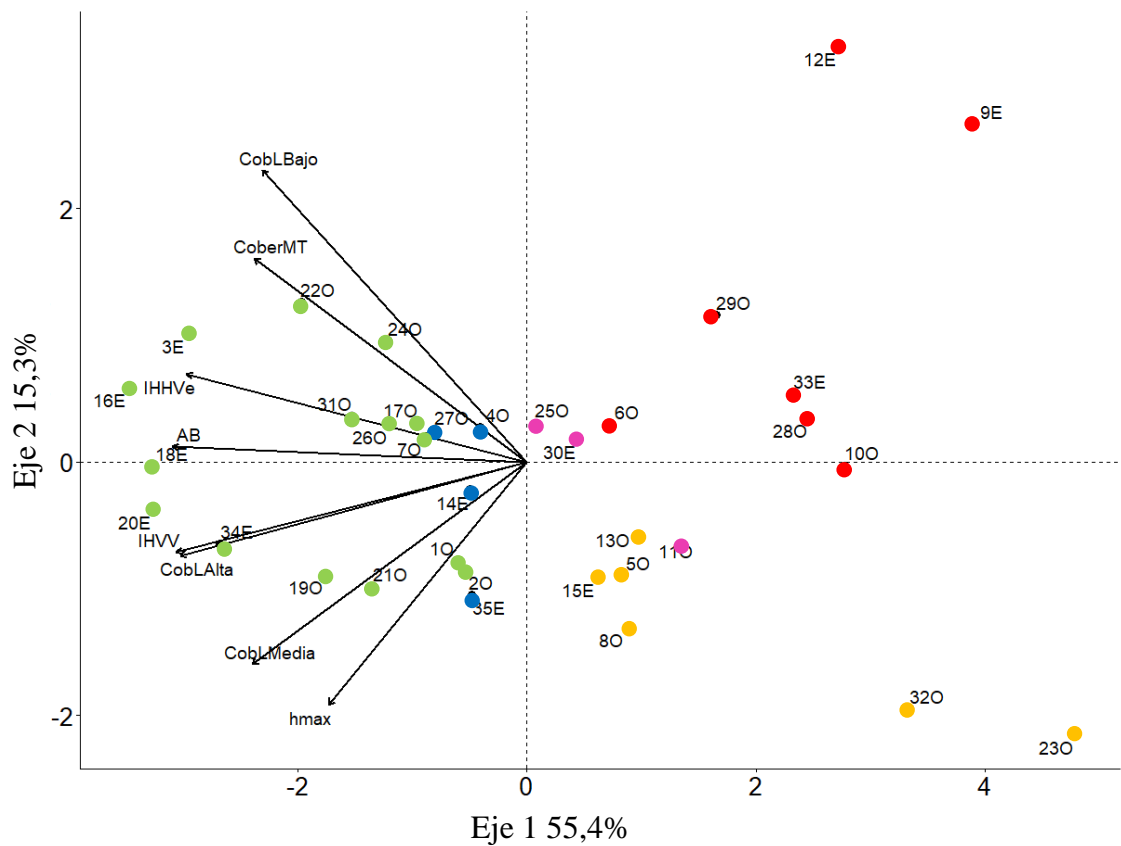


Figura 3.2: Biplot de PCA de los ejes principales 1 y 2 los cuales contemplan un 70% de la variación total de los datos para las variables de respuestas fisonómicas: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación suma de estratos (IHHV), Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHVV), Área basal (AB), Cobertura de Estrato Leñoso Bajo (CoLBajo), Cobertura de Estrato Leñoso Medio (CoLMedia), Cobertura de Estrato Leñoso Alto (CoLAlta), Cobertura de mantillo total (CoberMT), altura promedio de árboles (hmax). Los puntos son los grupos de colores que se formaron sobre la base del dendrograma anterior (Figura 3.1). Grupos Rojo y Naranja = **Parque y Bosque cerrado intermedio**, Grupo rosa: **Bosque alto con baja área basal**, Grupo azul: **Bosque complejo cerrado intermedio con baja área basal**, Grupo Verde: **Bosque complejo alto y cerrado**.

3.3.2 Análisis de permutaciones múltiples para diferenciar a los grupos fisonómicos en función de la densidad de individuos de especies arbóreas y del área basal.

El análisis de permutaciones múltiples (MRPP) muestra que existen diferencias por densidad de especies arbóreas ($n^{\circ} \cdot \text{ha}^{-1}$) entre los grupos fisonómicos verde (**bosque**

complejo alto y cerrado), rojo (**Parque**) y azul (**bosque complejo- cerrado intermedio con baja área basal**), así como entre los grupos azul y rojo ($T = -4,3$; $A = 0,138$; $p < 0,05$ (Tabla 3.3).

El grupo fisonómico verde se diferencia del grupo rojo al presentar un 95% de valor promedio más alto de individuos.ha⁻¹ de la especie forestal *Schinopsis lorentzii*, un 79% de valor promedio más alto de individuos.ha⁻¹ de *Aspidosperma quebracho-blanco*, y un 77% de densidad más alta de *Neltuma nigra* (Tabla 3.3). Las permutaciones múltiples (MRPP) permitieron diferenciar al grupo fisonómico **Bosque complejo alto y cerrado** del resto de los grupos en área basal de especies arbóreas ($T = -6,68$, $A = 0,28$, $p < 0,001$). Esta diferencia se debe a que el grupo **Bosque complejo cerrado y alto** presenta la mayor área basal de las principales especies arbóreas con respecto al resto de los grupos fisonómicos (Tabla 3.4).

Tabla 3.3: Valores promedios y error estándar de densidad de individuos (n° .ha⁻¹ >10 cm DAP) por especies arbóreas de los grupos de comunidades formadas a partir del cluster (Figura 3.1). Las letras diferentes en los grupos fisonómicos indican que entre los mismos hay diferencias estadísticamente significativas según el MRPP. Valor de $p < 0,05$ con nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

	Bosque complejo cerrado intermedio con baja área basal				
	Parque	intermedio	basal	área basal	cerrado
Promedio ± Error		Bosque cerrado	Bosque alto con baja área basal	Bosque complejo intermedio con baja área basal	Bosque complejo cerrado
Estándar de nro de ind/ha					
Número de sitios	N=7	N=6	N=3	N=4	N=15
Resultados MRPP	A	AB	AB	B	C
<i>Schinopsis lorentzii</i>	5,2 ± 2,4	10 ± 4,7	12 ± 4,8	43 ± 7,8	55,6 ± 9,75
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	22 ± 8	30 ± 11	29 ± 14	45 ± 14	80 ± 8,7

<i>Sarcomphalus mistol</i>	26 ±9	33 ± 18	24 ± 9	82,5 ± 17,7	141 ± 28
<i>Neltuma nigra</i>	2,38 ± 1,6	5,2 ± 2,3	5 ± 1	15 ± 5,2	13,5 ± 7
<i>Tabebuia nodosa</i>	0,47 ± 0,47	17 ± 10	7 ± 7	0,83 ± 0,83	6 ± 3,4
<i>Acanthosyris falcata</i>	16 ± 16	4 ± 2,5	1 ± 1	2,5 ± 2,5	1 ± 1
<i>Libidibia paraguariensis</i>	0	1 ± 1	1 ± 1	0	0,4 ± 0,3
<i>Parkinsonia praecox</i>	2 ± 1,4	1 ± 1	1 ± 1	3,3 ± 1,4	0
<i>Neltuma elata</i>	0	0	1 ± 1	4 ± 4	0
<i>Neltuma kuntzei</i>	0,5 ± 0,5	0,55 ± 0,55	2 ± 2	4,2 ± 2,5	0,2 ± 0,2
<i>Jodina rhombifolia</i>	0	0,55 ± 0,55	2 ± 2	2,5 ± 1,6	2,5 ± 1

Tabla 3.4: Valores promedios y error estándar de área basal ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$) de 11 especies arbóreas dominantes de los grupos de comunidades formadas a partir del cluster (Figura 3.1). Las letras diferentes en los grupos fisonómicos indican que entre los mismos hay diferencias estadísticamente significativas según el MRPP. Valor de $p < 0,05$ con nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

				Bosque	
Promedio de				complejo	
Área Basal y				cerrado	Bosque
error estándar		Bosque	Bosque alto	intermedio	complejo
por especie		cerrado	con baja	con baja	alto
arbórea	Parque	intermedio	área basal	área basal	cerrado
Número de sitios	N=7	N=6	N=3	N=4	N=15
Resultados					
MRPP	A	A	AB	A	B
<i>Schinopsis</i>					
<i>lorentzii</i>	0,25 ± 0,12	0,36 ± 0,17	0,68 ± 0,25	1,05 ± 0,19	2,01 ± 0,23

<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	0,56 ± 0,24	0,75 ± 0,28	0,96 ± 0,42	0,67 ± 0,27	2,5 ± 0,23
<i>Sarcomphalus mistol</i>	1,3 ± 0,42	1,24 ± 0,54	1,1 ± 0,52	2,08 ± 0,58	4,13 ± 0,43
<i>Neltuma nigra</i>	0,24 ± 0,15	0,05 ± 0,15	0,35 ± 0,14	0,4 ± 0,13	0,31 ± 0,11
<i>Tabebuia nodosa</i>	0	0,3 ± 0,13	0,43 ± 0,44	0,02 ± 0,02	0,1 ± 0,06
<i>Acanthosyris falcata</i>	0	0,28 ± 0,3	0,02 ± 0,02	0,02 ± 0,02	0,01 ± 0,01
<i>Libidibia paraguariensis</i>	0	0,01 ± 0,01	0,05 ± 0,05	0	0,01 ± 0,01
<i>Parkinsonia praecox</i>	0,08 ± 0,1	0,03 ± 0,03	0,04 ± 0,03	0,08 ± 0,03	0
<i>Neltuma elata</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0,04 ± 0,04	0
<i>Neltuma kuntzei</i>	0,05 ± 0,05	0,04 ± 0,04	0,07 ± 0,07	0,14 ± 0,09	0
<i>Jodina rhombifolia</i>	0	0,01 ± 0,01	0,05 ± 0,05	0,04 ± 0,03	0,03 ± 0,02

3.3.3 Análisis de permutaciones múltiples para diferenciar a los grupos fisonómicos en función de la cobertura de cada especie leñosa y herbácea.

El análisis de permutaciones múltiples (MRPP) mostró que existe diferencia entre dos de los grupos fisonómicos formados con el cluster en la composición florística por cobertura de especies leñosas y herbáceas ($T = -5,75$; $A = 0,162$; $p < 0,05$). El grupo **Parque** es distinto del grupo **Bosque complejo alto y cerrado**. Esta diferencia se debe a que el grupo **Parque** presenta la menor cobertura total de *Aspidosperma quebracho-*

blanco y de *Schinopsis lorentzii* y la mayor cobertura de especies del estrato herbáceo, principalmente de las gramíneas *Megathyrsus maximum* y *Leptochloa* sp. (Tabla 3.5). El resto de los grupos no presentan diferencias estadísticamente significativas, sin embargo, se pueden caracterizar por sus coberturas totales de especies y constancias (Tabla 3.5 y Tabla 3.6 de Constancias de especies en Anexo 3.5).

Tabla 3.5: Valor promedio y error estándar de coberturas de especies leñosas y herbáceas y suelo desnudo sin cobertura leñosa de los grupos de comunidades vegetales constituidos con el análisis cluster de la Figura 3.1. Especies encontradas por el método de intercepción por puntos. Las letras diferentes en los grupos fisonómicas indican que entre los mismos hay diferencias estadísticamente significativas a partir del análisis MRPP con valor $p < 0,05$ con nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

Comunidad		Parque	Bosque cerrado intermedio	Bosque alto con baja área basal cerrado intermedio	Bosque cerrado complejo-intermedio con baja área basal	Bosque complejo alto y cerrado
Número de sitios	Forma de vida	N = 7	N = 6	N = 3	N = 4	N = 15
Resultados MRPP		A	AB	AB	AB	B
Cobertura de suelo desnudo (%)		0,09 ± 0,02	0,18 ± 0,03	0,21 ± 0,04	0,11 ± 0,02	0,05 ± 0,01
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Árbol	0,03 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,13 ± 0,04	0,13 ± 0,02
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Árbol	0,04 ± 0,01	0,08 ± 0,02	0,11 ± 0,04	0,09 ± 2,2	0,11 ± 0,01
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Árbol	0,12 ± 0,03	0,18 ± 0,05	0,14 ± 0,04	0,22 ± 0,05	0,26 ± 0,03
<i>Neltuma nigra</i>	Árbol	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0,02 ± 0,01	0,07 ± 0,03	0,03 ± 0,01
<i>Tabebuia nodosa</i>	Árbol	0	0,06 ± 0,04	0,04 ± 0,04	0,025 ± 0,01	0,01 ± 0,01
<i>Acanthosyris falcata</i>	Árbol	0	0,04 ± 0,02	0	0	0,22 ± 0,12
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Árbol	0	0	0,01 ± 0,01	0,005 ± 0,005	0,01 ± 0,005
<i>Neltuma kuntzei</i>	Árbol	0	0	0	0,03 ± 0,03	0

<i>Neltuma ruscifolia</i>	Árbol	0	0	0	0	0
<i>Vachellia aroma</i>	Árbol	0,01	0,03 ± 0,03	0	0	0
<i>Jodina rhombifolia</i>	Árbol	0,05	0	0,9 ± 0,01	0,25 ± 0,002	0,5
<i>Cereus forbesii</i>	Árbol	0	0	0	0	0
<i>Opuntia quimilo</i>	Árbol	0	0	0	0	0
<i>Anisocapparis speciosa</i>	Arbusto	0	0,02 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0	0,02
<i>Bougainvillea campanulata</i>	Arbusto	0,01 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,02
<i>Atamisquea emarginata</i>	Arbusto	0	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,03	0,08 ± 0,04	0,05 ± 0,01
<i>Capparicordis tweediana</i>	Arbusto	0,01	0	0,04 ± 0,03	0	0,01
<i>Celtis pallida</i>	Arbusto	0,11 ± 0,03	0,17 ± 0,05	0,21 ± 0,08	0,2 ± 0,02	0,2 ± 0,02
<i>Sarcotoxicum salicifolium</i>	Arbusto	0,5 ± 0,3	0,02 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,01
<i>Bromelia hieronymi</i>	Herbácea	0,05	0,01	0	0,01	0,02
<i>Capsicum chacoense</i>	Herbácea	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0	0	0,01
<i>Dichondra microcalyx</i>	Herbácea	0	0	0,01 ± 0,01	0	0
<i>Digitaria sp.</i>	Herbácea	0	0	0	0	0
<i>Elionorus muticus</i>	Herbácea	0	0	0	0	0
<i>Justicia squarrosa</i>	Herbácea	0	0	0	0	0,05 ± 0,03
<i>Megathyrsus maximum</i>	Herbácea	0,34 ± 0,1	0	0,02 ± 0,02	0	0
<i>Ruellia higrhillia</i>	Herbácea	0	0,01 ± 0,01	0	0,04 ± 0,03	0,01
<i>Setaria sp.</i>	Herbácea	0,05 ± 0,01	0,03	0,05 ± 0,04	0,05 ± 0,01	0,12 ± 0,02
<i>Leptochloa sp.</i>	Herbácea	0,06 ± 0,02	0	0	0	0,01 ± 0,01
<i>Wissadula densiflora</i>	Herbácea	0,02 ± 0,01	0	0,01 ± 0,01	0,01	0,01

3.3.4 Relación entre atributos fisonómicos florísticos y variables edáficas o con grupos de suelo.

Se encontró solo una relación significativa entre las variables explicativas de atributos del suelo y las variables respuesta fisonómicas-florísticas. La regresión de IHHV (Log10) en relación al contenido de materia orgánica del suelo (MO) se ajustó a una regresión lineal (regresión segmentada de 3 parámetros) ($p < 0,05$) (Figura 3.3). A partir del valor de 1,4 % de MO existe un punto de cambio, en donde a medida que aumenta el contenido de materia orgánica los valores del IHHV se estabilizan.

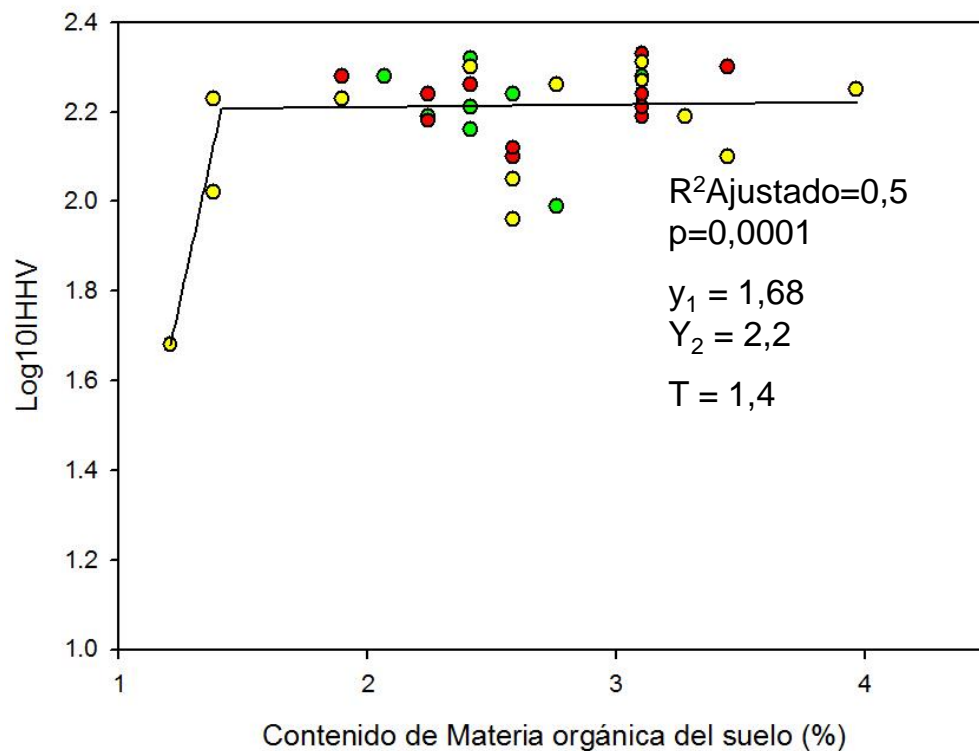


Figura 3.3: Gráfico de regresión segmentada entre las variables Materia orgánica de suelo (MO) y logaritmo base 10 del Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (IHHV), diferenciados entre tipologías de geoforma-suelo: Planicie Interfluvial de Loma (Puntos verdes), Paleocauces viejos de Media Loma (Puntos rojos); Haplustol típico (puntos amarillos) ($\alpha = 0,05$, $n = 35$).

No existe una comunidad vegetal asociada a un único grupo o tipología de suelo, como lo presenta el gráfico bipartite (Figura 3.4). Todos los grupos fisonómicos están asociados a más de un grupo de suelo. El grupo fisonómico “Bosque alto con baja área basal” está asociado solo a dos de los tipos de suelo del noreste de Santiago del Estero: Paleocauces viejos de media loma (PVML) y el grupo “Haplustol típico”. A su vez, la comunidad vegetal Parque está más asociado al grupo de suelo “Haplustol típico” y Planicie interfluvial de loma que a PVML. El Grupo fisonómico Parque presenta 3 sitios asociados a Planicie Interfluvial y 3 sitios asociados a Haplustol típico (líneas negras de la Figura 3.4).

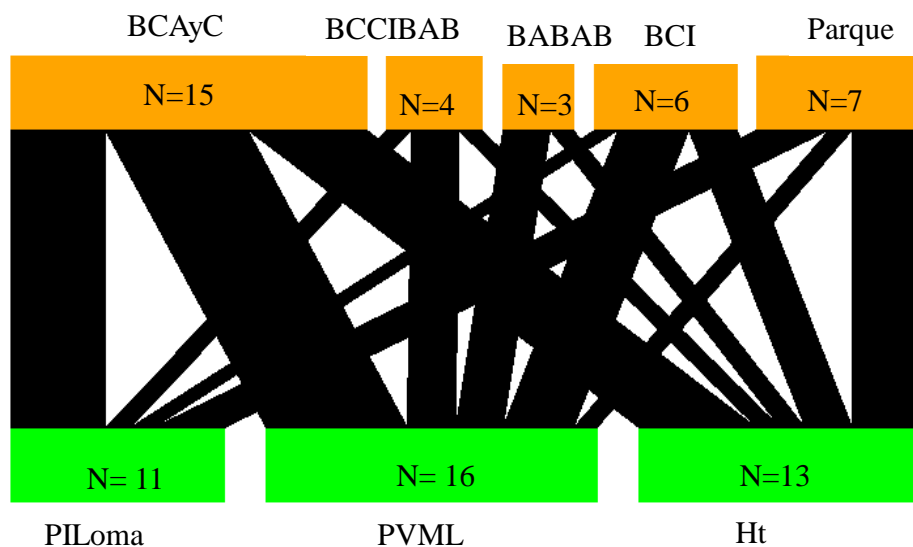


Figura 3.4: Gráfico Bipartite a partir de tabla de doble entrada entre los grupos fisonómicos de las comunidades vegetales (rectángulos de arriba color naranja) y los grupos de Tipologías de Suelo (rectángulos verdes ubicados en el sector inferior). Grupos Fisonómicos: BCAyC (Bosque Complejo Alto y Cerrado); BCCIBAB (Bosque complejo cerrado intermedio con baja área basal); BABAB (Bosque Alto con Baja Área Basal); BCI (Bosque Cerrado Intermedio); Parque.

Tipologías de suelo: PILoma (Planicie Interfluvial de Loma); PVML (Paleocauce Viejo de Media Loma); Ht (Haplustol típico) (ver Discusión 2.3, Capítulo 2). La asociación entre los grupos fisonómicos y tipologías de suelo están vinculadas por líneas, cuyo ancho es proporcional al número de sitios de muestreo que comparten. N= indica el n° de sitios que integran cada grupo fisonómicos y cada grupo de tipologías de suelo.

3.4 Discusión

3.4.1 Caracterización de las comunidades vegetales encontradas a partir de atributos fisonómicos y florísticos.

Las diferentes comunidades vegetales estudiadas en el noreste de Santiago del Estero (Figura 3.1) se diferencian principalmente por atributos fisonómicos (Tabla 3.2) y en menor medida por la composición florística (Tabla 3.5). Entre las comunidades existen diferencias cuantitativas en su estructura fisonómica. Por un lado, se encuentran comunidades complejas con alta cobertura de estrato leñoso medio y alto, siendo sus valores de índices de heterogeneidad altos. Por otro lado, aparecen comunidades leñosas con menor cobertura leñosa, con bajos índices de heterogeneidad tanto vertical como horizontal (Tabla 3.2). Existe un gradiente de variación entre las diferentes comunidades, las cuales se ordenan en función de los atributos fisonómicos, en donde los índices de heterogeneidad y cobertura de estrato alto se asocian las comunidades más complejas (Figura 3.2) (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). Por lo tanto, se corrobora la hipótesis, de manera parcial, ya que en el noreste de la provincia de Santiago del Estero existen diferentes comunidades vegetales leñosas que se diferencian en su complejidad estructural, siendo los atributos fisonómicos los que explicaron en mayor medida las diferencias.

La baja influencia de la composición florística en cuanto a la diferenciación de comunidades (Tabla 3.5) se debe principalmente a que las comunidades comparten similar composición de especies arbóreas dominantes (i.e. los quebrachos *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) salvo en la comunidad del grupo **Parque**, donde dominan especies del estrato arbustivo y del estrato herbáceo. También existe cierta diferenciación entre grupos por la densidad de especies arbóreas (Tabla 3.3).

Además, podría estar influyendo en que muchas de las especies leñosas de las comunidades estudiadas son muy resistentes a estrés ambiental (ej. asociado a la falta de agua) o presentan estructuras que le dan resistencia o tolerancia al pastoreo (ej. espinas que disuaden o protegen compuestos secundarios en sus hojas), y en general tiene la capacidad de rebrotar luego de disturbios como fuegos, ramoneo y/o tala o rolado (ej. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Celtis pallida*, *Netulma alba* y *nigra*) (Ledesma et al. 2018, Bravo et al. 2019). Entonces, luego de la ocurrencia de disturbios antrópicos y/o naturales, la mayoría de las especies leñosas se recuperan, pero con diferente fisonomía (e.j. se rompe la dominancia apical y se generan individuos más bajos con muchos tallos). Por lo tanto, la fisonomía está determinando las diferencias estructurales de las comunidades del noreste de Santiago del Estero. La composición no está asociada a fisonomías específicas, sino que la fisonomía estaría asociada a la historia de uso y manejo actual. Las comunidades vegetales del noreste de Santiago del Estero se diferencian por los distintos valores de IHHV e IHVV (Tabla 3.2). Por lo tanto, se definieron los grupos de comunidades a partir de atributos fisonómicos.

El **bosque complejo alto y cerrado** presenta la mayor complejidad por su alto valor de índice de heterogeneidad vertical (Tabla 3.2), asociado al estrato alto. Algo similar se encontró en el trabajo de Cavallero et al. (2015) en los bosques del noroeste de la Patagonia. Además, su valor de índice de heterogeneidad horizontal es alto también, dado que cada estrato leñoso aporta variabilidad de formas y tamaños de parches leñosos (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015, Carranza et al. 2018, Alaggia et al. 2020). Además de presentar altos valores de heterogeneidad de la vegetación y con ello mayor complejidad estructural, este grupo se asemeja a la caracterización de la unidad de vegetación de Adámoli et al. (1972): de “Bosque climax o quebrachal” debido a la elevada cobertura de los dos quebrachos y de área basal. La unidad de vegetación “Bosque climax

o quebrachal” se encuentra en las áreas interfluviales, exclusivamente en posición topográfica de loma, con pendiente alta y media del gradiente aluvional, con napa de agua profunda (Adámoli et al. 1972). El grupo fisonómico **Bosque complejo alto y cerrado** se encontró tanto en suelos bien drenados y en posición topográfica de loma, como también en suelos arcillosos ubicados en la media loma (Figura 3.4). Se asemeja al bosque climax o quebrachal porque la cobertura del estrato leñoso alto tuvo el mayor valor (Tabla 3.2), lo que significa que la presencia de este estrato alto en estas comunidades le está aportando complejidad estructural al bosque (Ellison et al. 2005). A su vez, es el grupo con mayor área basal, que si bien no representa a bosques primarios (sin intervención), como los encontrados en la zona (con 23 m².ha; Tálamo y Caziani 2003), algunos de sus sitios presentaron entre 12 y 14 m².ha; en su mayoría en zona de Parque Nacional Copo.

El grupo de **Parque** coincide con la clasificación de coberturas de Davis (2000) de bosque abierto y sabanas debido a la formación de distribución discontinua de árboles, pero con cobertura de copas (entre el estrato medio y alto) de hasta el 30%. A su vez tiene características fisonómicas similares a la comunidad de Matorral de *Larrea cuneifolia* y *Mimozyanthus carinatus* con emergentes de *Aspidosperma quebracho-blanco* del extremo austral de las Salinas Grandes del Chaco Árido (Cabido et al. 1994). La comunidad del Chaco Árido está asociada a suelos que exhiben condiciones de salinidad. En cambio, el grupo fisonómico de Parque, no se diferencia por condiciones edáficas (Figura 3.4) sino que estaría más asociado a factores de uso como el aprovechamiento forestal y el rolado (ver resultados de Capítulos 4 y 5).

El **bosque cerrado intermedio** es nombrado así por su alta cobertura de estrato leñoso medio y bajo (Tabla 3.2). Se considera un bosque porque está compuesto por árboles que dominan en el estrato medio y bajo (menor a 8- m). Esta denominación coincide con la clasificación de Davis (2000) en que el sotobosque abarca una gran parte

del terreno (> 40%). Sin embargo, debido a su menor cobertura y área basal, los sitios de esta comunidad se parecen más a la clasificación de tipo de cobertura de bosque más degradado según Brassiolo et al. (2002), los cuales fueron producto de la intensificación del aprovechamiento del bosque para la producción de carbón o alto impacto ganadero generalmente en torno a represas. Si bien los índices de heterogeneidad son bajos y estarían asociados a estados de bosque más degradados (Carranza et al. 2018), aún queda por evaluar si con esos valores de heterogeneidad mantienen funciones ecosistémicas como el reclutamiento de especies fundacionales o la resistencia a la erosión (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). El bosque cerrado intermedio se encontró predominantemente en el tipo de suelo de Paleocauce Viejo de Media Loma (Figura 3.4). A diferencia de lo que encontraron Brassiolo et al. (2002) que fue en suelos Haplustol éntico que se localiza en las posiciones de loma de la toposecuencia. A su vez, a diferencia de Paleocauce Viejo de Media Loma, este suelo se caracteriza por ser poco profundo, escaso desarrollo pedológico, bien a algo excesivamente drenado, con escurrimiento rápido y muy rápida la permeabilidad.

El **bosque alto con baja área basal** se lo definió así por su mayor altura promedio de árboles luego del **bosque complejo alto y cerrado**. Por su mayor cobertura de estrato alto, y mayor heterogeneidad que la comunidad **bosque cerrado intermedio**, pero estas variables son menores con respecto a **bosque complejo cerrado intermedio con baja área basal** (Tabla 3.2). A su vez esta comunidad presenta valores altos de cobertura de suelo desnudo y la mayor cobertura de especies está dada por *Celtis pallida*. Entre las especies arbóreas, la que domina es *Aspidosperma quebracho-blanco* (Tabla 3.5). Su caracterización es parecida a la clasificación de comunidad “Quebrachal mesopotámico” de Sarmiento (1963). Principalmente por su alta proporción de suelo desnudo. La comunidad definida por Sarmiento (1963) está asociada a condiciones edáficas favorables

en cuanto a la infiltración de agua en el primer horizonte superficial, ausencia de sulfatos en el subsuelo y el nivel freático a poca profundidad. Por lo tanto, estos sitios serían bosques que tuvieron altas presiones de aprovechamiento forestal (por su baja área basal) y pastoreo continuo con elevada presión que generó la exposición del suelo desnudo. Se debería evaluar si una disminución, o exclusión, de la presión de uso permiten que se recupere a una situación de monte maduro complejo. Para Bosque alto con baja área basal los valores de heterogeneidad o complejidad estructural de la vegetación se mantienen aún con altas intensidades de disturbio. Sin embargo, para definir si dicha fisonomía representa una fase dentro de un mismo estado de bosque, o representa una transición a otro estado degradado se debe relacionar si a esa complejidad estructural está asociada al mantenimiento de funciones ecosistémicas clave para el bosque (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015, Ghazoul et al. 2015, Peri et al. 2017, 2021).

Las comunidades del **bosque complejo cerrado intermedio con baja área basal** presentan altos valores de heterogeneidad horizontal y vertical, sin embargo, es muy bajo su valor promedio de área basal (Tabla 3.2). Esto último parece coincidir con una clase de cobertura de bosque del trabajo de Brassiolo et al. (2002), asociado con rodales donde ocurrió explotación forestal muy intensa. Si bien en este capítulo no se analizó la estructura diamétrica para diferenciar a las comunidades vegetales, es probable que sea un bosque joven, con mayor densidad de individuos en clases diamétricas más bajas, en recuperación (Sachtler 1977, Brassiolo 1997). En este sentido sería semejante a los sitios estudiados, en que pueden ser sitios que han tenido alta intensidad de explotación forestal. A diferencia de lo que encontraron Tálamo y Caziani (2003) para bosques con explotación forestal de la misma zona, cuyo valor de área basal era mayor a 14 m².ha, aquí la estructura boscosa se mantiene, pero con árboles jóvenes de gran altura, por eso sus valores de IHVV.

En el noreste de Santiago del Estero se encontró más de una comunidad diferente con similar composición, pero con diferentes complejidades dadas por sus distintos valores de índices de heterogeneidad (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). A diferencia del enfoque fitosociológico que utilizan trabajos como Sarmiento (1963), para describir las comunidades vegetales del Chaco Semiárido santiagueño y Cabido et al. (1994), para las comunidades vegetales y del medio físico de la región del Chaco Árido, las comunidades del noreste de Santiago del Estero se pueden diferenciar mejor por atributos fisonómicos. Estos atributos son la cobertura de cada estrato leñoso, el área basal y los índices de heterogeneidad (Tabla 3.2). La complejidad de las diferentes fisonomías estaría relacionada con los valores de índices de diversidad biológica y funciones ecosistémicos (Cadenasso et al. 2006, Dronova 2017). Es por ello que estas relaciones se evaluarán en los capítulos siguientes.

3.4.2 Relación entre atributos fisonómicos florísticos y variables edáficas o con grupos de suelo.

Solo el índice de heterogeneidad horizontal de la vegetación mostró una asociación con MO (materia orgánica del suelo) (Figura 3.3). El contenido de MO en valores muy bajos está asociado a sitios con muy bajos valores de heterogeneidad horizontal. Pero a partir de un cierto umbral, a medida que aumenta el contenido de MO los valores de índice de heterogeneidad horizontal se mantienen constantes. Esto podría deberse a que esas fisonomías presentan cobertura leñosa en los tres estratos y están aportando al suelo materia orgánica a través de la hojarasca de cada estrato (Frank Buss et al. 2019). Al mismo tiempo estaría indicando que estas fisonomías con distintos valores de heterogeneidad en un cierto umbral de contenido de materia orgánica (1,4 %) (Figura 3.3) son estables en contenido de materia orgánica en el suelo.

No existe una asociación clara entre las diferentes comunidades fisonómicas y los grupos de suelo (Figura 3.4). Es decir que, en un mismo tipo de unidad de paisaje o grupo de suelo, aparece más de una comunidad vegetal. Según Bestelmeyer et al. (2009), las clases de SEs se distinguen por diferencias significativas en cuanto a la composición de la vegetación potencial o producción entre suelos o por diferencias en el proceso por el cual el estado de referencia de esos suelos cambia a estados alternativos. Es por ello que estas comunidades vegetales no estarían formando parte de distintos sitios ecológicos, sino que podría ser un solo sitio ecológico conformado por una consociación (distintos tipos de suelo) y por sus diferencias en fisonomía, y podrían ser los disturbios antrópicos los que modularían la heterogeneidad (Briske et al. 2006, Bestelmeyer et al. 2009, 2010). Es decir, pueden explicarse que al ser comunidades compuestas por especies leñosas rebrotantes y muy resilientes a los disturbios, existan fisonomías con degradación intermedia muy similares entre sí (i.e. podrían ser diferentes estados de diferentes sitios ecológicos) (Bestelmeyer et al. 2017, Peri et al. 2017). En el siguiente capítulo se determinará si es el factor uso y/o historia de uso lo que determina la heterogeneidad fisonómica de las comunidades leñosas del noreste de Santiago del Estero.

Capítulo 4

Relación entre complejidad estructural de las comunidades vegetales y distintos tipos de usos e intensidades de disturbio.



Capítulo 4

4.1 Introducción

El régimen de disturbio se refiere a la dinámica temporal y espacial de disturbios sobre un periodo largo de tiempo (Turner 2010). Un disturbio es un evento que puede interrumpir y o perturbar cualquier nivel ecológico, componente ambiental, así como el estado organizacional de un ciclo biológico de organismos (Pickett et al. 1989, Battisti et al. 2016). Incluye características como la distribución espacial de disturbios, frecuencia de disturbios, intervalos de retornos y periodos de rotación, lo que define la extensión, intensidad y severidad de disturbios (Pickett y White 1985, Archer y Stokes 2000, Turner 2010). Fue hasta no hace más de 30 años que se reconoció al disturbio como algo intrínseco a las comunidades ecológicas y fundamental impulsor de la heterogeneidad espacial y temporal (Pickett y White 1985, Turner 1989, Archer y Stokes 2000, Turner 2010). Sin embargo, el impacto acumulativo de múltiples disturbios o disturbios compuestos, es decir combinadas entre disturbios naturales y antrópicos es un tema de creciente preocupación en la ciencia de ecosistemas (Turner 2010, Buma y Wessman 2011). Esto se debe principalmente a que múltiples disturbios pueden resultar en respuestas impredecibles del ecosistema si solo se tienen conocimiento de los disturbios de manera individual (Paine et al. 1998 citado por Buma y Wessman 2011).

4.1.1 Cambios en el régimen de disturbios y efectos en la estructura vegetal de un ecosistema.

El uso y el nivel de intensificación de uso antrópico de la tierra puede alterar fundamentalmente la heterogeneidad espacial a diferentes escalas, ya sea aumentando o disminuyendo la homogeneización de alguna escala, que introduce nuevos patrones a otras escalas (Turner 2010, Bestelmeyer et al. 2011, López et al. 2013). Los principales factores de disturbio s antrópicos que afectan la estructura y funcionamiento de los

ecosistemas a nivel mundial son el fuego (como herramienta paramanejo en sistemas ganaderos) (Kunst et al. 2003), el pastoreo y el aprovechamiento forestal (Milchunas y Lauenroth 1993, van der Werf et al. 2010, Staver et al. 2011, Rueda et al. 2015, Maestre et al. 2016, Cerullo y Edwards 2019). Por un lado, según la hipótesis de disturbio intermedio, con intensidades bajas o moderadas de un factor disturbio (ej. pastoreo y/o extracción de leña) la biodiversidad de una comunidad puede aumentar (Connell 1978, Wilson 1994, Reynolds 1995), y por ende la heterogeneidad de la vegetación también puede aumentar. Sin embargo, por otro lado, una elevada intensidad y/o frecuencia de disturbios antrópicos durante años y décadas reduce el tamaño y la cobertura de parches de vegetación, provocando cambios en la dinámica de las comunidades vegetales, es decir, alteraciones y disminución de atributos funcionales ecosistémicos (ej. captación y retención de agua y sedimentos, reclutamiento, biodiversidad) (Ludwig et al. 2005, Villagra et al. 2009, López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). En este sentido es fundamental profundizar estudios que permitan comprender cómo es la heterogeneidad de los ecosistemas bajo la presión de diferentes disturbios forzantes antrópicos y/o naturales.

En ambientes áridos y semiáridos, una alta presión de pastoreo produce la pérdida de la cobertura vegetal, mantillo, materia orgánica y hasta el horizonte superficial del suelo (propio de la erosión), cambiando drásticamente la estructura del ecosistema (Golluscio et al. 2009, López et al. 2011). Por otro lado, en ecosistemas boscosos un cambio en el régimen de disturbios naturales como los incendios, altera la estructura composicional y fisonómica de los bosques (ej. bosques occidentales de EEUU, Westerling et al. 2006). Esto genera cambios en el funcionamiento y los servicios generando retroalimentación positiva (ej. de amplificación en el proceso de degradación), lo que afecta la resiliencia de los ecosistemas forestales (Turner 2010, Buma y Wessman

2011, López et al. 2013). Otro factor de disturbios antrópicos (o factores de uso) es el aprovechamiento forestal (tala selectiva) para la extracción de madera y su uso como fuente de energía ya sea mediante leña o carbón vegetal (Rueda et al. 2015). La intensidad del disturbio por aprovechamiento forestal está relacionada con el número de árboles talados, el equipo usado para realizar dicha explotación y la distancia de caminos o asentamientos humanos (Luoga et al. 2002, Villela et al. 2006). La tala selectiva en bosques tiene efectos a largo plazo (durante décadas) en la estructura-fisonómica del bosque, la composición de especies y la capacidad de almacenamiento de carbón de la parte aérea (Cazzolla Gatti et al. 2015).

La compleja interacción entre actividades humanas y procesos naturales puede alterar mecanismos funcionales (retroalimentación positiva) disminuyendo la resiliencia de los sistemas naturales (Villagra et al. 2009). Estudiar la dinámica de los disturbios puede ser importante para comprender el comportamiento de los sistemas socioecológicos vinculados (Chapin et al. 2004, 2006, 2008 citado por Turner 2010). Específicamente para la ecorregión del Parque Chaqueño se combinan varios factores de uso de los mencionados, que interactúan o se yuxtaponen en una constante interrelación bosque ecotono-sabana (Adámoli et al. 1972, López de Casenave et al. 1995). Por ello es importante analizar cómo se estructura la vegetación con diferentes tipos e intensidades de usos antrópicos para generar modelos efectivos aplicables para la gestión y restauración de sistemas naturales del parque chaqueño (Briske et al. 2005, Bestelmeyer 2006, Bestelmeyer et al. 2017). Por ello en este capítulo se plantean las siguientes hipótesis:

- 1) Diferentes regímenes de disturbio y/o tipos de usos antrópico se asocian con diferentes tipos de comunidades vegetales (i.e. con diferencias fisonómicas y/o florísticas).

Predicciones: Comunidades vegetales con fisonomías de bosque abierto y/o bosques bajos están asociados a regímenes de disturbio altos (ej. de alta intensidad y/o frecuencia de pastoreo, incendios, rolado y/o extracción de leña y madera). Y comunidades vegetales con fisonomías de mayor heterogeneidad horizontal y vertical están asociadas a regímenes de disturbios bajos.

- 2) Con alta y muy alta presión de uno (o más) factor(es) de disturbio, se registrarán los mayores niveles de homogeneización estructural a nivel comunidad vegetal.

Predicciones: con alta y muy alta presión de disturbio se registrarán los mayores valores de índice de heterogeneidad horizontal y vertical.

Para evaluar a dicha hipótesis se propone como objetivo general: Evaluar si diferentes historias de uso, determinadas por distintos tipos usos antrópicos y/o intensidades de disturbios se asocian con diferentes estructuras vegetales de las comunidades encontradas en el capítulo 3

Como objetivos específicos:

- 1) Identificar indicadores (proxys) para caracterizar distintos tipos de usos antrópicos y regímenes de disturbio para la región noreste de Santiago del Estero.
- 2) Evaluar si las diferentes comunidades vegetales leñosas de la región noreste de Santiago del Estero se asocian de manera diferente a distintos regímenes de disturbios y/o tipos usos antrópicos.
- 3) Evaluar si una mayor presión de uso antrópico genera una homogenización estructural a nivel de comunidad vegetal leñosa.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Características de tipos de usos antrópicos a partir de variables indicadores.

Para caracterizar distintos tipos de usos antrópicos y regímenes de disturbio se utilizaron cinco variables indicadoras. Estas variables son indicadores o proxys de disturbio (de ahora en adelante proxys), asociados al pastoreo y de aprovechamiento forestal. Estos proxys indican diferentes presiones actuales y/o históricas de dichos factores de disturbio. Para ello se registró en cada sitio de muestreo: (i) La densidad de bosteo como indicador de la carga ganadera actual en el corto plazo (ej. meses a año); y (ii) y la variable densidad de tocones como proxy a disturbio de aprovechamiento forestal (Luoga et al. 2002, Alaggia et al. 2020). Además, teniendo en cuenta trabajos que utilizan indicadores para evaluar la presión de uso antrópico (ej. Manthey y Paper 2010, Jordan et al. 2022), para cada sitio de muestreo (i.e. transecta) se estimó: (iii) La distancia a la aguada más cercana como un indicador de presión de uso histórico (intra-lote) que define una piósfera (Morello y Saravia Toledo 1959, Macchi y Grau 2012, Trigo et al. 2017). (iv) La distancia a la picada más cercana como indicador de presión de uso ganadero-forestal dentro de cada predio, ya que se asocia a la accesibilidad del ganado y/o del hombre para el uso pastoril o extracción de leña y madera (Rojido 2022). (v) La distancia a camino más cercano, que también se asocia a la accesibilidad del hombre para traslado de ganado a potreros y/o campos y a la facilidad de extracción de leña y madera, pero a una escala más extra- o inter-predial (Luoga et al. 2002, Rogido 2022).

4.2.2 Medición a campo y trabajo de gabinete de variables indicadores de factor de uso.

Para cada sitio de muestreo (ver Sección Materiales y Métodos del Capítulo 1 (Tabla 1.1)), se registró en la misma parcela dasométrica ($300 \times 10 \text{ m} = 3000 \text{ m}^2$) la abundancia de tocones de árboles (Sección 3.2.3 de Materiales y métodos Capítulo 3). En la transecta de 300 metros descrita en la Sección Materiales y Métodos del Capítulo 3

(3.2), cada 5 metros, se registró la abundancia de bosteo (vacuno/caprino/equino) en una parcela de 2×2 m. La densidad de tocones y de bosteo se expresan por hectárea.

En trabajo de gabinete a través del programa Google Earth, para cada sitio de muestreo se midieron las distancias del sitio de muestreo (punto inicial registrado con GPS) a la aguada, a la picada intrapredial y al camino extrapredial más cercanos. Se descartó el factor de disturbio fuego porque la mayor parte de los sitios de muestreo no estuvieron afectados por incendios en los últimos veinte años. Sólo un sitio en el año 2006. Esto se verificó a partir de un trabajo a escala regional de incendios en dichos años para la región chaqueña y del espinal con análisis de teledetección (base de datos Mapbiomas, <https://chaco.mapbiomas.org/>; Cavallero et al. 2021, Peinetti et al. 2021).

4.2.3 Análisis de datos

Para evaluar si existen factores de uso que estén asociados a las distintas fisonomías vegetales encontradas en el capítulo 3, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis permite mostrar la variación que presentan los sitios de muestreo para las variables de factor de uso consideradas, y observar cómo se distribuyen las distintas fisonomías asociado a diferentes gradientes de disturbio. Las variables analizadas fueron: Densidad de bosteo ($n^{\circ}.ha^{-1}$), Distancia a aguada (metros), Densidad de tocones ($n^{\circ}.ha^{-1}$) y Distancia a picada intrapredial (metros). Luego de análisis preliminares, se eliminó la variable distancia a caminos (extrapredial) porque su peso en los componentes principales fue muy bajo. Los datos fueron estandarizados (Kenkel et al. 2002) y se utilizó el paquete “Factoextra” en R versión 4.1.1 (R Core Team 2020).

Para evaluar si existen diferencias entre grupos fisonómicos para cada variable de factor de uso se realizó un test no paramétrico Kruskal y Wallis (1952). Se realizaron comparaciones de a pares para determinar entre las medias de los rangos de los grupos

fisonómicos si eran diferentes. Los datos fueron analizados en Infostat (Di Rienzo et al. 2009).

Índice de factor de disturbio.

Para caracterizar la presión de disturbio a la que está sometido cada sitio de muestreo, se construyó un Índice de factores de disturbio (IFD). El índice consistió en la suma de cada variable de factor de uso que se describieron en la sección 4.2.1. Dado que las variables tienen diferentes unidades y rangos de variación, los valores de cada variable fueron relativizados a porcentaje utilizando los valores máximos o mínimos dependiendo de la variable. Por ejemplo, para distancia a la aguada, el valor de distancia mínima registrada (teniendo en cuenta todos los sitios) representa el 100% para dicha variable. Así, para la distancia de aguada y picadas los valores más bajos (cerca de aguadas y picadas) se tuvieron valores cercanos a 100% (distancia máxima registrada) y los valores más altos (alejados de aguadas y picadas) se asignaron valores cercanos a 0%. Por su parte, la densidad de bosteos y tocones, la lógica fue inversa a la explicada, los máximos valores registrados para dichas variables representaron el 100%, mientras que el 0 (cero) se asignó a sitios que no registraron n° de bosteo o tocones.

$IFD_i = (\% \text{ densidad de bosteo} + (\% \text{ distancia a aguada} + (\% \text{ densidad de tocones} + (\% \text{ distancia a picada}.$

Donde $i =$ es cada sitio de muestreo.

Para evaluar si las diferentes comunidades vegetales encontradas en el Capítulo 3 están asociadas a tipos de uso antrópico y/o régimen de disturbios general se utilizó el Índice de factor de disturbio (IFD_i) para establecer si una mayor presión de disturbios genera homogeneización estructural entre los grupos fisonómicos. Para ello, se usó test Kruskal Wallis para datos no paramétricos para determinar si existen diferencias en el

nivel de disturbio (IFD_i) entre los grupos fisonómicos. Se utilizó test no paramétrico porque el número de sitios de muestreo de los grupos fisonómicos era reducido y no estaban balanceados.

Relaciones entre el Índice de factor de disturbio y las variables estructurales de vegetación.

Para evaluar si existen relaciones entre los factores de disturbio antrópico (uso) y atributos estructurales fisonómicos de la vegetación se realizaron análisis de regresión. Se tomó como variables explicativas el índice de factor de disturbio y cada variable indicadora (proxy) de los factores de uso (i.e. Densidad de bosteos, Distancia a aguada, Densidad de tocones, Distancia a picada) y como variables de respuesta al Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (IHHV), el Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHVV), la Proporción de Cobertura de leñosas, la Proporción de Cobertura de leñosas por estrato (bajo, medio y alto), el Área basal, la Proporción de cobertura de suelo desnudo, y la altura promedio de árboles. Previamente se comprobó si las variables respuesta (continuas) cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, y se analizó cuál era la distribución de los datos. Para las variables respuesta que no cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se aplicaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) y para las variables que si cumplían se hicieron regresiones lineales. Se utilizaron el criterio de información de Akaike (AIC) (Vrieze 2012), el coeficiente de determinación R^2 ajustado y la varianza explicada (explained deviance) (Zuur et al. 2009) para seleccionar el modelo más adecuado de los datos experimentales. Los análisis de regresión y GLM se realizaron con paquetes de R, paquetes MASS y segmented. Para los análisis de regresión con la variable

explicativa Densidad de bosteo se excluyeron los sitios con valores 0 de bosteo por ser una variable de corto plazo y por no tener la información fehaciente de la presencia de pastoreo en esos lotes, es decir si ese año hubo poco y no fue “captado” por el sistema de muestreo utilizado, o si el pastoreo efectivamente fue 0 (cero). El número de observaciones para la variable explicativa Densidad de bosteo fue $n=22$. Para los análisis de regresión con la variable explicativa Distancia a aguada se excluyeron los sitios con más de 10 km ya que más allá de esa distancia fue difícil de estimar con exactitud y asignarle un valor continuo (y utilizable en una regresión), y se tomó como supuesto que distancias muy largas (ej. 10 km que exceden a más de 1 predio) la distancia no sería un buen indicador de factor de disturbio antrópico. El el número de sitios de muestreo para la variable explicativa Distancia a aguada fue de $n=33$.

En los análisis de regresión que dieron significativo, pero con un bajo valor de R^2 ajustado ($< 0,5$), se seleccionaron los valores extremos de cada variable explicativa (i.e. los 10 valores altos y 10 valores bajos) y luego se realizó prueba de diferencias de medias para las variables respuesta de dichos valores extremos, con el test de Kruskal Wallis para datos no paramétricos. Estos resultados se presentaron en grafico de box-plot (ver Anexo de Capítulo 4 Figura A4.1). Estos análisis complementarios se realizaron teniendo en cuenta trabajos similares (i.e. Cavallero 2012-). Los mismos se hicieron con el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2009). Tanto para los análisis de análisis de varianza para datos no paramétricos como de regresión se utilizó el nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

4.3 Resultados

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales explican un 69,2% de la variación total. Los factores de uso que explican el primer eje de componentes principales son en mayor medida la densidad de bosteos, la distancia a la aguada, y en menor medida la densidad de tocones, mientras que el componente principal 2 está explicado principalmente por el factor de uso distancia a picada. Hay un gradiente de tipos de usos que separan al grupo fisonómico Bosque Cerrado Alto y Complejo (BCAyC) (color verde) del resto de las fisonomías. El Bosque Cerrado Alto y Cerrado está muy asociado a grandes distancias a aguadas (extremo superior derecho), excepto por 3 sitios ubicados en los cuadrantes izquierdo de la figura 4.1. El grupo fisonómico Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (BCCIBAB) (color azul) está más asociado a densidad de tocones altas (cuadrante inferior izquierdo). El resto de los grupos fisonómicos no presentaron una fuerte asociación específica con ningún de factores de uso. De manera muy débil, la mayoría de los sitios de los grupos Bosque Cerrado Intermedio (color naranja) y Parque (color rojo) están asociados a una alta densidad de bosteos (Figura 4.1).

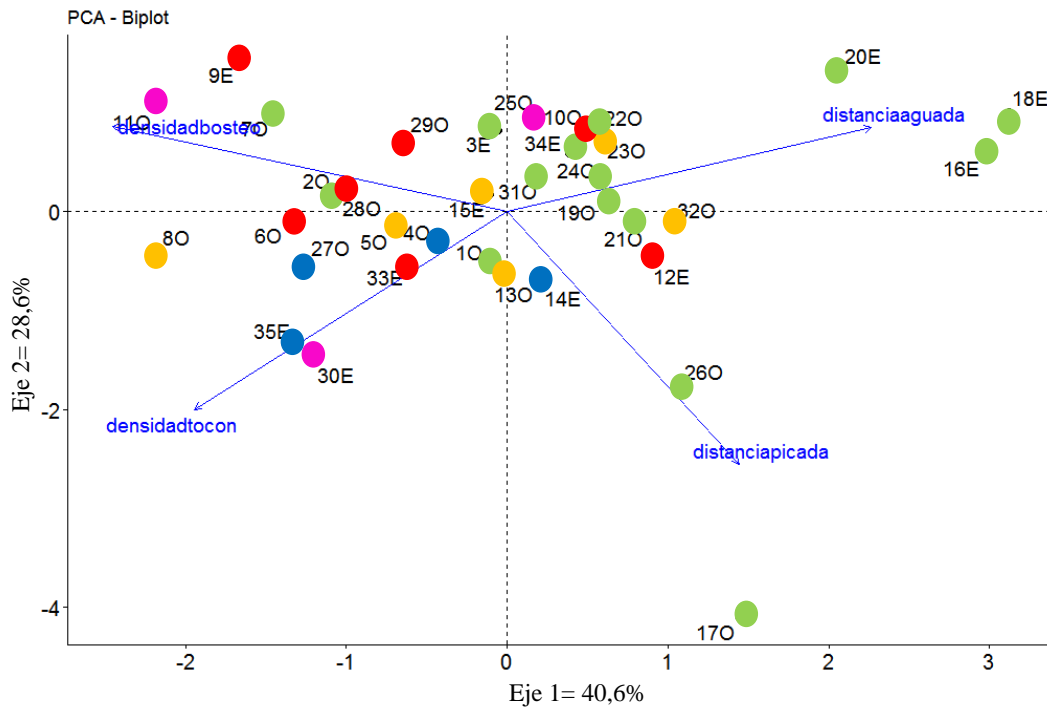


Figura 4.1: Biplot de PCA de variables de respuestas de factores de uso. Las variables respuesta son: Densidad de bosteo (densidadbosteo: $n^{\circ}.ha^{-1}$), Distancia a aguada (distanciaaguada: metros), Densidad de tocones (densidadtocon: $n^{\circ}.ha^{-1}$), Distancia a picada (distanciapicada: metros). Los colores representan a los grupos fisonómicos de vegetación analizados en el capítulo 3: color rojo (Parque), color naranja (Bosque Cerrado Intermedio), color verde (Bosque Complejo Alto y Cerrado), color fucsia (Bosque Alto Baja Área Basal), color azul (Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal).

Cuando se compara cada factor por separado, los grupos fisonómicos solo presentan diferencias significativas ($p < 0.05$) en la variable distancia a aguadas (Figura 4.2). El grupo fisonómico BCAYC tiene mayores valores que los grupos BABAB y BCCIBAB (Figura 4.2), siendo BABAB el grupo que más cerca a la aguada se registró (valor medio de distancia a aguada 229 ± 107 m). Dentro de la variable respuesta Densidad de bosteo, el grupo BCA y C presentó el valor promedio más bajo y el grupo Parque el mayor valor promedio (Figura 4.2). Con respecto a la densidad de tocones, el grupo BCCIBAB tuvo el valor medio más elevado, seguido por el grupo BABAB aunque este último con mayor variabilidad (Figura 4.2). En cuanto a la distancia a picadas, el

grupo BCAYC presentó gran variabilidad, mientras que los grupos Parque y BABAB tuvieron menor variabilidad (Figura 4.2). Si bien no existen diferencias significativas entre grupos fisonómicos respecto al Índice de factor de disturbio, el grupo fisonómico BCAYC es el que tiene menor valor de Índice de factor de disturbio (Figura 4.3).

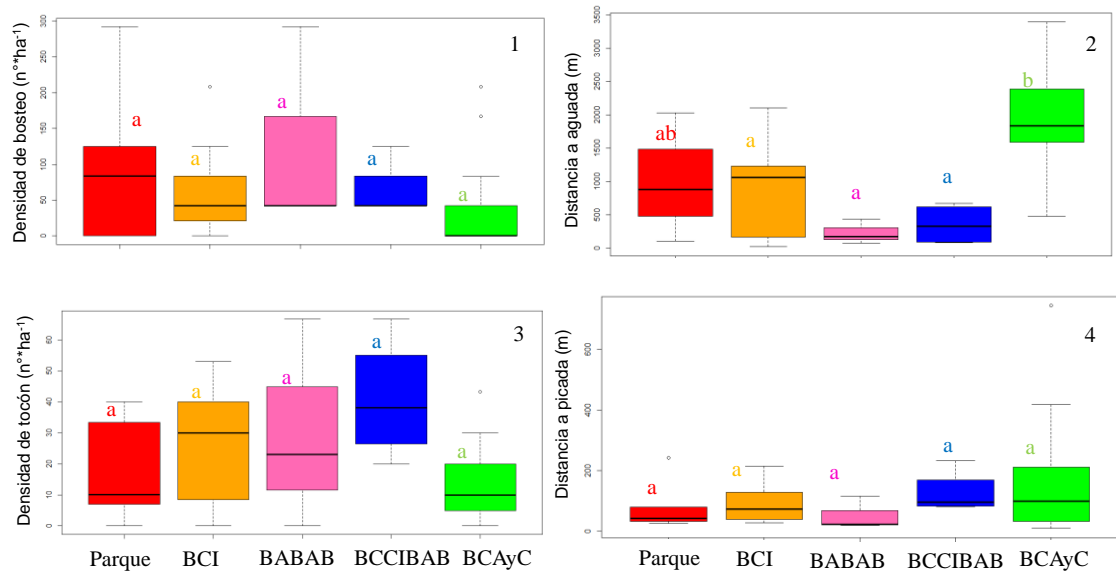


Figura 4.2: Gráficos de Boxplot de las variables proxys de factor de uso: 1- Densidad de bosteo, 2- Distancia a aguadas, 3- Densidad de tocón, 4- Distancia a picadas de cada sitio de muestreo identificando los grupo fisonómico por puntos de diferente color: Parque (caja roja), Bosque Cerrado Intermedio (BCI) (naranja), Bosque Alto Baja Área Basal (BABAB) (caja rosa), Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (BCCIBAB) (caja azul), Bosque Complejo Alto y Cerrado (BCAYC) (caja verde). Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre los grupos ($\alpha = 0,05$).

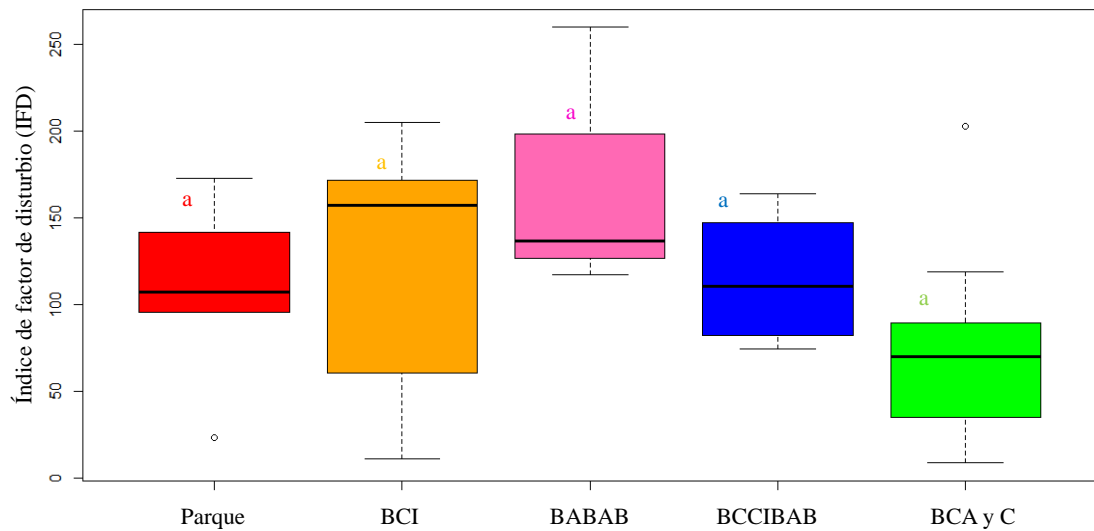


Figura 4.3: Gráfico de Boxplot del Índice de factor de disturbio para cada grupo fisonómico: Parque (caja roja), Bosque Cerrado Intermedio (BCI) (naranja), Bosque Cerrado Alto y Cerrado (BCAyC) (caja verde), Bosque Alto Baja Área Basal (BABAB) (caja fucsia), Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Bajo Área Basal (BCCIBAB) (caja azul). Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre los grupos ($p < 0,05$, $\alpha = 0,05$).

La proporción de cobertura de suelo desnudo disminuye a medida que la distancia a las aguadas es mayor (Figura 4.4; ver Anexo Tabla A4.1 y Figura A4.1). La mayoría de los sitios del BCAyC ubicados a distancias medias y altas a la aguada presentan bajos valores de cobertura de suelo desnudo (Figura 4.4).

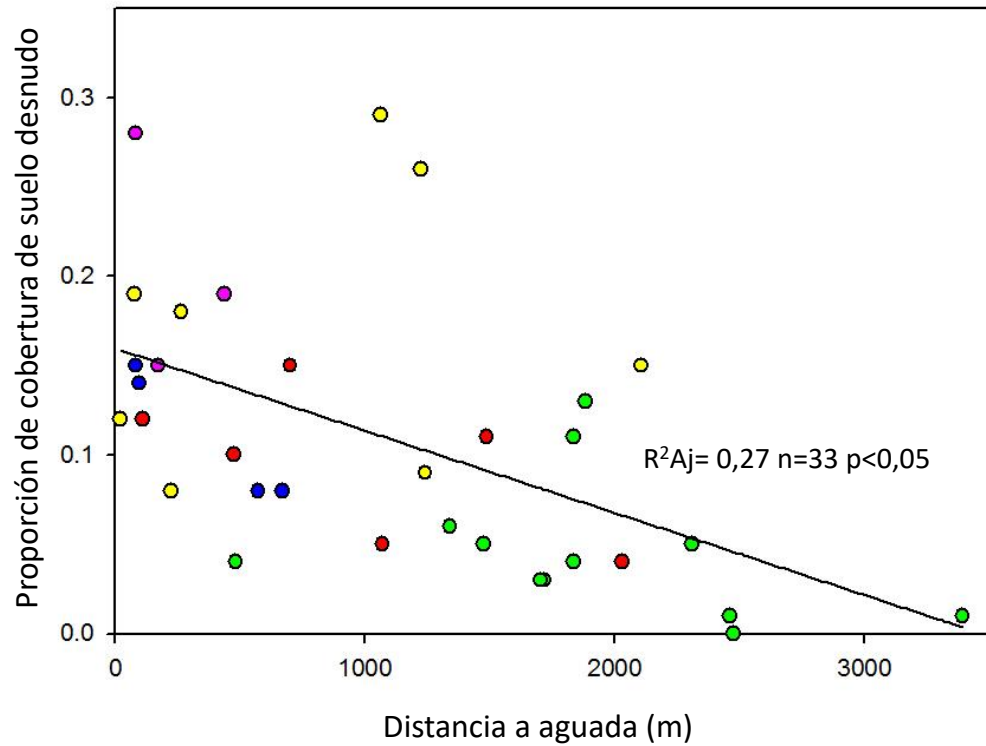


Figura 4.4: Curvas de modelos de regresión para Distancia a Aguada (metros) como variable explicativa (eje x), y como variable respuesta (eje y) la proporción de cobertura de suelo desnudo (modelo, valor de p y R2ajustado en Anexo 4.5 Tabla 4.1). Los puntos con colores diferentes representan a los sitios de muestreo categorizados por el grupo fisonómico al que pertenecen: Bosque Complejo Alto y Cerrado (Puntos verdes), Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (Puntos azules), Bosque Alto Baja Área Basal (Puntos fucsia), Bosque Cerrado Intermedio (Puntos amarillos), Parque (Puntos rojos). (Información estadística complementaria en: Anexo Tabla A4.1 box plot Figura A4.1).).

4.4 Discusión

Los resultados indican que los diferentes tipos de fisonomías se asocian parcialmente a distintos factores de uso o regímenes de disturbios. Existe un gradiente de factores de uso que separan la configuración de las fisonomías de la vegetación en la región noreste de Santiago del Estero. Se encontró que a mayor intensidad de los factores de uso (pastoreo y explotación forestal) están asociadas comunidades con fisonomías menos complejas como Bosque Alto Baja Área Basal, Bosque cerrado Intermedio y Parque, mientras que a menor intensidad de los factores de uso se asocian comunidades vegetales más complejas como Bosque Complejo Alto y Cerrado Maduro (Figura 4.1). Lo cual permite comprobar de manera parcial la segunda hipótesis, de que a elevada presión de uno o más factores de disturbio, la homogeneización estructural a nivel de comunidad vegetal será alta, ya que solo se puede corroborar con la relación Distancia a la aguada y el porcentaje de suelo desnudo (Figura 4.4; ver Anexo Figura A 4.5).

Al analizar cada proxy de factor de uso por separado, para comprender cuál es el que se asocia en mayor medida a las diferentes fisonomías vegetales, se encontró que el factor de uso de pastoreo histórico (Interannual) a escala de lotes (intra- o inter-lotes), evaluado por su proxy distancia a aguada (Figura 4.2), fue el que presentó diferencias mayores. Los sitios de fisonomía más compleja (BCAyC) están más alejados de las aguadas, por lo que se estima que tienen menor presión de pastoreo (Sasaki et al. 2008). Esto sustenta que mayor intensidad de pastoreo, en este caso el pastoreo histórico, tiene efectos negativos sobre la estructura y funcionalidad de las comunidades vegetales, principalmente en regiones áridas y semiáridas (Oñatibia et al. 2020, Jordan et al. 2022). Es decir, a elevadas presiones de pastoreo menor es la cobertura vegetal, mayor la proporción de suelo desnudo, menor la cobertura de especies forrajeras y de especies

forestales, y menor es almacenamiento de carbono (López et al. 2011, Gaitán et al 2018, Schulz et al. 2018). Sin embargo, la relación entre intensidad de pastoreo y distancia a la aguada no es lineal, ya que la severidad del efecto del pastoreo varía con el tiempo o por los movimientos del ganado, debido a la disponibilidad de agua, la calidad de forraje (Pastor et al. 1997, Briske et al. 2008, citado por Jordan et al. 2022). No obstante, el proxy de distancia a aguada es un método fácil y rápido para estimar los efectos de un gradiente de intensidad de pastoreo sobre parámetros de vegetación y suelo (Manthey y Paper 2010), lo cual se pudo corroborar en este trabajo.

Los demás proxys de factor de uso no se asociaron específicamente con las diferentes fisonomías, posiblemente por la gran variabilidad de situaciones y por los disturbios cruzados o yuxtapuestos (i.e. interacción múltiple entre los factores de disturbio) (Figura 4.2). Por ejemplo, la densidad de bosteo es un proxy de intensidad de pastoreo actual, pero es muy variable interanualmente, ya que depende del momento de muestreo y eso quizá no refleje el efecto de pastoreo sobre la estructura de dichas comunidades como si lo encontraron da Silva et al. (2020). Por lo tanto, es importante tener información de fechas del manejo del pastoreo en esos establecimientos. Se observó que BCAYC (fisonomía más compleja) presentó menor densidad de bosteo y el grupo Parque (fisonomía asociado a estructura vegetal más simple) obtuvo una alta densidad de bosteo. Sin embargo, algunos sitios representativos de BCAYC registraron 0,15 animales vacunos/hectárea por establecimiento/familia con pastoreo a campo abierto, pero posiblemente no sea “pareja u homogénea” la carga animal en todos los lotes de esos campos. Esta carga animal, en términos generales, es alta en referencia a la estimación de carga animal para esta región ($<0,05-0,07$ animales/ha; Fernández et al. 2020, Banegas et al. 2022). En cambio, en sitios que pertenecen a la fisonomía Parque, el pastoreo se encuentra dividido por potreros y la carga animal fue de 2,5 animales.ha (lote) (60

animales en potrero de 24 hectáreas) (comunicación personal de productores de dichos sitios, 2017, 2018 y 2020). Esta información habría que relativizarla en base al tiempo que están pastoreando el ganado en los potreros donde se midió la densidad de bosteo y las variables estructurales de vegetación. La falta de diferencia en densidad de bosteo entre los grupos fisonómicos puede deberse a esta distribución estacional-espacial de pastoreo. La comparación de las respuestas de la comunidad de plantas a través de la densidad de bosteo y la distancia de los gradientes de agua a menudo ha llevado a conclusiones consistentes (Jordan et al. 2022), lo que respalda el uso de ambas métricas como indicadores indirectos de la intensidad del pastoreo (Turner et al. 1998, Stump et al. 2005). Por un lado, la densidad de bosteo fue útil para diferenciar a BCAyC del resto, y por otro lado, la distancia a la aguada permitió establecer un gradiente de pastoreo respecto a las otras fisonomías.

Con respecto al factor de disturbio aprovechamiento forestal, la fisonomía BCAyC también tuvo baja densidad de tocones; con lo cual se puede estimar que tuvo baja presión de aprovechamiento forestal, que es consistente con el resultado de ser el grupo que tiene alta área basal y cobertura de especies arbóreas, y tener alta complejidad estructural (Figura 3.2, Tabla 3.2 Capítulo 3). El BCCIBAB se caracteriza por elevada densidad de tocones lo cual se relaciona con la baja área basal que presentó en el capítulo 3 (Figura 3.2, Tabla 3.2 de Capítulo 3). Sin un manejo adecuado o moderado, dichas comunidades leñosas a largo plazo se verán afectadas negativamente en su biomasa aérea, disminuyendo la capacidad de almacenamiento de carbono sobre el suelo y en el suelo (Cazzolla Gatti et al. 2015, Peri et al. 2017, 2018) y en el reclutamiento de especies fundacionales (que es clave para el mantenimiento de la comunidad en el tiempo) (Peri et al. 2017, Cavallero et al. 2018). El proxy de distancia a picada no registró un patrón de asociación sobre los diferentes grupos fisonómicos posiblemente por presentar mucha

variabilidad dentro de cada grupo y porque seguramente tuvo efecto cruzado con otros factores de uso.

En términos generales, el factor de uso que mostró mayor asociación con algunos grupos fisonómicos fue el pastoreo (ya sea con densidad de bosteo o distancia a la aguada), indicando que sería uno de los factores más influyentes sobre la vegetación. Esto es consistente con el hecho de que el principal uso histórico en los bosques chaqueños siempre ha sido el ganadero, con diferentes formas y nivel de intensificación pecuarias, que van principalmente desde el pastoreo en monte con poco manejo y ausencia de alambrados hasta rolados de diferentes intensidades (con o sin intersiembra), y tala rasa con posterior implantación de pasturas con especies exóticas (ej. megatérmica) (Carranza y Ledesma 2005, Kunst et al. 2012 citado por Ledesma et al. 2018). Paralelamente se ha realizado una extracción de leña y madera sin un manejo forestal sustentable y planificado, con una forma “minera” de extracción, y como complemento de la actividad ganadera (Brown et al. 2006, Peri et al. 2021).

Se demostró parcialmente que a alta y muy alta presión de factor (es) de disturbio (s) habría alta y muy alta homogeneización estructural de la vegetación, debido a que no se encontró relación lineal entre los índices de heterogeneidad y los factores de uso y/o Índices de factor de disturbio (ver Anexo Tabla A4.1). Sin embargo, la relación lineal negativa entre la distancia a aguada y la proporción de cobertura de suelo desnudo (Figura 4.5) permite inferir que el factor de disturbio de sobrepastoreo histórico altera o modifica la estructura de la vegetación (Golluscio et al. 2009, López et al. 2011, Briske 2017). Este patrón puede sugerir un cambio irreversible en la estructura de la vegetación y su funcionamiento en sitio con una intensidad de pastoreo alta (Manthey y Paper 2010). El patrón asociado a la distancia aguada describe un gradiente denominado piósfera (Saba et al. 1995, Heshmatti et al. 2002), en el cual zona muy cercanas a la aguada se

corresponden a una “zona de sacrificio” muy degradada (ej. suelo desnudo con erosión y/o compactación por pisoteo), libre de vegetación y dominado por suelo desnudo, seguido por una zona de transición que cambia a una zona de pastoreo casi homogénea a medida que aumenta la distancia a la aguada (Morello y Saravia Toledo 1959, Macchi y Grau 2012, Trigo et al. 2017).

Los resultados mostraron parcialmente que la heterogeneidad de la vegetación está asociada a factores de uso. Si bien se encontró que en la región noreste de Santiago del Estero el factor de uso que más peso tiene es el pastoreo, específicamente el histórico; la heterogeneidad de la vegetación leñosa de esta región está influenciada por múltiples disturbios. Esos múltiples disturbios actúan en una gran escala temporal, debido a años de presión de disturbio, pastoreo y aprovechamiento forestal desde principios del siglo XX hasta la actualidad (Rueda et al. 2015, Fernández et al. 2019, Peri et al. 2021). Sin embargo, es importante remarcar que debe tenerse en cuenta para investigaciones futuras, la recopilación de información actualizada de carga animal, manejo de pastoreo, guías de aprovechamiento forestal o información brindada por sus productores. Esta información servirá para poder analizar con estimación más consistente sobre el efecto de los regímenes de disturbio sobre la estructura de estas comunidades. Por ejemplo, la determinación de umbrales de degradación como herramientas en las intervenciones de uso para evitar estados indeseables o contribuir al manejo y persistencia de estados más deseables (Bestelmeyer et al. 2003, Briske et al. 2006, López et al. 2011, Wilcox et al. 2017 en Briske 2017).

Capítulo 5

Relación entre homogeneización estructural y pérdida de procesos ecológicos de ecosistemas boscosos en el Chaco semiárido.



Capítulo 5

5.1 Introducción

La estructura de la vegetación tiene una fuerte influencia sobre los otros componentes de un ecosistema y en ese sentido podría considerarse como un componente clave del mismo (Gaucherel 2006, Gaucherel et al. 2020). Por ejemplo, la posición y la distribución de diferentes tipos de coberturas de la vegetación en un ecosistema pueden afectar a muchas propiedades o procesos del mismo, como el balance de agua, las tasas de erosión, el ciclado de nutrientes y la biodiversidad (Breshears y Barnes 1999, López et al. 2011). La reducción o alteración de la estructura de la vegetación modifica negativamente la tasa de captura de recursos, pudiendo aumentar también las pérdidas de recurso, y por lo tanto altera las funciones ecosistémicas (Maestre et al. 2003). Por ello, estudiar y comprender la heterogeneidad de la vegetación es clave porque un cambio en dicha heterogeneidad espacial tendría efectos diversos en el funcionamiento actual de los ecosistemas, y sobre la resiliencia futura de bosques ante una variedad de factores de disturbios (Buma y Wessman 2012).

A nivel mundial, el objetivo principal de muchos marcos conceptuales y diferentes políticas de gestión de recursos naturales es mantener o desarrollar un buen estado o “salud” ambiental de los ecosistemas, también conocido como integridad ecológica o funcional (Cochrane et al. 2010, SCBC 2010, de Juan et al. 2015). La integridad funcional de un ecosistema se refiere a la conservación de los factores y procesos ecológicos que permiten el mantenimiento del equilibrio ecológico y la permanencia del ecosistema en el tiempo (Datry et al. 2021). La evaluación de la integridad funcional se relaciona con la heterogeneidad espacial y la complejidad del hábitat, la diversidad funcional y de especies (y la redundancia funcional), ya que determinan la resiliencia de los ecosistemas (de Juan et al. 2015). Esta integridad se asocia a funciones ecosistémicas clave, que son un

subconjunto de todos los procesos ecológicos y las estructuras de los ecosistemas que sustentan los servicios de soporte, regulación y provisión (de Groot et al. 2002, Banerjee et al. 2013, Datry et al. 2021). Es fundamental comprender la relación entre los cambios estructurales asociados al manejo antrópico y su relación con las funciones ecosistémicas, y por ende con la integridad funcional de los bosques. Así, es importante estudiar y medir cuantitativamente la heterogeneidad de la vegetación para saber qué niveles de complejidad estructural se deberían mantener, evitando la simplificación de los ecosistemas, pérdida de biodiversidad y de funciones ecosistémicas (Ruiz-Jaen y Aide 2005, Bestelmeyer et al. 2009, Walz y Syrbe 2013, Zellweger et al. 2013). Como ya se mencionó y abordó en capítulos anteriores, existen índices de vegetación que permiten medir la complejidad estructural de las comunidades vegetales (Zhongming et al. 2010), como los índices de Heterogeneidad de la vegetación: Horizontal (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015) y Vertical (Cavallero et al. 2015). La evaluación de estos índices complementarios brinda información sobre la complejidad estructural de la vegetación, asumiendo que, a mayor heterogeneidad vertical y horizontal, mayor será la complejidad estructural y por ende la diversidad de hábitats disponibles para la biota del ecosistema será mayor (Cavallero et al. 2015).

Asimismo, existen métodos basados en indicadores estructurales de la vegetación y estados del suelo que permiten evaluar la integridad ecológica de un ecosistema. En base a esos indicadores se estiman índices que evalúan la integridad funcional del ecosistema en relación a la infiltración del agua, ciclado de nutrientes en el suelo y a la resistencia a la erosión (hídrica y eólica) del suelo (Ludwig et al. 2004; Tongway y Hindley 2004, Herrick 2005, López et al. 2013). Basado en esos enfoques, el sistema de monitoreo de MBGI (Alaggia et al. 2020) propone indicadores que son proxys de

integridad funcional del ecosistema, ya que asocia dichos indicadores con funciones ecosistémicas.

En los paisajes boscosos del Chaco semiárido se plantearon como problemática el proceso de arbustización en muchas investigaciones como un proceso de homogeneización estructural asociado al pastoreo y la explotación forestal (Adámoli et al. 1990, Kunst et al. 2006, Bravo et al. 2008, Kunst 2011, Trigo et al. 2017). Sin embargo, no se conocen trabajos que hayan cuantificado los cambios en la complejidad (ej. heterogeneidad espacial de la vegetación: horizontal y vertical), asociada a dicha homogeneización. Asimismo, no se conoce si esa homogeneización estructural de la vegetación se asocia a cambios en la integridad estructural-funcional de estos ecosistemas, por ejemplo, la dispersión de semillas y reclutamiento de especies arbóreas, erosión de suelo y la diversidad funcional (Peterson et al. 1998, Díaz y Cabido 2001, Díaz et al. 2002, Müller 2005, Reza y Abdullah 2011, Cavallero et al. 2015, López y Cavallero 2017). Es fundamental comprender si una homogeneización de la estructura vegetal de la región del Chaco semiárido, asociada a sobre uso ganadero-forestal, afecta a procesos ecológicos clave del ecosistema. Para ello, en este capítulo se evalúa la relación entre los cambios estructurales (evaluados en capítulos anteriores) y funciones ecosistémicas clave, tales como: resiliencia (ej. capacidad de regeneración del bosque por medio de renovales nuevos), stock y ciclado de nutrientes, y capacidad de regular la erosión asociada a la pérdida de agua, suelo y nutrientes.

Por ello, se plantea como hipótesis que una mayor homogeneización estructural de la vegetación a nivel de sitio ecológico se asocia a una simplificación de factores y procesos ecológicos relacionados a funciones ecosistémicas de bosques, es decir: menor diversidad de especies, menor reclutamiento de especies claves y/o fundacionales, menor

carbono en el suelo y mayor erosión de suelo (i.e. menor capacidad del sistema de retener sedimentos y nutrientes).

Predicciones: A mayor valor de índices de heterogeneidad horizontal y vertical mayores son los valores de proxys de funciones ecosistémicas asociados a la biodiversidad, a mayor regulación de nutrientes (contenido de materia orgánica), mayor resistencia a la erosión, provisión de madera y de forraje.

Para responder a dicha hipótesis se plantea como objetivo general evaluar las relaciones entre la complejidad estructural de la vegetación de comunidades leñosas del noreste de Santiago del Estero, asociada a diferentes intensidades de uso antrópico, con la simplificación funcional de ecosistemas de bosques en el noreste de Santiago del Estero.

Como objetivos específicos:

- 1) Evaluar si existe una relación entre los índices de heterogeneidad estructural de la vegetación y la diversidad de especies, el contenido de materia orgánica del suelo, el reclutamiento de nuevos individuos de especies clave y la resistencia a la erosión (i.e. a la pérdida de suelo y agua del sistema por escorrentía).
- 2) Determinar si existe una relación entre la intensidad del (o los) factor(es) de disturbio como pastoreo, aprovechamiento forestal y la simplificación ecológica de los ecosistemas de bosques.

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Área de Estudio.

El área de estudio se corresponde con la misma detallada en los capítulos 1, 2, 3 y 4, que incluye los 35 sitios de muestreo de los dos sectores este y oeste, pertenecientes al Mega Abanico aluvial del Río Salado (Figura 1.2 ver Materiales y métodos 1.2.2; ver Tabla 1.1 del capítulo 1; ver Materiales y métodos 3.2.1 en capítulo 3).

5.2.2 Variables a evaluar

Para cumplir con los objetivos específicos, en cada sitio de muestreo se evaluaron dos enfoques, uno con los índices de heterogeneidad (relacionado con la complejidad estructural sin deparar por grupos y otro por grupos fisonómicos. Las variables a evaluar fueron las siguientes:

- 1) Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la Vegetación (IHHV e IHVV respectivamente, ver estimación/cálculo en Materiales y métodos de Capítulo 3 a escala sitio ecológico (unidad de muestreo 3000 m²).
- 2) Densidad de bosteo (n°.ha⁻¹): indicador de la carga ganadera actual en el corto plazo (e.g. meses a año) (ver Materiales y métodos: Sección 4.2.1 de Capítulo 4).
- 3) Distancia a aguada (m): indicador de presión de uso histórico (intra-lote) que define una piósfera (ver Materiales y métodos: Sección 4.2.1 de Capítulo 4).
- 4) Densidad de tocones (n°.ha⁻¹): indicador a disturbio de aprovechamiento forestal (ver Materiales y métodos: Sección 4.2.1 de Capítulo 4);
- 5) Distancia a picada intrapredial (m): indicador de presión de uso ganadero-forestal dentro de cada predio, ya que se asocia a la accesibilidad del ganado y/o del

hombre para el uso pastoril o extracción de leña y madera (ver Materiales y métodos: Sección 4.2.1 de Capítulo 4).

- 6) Índice de Factor de Disturbio: consiste en la suma de cada variable de factor de uso mencionados en los ítems anteriores (ver Materiales y métodos: Sección 4.2.3 de Capítulo 4).
- 7) Contenido de materia orgánica en el suelo (MO) (%): constituida por la biomasa microbiana y los residuos de plantas y animales en diferentes estados de descomposición, está estrechamente relacionada a la funcionalidad del sistema suelo, influyendo sobre aspectos estructurales (agregación, estabilidad de los agregados) biológicos y químicos (Porta Casanellas et al. 1999).
- 8) Mantillo ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$): se lo define como la capa de material vegetal muerto presente en la superficie del suelo o el material vegetal muerto que se desprende de una planta viva (Krishna y Mohan 2017). El mantillo en los ecosistemas terrestres representa una vía crucial para el retorno y ciclado de nutrientes al suelo (McClaugherty et al. 1985).
- 9) Número equivalente del Índice de Diversidad de Shannon alpha (Moreno et al. 2001, Ferriol Molina y Merle Farinós 2012, Jost y González Oreja 2012). La Diversidad biológica es la variabilidad entre los organismos vivientes de todas las fuentes, incluyendo, entre otros, los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye diversidad dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas (Moreno et al. 2001).
- 10) Renovales de especies claves y/o fundacionales: se refiere a la incorporación de nuevos individuos de especies dominantes y características del ecosistema de un bosque. Se clasificó a los renovales jóvenes de especies leñosas, mediante conteo

de 3 categorías: (i) plántulas menores de 30 cm, asociadas al proceso de dispersión y emergencia de plántulas (individuos < a 2 años) (categoría I); (ii) individuos jóvenes de especies arbóreas < 1,5 m, asociados al proceso de sobrevivencia interanual e instalación de nuevos individuos/renovales (categoría II); y (iii) renovales jóvenes con DAP menores de 5 cm (y mayores a 1,5 m), son individuos con alta probabilidad de llegar a adultos que escapan del ramoneo (categoría III). Para esta región del Chaco Semiárido los renovales de especies fundacionales son: *Schinopsis lorentzii*; *Aspidosperma quebracho blanco* y *Neltuma nigra* (López de Casenave et al. 1995, Bravo et al. 2014). Las 3 categorías se asocian con la capacidad del ecosistema de mantener o recuperar las especies fundacionales del bosque a largo plazo (categoría i) mediano plazo (categoría ii) y corto plazo (categoría iii) (Cavallero et al. 2018).

- 11) Índice de Resistencia a la Erosión (IRE): El IRE se calcula integrando la cobertura de suelo (mantillo, estrato herbáceo), la cobertura de especies leñosas y el tamaño y distribución de los interparches (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015). La construcción de este índice se basó en el índice de resistencia a la erosión (estabilidad) propuesto para el “Análisis Funcional del Paisaje” en Tongway y Hindley (2004).
- 12) Índice de Signos de Erosión (Proceso de erosión de suelo): se estimó en base a la presencia o ausencia de surcos, cárcavas y/o pedestales son indicadores de proceso de erosión (Ludwig et al. 2004, López et al. 2013).
- 13) Provisión de madera (Área basal ($m^2 \cdot ha^{-1}$)). Se utilizó como proxy de capacidad de producción de madera a la variable Área Basal. El área basal, definida como el área de la sección transversal a la altura del pecho de todos los árboles en un rodal por unidad de área de terreno, es un índice comúnmente utilizado de biomasa

forestal o volumen de madera (Lusk y Ortega 2003, Slik et al. 2010, Alaggia et al. 2020).

- 14) Provisión de forraje (% de cobertura de especies forrajeras: *Leptochloa* sp, *Justicia squarrosa*, *Setaria* sp). Dicha variable se midió a partir de la Presencia/ ausencia de estas especies herbáceas a través del método de intercepción por puntos (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974) (Ver sección 3.2.3 de capítulo 3). La medición del indicador de la cobertura de la oferta de especies forrajeras nativas es un estimador indirecto de disponibilidad forrajera, que permite determinar la receptividad ganadera de un predio (Siffredi et al. 2015, Alaggia et al. 2020).

5.2.3 Clasificación de variables evaluadas según funciones ecosistémicas:

Las funciones ecosistémicas a evaluar son funciones ecosistémicas de sostén, de regulación y de provisión. Así, en este capítulo se propuso clasificar las variables evaluadas en la sección 5.2.1 en proxys de funciones ecosistémicas:

Proxys de funciones ecosistémicas de sostén: se asocian a procesos y los stocks que dan sustento al resto de las funciones ecosistémicas (ej. stock de carbono y productividad). Se asocian a servicios de ecosistemas naturales como provisión de hábitat de refugio y reproducción para plantas y animales contribuyendo a la conservación biológica y diversidad genética. Estas funciones proporcionan servicios como mantenimiento de la diversidad biológica y genética, y de especies comercialmente aprovechables (de Groot et al. 2002, Camacho Valdez y Ruiz Luna 2012).

- 1) Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la Vegetación (IHHV e IHVV): ambos índices expresan la distribución espacial de la biomasa de especies leñosas y son indicadores de biodiversidad y de

provisión de hábitat bajo el supuesto de que la heterogeneidad espacial está asociada con diversidad de nichos (Carey 2003, Warfe et al. 2008, Palmer et al. 2010).

- 2) Contenido de materia orgánica en el suelo (MO) (%): esta variable es un indicador formador de suelo como componente y agregación del suelo (Weil y Madgoff 2004, Banwart et al. 2015, Villarino et al. 2017).
- 3) Número equivalente del Índice de Diversidad de Shannon alpha: La biodiversidad se relaciona íntimamente con el mantenimiento de aspectos estructurales de los sistemas. Su resguardo es crucial para la estabilidad de los sistemas ecológicos y productividad de los sistemas (Alaggia et al. 2020).

Proxys de funciones ecosistémicas de regulación: relacionado con la capacidad de los ecosistemas para regular procesos ecológicos esenciales y sostener sistemas vitales a través de ciclos biogeoquímicos, hidrológicos y otros procesos biológicos (Camacho Valdez y Ruiz Luna 2012).

- 4) Mantillo ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$): los residuos de la vegetación de sistemas forestales (hojas, ramas y raíces) son el mayor aporte al reciclado de MO (materia orgánica) y por lo tanto a la regulación de la disponibilidad de nutrientes (Prescott 2002).
- 5) Renovales y categorías de renovales por edad ($\text{n}^\circ \text{plantas}\cdot\text{ha}^{-1}$): el proceso de reclutamiento está relacionado con la capacidad de la comunidad para mantener o reconstituir su estructura y composición

original. Por lo tanto, es un estimador de función de regulación asociado a la resiliencia del bosque (López et al. 2011, Cavallero et al. 2015, Peri et al. 2017, Cavallero et al. 2018).

- 6) Índice de Resistencia a la Erosión: (ver sección 5.2.2) permite evaluar la funcionalidad ecológica del ecosistema ya que estima la resistencia actual que ofrece la vegetación a perder sedimento, materia orgánica, nutrientes, suelo y/o agua del sistema por erosión eólica y/o hídrica (por escurrimiento superficial o sub-superficial) (López et al. 2016).
- 7) Índice de Signos de Erosión: es indicador del proceso de erosión ocurrido en el sistema en el mediano y largo plazo, ya que una disminución y/o modificación significativa de la cobertura de suelo mantenida por períodos de tiempo prolongados determina pérdidas significativas de agua, nutrientes y suelo por erosión hídrica y/o eólica (Ludwig et al. 2004).

Proxys de funciones ecosistémicas de provisión: Los procesos fotosintéticos y autótrofos en general, a partir de los cuales los organismos autoabastecen sus requerimientos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos y que también son sustento de consumidores de distinto orden, para generar una mayor variedad de biomasa. Esta variedad de estructuras proporciona una variedad de bienes y servicios para consumo humano, que van desde alimento y materia prima hasta recursos energéticos y medicinales (Camacho Valdez y Ruiz Luna 2012).

- 8) Provisión de madera: se utilizó el área basal forestal ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) como proxy de capacidad de producción de madera.

- 9) Provisión de forraje: se utilizó como proxy el porcentaje de cobertura de especies forrajeras (%) (ver sección 5.2.1).

5.2.4 Medición a campo y trabajo de gabinete de variables respuestas.

Para estimar las variables respuesta (1), (9), (10), (11) y (14) de la sección 5.2.1 se utilizó la metodología de la transecta de 300 metros descrita en materiales y métodos del Capítulo 3 para cada sitio de muestreo. Para estimar el reclutamiento de especies claves y/o fundacionales (variable respuesta 10), se registró la densidad de los renovales en parcelas dispuestas cada 5 metros a lo largo de dicha transecta. Los individuos de categoría Tipo I se muestrearon en parcelas de 1 × 2 m, mientras que los individuos de las categorías Tipo II y Tipo III se muestrearon en parcelas de 2 × 2 m (ver Figura 3.5 Anexo 3.5) (López et al. 2013, Alaggia et al. 2020). Para la variable respuesta (14) se registró la cobertura de especies herbáceas (latifoliadas y gramíneas) del cual se identificaron y discriminaron las especies herbáceas nativas forrajeras: *Justicia squarrosa*, *Setaria* sp. y *Leptochloa* sp.

El cálculo de la variable respuesta (11) Índice de Resistencia a la erosión (IRE) consistió en

$$IRE_i = (1 + Cob_{BasalSuelo} + CobP) / (1 + \mu_{TIP} * \sigma_{TIP})$$

Donde

CobBasalSuelo= Cobertura a nivel del suelo (estrato herbáceo y mantillo)

expresada como proporción

CobP= Cobertura total de suelo (proporción) con vegetación leñosa.

TIP= Tamaño de interparche sin vegetación leñosa.

μ = promedio.

σ =desvío.

i=sitio de muestreo.

Las variables base para el cálculo de IRE se obtuvieron de las variables registradas en la transecta de muestreo de 300 m descrita en sección 3.2.2 de Materiales y métodos del Capítulo 3. En el IRE a mayor cobertura en general del suelo mayor es la resistencia que ejerce la vegetación contra los agentes de erosión (e.g. impacto de la lluvia, escorrentía superficial y sub-superficial, e incidencia del viento). Específicamente, la cobertura basal a nivel del suelo (herbácea y mantillo) son componentes que ofrecen la primera barrera frente al escurrimiento superficial y sub-superficial del agua. Mientras que la vegetación leñosa genera un anclaje y arraigo del suelo más profundo (por sus raíces). En dicho sentido, los parches que poseen los 3 componente (herbáceo y arbustivo-arbóreo) son los que ofrecen mayor resistencia a la erosión (Ludwig et al. 2005). Por su parte, la configuración de los interparches (“vías” de erosión) determina que a un mayor tamaño de interparche (con mayor variabilidad, que indica la presencia de parches muy grandes) determinan una menor resistencia a la erosión (López et al. 2013). Es decir, los interparches grandes y muy grandes son las zonas de mayor riesgo de erosión hídrica y/o eólica (Tongway y Hindley 2004, Ludwig et al. 2005).

Para la variable respuesta (7) de la sección 5.2.1 “Contenido de Materia Orgánica del Suelo (MO)”, se utilizaron las muestras de suelo obtenidas del capítulo 2 (sección 2.2.2 de Materiales y Métodos Capítulo 2). Para ello, se tomó una muestra compuesta de 10 submuestras obtenidas cada un metro en el inicio de cada transecta en los sitios de muestreo de cada tipo de unidad de paisaje seleccionada.

Para obtener la variable respuesta (8) de mantillo se recolectó cada 1 metro en 20 subparcelas de 20× 20 cm la materia orgánica presente (i.e. en forma total o parcialmente descompuesta): hojas (restos de hojarascas), frutos, material de madera muerta como

ramas, ramitas con diámetro entre 0,6 y 2,5. Esto se recolectó sobre una transecta ubicada al inicio en forma transversal de la transecta principal de 300 m (ver Materiales y métodos sección 3.2.3 del capítulo 3) para no alterar la zona aledaña a la transecta y las parcelas a muestrear (i.e. 300 × 10 m) según se indica en Alaggia et al. (2020), y porque varias de esas transectas formarán parte de un sistema de monitoreo a largo plazo (y por ende no debe perturbarse). El material recolectado se secó y luego se pesó en seco

Para la variable respuesta (12) se registró el número de plantas en pedestal sobre la transecta de 300 m, la altura (cm). Con eso se calculó el promedio de plantas en pedestal y la altura. También se registraron el número de surcos o cárcavas sobre la transecta, su profundidad máxima (i.e. medido sobre la línea de la transecta). Con ello se calculó el promedio del área de surco o cárcava por sitio, expresado cada 100 metros.

Luego se construyó el Índice de Signos de Erosión de la siguiente manera:

$$I_{sde_i} = (AS \times n^{\circ}S) + (PP \times \mu_{alP}) \times (\sigma_{alP} \times \sigma_{lP} + 1)$$

i=sitio de muestreo.

AS=área de la sección del surco (cm) (i.e. ancho × profundidad del surco medidos sobre la transecta).

$n^{\circ}S$ = número de surcos.

PP= número de plantas en pedestal.

μ_{alP} =promedio de altura de pedestal.

σ_{alP} = desvío de altura de pedestal.

σ_{lP} = desvío de largo de Pedestal.

Los valores de cada término del Índice (Isde) fueron transformados en porcentaje para unificar las unidades y poder sumarlos. Esto consistió en que a cada parámetro en cada sitio de muestreo se lo relativizó por el valor más alto de dicho parámetro registrado en todos los sitios de muestreos. Por ejemplo, el valor más alto de número de plantas de pedestal fue 7,6; que correspondería a 100%.

Para la variable respuesta (13), se midió en fajas de 10 m de ancho \times 300 m de longitud (5 m a cada lado de la transecta, ver Materiales y métodos en Capítulo 3): Diámetro a la altura del pecho (DAP) de individuos de especies arbóreas con diámetro mayor a 5 cm. A partir de los datos de DAP se estimó la variable respuesta área basal ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

5.2.5 *Análisis de datos*

A modo de análisis exploratorio, lo primero que se realizó fue un matriz de correlación con el Índice de Signos de erosión, Índices de Heterogeneidad y el Índice de Resistencia a la Erosión para determinar si están asociados con la complejidad estructural de la vegetación, y si hay relación entre la erosión del suelo histórica y la resistencia a la erosión. Se utilizaron dos enfoques unos con el índices de heterogeneidad sin deparar por grupos, y otro por grupos fisonómicos (que tiene en cuenta ya el tipo de suelo dentro de esos grupos).

5.2.5.1 *Relación entre heterogeneidad estructural de la vegetación y simplificación ecológica del ecosistema.*

Para evaluar si una homogenización de la estructura vegetal se asocia con una simplificación ecológica del ecosistema (menor diversidad de especies, menor nivel de reclutamiento de especies clave, menor captación de agua y nutrientes en el suelo) se seleccionaron las siguientes variables *como variables explicativas*:

A)- Proxys de Funciones de Sostén:

- 1) Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la Vegetación (IHHV e IHVV respectivamente, ver sección 5.2.1).
- 2) Grupos Fisonómicos (descritos y definidos en Capítulo 3): Bosque Complejo Alto y Cerrado (BCAyC), Bosque Complejo Cerrado Intermedio Baja Área Basal (BCCIBAB), Bosque Alto Baja Área Basal (BABAB), Bosque Cerrado Intermedio (BCI) y Parque.

Como variables de respuesta:

B)- Proxys de Funciones de Sostén:

- 3) Contenido de materia orgánica en el suelo (MO) (%)
- 4) Número equivalente de Índice de Shannon de Diversidad.

C)- Proxys de Funciones de Regulación:

- 5) Mantillo ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$)
- 6) Renovales y categorías de renovales por edad ($\text{n}^\circ \text{plantas}\cdot\text{ha}^{-1}$).
- 7) Índice de Resistencia a la Erosión
- 8) Índice de Signos de Erosión.

D)- Proxys de Funciones de Provisión:

- 9) Provisión de madera (Área basal) ($\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$)
- 10) Provisión de forraje (Porcentaje de cobertura de especies forrajeras) (%).

5.2.5.2 Relación entre factores de uso antrópico y simplificación ecológica del ecosistema.

Para evaluar si existen relaciones entre los factores de disturbio antrópico (uso) y funciones ecosistémicas se seleccionaron *como variables explicativas*:

- 1) Densidad de bosteo ($\text{n}^\circ\cdot\text{ha}^{-1}$)

- 2) Distancia a aguada (m)
- 3) Densidad de tocón ($n^{\circ} \cdot ha^{-1}$)
- 4) Distancia a picada (m)
- 5) Índice de factor de disturbio.

Como variables de respuesta:

Las variables como proxys de funciones ecosistémicas de sostén, de regulación y de provisión descritas en la sección 5.2.3.

Para determinar si existen diferencias en cuanto a simplificación ecológica entre grupos fisonómicos (definidos y descritos en el capítulo 3), se realizó un test de Kruskal Wallis para datos no balanceados para las variables respuesta descritas en la sección 5.2.4.1. Los datos fueron analizados en Infostat (Di Rienzo et al. 2009).

Para evaluar si la simplificación ecológica del ecosistema (ej. pérdida o disminución en: en proxys de funciones ecosistémicas de soporte, regulación y provisión) está asociada a una homogeneización de la estructura vegetal (sección 5.2.2) y/o al aumento de la intensidad de factores de uso antrópico (sección 5.2.4.2) se ajustaron distintos modelos de regresión. Para las variables respuesta continuas se ajustaron modelos lineales generalizados. Para variables respuesta discretas (renewal total; renewal tipo I, II y II) y para variables continuas que no cumplían con algunos de los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) (Zuur et al. 2009). Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) (Vrieze 2012), coeficiente de determinación R^2 ajustado y la varianza explicada (explained deviance) (Zuur et al. 2009) para seleccionar el modelo más adecuado de los datos experimentales. Para los análisis de regresión y GLM se utilizó un $\alpha = 0,05$ y se realizaron con paquetes de R (MASS y segmented) (R Team Core 2020) y los gráficos

con SigmaPlot versión 2010. Para complementar los análisis de regresión, en aquellos modelos (regresión o GLM) que tuvieron un ajuste significativo ($p > 0.05$) pero en el cual el R^2 ajustado no fue elevado (i.e. < 0.5), se realizaron análisis complementario de Test comparación de medias y desvíos. Para ello se seleccionaron los valores extremos de cada variable explicativa (10 valores altos y 10 valores bajos) y luego se realizó una prueba de diferencias de medias para las variables respuesta de dichos valores extremos. Se utilizó test de Kruskal Wallis para datos no paramétricos. Los mismos se hicieron con el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2009) (ver Anexo de Capítulo 5). Tanto para los análisis de análisis de varianza para datos no paramétricos como para los modelos de regresión se utilizó el nivel de significancia de $\alpha = 0,05$. Se realizaron análisis que incluyeran en los modelos los factores fisiográficos como paisaje (este-oeste), geofoma (planicies y paleocauces) y posición topográfica como factores aleatorios. Sin embargo, solo se pudo probar como factor aleatorio el paisaje (este-oeste) y solo para el proxy de función ecosistémica de regulación como renovales totales, ya que con las otras variables respuesta no habo ninguna relación (ver Anexo Tabla A.5.4, Figura A5.9). Esto se debe a que para los otros factores (geofoma y posición topografica) el número de sitios de muestreo era reducido y estaban desbalanceados.

Para los análisis de regresión de factores de uso y simplificación ecológica del ecosistema con la variable explicativa Densidad de bosteo (sección 5.2.4.2) se excluyeron los sitios con 0 valores de bosteo por ser una variable de corto plazo y por no tener la información fehaciente del uso de pastoreo en esos lotes para el período de muestreo, es decir, no se pudo constatar si ese año hubo poco o cero pastoreo o si siempre hay poco pastoreo, o si se registró 0 (cero) densidad de bosteo porque el método de muestreo no percibe valores muy bajos de dicha variable. Para los análisis de regresión con la variable explicativa Distancia a aguada (sección 5.2.4.2) se excluyeron los sitios con más de 10

km ya que se consideró que más allá de esa distancia no habría efecto por pastoreo histórico, y además era difícil estimar con precisión en distancia tan alejadas.

5.3 Resultados

5.3.1 Relación entre la heterogeneidad estructural de la vegetación y la simplificación ecológica del ecosistema.

Se encontraron diferencias entre grupos fisonómicos para los proxys de funciones ecosistémicas de Índice de Resistencia a la Erosión (IRE), provisión de madera ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) y provisión de forraje (% cobertura de especies forrajeras) (Figura 5.1). El Bosque Complejo Alto y Cerrado (BCAyC) presentó los mayores valores de IRE, de provisión de madera y de provisión de forraje, siendo significativamente mayores a los de los otros grupos fisonómicos para IRE (excepto para el BCCIBAB y BCI) con 63% y 85% más alto que BABAB y Parque respectivamente. Para la provisión de madera un 75% más alto que el Parque, y para provisión de forraje con un 84% más alto que BCI (Figura 5.1).

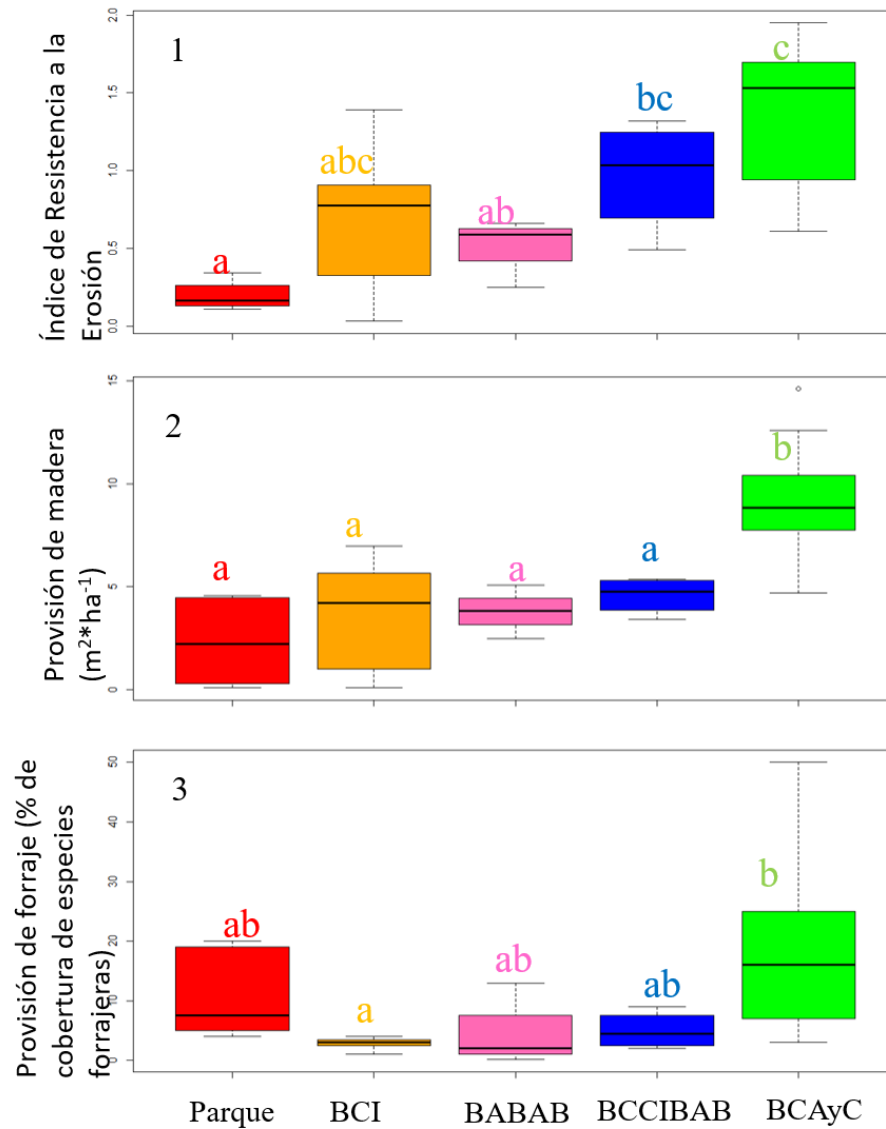


Figura 5.1: Diagramas boxplot entre grupos fisonómicos para las variables respuesta proxys de funciones ecosistémicas: Índice de resistencia a la Erosión (IRE) (subfigura 1), Provisión de madera ($m^2 \cdot ha^{-1}$) (sub-figura 2), Provisión de forraje (% cobertura de forrajeras) (sub-figura 3). Letras diferentes indican diferencias entre los grupos (test Kruskal Wallis, $\alpha = 0,05$). Parque; BCI: Bosque Cerrado Intermedio; BABAB: Bosque Alto Baja Área Basal; BCCIBAB: Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal; BCAYC: Bosque Complejo Alto y Cerrado.

5.3.1.1 Proxys de funciones ecosistémicas de Sostén.

No se encontró relación entre la diversidad biológica (expresada como número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa)) y el contenido de materia orgánica

del suelo (%) respecto a los Índices de Heterogeneidad de la Vegetación (ver Anexo Tabla A5.1, Figura A5.1).

5.3.1.2 Proxys de funciones ecosistémicas de Regulación.

Relación entre Índices de Heterogeneidad y Regeneración (Renovales)

Se encontró una relación positiva (Modelo Lineal) sólo entre el Índice de heterogeneidad horizontal de la vegetación (IHHV) y los renovales totales y de renovales categoría Tipo III de especies leñosas fundacionales (Figura 5.2; ver Anexo Tabla A5.1). Existe un límite valor de IHHV para la aparición de renovales y es a partir de 50 de valor. Se registró una tendencia que medida que aumenta la heterogeneidad horizontal, el número de renovales de ambas categorías aumenta. Si bien los modelos ajustados son significativos ($p < 0,05$), el R^2 ajustado es bajo (Figura 5.2), por lo tanto, el poder predictivo de dichos modelos sería bajo. Pero los análisis complementarios permitieron establecer que los sitios con alto IHHV (el tercio superior) tiene mayores densidades de renovales que los 10 sitios con menor IHHV, siendo 69% mayor para renovales totales y 83% mayor en renovales tipo III (ver Anexo Figura A5.2).

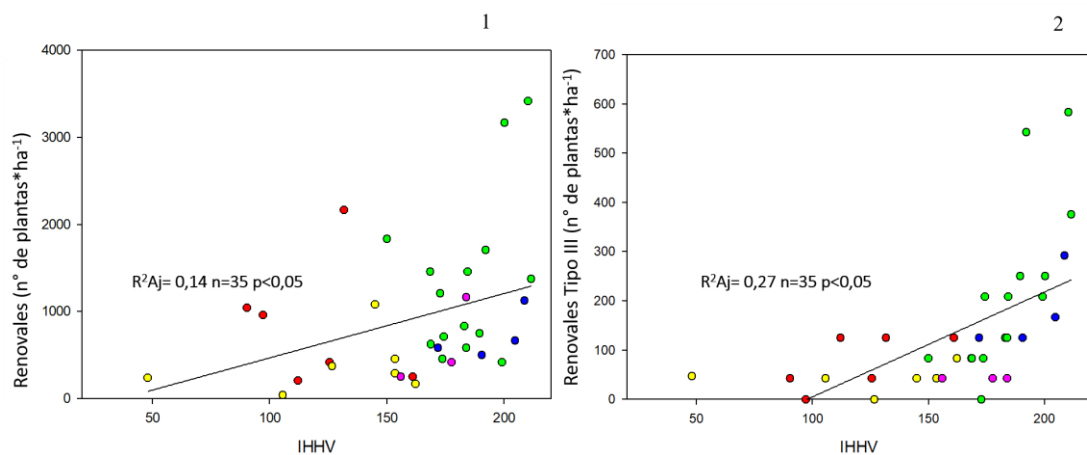


Figura 5.2: Curva de modelo de regresión entre la variable explicativa (eje x) Índice de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y variable respuesta (eje y) Renovales Totales (sub-figura 1) y Renovales Tipo III (sub-figura 2). Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según

los grupos fisonómicos a los que pertenece: Parque (puntos rojos); Bosque Cerrado Intermedio (puntos amarillos); Bosque Complejo Alto y Cerrado (puntos verdes); Bosque Alto Baja Área Basal (puntos fucsias); Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (puntos azules) (Información estadística complementaria en: Anexo Tabla A5.1 box plot Figura A5.2).).

Relación entre Índices de Heterogeneidad e Índice de Resistencia a la Erosión e Índice de Signos de Erosión.

Existe una relación positiva (Ajuste Logarítmica) entre los índices de heterogeneidad y el IRE (Información estadística complementaria en: Anexo -Tabla A5.1). Se observa que a valores mayores a 150 de IHHV, el índice de resistencia a la erosión presenta valores altos. Sin embargo, existen sitios con altos valores de heterogeneidad horizontal y valores de IRE intermedios a bajos. Los sitios con bajos valores de heterogeneidad vertical tienen los valores más bajo de resistencia a la erosión. Por su parte, los sitios con valores altos (mayor a 10) de IHHV presentan un 62 % de valores mayores de IRE que los 10 sitios con menor IHHV. Así mismo, se observó un patrón similar para IHVV, en el cual para valores muy bajos de IHVV existen valores muy bajos de Índice de Resistencia a la Erosión (Figura 5.3, ver Anexo Figura A5.3). Por otro lado, sólo se encontró correlación entre Índice de Signos de erosión y el Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (ver Anexo -Tabla A5.3).

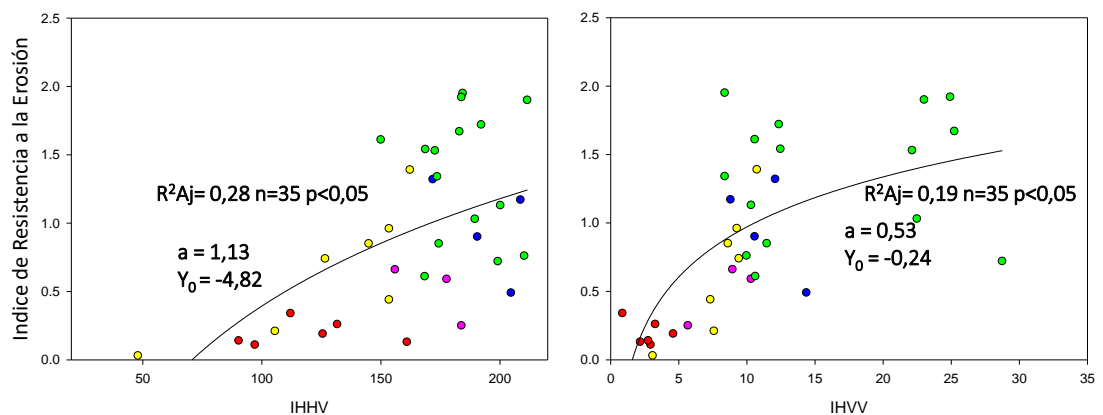


Figura 5.3: Curva de modelo de regresión entre las variables explicativas (eje x) Índices de Heterogeneidad Horizontal [sub-figuras (1): [IHHV] y Vertical [(2): IHVV] y la variable respuesta (eje y) Índice de Resistencia a la Erosión (IRE). Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según los grupos fisonómicos a los que pertenece: Parque (puntos rojos); Bosque Cerrado Intermedio (puntos amarillos); Bosque Complejo Alto y Cerrado (puntos verdes); Bosque Alto Baja Área Basal (puntos fucsias); Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (puntos azules). (Información estadística complementaria en: Anexo-Tabla A5.1, Figura A5.3).

5.3.1.3 Proxys de funciones ecosistémicas de provisión.

Relación entre Índices de Heterogeneidad con Provisión de madera y provisión de forraje.

Existe una relación positiva entre los índices de heterogeneidad de la vegetación y la provisión de madera (Modelo Lineal para IHHV y Segmentada para IHVV, punto de quiebre= 9,8) (ver Anexo -Tabla A5.1). Los sitios con mayor valor de IHHV presentaron mayor provisión de madera (Figura 5.4). Para la relación entre IHVV y provisión de madera existe un punto de quiebre (IHVV = 9,8) que, por debajo del cual, la provisión de madera aumenta. Entre las variables explicativas Índices de Heterogeneidad (IHHV y IHVV) y provisión de forraje existe una relación lineal positiva, en donde a medida que aumenta la heterogeneidad, la provisión de forraje aumenta (Figura 5.4). Si bien los modelos ajustados son significativos ($p < 0,05$), el R^2 ajustado son bajos: 0,21 y 0,2 respectivamente (Figura 5.4), por lo tanto, el poder predictivo de dichos modelos sería bajo, pero de todas formas los análisis complementarios permitieron establecer que los sitios con alto IHHV y IHVV tienen mayores coberturas de especies forrajeras que los 10 sitios con menor IHHV y IHVV, siendo en promedio 69% y 72% respectivamente para provisión de forraje (ver Anexo box-plot de Figura 5.11).

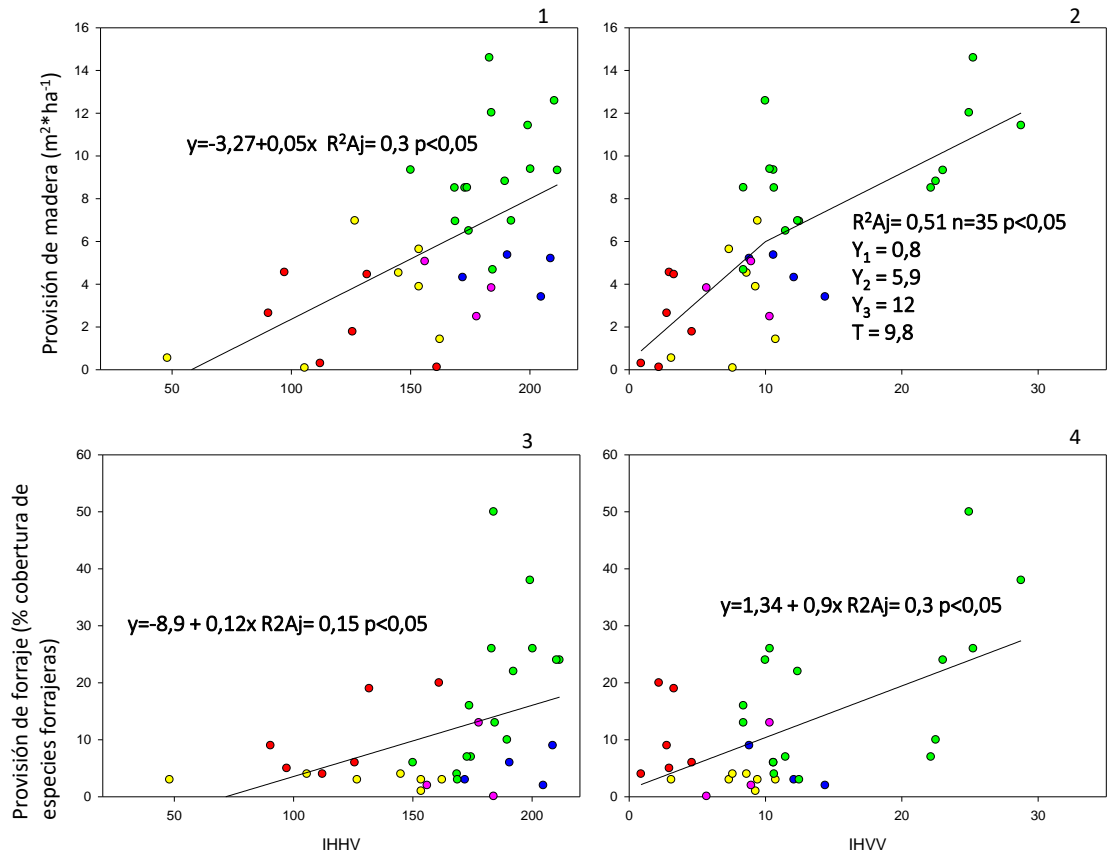


Figura 5.4: Curva de modelo de regresión entre las variables explicativas (eje x) Índices de Heterogeneidad Horizontal [sub-figuras (1) y (3): [IHHV] y Vertical [(2) y (4): IHVV] y las variables respuesta (eje y) Provisión de Madera (m².ha⁻¹) y Provisión de forraje (% de cobertura de especies forrajeras) Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según los grupos fisonómicos a los que pertenece: Parque (puntos rojos); Bosque Cerrado Intermedio (puntos amarillos); Bosque Complejo Alto y Cerrado (puntos verdes); Bosque Alto Baja Área Basal (puntos fucsias); Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (puntos azules) (Información estadística complementaria: ver Anexo Tabla A5.1, Figura A5.4).

5.3.2 Relaciones factores y niveles de uso con simplificación ecológica del ecosistema.

5.3.2.1 Proxys de funciones ecosistémicas de Sostén.

No se encontraron relaciones entre factores de uso y variables respuesta: Número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa) y contenido de materia orgánica de suelo (%) (ver Anexo Tabla A5.2; Figura A5.5 y A5.6)).

5.3.2.2 Proxys de funciones ecosistémicas de Regulación.

Para la distancia a aguada se encontró una relación positiva con Renovales total ($p < 0,05$) y relación positiva con Mantillo (Figura 5.5, ver Anexo -Tabla A5.2). Si bien, para Renovales total presenta mucha dispersión de los datos (i.e. bajo R^2 ajustado), se registró que las comunidades vegetales más alejadas registraron mayor número de árboles jóvenes por hectárea que las más cercanas a las aguadas (ver Anexo Box-plot de Figura A5.7). En su mayoría son comunidades vegetales con altos valores de Índices de heterogeneidad (ver Figura 5.2). Así mismo, como proxy de regulación, se encontró que comunidades más alejadas a la aguada presentaron un 42 % más alto de cantidad de mantillo que aquellas cerca de aguada (ver Anexo box-plot Figura A5.7).

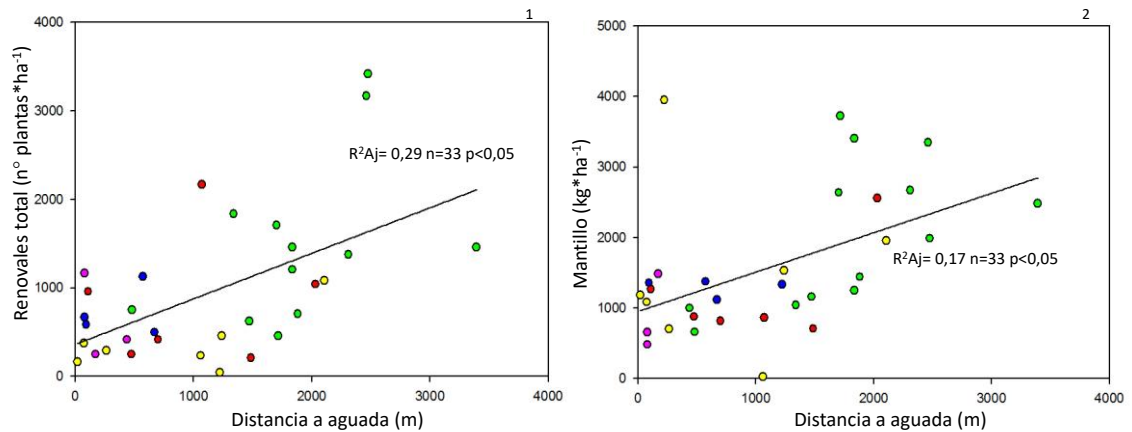


Figura 5.5: Curva de modelo de regresión (Modelo lineal) entre la variable explicativa (eje x) Distancia a aguada (m) y las variables respuesta (eje y) de Renovales total (n° plantas. ha^{-1}) y Mantillo ($kg. ha^{-1}$) (sub-figura 1 y 2). Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según los grupos fisonómicos a los que pertenece: Parque (puntos rojos); Bosque Cerrado Intermedio (puntos amarillos); Bosque Complejo Alto y Cerrado (puntos verdes); Bosque Alto Baja Área Basal (puntos fucsias); Bosque Complejo Cerrado Intermedio con Baja Área Basal (puntos azules). (Información estadística complementaria en: ver Anexo -Tabla A5.2, Figura A5.7).

5.3.2.3 Proxys de funciones ecosistémicas de Provisión.

En cuanto a la relación entre factores (y niveles) de uso y proxys de funciones ecosistémicas de provisión, se encontró una relación positiva entre distancia a la aguada

y provisión de madera (Figura 5.6). A su vez se encontró una relación positiva entre la distancia a aguada y la provisión de forraje (Figura 5.6). Con los análisis complementarios (ver Anexo box-plot, Figura A5.8) se pudo establecer que los sitios lejos de las aguadas tuvieron valores significativamente ($p < 0,05$) mayor que los más cercanos, siendo un 41 % mayor para provisión de madera (Figura 5.6) y 62 % mayor para provisión de forraje (Figura 5.6). Para el proxy de provisión de forraje se encontró una relación negativa con el índice de factor de disturbio (IFD), y aunque se observa una gran dispersión en los sitios con bajos valores de IFD, los sitios con mayores valores de IFD tuvieron 80 % menor de provisión de forraje que los sitios con bajo IFD (Figura 5.6; Información estadística complementaria en: ver Anexo Tabla A5.2, Figura A5.8).

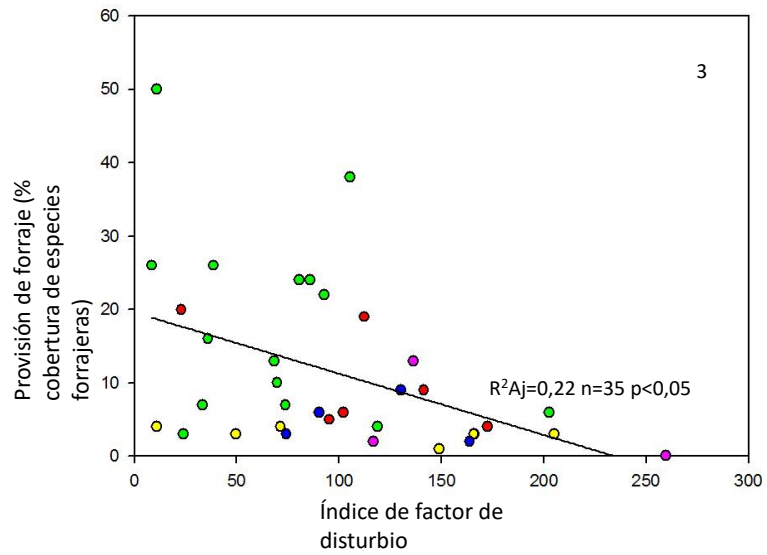
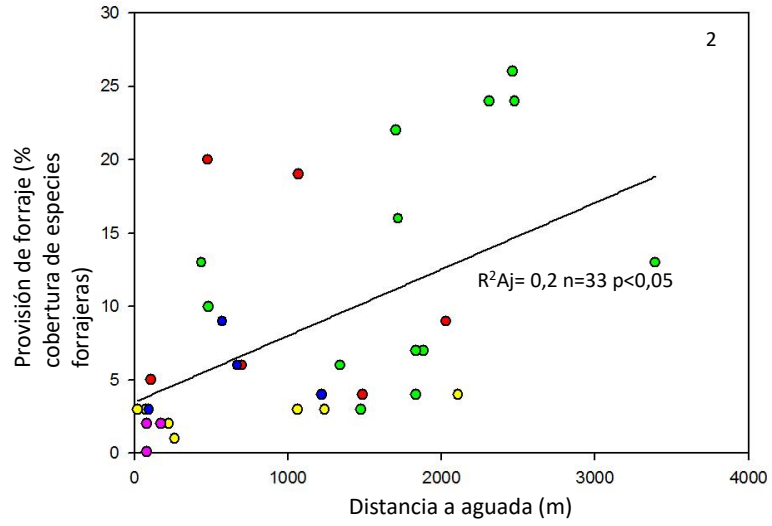
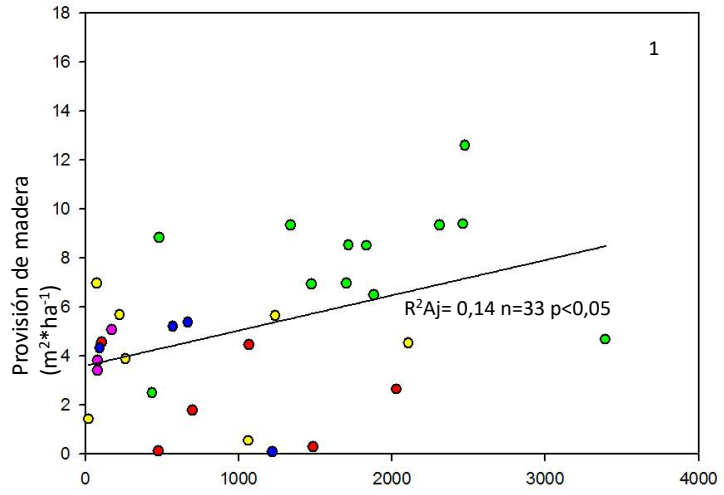


Figura 5.6: Curvas de modelo de regresión (Modelo lineal, Anexo -Tabla A5.2) entre la variable explicativa de factor de uso (eje x) Distancia a aguada y las variables respuesta (eje y) Provisión de madera ($m^2 \cdot ha^{-1}$) en (sub-figura 1) y Provisión de forraje (% cobertura de especies forrajeras) (sub-figura 2). Y Curva de modelo (Modelo lineal) entre la variable explicativa (eje x) el Índice de factor de disturbio (IFD) y la variable de respuesta (eje y) Provisión de forraje (% cobertura de forrajeras) (sub-figura 3). Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según los grupos fisonómicos a los que pertenece: Parque (puntos rojos); Bosque Cerrado Intermedio (puntos amarillos); Bosque Complejo Alto y Cerrado (puntos verdes); Bosque Alto Baja Área Basal (puntos fucsias); Bosque Complejo Cerrado Intermedio Baja Área Basal (puntos azules) (Información estadística complementaria en: ver Anexo Figura A.5.8).

5.4 Discusión

En cuanto a la comparación de grupos fisonómicos (i.e. asociados diferente complejidad fisonómica), se encontró que sólo se diferenciaron en tres proxys de funciones ecológicas: Resistencia a la erosión, provisión de madera y forraje (Figura 5.1). Las estructuras de vegetación más complejas de dichos grupos fisonómicos (BCAyC y BCCIBAB) presentaron los mayores valores de esas funciones ecosistémicas. Para 1,4 y 1 de Índice de Resistencia a la erosión para BCAyC y BCCIBAB respectivamente. 9 m².ha⁻¹ de provisión de madera y 15% de cobertura de provisión de forraje para BCAyC (Figura 5.1). Esto sustenta lo que mencionan otros autores que a mayor complejidad estructural de la vegetación mayor será la provisión de servicios ecosistémicos (ej. nivel y/o número de servicios) (Maestre et al. 2003, Buma y Wessman 2012, Cavallero et al. 2015, Maestre et al. 2022).

Respecto a los análisis que evaluaron los gradientes de heterogeneidad horizontal (IHHV) y vertical (IHVV), se registraron diferencias para cuatro funciones ecosistémicas clave tanto en regulación como provisión. Por lo tanto, se puede decir que una mayor homogeneización estructural de la vegetación en sitios ecológicos de bosques se asocia a una simplificación ecológica de los ecosistemas, asociados a menor nivel de funciones clave de regulación y provisión. Para los proxys de funciones de sostén no presentaron ningún tipo de relación (ver Anexo Figura A5.1). El proxy de número equivalente de Índice de Shannon, para diversidad biológica, no presentó ningún patrón porque se contemplaron todas las formas de vida (herbáceas y leñosas) en dicho Índice. Esto posiblemente indique que haya especies crecientes, intermedias y decrecientes asociadas al pastoreo y una posterior degradación del bosque, en donde algunas especies herbáceas y arbustivas “ocupan” el espacio que van liberando las especies arbóreas dominantes

(Sabattini et al. 2001). Además, posiblemente la interacción entre diversidad de tipos de suelos (y/o rasgos edáficos) (Capítulo 2), la heterogeneidad de la vegetación (Capítulo 3) y el nivel de presión antrópica que actualmente tienen los ecosistemas (Capítulo 4) estén interaccionando y modulando la diversidad de la biota en diferentes “direcciones”. Por lo tanto, no hay diferencias en número de especies y abundancias entre los distintos sitios con diferentes valores de heterogeneidad. El otro proxy de función de sostén es el de contenido de materia orgánica en el suelo, que tampoco presentó relación con los índices de heterogeneidad (ver Anexo Figura A5.1). Es posible que no se haya encontrado ninguna relación porque la mayor parte de los sitios analizados presentaron buena cobertura de especies leñosas (Prescott 2002). Otras razones por las cuales no se encontró diferencias en el gradiente de heterogeneidad pueden ser: 1) La MO se midió solo en los primeros 20 cm del perfil del suelo, por lo cual, en situaciones de degradación de bosques, puede haber más aporte de raíces y de especies herbáceas que ocupan el espacio liberado por especies leñosas en esos estratos superficiales del suelo. Por lo cual en nuevos estudios habría que evaluar el stock de carbono a mayor profundidad (Villarino et al. 2018). 2) El COS y MO son componentes “lentos”, y posiblemente se registren cambios en situaciones muy degradadas de peladares y/o zonas con intensificación agrícola más prolongada, los cuales en los sitios muestreados no se encontraron. 3) Sigue habiendo buen nivel de función de regulación en ciclado de nutrientes (Figura 3.3 de Capítulo 3), con gran aporte de mantillo que provee la vegetación leñosa (Prescott 2002). Este aporte de mantillo encontrado en estos sitios (Figura 5.5) de entre 500 y 1000 kg.ha⁻¹ son los que se observaron en otros sistemas de la región chaqueña (Kunst et al. 2008, Peri et al. 2021).

Las relaciones que permitieron comprobar la hipótesis son los de proxys de funciones ecosistémicas de regulación y de provisión (Figuras 5.2, 5.3 y 5.4). Los resultados mostraron que una elevada heterogeneidad horizontal, se asocia a un alto

número de renovales totales y de categoría tipo III (individuos nuevos con altura mayor a 1,5 m y con diámetro a la altura del pecho <5 cm). Esto podría deberse a que una mayor heterogeneidad horizontal de la vegetación (mayor número de parches de especies leñosas, de distintos tamaños y distribuidos de manera irregular) se asocia con una superación de los filtros selectivos impuestos por factores abióticos y bióticos ante el proceso de reclutamiento (Cavallero et al. 2015, Peri et al. 2017, Cavallero et al. 2018). Especialmente el filtro de herbivoría, la cual está asociada a la categoría III de renovales, en las comunidades con mayor cobertura y número grande de parches de especies leñosas (asociado al índice de heterogeneidad horizontal) que sirven primero como sitios trampa de propágulos, materia y agua; y segundo como refugio para los renovales frente el ramoneo de animales (i.e. más individuos pueden superar la altura de ramoneo del ganado, ej. 1,8 a 2 m) (Brassiolo y Pokorny 2000, Cavallero et al. 2018). Sin embargo, no se encontró relación con el reclutamiento de categoría tipo I y II porque presentaron una alta variabilidad en la densidad, lo que podría atribuirse a que las campañas a campo fueron realizadas en distintas estaciones del año (otoño-primavera) y en distintos años (2017-2018) y podría haber un factor temporal (estacional o inter-anual) que en futuros trabajos deben contemplarse para el diseño del muestreo. Otro proxy de función de regulación que se relaciona con la heterogeneidad de la vegetación fue el Índice de Resistencia a la Erosión (Figura 5.3). El aumento de resistencia a la erosión a medida que aumenta la heterogeneidad horizontal y vertical está relacionado con la mayor cobertura total de suelo, la distancia entre parches de vegetación y su tamaño, las cuales están relacionadas con el balance de ganancia/pérdida de suelo, materia orgánica y agua (Tongway y Hindley 2004, López et al. 2013). Es importante remarcar que con heterogeneidades bajas si hay menor resistencia a la erosión. Es decir, a menor tamaño y cobertura de parche, menores serán los sitios de captura de sedimento, materia orgánica,

propágalos y agua, y a mayor tamaño de interparches (con alto desvío, que indica que hay parches mucho más grandes del promedio) indicaría más sitios y/o superficies con posibilidades de erosionarse. En cambio, la mayor dispersión de los datos con elevada heterogeneidad se asociaría a que puede haber sitios con alta heterogeneidad asociados a la presencia de parche de formas muy heterogéneas que sí ofrecen mayor resistencia a la erosión (ej. fisonomías de bosque complejos) (Ludwig et al. 2005). Pero también, puede haber sitios con elevada heterogeneidad en donde la variabilidad de interparches (i.e. interparches grandes y con gran variabilidad de tamaño) aporta mucho a dicha heterogeneidad horizontal, pero a su vez ofrecen menor resistencia a la erosión ya que son las principales vías de pérdida de materia (ej. suelo y agua) (López et al. 2003). Por lo tanto, si se quiere manejar la heterogeneidad y aumentarla, sería mejor aumentar la heterogeneidad de parches (parches de vegetación leñosa) y no la de interparches. Porque si bien se puede manejar a la heterogeneidad, no es lo mismo controlar muchos parches grandes y de distintos tamaños que interparches grandes y de distintos tamaños. Es por ello que, con los resultados obtenidos, lo ideal sería muchos parches de distintos tamaños con interparches pequeños para evitar procesos de erosión (Figura 5.7).

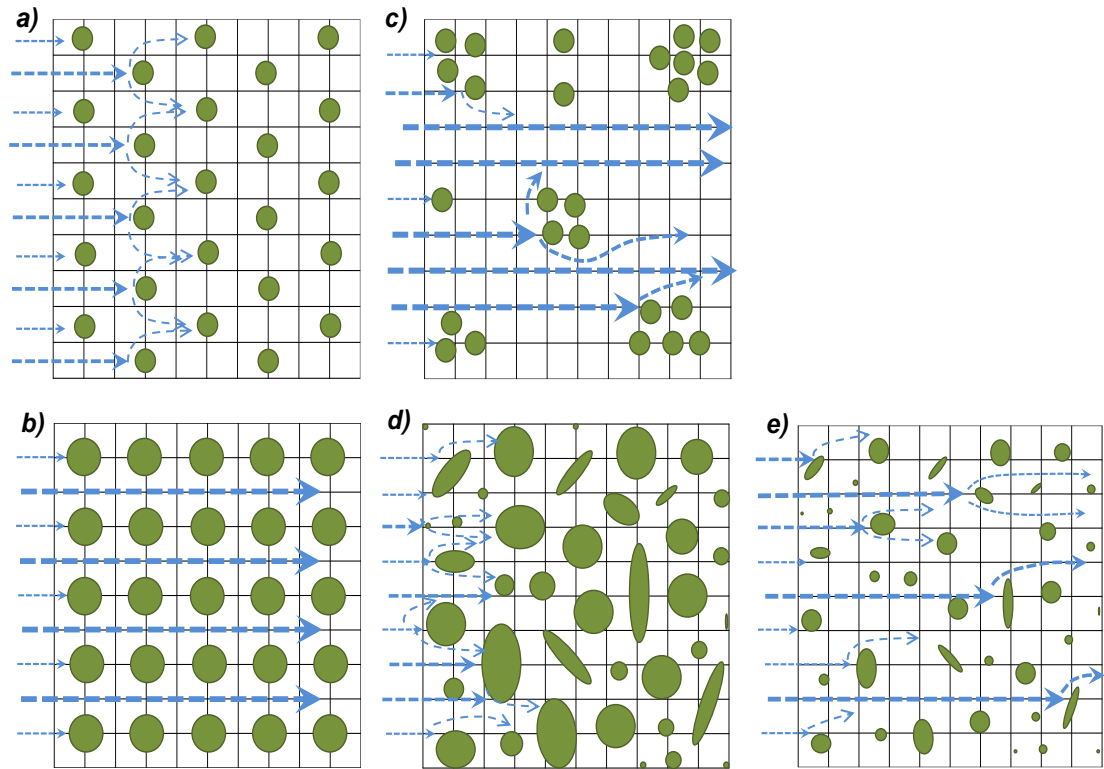


Figura 5.7: Ejemplos de mosaicos de parches de vegetación (formas geométricas de color verde) en una matriz de Inter-parches (claros) con diferentes niveles de heterogeneidad (grillas en donde cada cuadrícula representa 10×10 m). **(a)** Parche chicos y **(b)** parches grandes de tamaños y formas homogéneas, que se encuentran regularmente distribuidos en la grilla; **(c)** Parches chicos del mismo tamaño que (a) pero irregularmente distribuidos; **(d)** Parches de diferentes formas y tamaños, regularmente distribuidos -en comparación con (c)-; **(e)** Parches con formas y distribución similares a (c) pero de menor tamaño (i.e. con mayor tamaño de interparches). Las flechas punteadas celestes indican la dirección del flujo de un agente de erosión (eólico o hídrico), esquematizando qué configuración de parches ofrece más resistencia a la erosión. El grosor de la flecha indica la intensidad del flujo del agente erosivo (e.g. sistemas con inter-parches más largos sin barreras de vegetación aumentan la velocidad o energía cinética, aumentando la capacidad de desgaste y de arrastre del agua), y las matrices de marches (b), (c) y (e) esquematizan sistemas que los agentes erosivos (flechas punteadas azules) pueden atravesar más directamente (sentido de las flechas de izquierda a derecha de las figuras).

La complejidad estructural de la vegetación a nivel de sitio ecológico está relacionada con dos funciones ecosistémicas de provisión, que son clave para estos ecosistemas silvopastoriles: el forestal y el forrajero (Figura 5.4). Se pudo determinar como proxy de provisión de madera, al área basal de rodal (Lusk y Ortega 2003), que a medida que aumenta la heterogeneidad horizontal y vertical de las comunidades leñosas mayor es la biomasa leñosa aérea. Y contrariamente a lo que se esperaría desde un

enfoque utilitario pastoril, los resultados mostraron que, a mayor complejidad estructural de la vegetación leñosa, mayor fue la provisión de forraje. Esto está relacionado a que se encontró como cobertura de especies herbáceas nativas forrajeras, especies adaptadas a la sombra o media sombra como *Setaria* sp, *Leptochloa* sp y *Justicia squarrosa* (Ledesma et al. 2017). Por otro lado, una baja heterogeneidad puede asociarse a sitios con muy poca cobertura de especies leñosas, y por ende mucha insolación para las especies forrajeras mencionadas, o con sitios con mucha cobertura de especies leñosas y muy poco claros (interparches). En sitios más heterogéneos se tiene parches más irregulares, pero también interparches irregulares, y dicha combinación permitiría un sombreado más heterogéneo, estableciendo un soto-bosque con gradientes que van de sombra completa, media-sombra y claros más expuestos a la radiación. Asimismo, los sitios más heterogéneos podrían proveer más diversidad de nichos regeneracionales de especies forrajeras (Breshears y Barnes 1999, Peri et al. 2017).

Existe una relación entre la intensidad de factor de disturbio, y la simplificación ecológica de los ecosistemas de las comunidades leñosas. Esto se pudo comprobar con la relación entre distancia a aguada con la densidad de renovales total (Figura 5.5) y con los proxys de función de provisión (Figura 5.6). Esta relación es coherente con lo que se encontró en el capítulo 4, respecto al efecto del pastoreo histórico sobre la estructura de la vegetación (Figura 4.5), ya que altas presiones de dicho disturbio aumentan la cobertura de suelo desnudo (Cingolani et al. 2003, Golluscio et al. 2009, Briske 2017). Este cambio estructural de la vegetación puede sugerir un cambio irreversible en la misma y en su funcionamiento con una intensidad de pastoreo alta (Manthey y Paper 2010). El patrón asociado a la distancia aguada describe un gradiente denominado piósfera (Saba et al. 1995, Heshmatti et al. 2002), en el cual zonas muy cercanas a la aguada se corresponden a una “zona de sacrificio”, libre de vegetación y suelo desnudo (Morello y Saravia Toledo

1959, Macchi y Grau 2012, Trigo et al. 2017). Es por ello, que la emergencia de las plántulas puede verse afectada negativamente con el sobrepastoreo en zonas cercanas a la aguada. Debido a la destrucción y el entierro de semillas y por mecanismos indirectos, como la compactación y erosión del suelo, o al efecto directo del ramoneo y pisoteo de nuevos renovales (con posterior aumento de la mortalidad de dichos renovales) (Fortuny et al. 2020). En este trabajo se encontró una relación novedosa, a mayor distancia de la aguada (menor presión de pastoreo), mayor es la provisión de madera (Figura 5.6). Quizá esto esté relacionado indirectamente con la combinación de multidisturbios. Esta respuesta se puede asociar a dos factores: (i) la ubicación de las aguadas se asocia a una mayor accesibilidad de las personas, y por lo tanto son zona en dónde históricamente fue más fácil la extracción de leña y madera (y por lo tanto se redujo la cobertura forestal) (Luoga et al. 2002); y/o (ii) que el sobrepastoreo afecta la regeneración de las especie leñosas bosque (Figura 5.5, ver Anexo -Tabla 5.1, Figura A5.8) (Torres et al. 2008, Fortuny et al. 2020), con lo cual la vegetación arbórea no tiene capacidad de reponerse por nuevos individuos, y por ende, cerca de las aguadas va disminuyendo su abundancia en el tiempo a medida que los individuos adultos mueren.

Uno de los objetivos del trabajo fue cuantificar la heterogeneidad de la vegetación a nivel de sitio ecológico para determinar el nivel de complejidad estructural que se debe mantener para evitar estados indeseables, o pérdida de alguna función del ecosistema (Ruiz-Jean y Aide 2005, Bestelmeyer et al. 2013, Zellwenger et al. 2013). Las relaciones encontradas no permitieron determinar umbrales críticos que determinen estados indeseables de vegetación (Briske et al. 2006, López et al. 2013), posiblemente esto se deba a la diversidad de tipos o suelos que se encontraron (Capítulo 2), que incorporan variabilidad inter-sitios. Dicha variabilidad no permitió establecer patrones generales de respuesta a umbral entre los índices de heterogeneidad y las variables respuesta. De todas

formas, los avances en la descripción y cuantificación de la heterogeneidad estructural de estas comunidades leñosas aportan una aproximación para comprender como la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas se interrelacionan y pueden proporcionar un marco prometedor mediante el cual los procesos de degradación y de restauración ecológica podrían entenderse mejor (Ghazoul et al. 2015, Peri et al. 2017).

Capítulo 6

Síntesis y Conclusiones finales: Contribuciones a la ecología de comunidades de especies leñosas de la región del Chaco semiárido en el noroeste de Santiago del Estero.



Capítulo 6

6 Síntesis y conclusiones finales.

El estudio de la complejidad de la estructura espacial de la vegetación es un enfoque actual y muy relevante para explorar las relaciones estructura-función en la organización de la comunidad, dinámica de poblaciones, sucesión, disturbios, función ecosistémica y conservación (Cadenasso et al. 2006). La complejidad puede caracterizarse por la heterogeneidad espacial (vertical y horizontal) de un ecosistema. Así mismo, la heterogeneidad de la vegetación tiene un rol clave sobre la diversidad biológica, la resiliencia y la provisión de servicios ecosistémicos (Dronova 2017). Entender la complejidad de la estructura espacial necesita de enfoques que permitan explorar las relaciones estructurales-funcionales de los ecosistemas (Cadenasso et al. 2006, Cavallero et al. 2015). Es importante comprender que la heterogeneidad se la debe estudiar en diferentes escalas porque, en cada nivel jerárquico de la escala espacial, actúan diferentes procesos que determinan la diversidad de especies vegetales (Crawley y Harral 2001, Bisigato et al. 2009). Específicamente, como ya se mencionó, la Ecorregión chaqueña se caracteriza por una gran heterogeneidad espacial que se asocia a múltiples factores que interactúan entre sí a diferentes escalas. Sin embargo, hay pocos estudios que determinen si estos patrones biofísicos se repiten en otras zonas del Chaco semiárido, y hasta el momento no se encontraron trabajos que hayan cuantificado la complejidad estructural de la vegetación (ej. Heterogeneidad horizontal y vertical) y si dicha heterogeneidad está asociada a grupos de suelo o algún atributo edáfico. Así mismo, para esta región, no se conocen estudios que hayan evaluado la degradación desde el enfoque de complejidad estructural y pérdida de funciones y/o servicios ecosistémicos (Müller 2005, Cavallero et al. 2015). En este sentido, en esta tesis se consideró que es importante conocer las

propiedades intrínsecas de las unidades de paisaje (i.e. SE) en la región del noreste de Santiago del Estero, para comprender cómo se estructura la vegetación a diferentes escalas, (particularmente a nivel de unidad de paisaje) y asociarla a diferentes tipos e intensidades de usos antrópicos y a factores ambientales. Asimismo, se propuso comprender si una homogeneización estructural de la vegetación se asocia con pérdida de la integridad funcional de bosques, entendida como disminución en factores y/o procesos clave asociados a funciones ecosistémicas de bosques.

En base a los resultados alcanzados en esta tesis se puede concluir que las hipótesis generales planteadas en el Capítulo 1 se corroboraron de manera parcial. Esto es porque en el Capítulo 2, se aceptó la Hipótesis 1 al comprobar que para el área de estudio existen al menos 3 tipos o grupos de suelo (2 grupos contrastantes y un grupo intermedio) (Figura 2.1, Tabla 2.1 del Capítulo 2) que, por su geoforma, ubicación en la posición del terreno y características edáficas, definen unidades de paisaje o “grupos de sitios ecológicos” (Caudle et al. 2013). Es decir que en esta región existen diferentes propiedades intrínsecas de suelo, relieve y geomorfología que pueden determinar o modular patrones diferentes de la vegetación. Sin embargo, a pesar de que se encontraron diferencias estructurales fisonómicas entre las comunidades vegetales estudiadas (Figura 3.1, 3.2, Tabla 3.2 Capítulo 3), no hubo relación específica entre estos grupos fisonómicos y tipologías de suelo (Figura 3.4).

Hay que tener en cuenta que varios autores (Sarmiento 1963, Tálamo y Caziani 2003, Kunst et al. 2006) describieron comunidades de referencia diferentes para distintas unidades ambientales (ej. sitios ecológicos) para el Chaco semiárido (ej. Comunidades de bosque de Quebracho en posición topográfico de alto, comunidades de patizales acompañadas de arbustos en tierras bajas y sitio de media loma que se podría considerar como un ecotono entre los dos sitios ecológicos anteriores, dominado por arbustales

(Kunst et al. 2006). Por otro lado, en el capítulo 2 se pudieron definir y describir grupos de suelo. Si bien, se partía de la premisa que al menos deberían haberse encontrado más de dos o tres comunidades vegetales muy asociadas a dos o tres tipos de suelos (i.e. por los SE definidos por Kunst et al. 2006), pero no fue lo que se pudo concluir totalmente en el capítulo 3. Entonces, teniendo en cuenta que sí hubo relación con los factores de disturbios o tipos de uso (principalmente con ganadería y extracción de madera/leña) (Figura 4.1, 4.2 de Capítulo 4), se puede concluir que el uso antrópico ha “borrado o diluido” el efecto que pueden tener la fisiografía y tipos de suelo, homogeneizando los paisajes. La homogenización del paisaje por la intensificación de factores de uso (tala indiscriminada, pastoreo sin descansos, y remoción de biomasa leñosa en extensas superficies) está relacionada con las diversas estrategias que presentan determinadas especies leñosas como *Schinopsis lorentzii*, *Aspidosperma quebracho blanco*, *Sarcomphalus mistol*, *Netulma nigra*, *Celtis pallida*, *Capparis atamisquea*, que la hacen resilientes (i.e. resistencia, elasticidad y amplitud, *sensu* López et al. 2022) ante las distintas intensidades de uso (Lipoma et al 2020). Dichas estrategias de resiliencia se asocian a estrategias a que muchas especies son rebrotantes ante la tala o remoción de biomasa (i.e. tienen gran elasticidad post disturbio) (Barchuk et al. 2006, Lipoma et al. 2016), o poseen estrategias de resistencia como el grosor y densidad de la corteza resistente a incendios y rolado (Bravo et al. 2014), como asimismo estrategias que disuaden, evitan o resisten factores como sequía y herbívora (ej. especies que toman agua desde las napas o resisten bajos potenciales hídricos, o la presencia de espinas y compuestos químicos que disuaden al ganado) (Díaz y Cabido 2001, Villagra et al. 2011, Tàlamo et al. 2015). Asimismo, otras estrategias de resiliencia de estos bosques se asocia a tener diversas estrategias de dispersión de semillas tanto anemócora y endozoócora, como reproducción vegetativa (ej. raíces gemíferas de quebracho blanco y chañar)

(Barberis et al. 2012, Ledesma et al.2017, Loto y Bravo 2020, Ibañez Moro et al. 2021) que permiten mantener la composición florística de estos ecosistemas boscosos con diferentes estrategias de reproducción en diferentes escenarios de uso (ej. con pastoreo de ganado y/o uso forestal). Este tipo de especies leñosas mencionadas, se encontraron en todos los grupos fisonómicos estudiados (ver Anexo Tabla A3.1). Por lo tanto, esta región aún con altas intensidades y duración de tipos de uso mantienen ecosistemas resilientes (Lipoma et al. 2021).

En la región noreste de Santiago del Estero, el factor de uso que más ha incidido e incide es el pastoreo, específicamente el histórico (Sarmiento 1963, Adamoli et al. 1990, Kunst et al. 2006); sin embargo, la heterogeneidad de la vegetación leñosa de esta región estaría influenciada por multidisturbios (Figura 4.2 de Capítulo 4). Esos multidisturbios actúan en una gran escala temporal, debido a décadas de sobreuso ganadero-forestal en interacción con sequías recurrentes y/o incendios (Kunst et al. 2006, Silvetti 2012, Tálamo et al. 2015, Fernández et al. 2019). Lo que han generado una gama de diferentes estados de modificación del bosque nativo, promoviendo la pérdida de biodiversidad y productividad forestal de la región y la homogeneización de las fisonomías vegetales originales en grandes áreas dominadas por especies leñosas (Peri et al. 2021). Una manera de recuperar las fisonomías vegetales originales o mantener su resiliencia es con la planificación desde un enfoque de sitios ecológicos y modelos de estados y transiciones (Easdale y López 2016, Bestelmeyer et al. 2017), sectorizando en sitios ecológicos a los sistemas naturales y mapeando sus estados actuales (definidos por tipo de suelo, ubicación en el paisaje, vegetación potencial y su propia dinámica vegetal) (Bestelmeyer et al. 2009, Kunst et al. 2015). Esto permitirá proponer pautas de manejo de acuerdo al potencial ecológico de cada sitio y al estado actual del mismo (ej. mantener el estado y/o restaurarlo) (Bestelmeyer et al. 2017, Peri et al. 2017).

Un aporte en este trabajo de tesis es la cuantificación de la complejidad estructural de los diferentes grupos fisonómicos encontrados (Figura 3.2 y Tabla 3.2 de Capítulo 3), a través de los Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la Vegetación (López et al 2013, Cavallero et al. 2015). La cuantificación de las diferentes fisonomías estudiadas, y su relación con funciones ecosistémicas, permitirá distinguir dentro de un sitio ecológico diferentes tipos de bosque o bien estados degradados de un mismo tipo de bosque (Bestelmeyer et al. 2017, Carranza et al. 2018). Para investigaciones futuras, se puede recomendar evaluar dentro de una unidad de paisaje o grupo de suelo (i.e. Sitio Ecológico) ya conocidos (Planicie Interfluvial de Loma o Paleocauce viejo de media Loma), mayor número de comunidades vegetales que representen estados de referencia (y su fase de referencia: a la que el sistema tiende a regresar en ausencia de factores de disturbio) (ver Bestelmeyer et al. 2009, López et al. 2011, 2013, Peri et al. 2017). Asimismo, poder muestrear mayor cantidad de comunidades de un mismo sitio ecológico permitirá evaluar umbrales de degradación y obtener una aproximación a un modelo de estados y transiciones para cada tipo de sitio ecológico del noreste de Santiago del Estero. De todas formas, los avances en la descripción y cuantificación de la heterogeneidad estructural de estas comunidades leñosas son una aproximación para comprender cómo la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas se interrelacionan y pueden proporcionar un marco prometedor mediante el cual los procesos de degradación y de restauración ecológica podrían entenderse mejor (Ghazoul et al. 2015, Peri et al. 2017).

En cuanto a las cinco diferentes fisonomías vegetales, con distintas complejidades estructurales, que se encontraron se pudo comprobar que a mayor complejidad estructural de la vegetación mayor fue la provisión de servicios ecosistémicos (ej. nivel y/o número de servicios) (Figura 5.1 de Capítulo 5) (Maestre et al. 2003, Buma y Wessman 2012, Cavallero et al. 2015, Maestre et al. 2022). Es importante cuantificar la heterogeneidad

de la vegetación a nivel de sitio ecológico para determinar el nivel de complejidad estructural que se debe mantener para evitar estados indeseables (i.e. degradados), o pérdida de alguna función del ecosistema (Ruiz-Jean y Aide 2005, Bestelmeyer et al. 2013, Zellwenger et al. 2013). Las relaciones encontradas no permitieron establecer umbrales críticos que determinen estados alternativos indeseables de vegetación o degradados (i.e. menor nivel estructural-funcional) (Briske et al. 2006, López et al. 2013). Posiblemente esto se deba a la diversidad de tipos de sitios ecológicos (o suelos) que se encontraron (Capítulo 2), incorporan variabilidad inter-sitios, lo cual determina mayor variabilidad en los datos analizados, y no permitió establecer patrones generales de respuesta a umbral entre los índices de heterogeneidad y las variables respuesta. Sin embargo, los resultados encontrados y discutidos en este trabajo permiten inferir que para mantener niveles elevados de funciones ecosistémicas, es necesario mantener alta heterogeneidad horizontal y vertical (150 y >10 respectivamente) (Figura 5.2, 5.3 y 5.4 de Capítulo 5) que se asocian a una matriz boscosa (i.e. dominada por cobertura de bosque). En el contexto de alternativas de manejo sustentable de bosque nativo con ganadería integrada (MBGI), una herramienta sugerida (y/o muy utilizada en la actualidad) para el manejo y reducción de especies leñosas, para la accesibilidad del ganado para el pastoreo, es el rolado (Kunst et al 2008, 2015). Una de las recomendaciones para la remoción de biomasa leñosa es pasar con el rolo hasta que reduzca, como máximo, un 70% de la cobertura leñosa baja de cada hectárea intervenida (Ministerio de Agricultura 2015). Dicha intervención es a nivel de lote, con una secuencia temporal en toda la rotación de manejo MBGI. Un aporte de este trabajo es que, para mantener elevados niveles de funciones ecosistémicas, la matriz debe seguir siendo de bosque, es decir mayor del 50% de cobertura de especies leñosas a nivel de sitio y de lote/predio. Pero, además, de ese 50% de cobertura debe mantener una elevada

heterogeneidad horizontal y vertical que permita mantener la integridad ecológica y la provisión de servicios ecosistémicos (Peri et al. 2022). Porque a dicha cobertura de especies leñosas debe contemplarse el tamaño y distribución de parches de especies leñosas (heterogeneidad horizontal), y a su vez, dicha intervención, debería mantener los tres estratos de especies leñosas (López et al. 2013, Cavallero et al. 2015, Carranza et al. 2018).

En este sentido, es necesario generar ecosistemas más heterogéneos y diversos a nivel de sitio y de paisaje. Cuanto más complejos los sistemas ecológicos, mayor su capacidad de respuesta funcional y la diversidad de servicios ecosistémicos. Esta diversidad (y redundancia) funcional y de servicios ecosistémicos, son clave ante un escenario de cambio climático, ya que permitirá que los ecosistemas se adaptan mejor ante una mayor frecuencia e intensidad de disturbios (Buma y Wessman 2012, Maestre et al. 2022). Si por el contrario homogeneizamos todos los ecosistemas (ej. arbustales o peladares), la capacidad de esos sistemas de adaptarse o reorganizarse ante disturbio socio-ambientales, tales como eventos de sequías o incendios, va a ser muy baja. Con lo cual, en ecosistemas de baja complejidad se debe tener como objetivo aumentar la heterogeneidad y por ende la diversidad de procesos ecosistémicos (López et al. 2022). Comprender la dinámica estructural-funcional de estos ecosistemas de bosques secos (i.e. vulnerables) afectados por el uso y transformación de su cobertura, se vuelve importante en el contexto de la adaptación y la mitigación del cambio climático (Lipoma et al. 2021). Conocer cómo es la resiliencia de dichos ecosistemas en relación con los diferentes tipos de factores de disturbio, y asociarlo a indicadores de umbrales clave, será una herramienta fundamental e indispensable para gestionar y orientar intervenciones sustentables en socio-ecosistemas complejos, como son los del Chaco Semiárido.

Bibliografía

- Abatedaga, H. R., Boetto, M. A., Perlo, & F.L. (1997). Diagnóstico territorial del Parque Provincial Copo. *Ministerio de Gobierno, Justicia, Trabajo, Educación, Culto y Producción*. Provincia de Santiago del Estero.
- Adámoli, J., Neumann, R., Ratier de Colina, A. D., & Morello, J. (1972). El Chaco aluvional salteño (Convenio) INTA - Provincia de Salta). *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA.*, 9(5), 165–237.
- Adámoli, J., Sennhauser, E., Acero, J. M., & Rescia, A. (1990). Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography*, 17, 491–500.
- Aguiar, S., Mastrangelo, M. E., García Collazo, M. A., Camba Sans, G. H., Mosso, C. E., Ciuffoli, L., Schmidt, M., Vallejos, M., Largbehn, L., Brassiolo, M., Cáceres, D., Merlinsky, G., Paruelo, J.M., Seghezze, L., Staiano, L., Texeira, G., Marcos, A., Volante, J. & Verón, S. R. (2018). ¿Cuál es la situación de la Ley de Bosques en la Región Chaqueña a diez años de su sanción?: Revisar su pasado para discutir su futuro. *Ecología Austral*, 28(2), 400-417.
- Alaggia, F. G., Cabello, M. J., Carranza, C., Cavallero, L., Daniele, G., Erro Velazquez, M., ... & Volante, J. N. (2020). *Manual de Indicadores para Monitoreo de Planes Prediales para el Manejo de Bosques con Ganadería Integrada (MBGI) Región Parque Chaqueño*. INTA. 84 pp.
- Alaggia, F. G. (en redacción). *Integridad ecológica en paisajes boscosos bajo uso agropecuario: configuración a distintas escalas espaciales y degradación en*

bosques del Chaco Árido. Tesis Doctoral para acceder al título de Doctor en Ciencias Agropecuarias, EPG-FAUBA.

Álvarez, P. K. S. (2009). Clasificación fisiográfica del terreno a partir de la inclusión de nuevos elementos conceptuales. *Perspectiva Geográfica. Revista del Programa de Estudios de Posgrado en Geografía*, 14, 181–218.
<https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=3644849>

Andrade-Díaz, M. S., Piquer-Rodríguez, M., & Baldi, G. (2023). Conservation opportunities for threatened paleochannel grasslands in the South American Dry Chaco. *Journal for Nature Conservation*, 71, 126306.

Angueira, C. (2016). *Revelamiento de suelos utilizando las nuevas técnicas de Geomática: un caso de Santiago del Estero, Argentina. Tesis de Doctorado. Universidad de Córdoba. España.*

Angueira, C., Prieto, D., López, J., & Barraza, G. (2007). *SigSE V2.0. Sistemas de Información Geográfica de Santiago del Estero. INTA EEA Santiago del Estero. Edición INTA. En soporte CD.*

Aoyama, L., Bartolome, J. W., & Hallett, L. M. (2020). Incorporating diversity measures into Ecological Site Descriptions to manage biodiversity on heterogeneous landscapes. *Rangelands*, 42(4), 93–105.

Archer, S. R., & Predick, K. I. (2014). An ecosystem services perspective on brush management: research priorities for competing land-use objectives. *Journal of Ecology*, 102(6), 1394–1407.

- Archer, S., & Stokes, C. (2000). Stress, disturbance and change in rangeland ecosystems. En: Arnalds, O., & Archer, S. (eds) *Rangeland Desertification. Advances in Vegetation Science*, vol 19. Springer, Dordrecht.
- Banegas, R. N., García Posse, F., Fernández, P. D., Nasca, J. A., Radrizzani, A., & Gasparri, N. I. (2022). Existencia, distribución y eficiencia de la producción bovina en el Chaco semiárido (Otoño 2015). Repositorio https://inta.gob.ar/sites/default/files/ganaderia_chacosemiarido.pdf
- Banerjee, O., Crossman, N. D., & de Groot, R. S. (2013). Ecological processes, functions and ecosystem services: Inextricable linkages between wetlands and agricultural systems. En: Wratten, S., Sandhu, H., Cullen, R., & Costanza, R. (eds) *Ecosystem Services in Agricultural and urban landscapes*, (pp. 16-27).
- Banwart, S. A., Black, H., Cai, Z., Gicheru, P. T., Joosten, H., Victoria, R. L., ... & Pascual, U. (2015). The global challenge for soil carbon. En: Banwart, S. A., Noellemeyer, E., & Milne, E. (eds) *Soil carbon: Science, Management and Policy for Multiple Benefits*, (pp 1-9).
- Barberis, I. M. (1998). *Distribución y regeneración de especies leñosas en relación con la heterogeneidad ambiental en un bosque de Schinopsis balansae del sur del Chaco oriental. M. Sc. Thesis, Universidad de Buenos Aires, Argentina.*
- Barberis, I. M., Pire, E. F., & Lewis, J. P. (1998). Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 46, 515–524.

- Barberis, I. M., Batista, W. B., Pire, E. F., Lewis, J. P., & León, R. J. C. (2002). Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13, 607–614.
- Barberis, I. M., Lewis, J. P., & Batista, W. B. (2005). Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. En Oesterheld, M. R. Aguiar, C. M. Ghersa & J. M. Paruelo (eds) *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J.C. León*. (pp. 43–57).
- Barberis, I. M., Mogni, V., Oakley, L., Alzugaray, C., Vesprini, J. L., & Prado, D. E. (2012). *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana*, 37(2), 59-86.
- Barchuk, A., Iglesias, M. D. R., & Oviedo, C. (2006). Rebrote basal de *Aspidosperma quebracho-blanco* en estado de plántula: mecanismo de persistencia en el Chaco Árido. *Ecología austral*, 16(2), 197-205.
- Batista, W. B., & León, R. J. C. (1992). Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral*, 2, 47–55.
- Battisti, C., Poeta, G., & Fanelli, G. (2016). An introduction to disturbance ecology. *Cham: Springer*, 13-29.
- Bestelmeyer, B. T., Brown, J. R., Havstad, K. M., Alexander, R., Chavez, G., & Herrick, J. E. (2003). Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 56(2), 114-126.

- Bestelmeyer, B. T. (2006). Threshold concepts and their use in rangeland management and restoration: the good, the bad, and the insidious. *Restoration Ecology*, *14*(3), 325–329.
- Bestelmeyer, B., Tugel, A. J., Peacock, G. L. J., Robinett, D. G., Shaver, P. L., Brown, J. R., Herrick, J. E., Sanchez, H., & Havstad, K. M. (2009). State-and-Transition Models for heterogeneous landscapes: A strategy for development and application. *Rangeland Ecology and Management*, *62*, 1–15.
- Bestelmeyer, B. T., Moseley, K., Shaver, P. L., Sanchez, H., Briske, D. D., & Fernández-Giménez, M. E. (2010). Practical guidance for developing state-and-transition models. *Rangeland*, *32*(6), 23–30.
- Bestelmeyer, B. T., Goolsby, D. P., & Archer, S. R. (2011). Spatial perspectives in state-and-transition models: a missing link to land management? *Journal of Applied Ecology*, *48*(3), 746–757.
- Bestelmeyer, B. T., Duniway, M. C., James, D. K., Burkett, L. M., & Havstad, K. M. (2013). A test of critical thresholds and their indicators in a desertification-prone ecosystem: More resilience than we thought. *Ecology letters*, *16*(3), 339–345.
- Bestelmeyer, B. T., Williamson, J. C., Talbot, C. J., Cates, G. W., Duniway, M. C., & Brown, J. R. (2016). Improving the effectiveness of ecological site descriptions: General State-and-Transition Models and the Ecosystem Dynamics Interpretive Tool (EDIT). *Rangeland*, *38*(6), 329—335.
- Bestelmeyer, B.T Ash, A. Brown, J.R. Densambuun, B., & Fernandez-Giménez, M.E. Johanson, J. Levi, M. Lopez, D. Peinetti, R. Rumpff, L. Shaver, P. (2017). State and

- Transition Models: Theory, Applications and challenger. En Briske, D. O. (ed). *Rangeland Systems*, (pp. 303–345).
- Bestelmeyer, B. T., Peters, D. P. C., Archer, S. R., Browning, D. M., Okin, G. S., Schooley, R. L., & Webb, N. P. (2018). The grassland–shrubland regime shift in the Southwestern United States: Misconceptions and their implications for management. *BioScience*, 68(9), 678–690.
- Bisigato, A. J., Villagra, P. E., Ares, J. O., & Rossi, B. E. (2009). Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments*, 73, 182–191.
- Blake, G. R., & Hartge, K. H. (1986). Bulk density. En *Methods of Soil Analysis, Part 1—Physical and Mineralogical Methods*, 2nd Edition, Agronomy Monograph 9, American Society of Agronomy—Soil Science Society of America, Madison. (pp. 363–382).
- Blanco, P. D., del Valle, H. F., Bouza, P. J., Metternicht, G. I., & Hardtke, L. A. (2013). Ecological site classification of semiarid rangelands: Synergistic use of Landsat and Hyperion imagery. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 29, 11–22.
- Boletta, P. E. (1988). Clima del Chaco semiárido. In *Food and Agriculture Organization (Eds.). Desmonte y habilitación de tierras en la región chaqueña semiárida. Office for Latin America and the Caribbean, Santiago, Chile* (pp. 7–21).

- Boletta, P. E. (2001). *Utilización de información agrometeorológica y satelital para la evaluación de la desertificación en el Chaco Seco—Departamento Moreno, Santiago del Estero. Master thesis, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.*
- Bonino, E. E. (2006). Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 223(1), 183-189.
- Brassiolo, M. M. (1997). *Zur Bewirtschaftung degradiertes Wälder im semiariden Chaco Nordargentiniens unter Berücksichtigung der traditionellen Waldweide. Doktorarbeit; Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg. Alemania.*
- Brassiolo, M. M., & Pokorny, B. (2000). Crecimiento de plantas jóvenes de quebracho colorado santiagueño. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (8), 64-69.
- Brassiolo, M., Tasso, A., Abt, M., & Merletti, G. (2002). *Diagnóstico socioeconómico y de uso del suelo en la Zona de Amortiguamiento del Parque Copo.* <https://redaf.org.ar/diagnostico-socioeconomico-y-de-uso-de-suelo-en-la-zona-de-amortiguamiento-del-parque-nacional-copo/>
- Bravo, S., Kunst, C., & Grau, R. (2008). Suitability of the native woody species of the Chaco region, Argentina, for use in dendroecological studies of fire regimes. *Dendrochronología*, 26(1), 43–52.
- Bravo, S., Kunst, C., Leiva, M., & Ledesma, R. (2014). Response of hardwood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 326, 36-45.

- Bravo, S., Basualdo, M., Kunst, C. R., & Corro, F. D. (2019). Aerial bud bank and structural changes of woody species from Argentine Chaco in response to disturbances. *David Publishing Company*.
- Breshears, D. D., & Barnes, F. J. (1999). Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology*, 14(5), 465-478.
- Briske, D. D., Fuhlendorf, S. D., & Smeins, F. E. (2005). State-and-Transition Models, thresholds, and rangeland health: A synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology & Management*, 58, 1–10.
- Briske, D. D., Fuhlendorf, S. D., & Smeins, F. E. (2006). A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecology & Management*, 59, 225–236.
- Briske, D. D., Derner, J. D., Brown, J. R., Fuhlendorf, S. D., Teague, W. R., Havstad, K. M., ... & Willms, W. D. (2008). Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology & Management*, 61(1), 3-17.
- Briske, D. D. (2017). Rangeland systems: processes, management and challenges (p. 661). *Springer Nature*.
- Brown, A., Martinez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. F. (2006). La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Buma, B., & Wessman, C. A. (2011). Disturbance interactions can impact resilience mechanisms of forests. *Ecosphere*, 2(5), 1-13.

- Buma, B., & Wessman, C. A. (2012). Differential species responses to compounded perturbations and implications for landscape heterogeneity and resilience. *Forest Ecology and Management*, 266, 25–33.
- Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R. O., & Gómez, D. A. (1999). *Eco-regiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales. Secretaria de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Presidencia de la Nación.
- Burnett, M. R., Brown, J. H. J., August, P. V., & Killingbeck, K. T. (1998). The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. A patch-scale perspective. *Conservation Biology*, 12(2), 363–370.
- Butler, L., Cropper, J., Johnson, R., Norman, A., Peacock, G., Shaver, P., & Spaeth, K. (2003). Ecological sites and forage suitability groups. Capítulo 3. En *National range and pasture handbook*. USDA National Resources Conservation Service, Washington, DC, USA. (p. 214).
- Buxbaum, C. A. Z., & Vanderbilt, K. (2007). Soil heterogeneity and the distribution of desert and steppe plant species across a desert-grassland ecotone. *Journal of Arid Environments*, 69, 617–632.
- Cabido, M., Manzur, A., Carranza, M. L., & González Albarracín, C. (1994). La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia*, 24, 423–460.
- Cabido, M., Zeballos, S. R., Zak, M. R., Carranza, M. L., Giorgis, M. A., Cantero, J. J., & Acosta, A. T. R. (2018). Native woody vegetation in central Argentina:

- Classification of Chaco and Espinal forests. *Applied Vegetation Science*, 21(2), 298–311.
- Cabral, A. C., De Miguel, J. M., Rescia, A. J., Schmitz, M. F., & Pineda, F. D. (2003). Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14, 145–152.
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14, 1–50.
- Cabrera, A. L. (1994). *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, Tomo II, Fascículo 1: regiones fitogeográficas argentinas*. ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L., & Willink, A. (1980). *Biogeografía de America Latina, 2da. edn. Monografías O.E.A. 13, Washington, DC*.
- Cadenasso, M. L., Pickett, S. T., & Grove, J. M. (2006). Dimensions of ecosystem complexity: Heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity*, 3, 1–12.
- Camacho-Valdez, V., & Ruiz-Luna, A. (2012). Marco conceptual y clasificación de los servicios ecosistémicos. *Revista Bio Ciencias*, 1(4).
- Cambardella, C. A., Gajda, A. M., Doran, J. W., Wienhold, B. J., Kettler, T. A., & Lal, R. (2001). *Estimation of particulate and total organic matter by weight loss-on-ignition*. En: Kimble, J. M., Follett, R. F., & Stewart, B. A. (eds). *Assessment methods for soil carbon*. (pp 349-359).

- Cano, A., & Stevenson, P. R. (2009). Diversidad y composición florística de tres tipos de bosque en la Estación Biológica Caparú, Vaupés. *Revista Colombia Forestal*, 12, 63–80.
- Carey, A. B. (2003). Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. *Forestry*, 76(2), 127-136.
- Carranza, C., & Ledesma, M. (2005). Sistemas silvopastoriles en el Chaco Árido. IDIA XXI Forestales. INTA, 8, 240-246.
- Carranza, C., López, D., Cavallero, L., Peri, P., Daniele, G., Cabello, M. J., Mussat, E., Manzur, A., & Ledesma, M. (2018). Sistema de Monitoreo a Escala Predial para Manejo de Bosque con Ganadería Integrada (MBGI) en la Región Chaqueña. In *Actas. IV Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles* / (pp. 651–665).
- Castellanos, A. (1968). Desplazamientos naturales en abanico, del río Salado del Norte de la llanura Chaco-Santiagueña-Santafesina. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología "Dr. Alfredo Castellanos"*, 52, 5–14.
- Caudle, D., Di Benedetto, J., Karl, M., Sánchez, H., & Talbot, C. (2013). Ecological site descriptions. *Handbook for rangelands. Interagency Ecological Site, USA*.
- Cavallero, L. (2012). *Heterogeneidad ambiental y dispersión de semillas en comunidades de distinta edad post-fuego del noroeste de Patagonia (Tesis Doctoral)*. Centro Regional Universitario Bariloche.
- Cavallero, L., López, D. R., Raffaele, E., & Aizen, M. A. (2015). Structural–functional approach to identify post-disturbance recovery indicators in forests from

northwestern Patagonia: A tool to prevent state transitions. *Ecological Indicators*, 52, 85–95.

Cavallero, L., Carranza, C. A., Ledesma, M. & López, D. R. (2018). Dinámica de reclutamiento de algarrobo en bosques de Chaco Árido: relación entre etapas de regeneración y resiliencia ecológica. *IV Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*. Villa la Angostura, Neuquén, Argentina. 31 de octubre al 2 de Noviembre 2018.

Cavallero L., Peinetti, R. & López D. R. (2021). Fuego versus topadora: las dos caras de la misma moneda? *Actas del XXIX Reunión Argentina de Ecología*. <https://rae2021.asaeargentina.com.ar/>

Cazzolla Gatti, R., Castaldi, S., Lindsell, J. A., Coomes, D. A., Marchetti, M., Maesano, M., ... & Valentini, R. (2015). The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and above-ground biomass of African tropical forests. *Ecological research*, 30(1), 119-132.

Cerullo, G. R., & Edwards, D. P. (2019). Actively restoring resilience in selectively logged tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 56(1), 107-118.

Chaneton, E. J. (2005). Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. En Oesterheld, M. R. Aguiar, C. M. Ghersa & J. M. Paruelo (eds). En *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J.C. León*. (pp. 19–38).

Chapin, F. S., Callaghan, T. V., Bergeron, Y., Fukuda, M., Johnstone, J. F., Juday, G., & Zimov, S. A. (2004). Global change and the boreal forest: thresholds, shifting states or gradual change? *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(6), 361-365.

- Chapin, F. S., Lovcraft, A. L., Zavaleta, E. S., Nelson, J., Robards, M. D., Kofinas, G. P., ... & Naylor, R. L. (2006). Policy strategies to address sustainability of Alaskan boreal forests in response to a directionally changing climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(45), 16637-16643.
- Chapin, F. S., Trainor, S. F., Huntington, O., Lovcraft, A. L., Zavaleta, E., Natcher, D. C., ... & Naylor, R. L. (2008). Increasing wildfire in Alaska's boreal forest: Pathways to potential solutions of a wicked problem. *BioScience*, 58(6), 531-540.
- Cingolani, A. M., Cabido, M. R., Renison, D., & Solís Neffa, V. (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 223-232.
- Cochrane, S. K. J., Connor, D. W., Nilsson, P., Mitchell, I., Reker, J., Franco, J., ... & Cardoso, A. C. (2010). Marine Strategy Framework Directive—Task Group 1 Report Biological Diversity. Office for Official Publications of the European Communities, EUR, 24337, 110.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310.
- Crawley, M. J., & Harral, J. E. (2001). Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 291(5505), 864-868.
- Davis, R. (2000). *Los bosques del mundo en 2000. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2000. Roma, Italia: FAO. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.*
http://www.fao.org/3/ad102s/AD102S03.htm#p272_19882

- da Silva, F., de A. Nunes, P. A., Bredemeier, C., Cadenazzi, M., P. Amaral, L., M. Pfeifer, F., ... & Carvalho, P. C. D. F. (2020). Spatiotemporal distribution of cattle dung patches in a subtropical soybean-beef system under different grazing intensities in winter. *Agronomy*, 10(9), 1423.
- Datry, T., Allen, D., Argelich, R., Barquin, J., Bonada, N., Boulton, A., ... & Vinyoles, D. (2021). Securing biodiversity, functional integrity, and ecosystem services in Drying River Networks (DRYvER). *Research Ideas and Outcomes*, 7, e77750.
- de Groot, R. S., Wilson, M. A., & Boumans, R.M.J. (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41, (3), 393-408.
- de Juan, S., Hewitt, J., Thrush, S., & Freeman, D. (2015). Standardising the assessment of Functional Integrity in benthic ecosystems. *Journal of Sea Research*, 98, 33-41.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2009). InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655.
- Díaz, S., Gurvich, D. E., Pérez Harguindeguy, N., & Cabido, M. (2002). ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37(1–2), 135–140.

- Dronova, I. (2017). Environmental heterogeneity as a bridge between ecosystem service and visual quality objectives in management, planning and design. *Landscape and Urban Planning*, 163, 90–106.
- Easdale, M. H., & Lopez, D. R. (2016). Sustainable livelihood approach from the lens of the state and transition model in semiarid-pastoral system. *The Rangeland Journal* 38, 541-551.
- Ellison, A. M., Bank, M. S., Clinton, B. D., Colburn, E. A., Elliott, K., Ford, C. R., ... & Webster, J. R. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9).
- Etchevehere, P. (1976). Normas de reconocimiento suelos. 2° Edición. INTA. Depto. Suelos.
- Fernández, P. D., Baumann, M., Baldi, G., Banegas, R. N., Bravo, S., Gasparri, N. I., Lucherini, M., Marinaro, S., Nanni, A. S., Nasca, J. A., Tessi, T., & Grau, H. R. (2019). Grasslands and open savannas of the Dry Chaco. *Encyclopedia of the World's Biomes*, 562–576.
- Fernández, P. D., Kuemmerle, T., Baumann, M., Grau, H. R., Nasca, J. A., Radrizzani, A., & Gasparri, N. I. (2020). Understanding the distribution of cattle production systems in the South American Chaco. *Journal of Land Use Science*, 15(1), 52-68.
- Ferraina, A., Baldi, G., de Abelleira, D., Grosfeld, J., & Verón, S. (2022). An insight into the patterns and controls of the structure of South American Chaco woodlands. *Land Degradation & Development*, 33(5), 723– 738.

- Ferriol Molina, M., & Merle Farinós, H. B. (2012). Los componentes alfa, beta y gamma de la biodiversidad. Aplicación al estudio de comunidades vegetales.
- Fortuny, X., Carcaillet, C., & Chauchard, S. (2020). Selective and taxon-dependent effects of semi-feral cattle grazing on tree regeneration in an old-growth Mediterranean mountain forest. *Forest Ecosystems*, 7(1), 1-13.
- Frank Buss, M. E., Leizica, E., Peinetti, R., & Noellemeyer, E. (2019). Relationships between landscape features, soil properties, and vegetation determine ecological sites in a semiarid savanna of central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 173.
- Frey, J., Joa, B., Schrami, U., & Koch, B. (2019). Same viewpoint different perspectives—A comparison of expert ratings with a TLS Derived Forest Stand Structural Complexity Index. *Remote Sensing*, 11(9), 1137.
- Friedel, H. M. (1991). Range condition assessment and the concept of thresholds: A viewpoint. *Journal of Range Management*, 44(5), 422–426.
- Fuhlendorf, S. D., Fynn, R. W., McGranahan, D. A., & Twidwell, D. (2017). Heterogeneity as the basis for rangeland management. En Briske, D. D. (ed) *Rangeland Systems, Processes, Management and Challenges*. (pp. 169–196).
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., ... & Maestre, F. T. (2018). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in Patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, 29(2), 210-218.

- García Santi, J. M. (2017). Representación gráfica de redes bipartitas basada en descomposición K-Core. Proyecto Fin de Carrera / Trabajo Fin de Grado. <https://oa.upm.es/49329/>
- Gaucherel, C. (2006). Influence of spatial patterns on ecological applications of extremal principles. *Ecological modelling*, 193(3-4), 531-542.
- Gaucherel, C., Pommereau, F., & Hély, C. (2020). Understanding ecosystem complexity via application of a process-based state space rather than a potential surface. *Complexity*, 2020, 14. <https://doi.org/Article ID 7163920>
- Ghazoul, J., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., & King, L. A. (2015). Conceptualizing forest degradation. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(10), 622–632.
- Gili, A. A., Trucco, R., Niveyro, S., Balzarini, M., Esterlich, D., Quiroga, A., & Noellemeyer, E. (2010). Soil Texture and Carbon Dynamics in Savannah Vegetation Patches of Central Argentina. *Soil Science Society of America*. 74(2), 647–657.
- Giménez, A. M., Hernández, P., & Figueroa, M. E. (2017). La diversidad forestal en el Chaco Semiárido. In *Los Bosques actuales del Chaco semiárido argentino. Ecoanatomía y biodiversidad. Una mirada propositiva* (pp. 45–80).
- Golluscio, R. A., Austin, A. T., García Martínez, G. C., González-Polo, M., Sala, O. E., & Jackson, R. B. (2009). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe: combination of direct and indirect effects. *Ecosystems*, 12(4), 686-697.
- Grau, R., Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Marinaro, S., & Macchi, L. (2015). Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture

- expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, 123, 40–46.
- Herrick, J. E. (2005). Monitoring manual for grassland, shrubland and savanna ecosystems. Distributed by the University of Arizona Press. ISBN: 0975555200
[http://:agris.fao.org](http://agris.fao.org)
- Heshmatti, G.A., Facelli, J.M. & Conran, J.G. (2002). The piosphere revisited: plant species patterns close to waterpoints in small, fenced paddocks in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments* 51: 547-560.
- Holling, C. S. (1996). *Engineering resilience versus ecological resilience. Engineering within ecological constraints*, 31Garcia(1996), 32.
- Hutchings, M. J., John, E. A., John, L. A., & Stewart, A. J. (Eds). (2000). *The ecological consequences of environmental heterogeneity: 40th symposium of the British Ecological Society*. Cambridge University Press.
- Huxman, T. E., Wilcox, B. P., Breashears, D. D., Scott, R. L., Snyder, K. A., Small, E. E., Hultine, K., Pockman, W. T., & Jackson, R.B.. (2005). Ecohydrological implications of woody plant encroachment. *Ecology*, 86(2), 308–319.
- Ibáñez Moro, A. V., Bravo, S. J., Abdala, N. R., Borghetti, F., Chaib, A. M., & Galetto, L. (2021). Heat shock effects on germination and seed survival of five woody species from the Chaco region. *Flora*, 275, 151751.
- Iriondo, M. (1993). Geomorphology and late Quaternary of the Chaco (South America). *Geomorphology*, 7(4), 289–303.

- Jordan, S. E., Palmquist, K. A., Burke, I. C., & Lauenroth, W. K. (2022). Small effects of livestock grazing intensification on diversity, abundance, and composition in a dryland plant community. *Ecological Applications*, 32(8), e2693.
- Jost, L., & González-Oreja, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56, 3-14.
- Kandziora, M., Burkhard, B., & Müller, F. (2013). Mapping provisioning ecosystem services at the local scale using data of varying spatial and temporal resolution. *Ecosystem Services*, 4, 47–59.
- Karl, J. W., & Talbot, C. J. (2016). The Role of Data and Inference in the Development and Application of Ecological Site Concepts and State-and-Transition Models. *Rangeland*, 38(6), 322–328.
- Kenkel, N. C., Derksen, D. A., Thomas, A. G., & Watson, P. R. (2002). Multivariate analysis in weed science research. *Weed Science*, 50(3), 281–292.
- Krishna, M. P., & Mohan, M. (2017). Litter decomposition in forest ecosystems: a review. *Energy, Ecology and Environment*, 2(4), 236-249.
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association*, 47(260), 583-621.
- Kunst, C. R., Bravo, S., & Panigatti, J.L. (Ed.) (2003). Fuego en los Ecosistemas Argentinos. INTA. Santiago del Estero. 332 p.

- Kunst, C., Monti, E., Pérez, H., & Godoy, J. (2006). Assessment of the rangelands of southwestern Santiago del Estero, Argentina, for grazing management and research. *Journal of Environmental Management*, 80(3), 248–265.
- Kunst, C., Ledesma, R., & Navall, M. (2008). Rolado selectivo de baja intensidad. INTA, Santiago del Estero, Argentina, 139.
- Kunst, C. (2011). Ecología y uso del fuego en la región chaqueña Argentina. *Boletín Informativo CIDEU*, 10, 81–105.
- Kunst, C., Ledesma, R., Bravo, S., Albanesi, A., Anriquez, A., Van Meer, H., & Godoy, J. (2012). Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering*, 42, 42–53.
- Kunst, C. R., Navall, M., Coria, R. D., Ledesma, R., Tomsic, P., González, A., ... & Feuillade, D. (2015). *Guía de prácticas recomendables para sistemas silvopastoriles en Santiago del Estero. Producir carne y madera conservando el ambiente*. EEA Santiago del Estero/INTA.
- Ledesma, R., Saracco, F., Coria, R. D., Epstein, F., Gómez, A., Kunst, C., Ávila, A. M., & Pensiero, J. F. (2017). *Guía de forrajeras herbáceas y leñosas del Chaco Seco: identificación y características para su manejo. Buenas prácticas para una ganadería sustentable. Kit de extensión para el Gran Chaco*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.
- Ledesma, R., Kunst, C., Bravo, S., Leiva, M., Lorea, L., Godoy, J., & Navarrete, V. (2018). Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of

- combined treatments on the canopy of three native shrub species. *Arid Land Research and Management*, 32(3), 351-366.
- Lewis, J. P. (1991). Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2, 125–130.
- Lezama, F., Altesor, A., León, R. J. C., & Paruelo, J. M. (2006). Heterogeneidad de la vegetación en Pastizales Naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral*, 16, 167–182.
- Li, H., & Reynolds, J. F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73(2), 280–284.
- Lipoma, M. L., Gurvich, D. E., Urcelay, C., & Díaz, S. (2016). Plant community resilience in the face of fire: Experimental evidence from a semi-arid shrubland. *Austral Ecology*, 41(5), 501-511.
- Lipoma, M. L., Fortunato, V., Enrico, L., & Díaz, S. (2020). Where does the forest come back from? Soil and litter seed banks and the juvenile bank as sources of vegetation resilience in a semiarid Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 31(6), 1017-1027.
- Lipoma, M. L., Cabrol, D. A., Cuchiatti, A., Enrico, L., Gorné, L. D., & Díaz, S. (2021). Low resilience at the early stages of recovery of the semi-arid Chaco forest—Evidence from a field experiment. *Journal of Ecology*, 109(9), 3246–3259.
- López, D. R., Cavallero, L., Brizuela, M. A., & Aguiar, M. R. (2011). Ecosystemic structural–functional approach of the state and transition model. *Applied Vegetation Science*, 14, 6–16.

- López, D. R., Brizuela, M. A., Willems, P., Aguiar, M. R., Siffredi, G., & Bran, D. (2013). Linking ecosystem resistance, resilience, and stability in steppes of North Patagonia. *Ecological Indicators*, *24*, 1–11.
- López, D. R., Cavallero, L., Carranza, C., & Ledesma, M. (2016). PICTO-2014-0050-Modelo de Estados y Transiciones como herramienta para el manejo sustentable de bosques del Noroeste de Córdoba: Determinación de umbrales y sus indicadores. Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica (FonCyT/MinCyT).
- López, D. R., & Cavallero, L. (2017). The role of nurse functional types in seedling recruitment dynamics of alternative states in rangelands. *Acta Oecologica*, *79*, 70–80.
- López, D. R., Cavallero, L., Willems, P., Bestelmeyer, B. T., & Brizuela, M. A. (2022). Degradation influences equilibrium and non-equilibrium dynamics in rangelands: implications in resilience and stability. *Applied Vegetation Science*, *25*(3), e12670.
- López de Casenave, J., Pelotto, J. P., & Protomastro, J. (1995). Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, *72*, 61–69.
- Loto, D., & Bravo, S. (2020). Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecological Indicators*, *113*, 106232.
- Ludwig, J. A., Bastin, G. N., Eager, R. W., Karfs, R., Ketner, P., & Pearce, G. (2000). Monitoring Australian rangeland sites using landscape function indicators and

ground- and remote-based techniques. *Environmental Monitoring and Assessment*, 64, 167–178.

Ludwig, J. A., Tongway, D. J., Bastin, G. N., & James, C. D. (2004). Monitoring ecological indicators of rangeland functional integrity and their relation to biodiversity at local to regional scales. *Austral Ecology*, 29(1), 108-120.

Ludwig, J. A., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Tongway, D. J., & Imeson, A. C. (2005). Vegetation patches and runoff–erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86(2), 288–297.

Luoga, E. J., Witkowski, E. T. F., & Balkwill, K. (2002). Harvested and standing wood stocks in protected and communal miombo woodlands of eastern Tanzania. *Forest Ecology and Management*, 164(1-3), 15-30.

Lusk, C. H., & Ortega, A. (2003). Vertical structure and basal area development in second-growth *Nothofagus* stands in Chile. *Journal of Applied Ecology*, 40(4), 639-645.

Macchi, L., & Grau, H. R. (2012). Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *Journal of Arid Environments*, 87, 176-187.

Maestre, F. T., Bautista, S., & Cortina, J. (2003). Positive, negative, and net effects in grass–shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84(12), 3186-3197.

- Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Soliveres, S., Kéfi, S., Delgado-Baquerizo, M., Bowker, M. A., ... & Berdugo, M. (2016). Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology, evolution, and Systematics*, 47, 215.
- Maestre, F. T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Saiz, H., Berdugo, M., ... & Gross, N. (2022). Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*, 378(6622), 915-920.
- Manthey, M., & Peper, J. (2010). Estimation of grazing intensity along grazing gradients—the bias of nonlinearity. *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1351-1354.
- Martínez Clambor, P. (2012). Ajuste del valor-p por contrastes múltiples. *Revista Chilena Salud Pública*, 16(3), 225–232.
- Matteucci, S. (2004). Los índices de configuración del mosaico como herramienta para el estudio de las relaciones patrón-proceso. *Memorias: Primer Seminario Argentino de Geografía Cuantitativa*, 1-29.
<http://server.ege.fcen.uba.ar/ecoregional/Docs/teorico/Matteucci%202004%20Metricas.pdf>
- McClagherty, C. A., Pastor, J., Aber, J. D., & Melillo, J. M. (1985). Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*, 66(1), 266-275.
- McCune, B., & Mefford, M. J. (2011). *PC-ORD for windows: multivariate analysis of ecological data, 6th edn.*

- Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., Chapman, P. L., & Kazempour, M. K. (1989). Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio*, 80(1), 11–23.
- Milchunas, D. G., & Lauenroth, W. K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments: Ecological Archives M063-001. *Ecological Monographs*, 63(4), 327-366.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. (2015). Convenio de articulación institucional entre la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Jefatura de Gabinete de Ministros y el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Buenos Aires, Argentina.
- Mónaco, M. H., Peri, P. L., Medina, F. A., Colomb, H. P., Rosales, V. A., Berón, F., Muñoz, E., Lorena, M., Bono, J. Gonzalez Kehler, J.J., Ciuffoli, L., Presta, F., García Collazo, A., Navall, M., Carranza, C., López, D.R. & Gómez Campero, G. (2020). Causas e impactos de la deforestación de los bosques nativos de Argentina y propuestas de desarrollo alternativas. INTA. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/7992>
- Morello, J., & Adámoli, J. (1974). Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. II. *Revista de Investigación Agropecuaria. INTA, Serie Fitogeográfica*, 13, 1–130.
- Morello, J. H., & Rodriguez, A. F. (2009). El Chaco sin bosques: la pampa o el desierto del futuro. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.

- Morello, J., & Saravia Toledo, C. (1959). El bosque chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3(1-2), 5-81.
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1. Manuales y tesis SEA.
- Moretti, L. M., Vizgarra, L. A., Morrás, H. J., Rodríguez, D. M., Schulz, G. A., Paladino, I. R., Bressan, E. M., & Laghi, J. D. (2020). Origen de los materiales parentales y génesis de suelos en el extremo noroccidental de la Cuenca de los Bajos Submeridionales, Santiago del Estero, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 27(1), 29–53.
- Morin, P. J. (2009). Community ecology. *John Wiley & Sons*.
- Moscattelli, G. (1990). *Atlas de suelos de la República Argentina: escala 1: 500.000 y 1: 1.000. 000*. (INTA. Centro de Investigaciones de Recursos Naturales (ed.)).
- Moseley, K., Shaver, P. L., Sanchez, H., & Bestelmeyer, B. T. (2010). Ecological Site Development: A Gentle Introduction. *Rangeland*, 32(6), 16–22.
- Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1974). Aims and methods of vegetation ecology. *John Wiley & Sons, Inc., New York/London/Sydney/Toronto*, 547 pp.
- Müller, F. (2005). Indicating ecosystem and landscape organisation. *Ecological Indicators*, 5, 280–294.
- Newman, E. A., Kennedy, M. C., Falk, D. A., & McKenzie, D. (2019). Scaling and complexity in landscape ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7(293).

- Oesterheld, M., Aragón, R., Grigera, G., Oyarzábal, M., & Semmartin, M. (2005). ¿Cómo deben percibir la heterogeneidad quienes manejan la vegetación de los agroecosistemas? El caso de la Pampa Deprimida. En Oesterheld, M. R. Aguiar, C. M. Ghersa & J. M. Paruelo (eds) *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando JC León, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires*. (pp. 131–144).
- Oñatibia, G. R., Amengual, G., Boyero, L., & Aguiar, M. R. (2020). Aridity exacerbates grazing-induced rangeland degradation: A population approach for dominant grasses. *Journal of Applied Ecology*, 57(10), 1999-2009.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 1–156.
- Paine, R. T., Tegner, M. J. and Johnson, E. A. (1998). Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems* 1:535–545.
- Palmer, M. A., Menninger, H. L., & Bernhardt, E. (2010). River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater biology*, 55, 205-222.
- Paruelo, J. M., Guerschman, J. P., & Verón, S. R. (2005). Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia hoy*, 15(87), 14-23.
- Pastor, J., Moen, R., & Cohen, Y. (1997). Spatial heterogeneities, carrying capacity, and feedbacks in animal-landscape interactions. *Journal of Mammalogy*, 78(4), 1040-1052.

- Peinetti R., Cavallero L. & López D.R. (2021). “Donde hubo fuego, cenizas quedan: Clima y fronteras de incendios en la Argentina”. *Actas del XXIX Reunión Argentina de Ecología*. <https://rae2021.asaeArgentina.com.ar/>
- Perelman, S. B., Batista, W. B., & León, R. J. C. (2005). El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. Fitosociología y técnicas relacionadas. En Oesterheld, M. R. Aguiar, C. M. Ghersa & J. M. Paruelo (eds) *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas, un homenaje a Rolando J.C. León*. Ed. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires, (pp. 321–350).
- Peri, V. G. (2012). *Caracterización morfotectónica de las Lomadas de Otumpa (Gran Chaco, Santiago del Estero y Chaco): Influencias en el control del drenaje*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Peri, V. G., & Rosello, E. A. (2010). Anomalías Morfoestructurales del Drenaje del Río Salado sobre las Lomadas de Otumpa (Santiago del Estero y Chaco) detectadas por procesamiento digital. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66(4), 634–645.
- Peri, P. L., López, D. R., Rusch, V., Rusch, G., Rosas, Y. M., & Martínez Pastur, G. (2017). State and transition model approach in native forests of Southern Patagonia (Argentina): linking ecosystem services, thresholds and resilience. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 13(2), 105–118.
- Peri P.L., Banegas N., Gasparri I., Carranza C.A., Rossner B., Martínez Pastur G., Cavallero L., López D.R., Loto D., Fernandez P., Powel P., Ledesma M.; Pedraza R., Albanesi A. & Bahamonde H. (2018). Carbon sequestration in temperate

silvopastoral systems, Argentina”. En: Montagnini F. (ed.) Integrating landscapes: Agroforestry for biodiversity conservation and food sovereignty. Springer Series Advances in Agroforestry.

Peri, P. L., Martínez Pastur, G. J., & Schlichter, T. M. (2021). *Uso sostenible del bosque. Aportes desde la Silvicultura Argentina. Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación.* p. 889.

Peri, P. L., Rosas, Y. M., López, D. R., Lencinas, M. V., Cavallero, L., & Martínez Pastur, G. J. (2022). Conceptual framework to define management strategies for silvopastoral systems in native forests. *Ecología Austral*, 32 (2bis):749-766 Aniversario 2022,

Peters, D. P. C., & Havstad, K. M. (2006). Nonlinear dynamics in arid and semi-arid systems: Interactions among drivers and processes across scales. *Journal of Arid Environments*, 65, 196–206.

Peterson, G., Allen, C. R., & Holling, C. S. (1998). Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*, 1, 6–18.

Pickett, S. T. A., & White, P. S. (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, New York, USA.

Pickett, S. T. A., Kolasa, J., Armesto, J. J., & Collins, S. L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 129-136.

Placci, L. G. (1995). *Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.*

- Porta Casanellas, J., López-Acevedo, M., & Roquero, C. (1999). Edafología. Para la agricultura y el medio ambiente. 2a Edición. Mundi-Prensa.
- Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22(15-16), 1193-1200.
- Proyecto MapBiomás Chaco – Colección 2010- 2017 de la Serie Anual de Mapas de Cobertura y Uso del Suelo del Chaco, link: <http://plataforma.chaco.mapbiomas.org/map#transitions>
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Rangel, J. O., & Velázquez, A. (1997). Métodos de estudio de la vegetación. In *Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de vegetación en Colombia* (pp. 59–87).
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer*. Oxford Clarendon Press.
- Reynolds, C. S. (1995). The Intermediate disturbance hypothesis and its applicability to planktonic communities: comments on the views of Pádisak and Wilson. *New Zealand Journal of Ecology*. 19(2), 219–225.
- Reynolds, J. F., & Wu, J. (1999). Do landscape structural and functional units exist? En Tenhunen, J. D., & Kabat, P. (ed) *Integrating hydrology, ecosystem dynamics and biogeochemistry in complex landscapes*. (pp. 273–296).
- Robinson, G. W. (1922). A new method for the mechanical analysis of soils and other dispersions. *The Journal of Agricultural Science*, 12, 306–321.

- Roger, E., Palacio, O. M., Díaz, R. A., & O'Leary, N. (2019). Composición de la flora vascular en la región noreste de Santiago del Estero (Argentina). *Caldasia*, 41(1), 235–243.
- Rojido, I. J. (2022) Análisis socio-ecológico de la biodiversidad y servicios ecosistémicos asociados al bosque nativo en sistemas productivos: integrando la naturaleza y las personas en la gestión del espinal entrerriano. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba.
- Rueda, C. V., Baldi, G., Gasparri, I., & Jobbágy, E. G. (2015). Charcoal production in the Argentine Dry Chaco: Where, how and who?. *Energy for Sustainable Development*, 27, 46-53.
- Ruiz-Jaen, M. C., & Aide, T. M. (2005). Restoration Success: How is it being measured? *Restoration Ecology*, 13(3), 569–577.
- Rulli, M. C., & Rosso, R. (2007). Hydrologic response of upland catchments to wildfires. *Advances in Water Resources*, 30(10), 2072-2086.
- Saba, S.L., D.A. Pérez, E. Cejuela, V. Quiroga & A. Toyos, (1995). La piosfera ovina en el extremo austral del desierto del Monte. *Naturalia Patagónica* 3: 153-174.
- Sabattini, Rafael Alberto, Muzzachiodi, Norberto y Dorsch, Artuto Fabián (2002). Manual de Prácticas de Manejo del Monte Nativo. Proyecto de Extensión UNER “Capacitación sobre manejo sustentable del monte nativo del Centro Norte de Entre Ríos”. Convocatoria 2000 y 2001. Proyecto de Extensión UNER “Capacitación sobre manejo sustentable del monte nativo del C, Oro Verde.

- Sachtler, M. (1977). Inventario y desarrollo forestal del Noroeste Argentino (Plan NOA II). Reconocimiento forestal en la Región Noroeste. En *FAO: DP/ARG/70/536, Informe Técnico N° 1. FAO, Roma.* (p. 426 pp.).
- Sarmiento, G. (1963). *Las comunidades vegetales del Chaco semiárido santiagueño. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.*
https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n1243_Sarmiento.pdf
- Sasaki, T., Okayasu, T., Jamsran, U., & Takeuchi, K. (2008). Threshold changes in vegetation along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Journal of Ecology*, 96(1), 145-154.
- SCBC (2010). Global Biodiversity Outlook 3. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Canada.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A., & Whitford, W. G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247(4946), 1043–1048.
- Schoeneberger, P. J., Wysocki, D. A., & Benhamy, E. (2012). *Field book for describing and sampling soils, Version 3.0. Natural Resources Conservation Service, National Soil Survey Center, Lincoln, NE.*
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J. S., Sampaio, E. V., & Cierjacks, A. (2018). Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable

land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Regional Environmental Change*, 18(7), 1969-1981.

Siffredi, G. L., Boggio, F., Giorgetti, H., Ayesa, J., Kropfl, A., & Alvarez, J. M. (2015).

Guía para la evaluación de Pastizales. *Ediciones INTA*, Bariloche, 69.

Silvetti, F. (2012). Trayectoria histórica de territorialidad ganadera campesina en el oeste de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo*, 9(3), 333-367.

Slik, J. W. F., Aiba, S. I., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Forshed, O., Kitayama, K., ... & van Valkenburg, J. L. (2010). Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 50-60.

Staver, A. C., Archibald, S., & Levin, S. A. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334(6053), 230-232.

Stein, A., & Kreft, H. (2014). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90(3), 815–836.

Stringham, T. K., Krueger, W. C., & Shaver, P. L. (2003). State and transition modeling: an ecological process approach. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 56(2), 106–113.

Stumpp, M., Wesche, K., Retzer, V., & Miehe, G. (2005). Impact of grazing livestock and distance from water source on soil fertility in southern Mongolia. *Mountain Research and Development*, 25(3), 244-251.

- Tálamo, A., & Caziani, S. (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, *184*, 79–92.
- Tálamo, A., Barchuk, A. H., Garibaldi, L. A., Trucco, C. E., Cardozo, S., & Mohr, F. (2015). Disentangling the effects of shrubs and herbivores on tree regeneration in a dry Chaco forest (Argentina). *Oecologia*, *178*, 847–854.
- Thalmeier, M. B., Kröhling, D. M., & Brunetto, E. (2021). The geomorphology and Late Quaternary sedimentary record of the Salado/Juramento fluvial megafan, Central Andes foreland basin (Chaco Plain, Argentina). *Geomorphology*, *373*, 10749.
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., Mosseler, A. (2009). *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series no. 43.67 pp.
- Timm, N. H. (Ed.). (2002). *Applied Multivariate Analysis*. New York, NY: Springer New York.
- Tongway, D., & Hindley, N. (2004). Landscape function analysis: a system for monitoring rangeland function. *African Journal of Range & Forage Science*, *21*(4), 109–113.
- Torrella, S. A., Oakley, L. J., Ginzburg, R. G., Adámoli, J., & Galetto, L. (2011). Estructura, composición y estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos en el Chaco Subhúmedo Central. *Ecología Austral*, *21*, 179–188.

- Torres, R. C., Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., & Enrico, L. (2008). *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *Forest Ecology and Management*, 254(2), 255-260.
- Trigo, C. B., Tálamo, A., Núñez-Regueiro, M. M., Derlindati, E. J., Marás, G. A., Barchuck, A. H., & Palavecino, A. (2017). A woody plant community and tree-cacti associations change with distance to a water source in a dry Chaco forest of Argentina. *The Rangeland Journal*, 39(1), 15–23.
- Turner, M. G. (1989). Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20,171–197.
- Turner, M. G., Baker, W. L., Peterson, C. J., & Peet, R. K. (1998). Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1(6), 511-523.
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10), 2833–2849.
- van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Giglio, L., Collatz, G. J., Mu, M., Kasibhatla, P. S., ... & van Leeuwen, T. T. (2010). Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997–2009). *Atmospheric Chemistry and Physics*, 10(23), 11707-11735.
- Van Meer, H., & Domínguez, N. J. (2021). *Mapas de isolíneas de precipitación de la provincia de Santiago del Estero. Series de datos 1961-2014*. Informe Técnico Estación Experimental Agropecuaria Santiago del Estero, INTA. URL: <http://hdl.handle.net/20.500.12123/9735>

- Villagra, P. E., Defossé, G. E., del Valle, H. F., Tabeni, S., Rostagno, M., Cesca, E., & Abraham, E. (2009). Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments*, 73, 202–211.
- Villagra, P. E., Giordano, C., Alvarez, J. A., Bruno Cavagnaro, J., Guevara, A., Sartor, C., ... & Greco, S. (2011). Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología austral*, 21(1), 29-42.
- Villarino, S. H., Studdert, G. A., Baldassini, P., Cendoya, M. G., Ciuffoli, L., Mastrángelo, M., & Piñeiro, G. (2017). Deforestation impacts on soil organic carbon stocks in the Semiarid Chaco Region, Argentina. *Science of the total environment*, 575, 1056-1065.
- Villarino, S. H., Studdert, G. A., & Laterra, P. (2018). Greenhouse gas inventories: deriving soil organic carbon change factors and assessing soil depth relevance in Argentinean Semiarid Chaco. *Catena*, 169, 164-174.
- Villela, D. M., Nascimento, M. T., de Aragao, L. E. O., & Da Gama, D. M. (2006). Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 33(3), 506-516.
- Vizgarra, L., Moretti, L., Schulz, G., & Rodríguez, D. (2018). *Carta de suelos de la República Argentina: subcuenca La Esperanza, departamento Moreno: provincia de Santiago del Estero. Ediciones INTA.*

- Vrieze, S. I. (2012). Model selection and psychological theory: a discussion of the differences between the Akaike information criterion (AIC) and the Bayesian information criterion (BIC). *Psychological Methods*, 17(2), 228.
- Walker, L. R. (2005). Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas*, 14(1), 66–78.
- Walkley, A., & Black, I. (1934). An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37, 29-38.
- Walz, U., & Syrbe, R. U. (2013). Linking landscape structure and biodiversity. *Ecological Indicators*, 31, 1–5.
- Warfe, D. M., Barmuta, L. A., & Wotherspoon, S. (2008). Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos*, 117(12), 1764-1773.
- Weil, R. R., & Magdoff, F. (2004). Significance of soil organic matter to soil quality and health. En: Magdoff, F., & Ray, R. W. (eds). *Soil organic matter in Sustainable Agriculture*, pp (1-43).
- Westerling, A. L., Hidalgo, H. G., Cayan, D. R., & Swetnam, T. W. (2006). Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science*, 313(5789), 940-943.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279–338.

- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213–251.
- Wilcox, B. P., Le Maitre, D., Jobbagy, E., Wang, L., & Breshears, D. D. (2017). Ecohydrology: Processes and implications for rangelands. In Briske, D. D. (Ed.). *Rangeland systems: processes, management and challenges* (pp. 85-129). Springer
- Williamson, J. C., Bestelmeyer, B. T., McClaran, M. P., Robinett, D., Briske, D. D., Ben Wu, X., & Fernández-Giménez, M. E. (2016). Can ecological land classification increase the utility of vegetation monitoring data? *Ecological Indicators*, 69, 657–666.
- Wilson, J. B. (1994). The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on patch dynamic. *New Zealand Journal of Ecology*, 18(2), 176–181.
- Young, F. J., & Hammer, R. D. (2000). Soil–landform relationships on a loess-mantled upland landscape in Missouri. *Soil Science Society of America Journal*, 64(4), 1443-1454.
- Zak MR, Cabido M, Cáceres D, & Díaz S. (2008). What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environmental Management* 42,181–89.
- Zellweger, F., Braunisch, V., Baltensweiler, A., & Ballmann, K. (2013). Remotely sensed forest structural complexity predicts multi species occurrence at the landscape scale. *Forest Ecology and Management*, 307, 303–312.

- Zerda, H. R., & Tiedemann, J. L. (2010). Dinámica temporal del NDVI del bosque y pastizal natural en el Chaco Seco de la Provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Ambiência*, 6(1), 13–24.
- Zhongming, W., Lees, B. G., Feng, J., Wanning, L., & Haijing, S. (2010). Stratified vegetation cover index: A new way to assess vegetation impact on soil erosion. *Catena*, 83(1), 87–93.
- Zimmerman, G. M., Goetz, H., & Mielke, P. W. Jr. (1985). Use of an improve statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *Ecology*, 66(2), 606–611.
- Zonneveld, I.S. (1989). The land unit, a fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landscape Ecology*, 3 (2): 67-86.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: *Springer*.

Anexo

Anexo Capítulo 1

Tabla A1.1: Definiciones de Unidad de paisaje, Sitio Ecológico y Comunidad.

Unidad de paisaje	Elemento base de un paisaje a una escala en cuestión (e.j. una escala de 1:50.000 o 1:20.000). Son unidades territoriales homogéneas a la escala de observación y diferentes de los elementos vecinos en cuanto a la forma de la tierra, características de la vegetación e incluida la alteración humana (Zonneveld 1989, Matteucci 2004). Por ej., distintas unidades de una cuenca: valle (o bajo, o fondo de valle), laderas (o media loma), lomas o mesetas, etc.
Sitio ecológico	Unidad mínima del paisaje (i.e. unidad del paisaje) que se diferencia de otras unidades del paisaje por sus características recurrentes de clima, geología, relieve y de suelo, que tiene la capacidad de producir una cantidad de biomasa vegetal potencial, la cual tiene una dinámica natural específica y determinadas características para responder a acciones de manejo y a disturbios y forzantes naturales (Bestelmeyer et al. 2009, 2010, Karl y Talbot 2016).
Comunidad	Conjunto de poblaciones de plantas, animales, bacterias y hongos que viven en un entorno e interactúan entre sí, formando juntos un distintivo sistema vivo con su propia composición, estructura, relaciones ambientales, desarrollo y función (Whittaker 1975 extraído de Morin 2011)

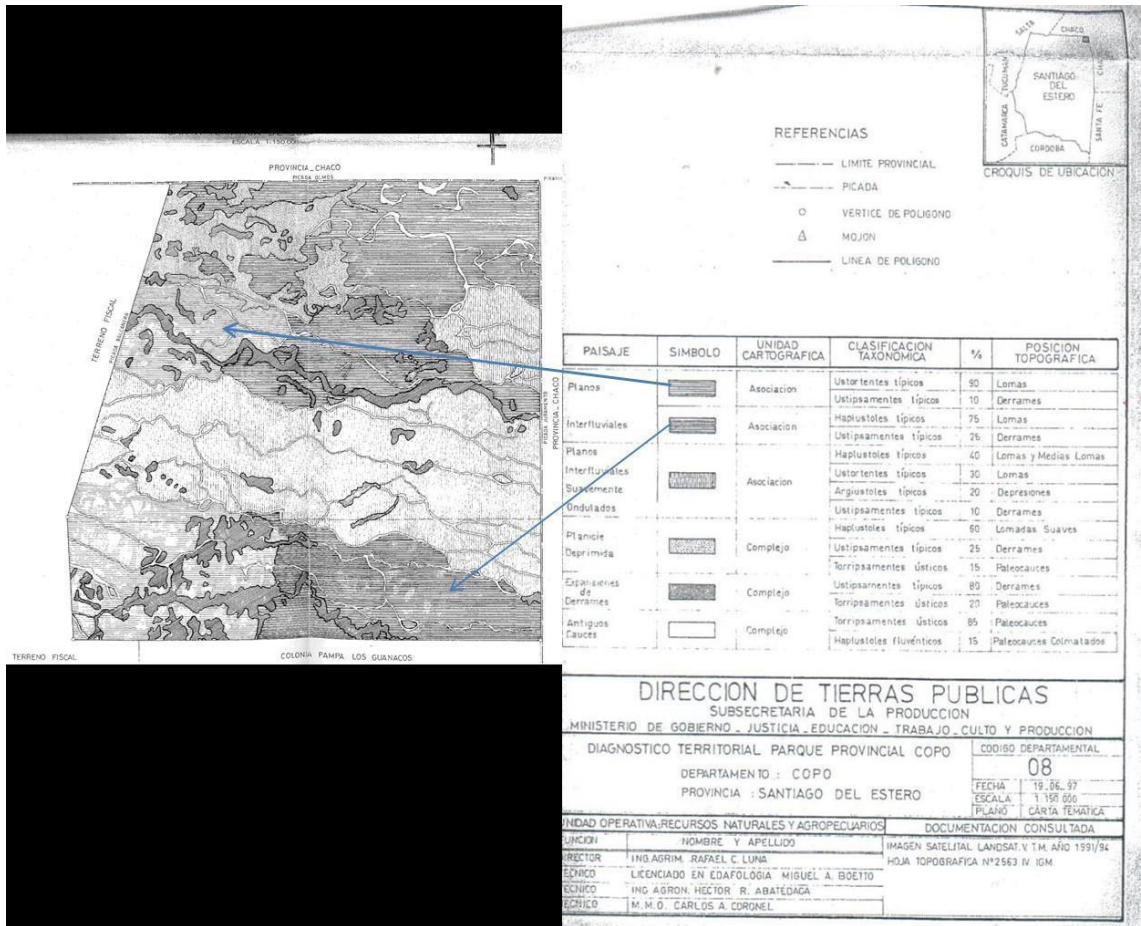


Figura A1.1: Mapa de suelos (1:150000) para Diagnóstico territorial del Parque Provincial Copo-Santiago del Estero (Abatedaga et al. 1997).

Anexo Capítulo 3

Tabla A3.1: Constancias de cobertura de especies leñosas y herbáceas de los grupos de comunidades vegetales constituidos con el análisis cluster de la Figura 3.1.

Constancias de coberturas de especies leñosas y herbáceas (%).	Forma de vida	Bosque				
		Parque	cerrado intermedio	Alto con baja area basal	complejo cerrado intermedio con baja área basal	complejo alto y cerrado
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Árbol	83	75	100	100	100
<i>Aspidosperma quebracho blanco</i>	Árbol	83	75	100	100	100
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Árbol	100	75	100	100	100
<i>Netulma nigra</i>	Árbol	67	63	100	75	73
<i>Tabebuia nodosa</i>	Árbol		57	33	7,5	20
<i>Acanthosyris falcata</i>	Árbol		50	33	25	20
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Árbol		12,5	33	25	20
<i>Netulma kuntzei</i>	Árbol	17		33	50	
<i>Jodina rhombifolia</i>	Árbol			33	25	27
<i>Netulma ruscifolia</i>	Árbol		12,5			
<i>Vachellia aroma</i>	Árbol	33	25		25	
<i>Cereus forbesii</i>	Árbol		12,5			
<i>Opuntia quimilo</i>	Árbol		12,5			
<i>Anisocapparis speciosa</i>	Arbusto		50	100	50	73
<i>Bougainvillea campanulata</i>	Arbusto	17	63	67	25	42
<i>Capparis atamisquea</i>	Arbusto	33	63	33	100	93
<i>Capparicordis tweediana</i>	Arbusto	33	25	100	25	47
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Arbusto	100	88	100	100	100
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	Arbusto					7
<i>Lippia</i>	Arbusto	17				7
<i>Sarcotoxium salicifolium</i>	Arbusto	33	50	67	25	53
<i>Bromelia hieronymi</i>	Herbácea		38	33	75	80
<i>Capsicum chacoense</i>	Herbácea	17	38		25	20
<i>Dichondra microcalyx</i>	Herbácea	17	12,5	33	25	
<i>Digitaria</i>	Herbácea	17				
<i>Elionorus muticus</i>	Herbácea	33				
<i>Justicia squarrosa</i>	Herbácea					47
<i>Megathyrsus maximum</i>	Herbácea	100	25	33		
<i>Ruellia higrrophylla</i>	Herbácea	17	12,5		50	27
<i>Setaria</i> sp	Herbácea	100	88	67	100	100
<i>Leptochloa</i> sp	Herbácea	83	25		25	47
<i>Wissadula densiflora</i>	Herbácea	50	12,5	67	50	53

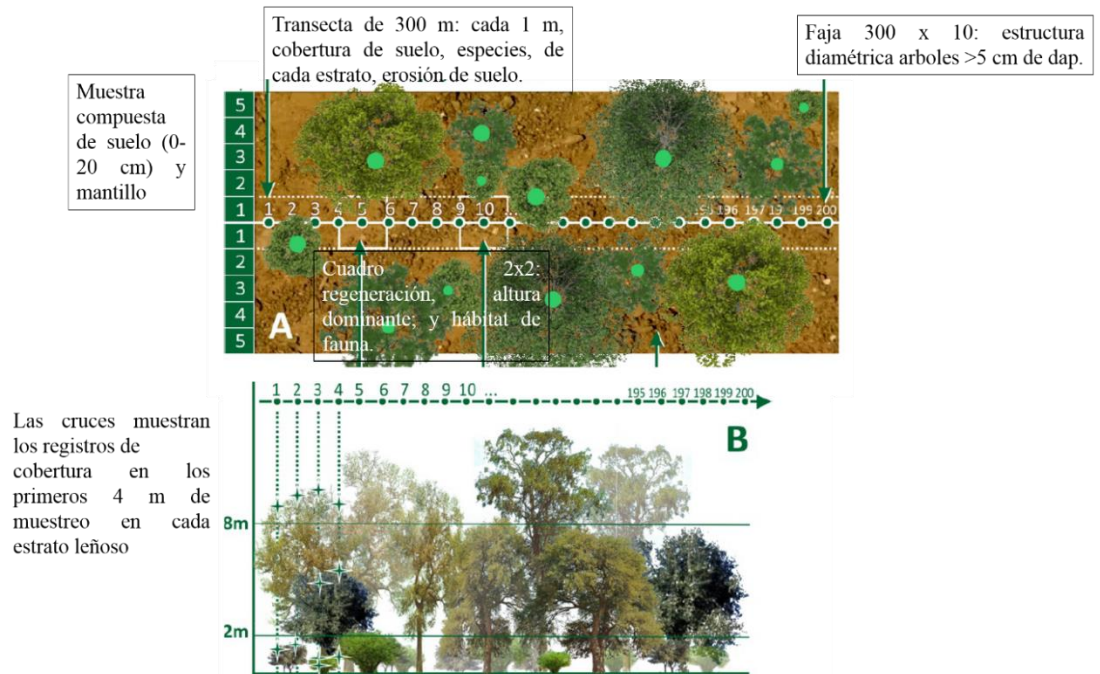


Figura A3.1: Esquema de metodología de muestreo de transecta para variables ambientales y productivas. A: vista en planta; B: en paralelo, dividido en las alturas de cada estrato leñoso (Alaggia et al. 2020).

Anexo de Capítulo 4

Tabla A4.1: Tipo de Distribución, Modelo, valor de p y R² ajustado para las relaciones entre el índice de factor de disturbio y factores de uso como variables explicativas y las variables respuesta estructurales de la vegetación (Figura 4.5). * El valor de p menor a 0,05 es una relación estadísticamente significativa, con nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

Variable explicativa	Variabes respuesta	Tipo de Distribución	Ajuste	Valor de p	R ² Ajustado
Índice de factor de disturbio	Altura promedio máxima	Normal	Lineal	0,7	-0,02
	Proporción de Cobertura de Suelo Desnudo (% de suelo desnudo)	Normal	Cuadrática	0,05	0,12
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Alto	Normal	Lineal	0,9	-0,03
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Medio	Normal	Lineal	0,5	-0,02
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Bajo	Normal	Cuadrática	0,9	-0,03
	Proporción de Cobertura Leñosa Total	Normal	Lineal	0,9	-0,03
	IHHV	Gamma	Lineal	0,05	0,1
	IHVV	Normal	Lineal	0,6	-0,02
	Densidad de Bosteo	Altura promedio máxima	Normal	Cuadrática	0,1
Proporción de Cobertura de Suelo		Gamma	Cúbica	0,05	0,42

	Desnudo (% de suelo desnudo)				
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Alto	Normal	Lineal	0,2	0,02
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Medio	Normal	Cúbica	0,05	0,27
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Bajo	Gamma	Lineal	0,6	0,01
	Proporción de Cobertura de Leñosas Total	Normal	Cúbica	0,06	0,21
	IHHV	Normal	Lineal	0,2	0,03
	IHVV	Normal	Lineal	0,06	0,12
Distancia a Aguada	Altura promedio máxima	Normal	Lineal	0,3	$4 \cdot 10^{-3}$
	Proporción de Cobertura de Suelo Desnudo (% de suelo desnudo)*	Normal	Lineal	0,001	-0,27
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Alto	Normal	Cuadrática	0,2	$-3,2 \cdot 10^{-3}$
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Medio	Gamma	Lineal	0,6	$4,8 \cdot 10^{-3}$
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Bajo	Normal	Lineal	0,2	0,01

	Proporción de Cobertura de Leñosas Total	Gamma	Lineal	0,6	$5,6*10^{-3}$
	IHHV	Normal	Cuadrática	0,2	0,03
	IHVV	Gamma	Lineal	0,05	0,01
Densidad de Tocón	Altura Promedio Máxima	Normal	Lineal	0,8	-0,03
	Proporción de Cobertura de Suelo Desnudo (% de suelo desnudo)	Normal	Cuadrática	0,3	0,02
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Alto	Normal	Lineal	0,9	-0,03
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Medio	Normal	Lineal	0,5	-0,02
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Bajo	Normal	Cuadrática	0,7	-0,04
	Proporción de Cobertura de Leñosas Total	Normal	Lineal	0,3	$8,4*10^{-3}$
	IHHV	Normal	Cúbica	0,2	0,04
	IHVV	Gamma	Lineal	0,2	0,04
Distancia a Picada	Altura Promedio Máxima	Normal	Lineal	0,8	-0,03
	Proporción de Cobertura de Suelo Desnudo (% de suelo desnudo)	Normal	Lineal	0,2	0,02

	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Alto	Normal	Lineal	0,4	-0,01
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Medio	Gamma	Lineal	0,2	0,02
	Proporción de Cobertura del Estrato Leñoso Bajo	Normal	Lineal	0,4	-0,01
	Proporción de Cobertura de Leñosas Total	Normal	Lineal	0,3	$1,2 \cdot 10^{-3}$
	IHHV	Normal	Lineal	0,4	$-6,1 \cdot 10^{-3}$
	IHVV	Gamma	Lineal	0,9	$3 \cdot 10^{-4}$

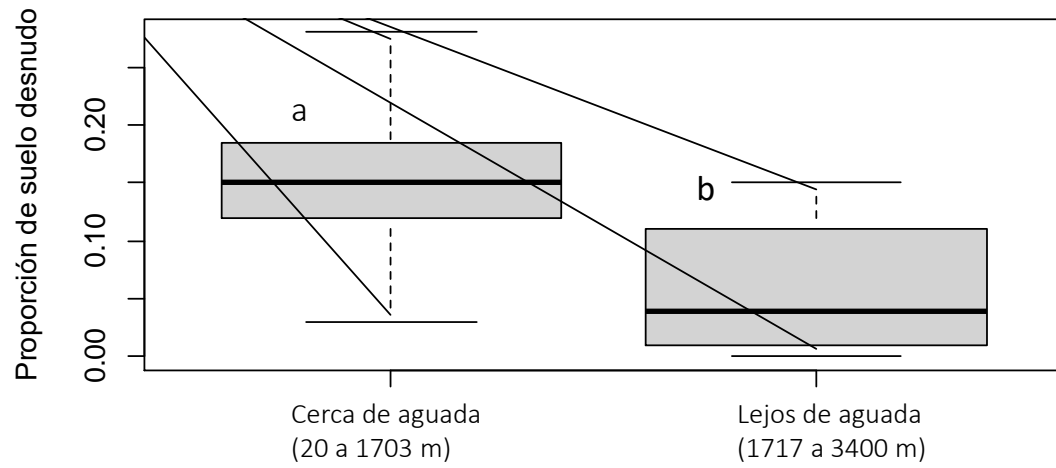


Figura A4.1: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias en Proporción de Cobertura de Suelo Desnudo entre los 10 valores más cercanos y los 10 valores más alejados de la variable explicativa “Distancia a la aguada”. Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$, test Kruskal Wallis).

Anexo de Capítulo 5

Tabla A5.1: Tipo de Distribución, Modelo, valor de p y R² ajustado para las relaciones entre los índices de heterogeneidad de la vegetación (IHHV e IHVV) como variables explicativas y las variables de respuesta proxys de funciones ecosistémicas (Figuras 5.2; 5.3; 5.4). *El valor de p menor a 0,05 determinó que había una relación estadísticamente significativa con nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

Proxys de funciones ecosistémicas	VARIABLES explicativas	VARIABLES respuesta	Tipo de Distribución	Ajuste-valor de p	Valor de p	R ² Ajustado
De Regulación	IHHV	Renoval*	Binomial negativa	Lineal	<0,05	0,14
	IHHV	Renoval Tipo III*	Binomial negativa	Lineal	<0,05	0,27
	IHHV	Mantillo	Normal	Lineal	>0,05	0,04
	IHVV		Normal	Lineal	>0,05	0,08
	IHHV	Índice de Resistencia a la Erosión (IRE)*	Gamma	Logarítmica (positiva)	<0,05	0,28
	IHVV		Gamma	Logarítmica (positiva)	<0,05	0,19
De Sostén	IHHV	Número equivalente de Índice Shannon	Normal	Lineal	>0,05	$9,4 \times 10^{-3}$
	IHVV		Normal	Lineal	>0,05	0,02

		(Diversidad Biológica)				
	IHHV	Contenido de Materia Orgánica del Suelo (MOS)	Normal	Cuadrática	>0,05	-0,03
	IHVV		Normal	Lineal	>0,05	-0,03
De Provisión	IHHV	Provisión de madera*	Normal	Lineal	<0,05	0,3
	IHVV		Normal	Segmentada	<0,05	0,51
	IHHV	Provisión de forraje*	Gamma	Lineal	<0,05	0,21
	IHVV		Gamma	Lineal	<0,05	0,22

Tabla A5.2: Tipo de Distribución, Modelo, valor de p y R² ajustado para las relaciones entre el índice de factor de disturbio y factores de uso como variables explicativas y las variables de respuesta proxys de funciones ecosistémicas (Figuras 5.5; 5.6). *Valor de p menor a 0,05 determinó que había una relación estadísticamente significativa con nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

Proxys de Funciones ecosistémicas	VARIABLES explicativas	VARIABLES respuestas	Tipo de Distribución	Modelo	Valor de p	R ² Ajustado
Regulación	Distancia a Aguada	Renovales total*	Binomial Negativa	Lineal	<0,05	0,29
	Índice de factor de Disturbio	Mantillo*	Normal	Lineal	>0,05	0,06
	Densidad de bosteo		Gamma	Lineal	>0,05	0,12
	Distancia a aguada		Gamma	Lineal	<0,05	0,17
	Densidad de tocón		Gamma	Lineal	>0,05	-0,02

	Distancia a picada		Normal	Lineal	<0,05	0,12
De Sostén	Índice de factor de disturbio	Número equivalente de Índice de Shannon (Diversidad Biológica)	Gamma	Cúbica	>0,05	0,11
	Densidad de Bosteo		Normal	Cuadrática	>0,05	0,04
	Distancia a Aguada		Normal	Lineal	>0,05	-0,02
	Densidad de Tocón		Normal	Lineal	>0,05	-0,03
	Distancia a Picada		Normal	Lineal	>0,05	-0,03
	Índice de factor de disturbio	Contenido de Materia Orgánica	Normal	Cuadrática	>0,05	0,06
	Densidad de Bosteo		Normal	Cuadrática	>0,05	0,14
	Distancia a Aguada		Normal	Lineal	>0,05	-0,02
	Densidad de Tocón		Normal	Lineal	>0,05	-0,03
	Distancia a Picada		Normal	Lineal	>0,05	-0,01
De Provisión	Distancia a Aguada	Provisión de Madera**	Normal	Lineal	<0,05	0,14
	Índice de factor de disturbio	Provisión de Forraje*	Normal	Lineal	<0,05	0,22
	Distancia a Aguada		Normal	Lineal	<0,05	0,2

Tabla A5.3: Matriz de correlación de Pearson (coeficientes/probabilidades) con las variables respuestas, Índice de Resistencia a la Erosión (IRE), Índice de Heterogeneidad Horizontal de la Vegetación (IHHV), Índice de Heterogeneidad Vertical de la Vegetación (IHSV), Índice de Signos de Erosión (Isde), realizado en programa Infostat (Di Rienzo et al. 2009), con nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

	IRE	IHHV	IHSV	Isde
IRE	1	0,001	0,001	0,08
IHHV	0,59	1	0,001	0,01
IHSV	0,62	0,6	1	0,19
Isde	-0,29	-0,44	-0,22	1

Tabla A5.4: Resultado de Modelo lineal Mixto Generalizado para la variable explicativa IHHV y la variable respuesta como proxy de función ecosistémica de Regulación, Renovales total (n° de plantas*ha-1) con factor aleatorio Paisaje (este y oeste). Valor de AIC=547; BIC= 553.

	Estimador	Error estándar	Valor Z	Paisaje (Varianza y desvío estándar)	P valor
Intercepción	5,83	0,55	10,57	0,13/0,36	$2*10^{-6}$
IHHV	0,005	0,003	2,043	-	0,04

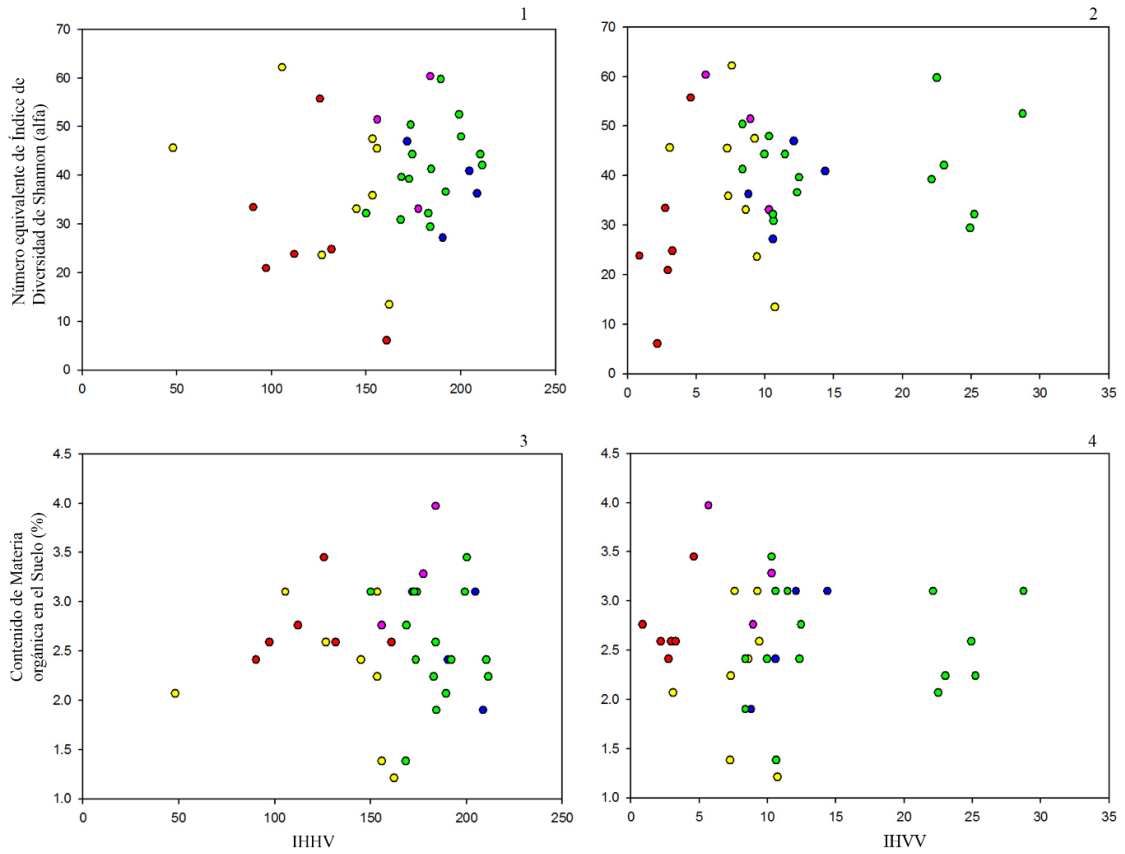


Figura A5.1: Gráficos de dispersión entre la variable explicativa (eje x) Índice de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y las variables respuesta (eje y) Número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa) y Contenido de Materia Orgánica de Suelo (%) (sub-figuras 1 y 3). Gráficos de dispersión entre la variable explicativa (eje x) Índice de Heterogeneidad Vertical (IHVV) y las variables respuesta (eje y) Número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa) y Contenido de Materia Orgánica de Suelo (%) (sub-figuras 2 y 4).

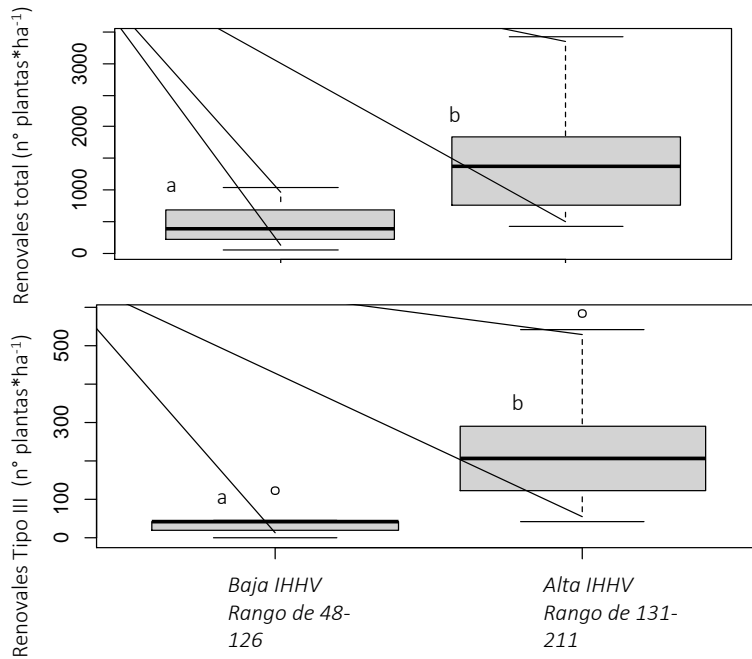


Figura A5.2: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y 10 valores más bajos de la variable explicativa IHHV y la variable respuesta de función de regulación. Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$, test Kruskal Wallis).

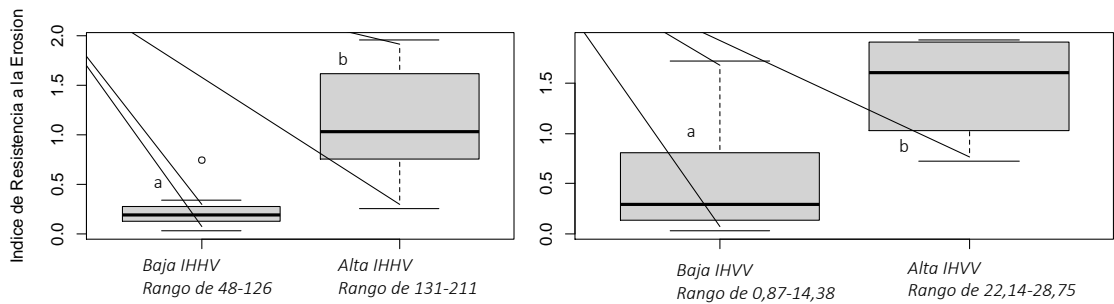


Figura A5.3: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y 10 valores más bajos de la variable explicativa IHHV e IHVV y la variable respuesta IRE. Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$, test Kruskal Wallis).

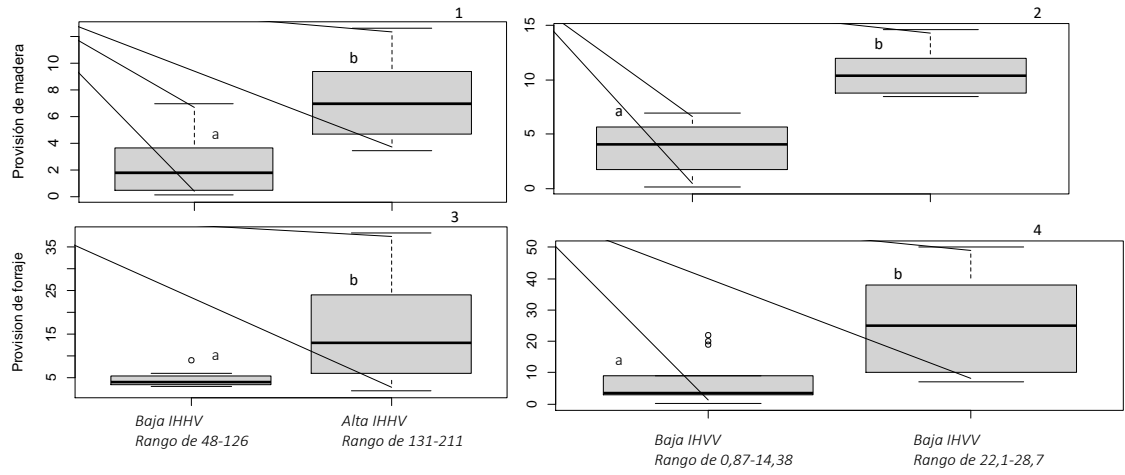


Figura A5.4: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y 10 valores más bajos de las variables explicativas de los Índices de Heterogeneidad y la variable respuesta de provisión. Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$, test Kruskal Wallis).

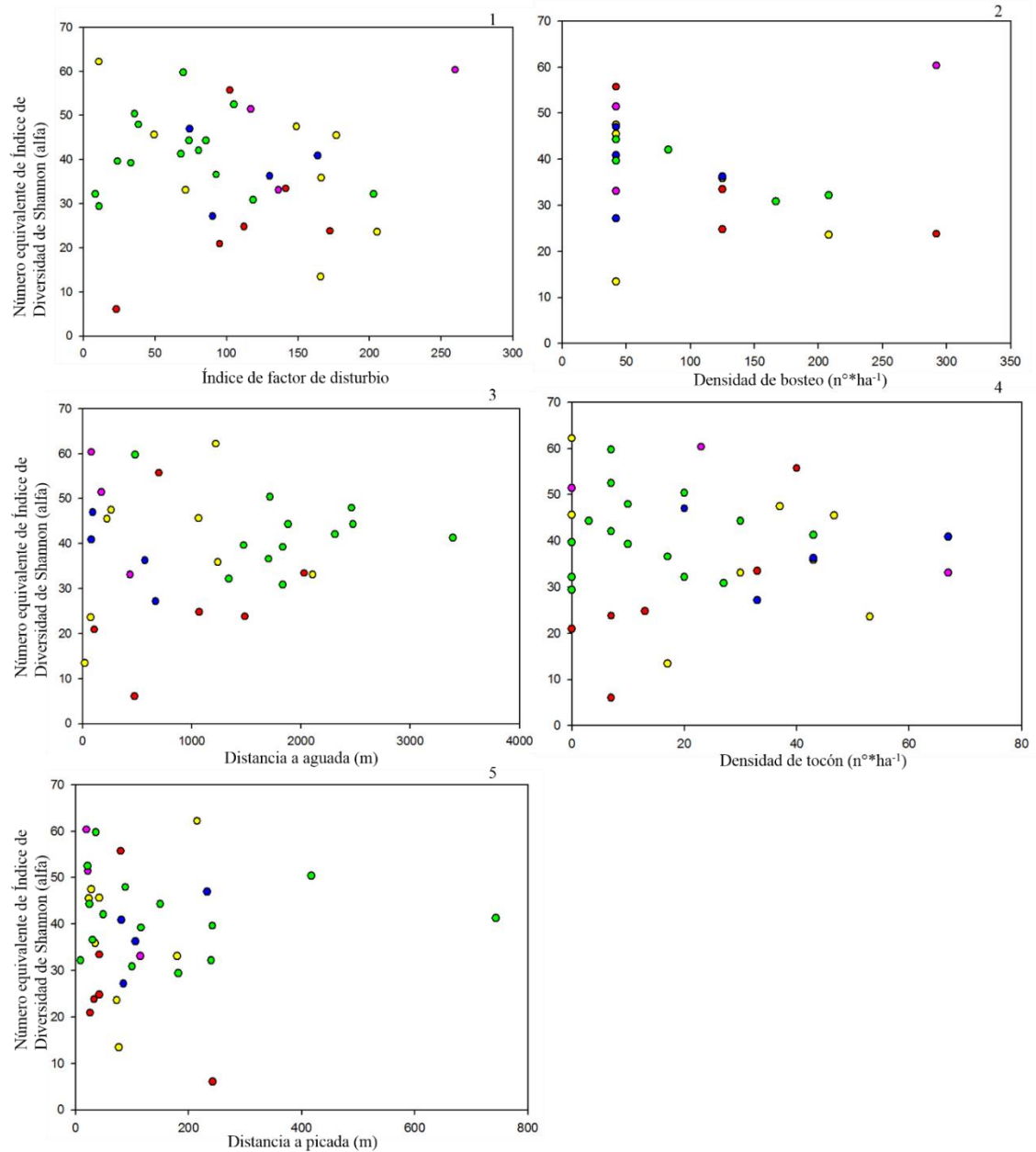


Figura A5.5: Gráficos de dispersión entre las variables explicativa (eje x): Índice de Factor de Disturbio (sub-figura 1), Densidad de bosteo ($n^{\circ} \cdot \text{ha}^{-1}$) (sub-figura 2), Distancia a aguada (m) (sub-figura 3), Densidad de tocón ($n^{\circ} \cdot \text{ha}^{-1}$) (sub-figura 4) y Distancia a picada (m) (sub-figura 5) y la variable respuesta (eje y) Número equivalente de Índice de Diversidad de Shannon (alfa).

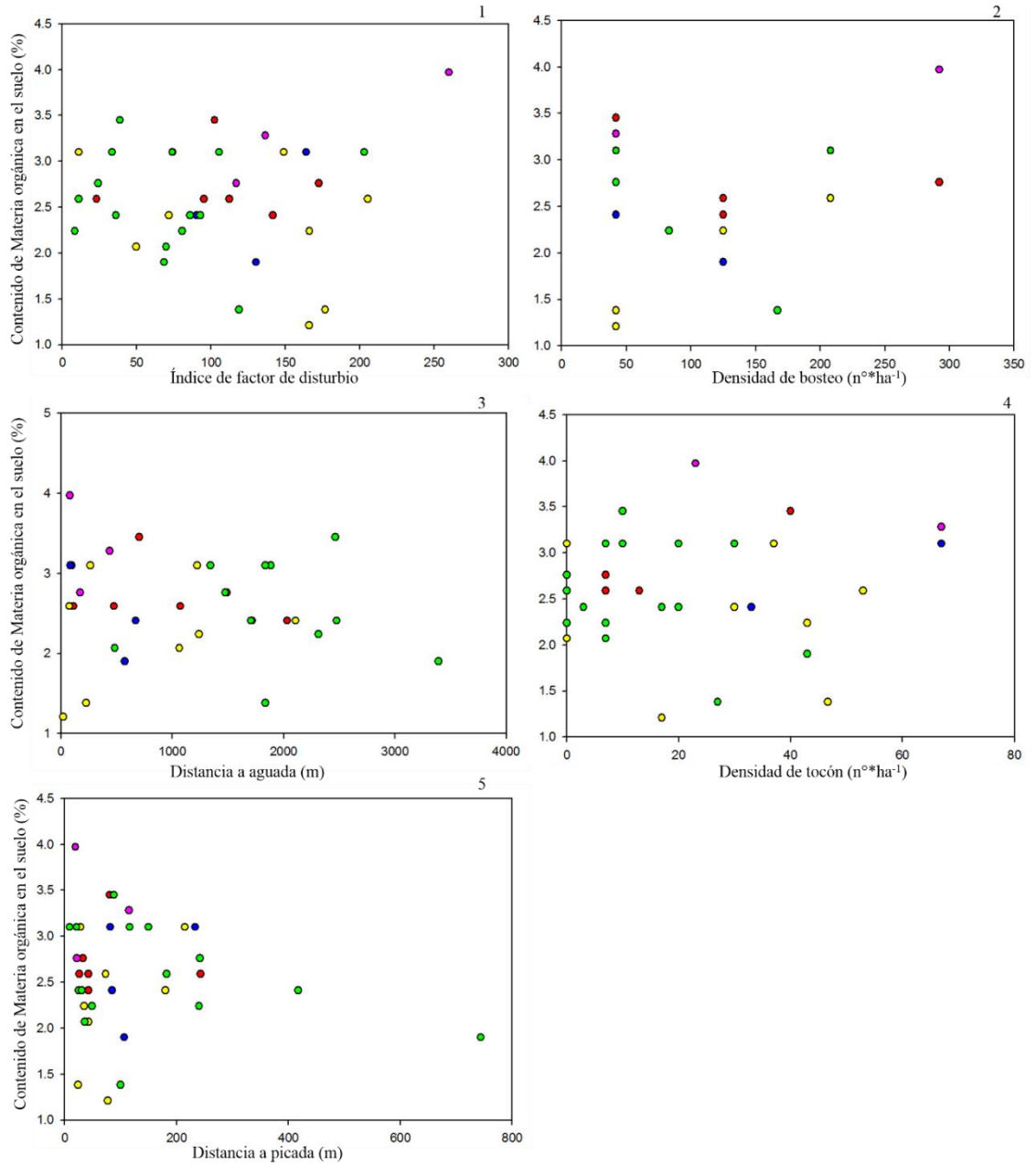


Figura A5.6: Gráficos de dispersión entre las variables explicativa (eje x): Índice de Factor de Disturbio (sub-figura 1), Densidad de bosteo ($n^{\circ} \cdot ha^{-1}$) (sub-figura 2), Distancia a aguada (m) (sub-figura 3), Densidad de tocón ($n^{\circ} \cdot ha^{-1}$) (sub-figura 4) y Distancia a picada (m) (sub-figura 5) y la variable respuesta (eje y) Contenido de Materia orgánica en el suelo (%).

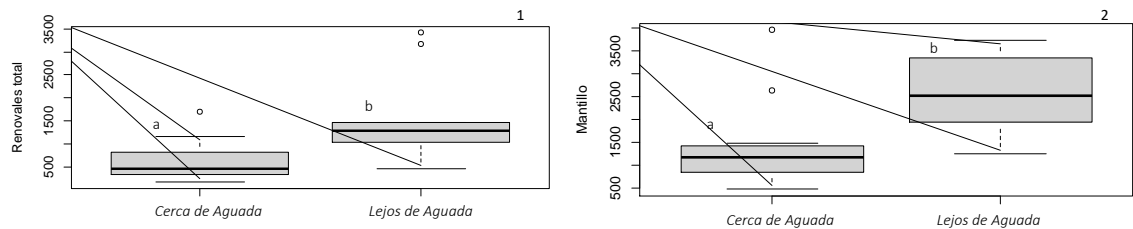


Figura A5.7: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más lejanos y 10 valores más cercanos de la variable explicativa Distancia a aguada y las variables respuesta de función de regulación: Renovales total (Subfigura 1) y Mantillo (Subfigura 2). Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$, test Kruskal Wallis).

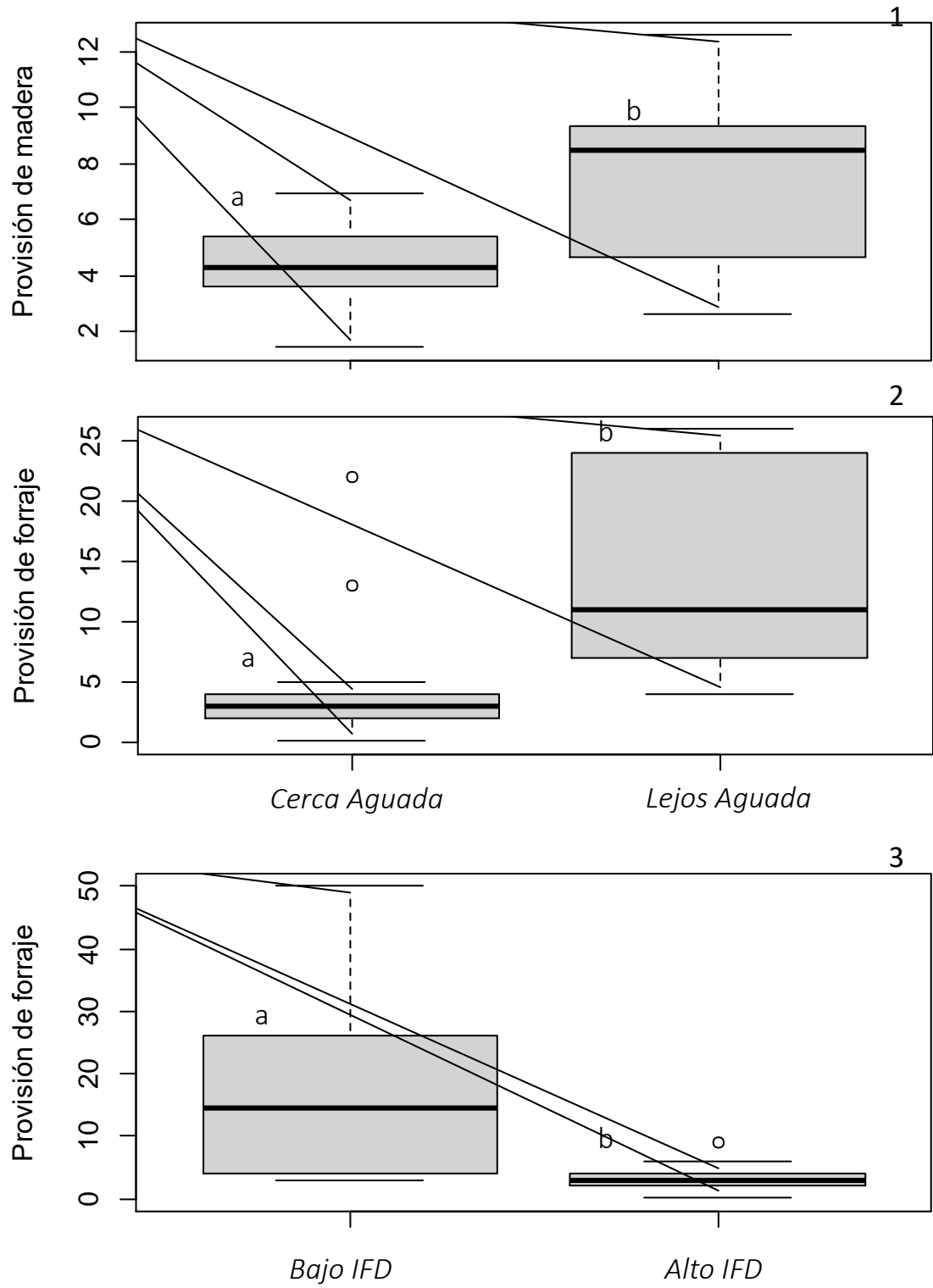


Figura A5.8: Análisis complementario: diagramas de Boxplot para evaluar diferencias entre los 10 valores más altos y los 10 valores más bajos de las variables explicativas Distancia a la aguada e Índice de factor de Disturbio (IFD) y la variable respuesta de provisión. Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$, test Kruskal Wallis).

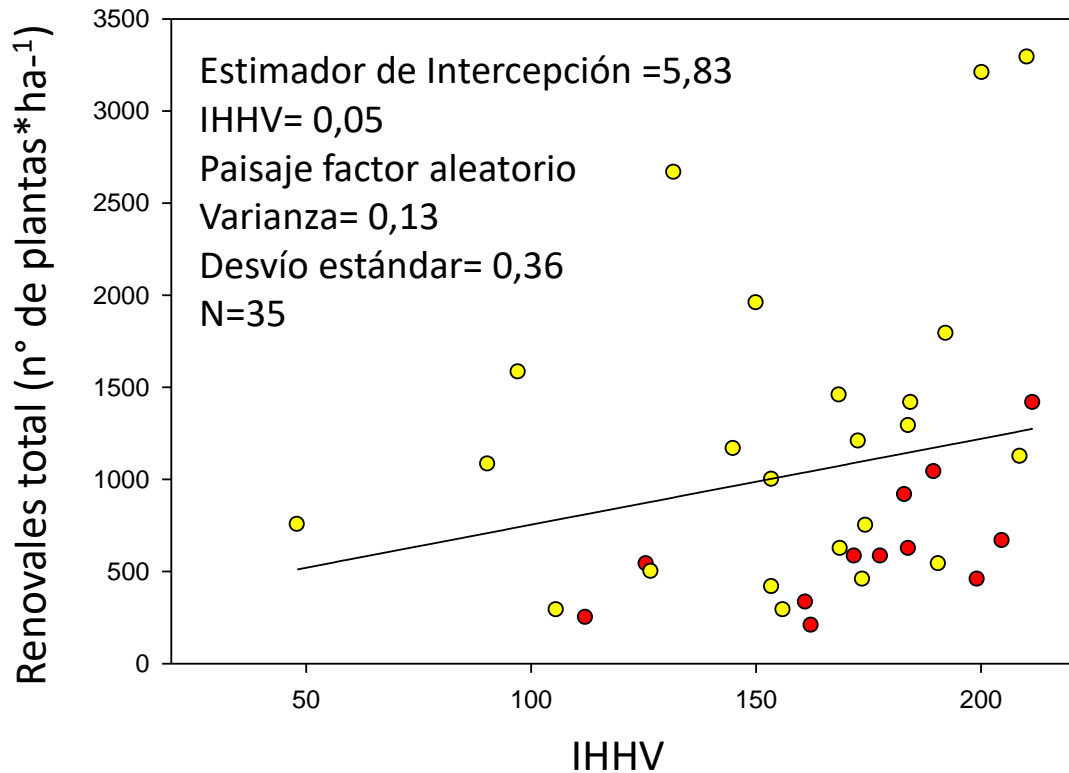


Figura A5.9: Curva de modelo lineal mixto generalizado entre la variable explicativa (eje x) Índice de Heterogeneidad Horizontal (IHHV) y variable respuesta (eje y) Renovales Totales. Los puntos de muestreo están diferenciados por colores según paisaje (factor alatorio): puntos rojos (paisaje este) y puntos amarillos (paisaje oeste).