



**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

**RESILIENCIA DE QUEBRACHALES DEL CHACO HÚMEDO: UMBRALES,
HETEROGENEIDAD Y MICRO-TOPOGRAFÍA**

AUTOR: EUGENIO ALVAREZ ARNESI

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS

**DIRECTOR: IGNACIO MARTÍN BARBERIS
CO- DIRECTOR: DARDO RUBÉN LÓPEZ**

2024

**RESILIENCIA DE QUEBRACHALES DEL CHACO HÚMEDO: UMBRALES,
HETEROGENEIDAD Y MICRO-TOPOGRAFÍA.**

Eugenio Alvarez Arnesi

Licenciado en Recursos Naturales – Universidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en esta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR y los sitios de muestreos detalladas en el cuerpo de la tesis, durante el período comprendido entre abril de 2018 y octubre de 2023, bajo la dirección de Ignacio Martín Barberis y la co-dirección de Dardo Rubén López.

Eugenio Alvarez Arnesi - Tesista

Ignacio M. Barberis - Director

Dardo R. López - Co-Director

Defendida: 30 de Mayo de 2024.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad pública, gratuita y de calidad. Particularmente a la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario y la Secretaría de Posgrado por brindarme el espacio, los cursos de posgrado y la oportunidad de poder realizar el doctorado de manera gratuita y de alta calidad.

A CONICET por otorgarme la beca doctoral y, junto con INTA, por brindar los subsidios para las salidas de campo.

A mis directores Ignacio M. Barberis y Dardo R. López, a quienes admiro profundamente, por darme la posibilidad de hacer la tesis doctoral con ellos, guiarme en todo el proceso e incluirme en sus proyectos de investigación. También por su enorme paciencia, generosidad y acompañamiento durante todo el proceso.

A los Centros Operativos Experimentales “Aldo Emilio Tessio – Las Gamas” y “Santa Felicia”, a la Fundación Las Gamas y todo el personal que los compone, por brindarme hospedaje en todas las campañas de campo y por el apoyo logístico.

A todos los productores y productoras que amablemente me permitieron ingresar a sus campos para poder realizar los muestreos y con los cuales compartimos charlas, conocimientos y experiencias.

A todas y todos los que colaboraron en las largas y calurosas salidas de campo y me tuvieron paciencia: Angi, Juli, Fer, Rodri, Pau San Pedro, Flor, Pau Frasson, Mariu, Marian y Jor. Sin su ayuda no hubiese podido hacer este doctorado.

A Pancho, Luja y Jose por la ayuda y el aguante a la distancia.

A la cátedra de Ecología, ese grupo de personas maravillosas que la conforman o lo hicieron anteriormente, por dejarme ser parte, por compartir el día a día, por el intercambio de ideas, por el apoyo y la colaboración continua.

Un reconocimiento especial a Lu, compañera de vida y novia. Gracias por aguantarme, ayudarme, aconsejarme y alentarme a seguir. Gracias por editar todas las imágenes de la

tesis para que queden hermosas. Hago extensivo este agradecimiento a su (mi) familia que siempre tuvieron palabras de aliento y apoyo hacia mí.

A mi familia, por bancarme en todas mis decisiones y darme los medios y la seguridad de elegir lo que me gusta y me hace feliz. Gracias por el cariño, el apoyo y la paciencia durante todo este proceso.

A mis amigos y amigas de siempre y los más recientes, por apoyarme, tenerme paciencia y ayudar a despejarme y divertirme.

A todos aquellos que me apoyaron e hicieron posible, directa e indirectamente, que pueda terminar el doctorado.

A los evaluadores de la tesis, quienes se tomaron el trabajo de leer detalladamente la misma e hicieron aportes sustanciales para mejorar notablemente el manuscrito.

PRESENTACIONES A CONGRESOS Y PUBLICACIONES

Fenoglio, M. E.; Alvarez Arnesi, E.; San Pedro, P.; Zanczuk, F. A.; Freire, R. M.; Craviotto, M.; Barberis, I. M. "Caracterización de la heterogeneidad vegetal y la productividad a lo largo de un gradiente de degradación de quebrachales de *Schinopsis balansae* Engl. de la Cuña Boscosa santafesina". XXIV Congreso y XLII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe, Argentina. 2022.

Alvarez Arnesi, E.; Fenoglio M.E.; Zanczuk, F. A.; Freire, R. M.; Asmus, J. P.; Craviotto, M.; Frasson, P.; Santi, J.; Tessore, A., López. D. R.; Barberis, I.M. "Degradación estructural de quebrachales por uso antrópico". XXIX Reunión Argentina de Ecología. Tucumán, Argentina. 2021.

Alvarez Arnesi, E., López D. R., Barberis I. M., 2024. Relationship between degradation and the structural-functional complexity of subtropical xerophytic forests in the Argentine Humid Chaco. *Forest Ecology and Management.* 562, 121957.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121957>

ÍNDICE

RESUMEN.....	9
ABSTRACT	11
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	13
1.1 Introducción.....	13
1.1.1 Resiliencia y umbrales de degradación.....	13
1.1.2 Ecosistemas boscosos y sus amenazas	15
1.1.3 Aproximación desde el Modelo de Estados y Transiciones.....	17
1.1.4 Proxies como estimadores de procesos ecológicos	19
1.1.5 Los quebrachales: bosques emblemáticos de la Cuña Boscosa santafesina	20
1.2 Estructura de la tesis.....	23
CAPÍTULO 2: RELACIÓN ENTRE LA DEGRADACIÓN Y LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL-FUNCIONAL DE LOS QUEBRACHALES: UN APOORTE AL ESTUDIO DE LA RESILIENCIA	25
2.1. Introducción.....	25
2.2 Materiales y métodos	28
2.2.1 Área de estudio y diseño de muestreo	28
2.2.2 Procesamiento de datos	32
2.2.3 Análisis estadísticos.....	34
2.4. Resultados	37
2.4.1 Agrupamiento y clasificación de los sitios	37
2.4.2 Influencia de la degradación estructural sobre la complejidad espacial de la vegetación del quebrachal	38
2.4.3 Influencia de la degradación estructural sobre los proxies funcionales y variables lentas del quebrachal.....	38
2.5. Discusión.....	42
2.5.1 Agrupamiento de los sitios según complejidad estructural	42
2.5.2 Relación entre la degradación estructural y la heterogeneidad de la vegetación .	42
2.5.3 Influencia de la degradación estructural sobre las funciones ecológicas y las variables lentas.....	43
2.5.4 Conclusiones	47
CAPÍTULO 3: CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS DEL QUEBRACHAL ASOCIADO AL GRADIENTE DE DEGRADACIÓN	48
3.1 Introducción.....	48
3.2 Materiales y métodos	51
3.2.1 Datos utilizados.....	51

3.2.2 Análisis estadísticos.....	51
3.3 Resultados	55
3.3.1 Caracterización composicional de los grupos estructurales y su relación con la heterogeneidad y la degradación estructural de la vegetación.....	55
3.3.2 Análisis comparativo de la composición de especies leñosas entre grupos de sitios y su relación con la degradación estructural del quebrachal	58
3.4 Discusión.....	62
3.4.1 Caracterización de la composición de especies leñosas de los grupos estructurales y su relación con la heterogeneidad y la degradación estructural de la vegetación.....	62
3.4.2 Análisis comparativo de la composición de especies entre grupos de sitios y su relación con la degradación estructural del quebrachal.....	64
3.4.3 Conclusiones	66
CAPÍTULO 4: HETEROGENEIDAD TOPOGRÁFICA DE LOS QUEBRACHALES Y SU RELACIÓN CON LA DEGRADACIÓN Y LA HETEROGENEIDAD DE LA VEGETACIÓN ...	68
4.1 Introducción.....	68
4.2 Materiales y métodos	71
4.2.1 Área de estudio.....	71
4.2.2 Diseño de muestreo.....	71
4.2.3 Procesamiento de los datos.....	73
4.2.4 Análisis estadísticos.....	74
4.3 Resultados	79
4.3.1 Escalas espaciales de variación de la altura topográfica, heterogeneidad microtopográfica y su relación con la degradación estructural.....	79
4.3.2 Relaciones entre la heterogeneidad topográfica y las variables estructurales y proxies funcionales de la vegetación del quebrachal	81
4.4 Discusión.....	86
4.4.1 Escalas espaciales de variación de la altura topográfica, heterogeneidad microtopográfica y su relación con la degradación estructural.....	86
4.4.2 Relaciones entre la heterogeneidad topográfica y las variables estructurales y proxies funcionales de la vegetación del quebrachal	89
4.4.3 Conclusiones	93
CAPÍTULO V: SÍNTESIS Y DISCUSIÓN GENERAL.....	94
BIBLIOGRAFÍA.....	102
ANEXO I.....	128
ANEXO II.....	138

ABREVIATURAS

- COS₁₀**: Carbono Orgánico del Suelo de 0 a 10 cm de profundidad del suelo
- COS₃₀**: Carbono Orgánico del Suelo de 10 a 30 cm de profundidad del suelo
- COS₀₋₃₀**: Carbono Orgánico del Suelo de 0 a 30 cm de profundidad del suelo
- CV|P|**: Coeficiente de variación del valor absoluto de las pendientes de los tramos
- CVI**: Coeficiente de variación del largo de los tramos
- cvNDVI**: Coeficiente de variación del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada
- CVt**: Coeficiente de variación de la altura topográfica
- D**: Diferencia de especies
- DAP**: Diámetro de la altura del pecho
- HEFina**: Heterogeneidad micro-topográfica a Escala Fina
- HEGruesa**: Heterogeneidad micro-topográfica a Escala Gruesa
- IDE**: Índice de Degradación Estructural
- IHH**: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la vegetación
- IHT**: Índice de Heterogeneidad Topográfica
- IHV**: Índice de Heterogeneidad Vertical de la vegetación
- MET**: Modelo de Estados y Transiciones
- MEFET**: Modelo Estructural-Funcional de Estados y Transiciones
- NDVI**: Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI por sus siglas en inglés)
- PCA**: Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés)
- PCoA**: Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés)
- R**: Reemplazo de especies
- S**: Similitud de especies

RESUMEN

Globalmente, los bosques se encuentran gravemente comprometidos por el cambio en el uso del suelo y la degradación antrópica. La homogeneización estructural biótica y ambiental de estos ecosistemas, conlleva la pérdida de procesos que sustentan su funcionalidad y determinan las contribuciones de la naturaleza a las personas. La resiliencia es una propiedad clave que expresa la capacidad de un ecosistema de tolerar, recuperarse y/o adaptarse a los disturbios sin cambiar drásticamente su estructura ni sus funciones ecológicas. Una vez excedida esta capacidad, más allá de un umbral límite, se pierde la resiliencia y se produce la degradación del ecosistema. En esta tesis se propuso entender y describir la resiliencia de los quebrachales de *Schinopsis balansae*, bosques xerofíticos subtropicales del Chaco Húmedo de Argentina, reconocidos por su gran valor ambiental y socioeconómico, pero también gravemente amenazados por las actividades antrópicas que se llevan a cabo. Para ello, se analizó la problemática desde el enfoque del Modelo Estructural-Funcional de Estados y Transiciones (MEFET), que provee un marco conceptual para abordar la resiliencia y la identificación de umbrales de degradación. En este sentido, se buscó comprender cómo la degradación estructural del quebrachal afectó la heterogeneidad de la vegetación, los procesos ecológicos claves (a), la composición de especies (b) y la heterogeneidad del micro-relieve (c). Para ello, se seleccionaron 25 sitios bajo distintas historias de uso que representaran un gradiente de degradación de estos bosques. En cada uno de ellos, se midieron características estructurales de la vegetación y del suelo que describieran la fisonomía, la composición de especies y que estimaran procesos ecosistémicos. Para sintetizar la degradación se construyó un Índice de Degradación Estructural. Además, en un conjunto de 12 sitios se midió la micro-topografía y se cuantificó su heterogeneidad.

Para identificar posibles estados alternativos de quebrachales se aplicaron técnicas estadísticas de ordenamiento y clasificación a un conjunto de variables de la vegetación y del suelo. Además, para analizar la respuesta de la heterogeneidad de la vegetación y los proxies de funciones ecosistémicas a la degradación estructural del quebrachal e identificar los umbrales asociados, se realizaron modelos lineales (generalizados) y segmentados. Los resultados encontrados indicaron la presencia de al menos dos grupos de sitios. También se observó que la heterogeneidad de la vegetación y los procesos ecológicos se asociaron negativamente con la degradación estructural del quebrachal y se encontraron puntos de quiebre y respuestas no lineales (cuadráticas) entre los grupos de sitios.

Para analizar la influencia de la degradación sobre la composición de especies leñosas de estos bosques y teniendo en cuenta los grupos estructurales de sitios antes mencionados, se realizaron comparaciones de a pares de sitios entre todos los sitios para calcular los

coeficientes de diversidad beta, anidamiento y concordancia intra e inter-grupos estructurales. Los resultados indicaron que la diversidad biológica estuvo negativamente asociada a la degradación del quebrachal reflejada por un aumento en la diversidad beta entre grupos estructurales y un proceso de divergencia entre sitios degradados, posiblemente como resultado del impacto diferencial de las distintas actividades antrópicas.

Finalmente, a partir de la cuantificación del micro-relieve, se construyó un Índice de Heterogeneidad Topográfica para sintetizar su variación. Se contrastó este índice con el Índice de Degradación Estructural para analizar el impacto de la degradación antrópica sobre la micro-topografía, y también con las variables estructurales-funcionales de la vegetación para conocer la relación entre la variabilidad del micro-relieve y la vegetación. Los resultados obtenidos muestran que la heterogeneidad micro-topográfica se podría desglosar en una escala fina y una gruesa. También se observó que la heterogeneidad de la micro-topografía influye en la distribución de la vegetación en el espacio y en procesos ecológicos claves. Sin embargo, la degradación antrópica en combinación con factores abióticos naturales, como las inundaciones, podrían afectar negativamente la heterogeneidad micro-topográfica.

Esta tesis propone un acercamiento al estudio de la resiliencia de los quebrachales, con resultados que muestran la homogenización estructural de la vegetación y del micro-relieve, la disminución de procesos ecológicos y la simplificación biótica y abiótica, debido a la degradación por actividades antrópicas, en un lugar donde existe un vacío notable de información al respecto. La metodología utilizada permitió identificar puntos de quiebre estructurales en el proceso de degradación de los bosques, tanto de la vegetación como de heterogeneidad micro-topográfica. Además, se propusieron herramientas analíticas que complementan el enfoque del MEFET y juntos posibilitaron elaborar y discutir un modelo hipotético de estados y transiciones para los quebrachales, con umbrales entre ellos. En un contexto de cambio climático global y rápidas alteraciones inducidas por el ser humano, abordar la resiliencia de ecosistemas boscosos desde una perspectiva estructural funcional constituye un enfoque novedoso para su manejo y conservación.

Palabras claves: Bosques, Degradación, Heterogeneidad, Procesos ecosistémicos, Quebrachales, Resiliencia, Umbrales.

ABSTRACT

The resilience of quebrachales in the Humid Chaco: thresholds, heterogeneity, and micro-topography. Forests are severely compromised by land use changes and anthropogenic degradation. Forests' structural, biotic, and abiotic homogenization lead to the loss of ecosystem processes that sustain their functionality and determine their contributions to people. Resilience is a key property that expresses the capacity of an ecosystem to tolerate, recover, and/or adapt to disturbances without changing its structure or ecological functions. Once this capacity is exceeded beyond a threshold, resilience is lost, and degradation occurs. The Structural-Functional State and Transition Models (SFSTM) provide a conceptual framework to address ecosystem resilience and the identification of degradation thresholds. In this work, I described and quantified forest structural degradation and its effect on vegetation and micro-topographic heterogeneity, proxies of ecological processes, and species composition of the quebrachales, a threatened xerophytic subtropical forest of great environmental and socio-economic value in the Humid Chaco of Argentina. For this purpose, I selected 25 forest sites differing in their land use histories and sampled vegetation and soil. I constructed a Structural Degradation Index (SDI) based on a set of structural variables and ordered and classified the sites into two structural groups using multivariate techniques. In addition, I quantified the micro-topography heterogeneity in a subset of 12 sites. I performed linear and segmented models to analyze the responses of vegetation and micro-topography heterogeneities and proxies of ecosystem process to structural degradation and to identify thresholds. In addition, I analyzed species composition based on the comparison of the coefficients of beta diversity, nesting, and concordance between sites, and contrasted them against the SDI. The structural degradation of the quebrachal was negatively related to vegetation heterogeneity and ecological processes, and there were breakpoints between structural groups. Biological diversity was negatively related to degradation, since beta diversity increased between structural groups, and species divergence increased between degraded sites due to the differential impact of anthropogenic activities. Finally, micro-topography heterogeneity was also negatively related to degradation, and a breakpoint was identified too. This work shows a clear approach to analyze the resilience of subtropical xerophytic forests with concrete results on vegetation structure and micro-topographic homogenization, decrease of ecological processes, and biotic simplification due to anthropogenic degradation of these ecosystems. In the context of global climate change and rapid human-induced alterations, addressing forest ecosystem resilience from a structural and functional perspective could be a novel approach to its sustainable management.

Keywords: Degradation, Ecosystem Processes, Forest, Heterogeneity, Quebrachales, Resilience, Thresholds.



CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Introducción

1.1.1 Resiliencia y umbrales de degradación

El concepto de resiliencia en ecología fue abordado por primera vez por Holling (1973), quien la describió como una propiedad de los sistemas (e.g. ecosistemas) de tolerar los cambios producidos por los disturbios y mantener las relaciones entre las poblaciones y las variables de estado. En su descripción marcó una clara diferencia con el concepto de estabilidad, entendiendo por ésta a la habilidad de los sistemas de volver o recuperarse a su estado previo, una vez finalizado el disturbio. En esta diferenciación resalta que la resiliencia tiene en cuenta más de un estado de equilibrio al que puede desplazarse un sistema (i.e. cuencas o dominios de atracción), mientras que la estabilidad sólo consideraría uno.

Con el tiempo han surgido diferentes interpretaciones del concepto de resiliencia, incluso dentro de la disciplina de la ecología. Actualmente se reconocen en sentido amplio tres tipos de resiliencia: ingenieril, ecológica y socio-ecológica (Gunderson, 2000; Hodgson et al., 2015; Nikinmaa et al., 2020; Van Meerbeek et al., 2021). La resiliencia ingenieril está definida como la velocidad o el tiempo requerido por un ecosistema para volver al equilibrio o al estado estable previo al disturbio una vez finalizado el mismo, es decir, que sólo existe un

único estado estable (Pimm, 1984). Este concepto está muy relacionado al de estabilidad, mencionado más arriba (Holling, 1996). La resiliencia ecológica, en cambio, está basada en el concepto original propuesto por Holling (1973), en el que se reconocen múltiples estados estables alternativos, y se define como la magnitud o cantidad de disturbio que puede tolerar un ecosistema antes de cambiar su estructura y procesos que lo conduzcan hacia otro estado alternativo. Finalmente, la resiliencia socio-ecológica es un término holístico, que toma como base la resiliencia ecológica, acopla los sistemas naturales y sociales y se focaliza en la capacidad adaptativa de los ecosistemas. En este sentido se la define como la capacidad de un ecosistema de cambiar, reorganizarse y adaptarse mientras enfrenta el (o los) disturbio(s) (Gunderson y Holling, 2002; Folke, 2006; Walker, 2020). Los tres términos son ampliamente utilizados tanto por separado como en sentido amplio, de hecho, algunos autores proponen unificar o considerar todos los conceptos a la hora de abordar la resiliencia (Hodgson et al., 2015; Capdevila et al., 2021; Van Meerbeek, 2021; Zampieri, 2021). Para el desarrollo de esta tesis se abordó la resiliencia ecológica en sentido amplio.

El reconocimiento de múltiples estados estables alternativos y la existencia de dinámicas no lineales entre ellos en un ecosistema tiene implícita la existencia de umbrales bióticos y/o abióticos (May, 1977; Folke, 2004; Briske et al., 2005; Bestelmeyer, 2006; Andersen et al., 2009). Los cambios suficientemente grandes y abruptos, capaces de alterar irreversiblemente la estructura y la composición de especies del ecosistema (i.e. en cada estado), desencadenan la pérdida de procesos que sostienen el funcionamiento del mismo (López et al., 2011; Morales-Barquero et al., 2014). Estos cambios abruptos suelen ser multicausales, usualmente relacionados con eventos externos al ecosistema (e.g. eventos climáticos o antrópicos), aunque también pueden estar originados por dinámicas internas del mismo (Andersen et al., 2009). Estos puntos de inflexión a partir de los cuales se pierde la resiliencia (o disminuye significativamente) del ecosistema en su estado original (o actual) y que conduce a la degradación del mismo hacia estados alternativos, se denominan umbrales, y constituyen un elemento clave en el estudio de la resiliencia (Suding y Hobbs, 2009a; Briske et al., 2010; Standish et al., 2014; Bestelmeyer et al., 2017).

Medir la resiliencia no es sencillo y su cuantificación se ha abordado de diversas maneras (Carpenter et al., 2001; Scheffer et al., 2015; Zampieri, 2021). Para ello, la identificación de umbrales constituye una pieza fundamental consensuada por diversos autores para hacerlo (Suding y Hobbs, 2009a; Clements et al., 2010; Standish et al., 2014). Entre los ecosistemas más estudiados desde el punto de vista de su resiliencia se encuentran los bosques, y las variables utilizadas para abordar su estudio son múltiples, entre las que se destacan las que describen su estructura (cobertura de la vegetación, densidad de árboles,

biomasa) y la diversidad (riqueza, composición de especies) de los mismos (Nikinmaa et al., 2020). A este conjunto de variables podrían sumarse las relacionadas con procesos ecosistémicos como la tasa y/o capacidad de regeneración de especies clave, la productividad primaria neta, la fijación de dióxido de carbono y la regulación de los ciclos biogeoquímicos en general (Washington-Allen et al., 2008; López et al., 2011, 2013; Mora y Lázaro, 2013; Ghazoul et al., 2015; Peri et al., 2017; Zampieri, 2021).

La heterogeneidad ambiental, en tiempo y espacio, también es un componente clave de la resiliencia de los ecosistemas (Holling, 1973). La variabilidad de los factores abióticos introduce heterogeneidad ambiental sobre la cual se desarrollan las comunidades vegetales. Entre los factores abióticos más influyentes de un ecosistema, se encuentra la geodiversidad, es decir la heterogeneidad abiótica de la superficie y subsuperficie del suelo, ya que influye directa e indirectamente sobre la diversidad de especies, la estructura de la vegetación y numerosos procesos ecosistémicos. La heterogeneidad geomorfológica, particularmente la variabilidad topográfica, ha sido ampliamente reportada como el factor abiótico que modifica las condiciones ambientales del ecosistema y por lo tanto las especies que crecen en el mismo (Stover y Henry, 2018; Vernham et al., 2023).

1.1.2 Ecosistemas boscosos y sus amenazas

Los ecosistemas boscosos han sido reconocidos históricamente por su importancia en la provisión de bienes y servicios, aunque existe una preocupación global por su creciente degradación (FAO, 2020; Global Forest Watch, 2020). Actualmente la superficie de bosques a nivel global se encuentra gravemente comprometida por el cambio en el uso del suelo y la degradación antrópica (Hansen et al., 2013; Watson et al., 2018; FAO, 2020). Las causas de la degradación son múltiples, entre ellas, los incendios forestales, la sobre extracción de materia prima y la deforestación por el avance de la frontera agropecuaria o la urbanización (Hosonuma et al., 2012; Global Forest Watch, 2020). Además, estas causas no son independientes entre sí, sino que actúan en conjunto. Por ejemplo, los incendios forestales eliminan grandes superficies de bosques, que luego son utilizadas para la ganadería, la agricultura o la urbanización. Desde 2001 hasta el 2020 se han perdido 411 millones de hectáreas (Mha) de bosques en todo el mundo (Global Forest Watch, 2020). A pesar de que la tasa de pérdida de superficie boscosa mundial ha disminuido de 7,8 Mha por año en el período 1990-2000 a 4,7 Mha por año en el período 2010-2020, Sudamérica aún tiene la segunda tasa de deforestación más alta del mundo con aproximadamente 2,6 Mha por año (FAO, 2020).

La falta de consenso sobre la definición de “bosque” ha llevado a diferentes interpretaciones sobre su manejo y formas de cuantificarlos, y por lo tanto, ha dificultado la implementación de políticas correctas para su uso y conservación (Sasaki y Putz, 2009). A lo largo de la historia el enfoque adoptado para la definición de bosque ha ido cambiando, influenciado por el contexto sociopolítico del momento histórico (Putz y Redford, 2010; Chazdon et al., 2016). Inicialmente predominó el enfoque puesto en el manejo para la provisión de madera (FAO 1948). Con el tiempo, éste fue mutando hacia el manejo asociado a la conservación de los bosques y su importancia en la mitigación del cambio climático (UNFCCC, 2002). Actualmente, a este enfoque se le suma la percepción de los bosques como sistemas adaptativos complejos íntimamente relacionados con la sociedad (Chapin et al., 2010; Messier et al., 2015). Lejos de buscar una definición de bosque que englobe los distintos enfoques, éstos deben coexistir y utilizarse según el objetivo de manejo específico y el contexto sociopolítico (Chazdon et al., 2016; Martínez Pastur et al., 2023).

En Argentina, la Ley N° 26331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos, sancionada en 2007, define a los bosques como “*ecosistemas forestales naturales compuestos predominantemente por especies arbóreas nativas maduras, con diversas especies de flora y fauna asociadas, en conjunto con el medio que las rodea - suelo, subsuelo, atmósfera, clima, recursos hídricos - , conformando una trama interdependiente con características propias y múltiples funciones; que en su estado natural le otorgan al sistema una condición de equilibrio dinámico y que brinda diversos servicios ambientales a la sociedad, además de los diversos recursos naturales con posibilidad de utilización económica*”. Esta definición incluye tanto a los bosques primarios (o maduros) y bosques de origen secundario (i.e. luego de un disturbio, y/o con uso y manejo antrópico, o con restauración antrópica). Sin embargo, esta definición carece de algunos elementos importantes como la dinámica de los bosques, la extensión mínima del parche boscoso, el paisaje circundante, grado de alteración de sus componentes, entre otros, que la vuelven difusa e inconsistente (Martínez Pastur et al., 2023). En este sentido, Martínez Pastur et al. (2023) proponen una definición de bosque nativo para Argentina más completa: “*Son aquellos ecosistemas naturales o seminaturales dominados por árboles de especies nativas, pudiendo presentar diferentes grados de alteración (natural o antrópica), y que cumplen con los siguientes requisitos: a) una cobertura de árboles y otros componentes no arbóreos dentro del rodal que generan su influencia en el dosel (e.g., palmeras, lianas, epífitas) no menor al 20% durante el período de mayor actividad biológica de la temporada de crecimiento, debiendo provenir en su mayoría de componentes vivos arbóreos; b) una superficie de parche mayor a 0,5 ha de ocupación continua distante a <500 m del siguiente parche o masa de bosque nativo;*

c) una cobertura de bosque nativo >5% en el paisaje circundante (un área de 2 km de radio para cada parche considerado), y d) que en el caso que se encuentren bajo usos productivos, existan usos forestales (madereros o de productos forestales no madereros) a lo largo de su ciclo de vida”

La degradación de los bosques es otro concepto con múltiples interpretaciones, difícil de definir y, por lo tanto, de cuantificar (Sasaki y Putz, 2009; Thompson et al., 2013; Morales-Barquero et al., 2014; Ghazoul et al., 2015). Entre los motivos que dificultan el uso de una definición común se destacan las diferentes perspectivas y objetivos de manejo por parte de los actores sociales involucrados en el uso de los bosques y relacionado con esto, cada definición hace énfasis en una o unas pocas propiedades de interés. Estas propiedades deben abarcar aspectos estructurales y funcionales de la vegetación, tales como la productividad, la diversidad biológica, la presencia de disturbios, almacenamiento y stock de carbono y funciones “protectoras” (e.g. asociadas a propiedades del suelo) (Thompson et al., 2013). A pesar de las diferencias, en la mayoría de las definiciones se propone identificar i) indicadores para medir esas propiedades y ii) un sitio de bosque como punto de comparación (i.e. de referencia) que permita la contrastación de las mismas y la posibilidad de establecer umbrales de degradación (Morales-Barquero et al., 2014, Gobby et al., 2022). Una definición en sentido amplio propuesta por la FAO (2000), es que la degradación forestal abarca los cambios que afectan negativamente su estructura y función y, por lo tanto, disminuyen la provisión de bienes y servicios a las personas. En esta tesis, se aborda la degradación estructural basada en la pérdida de atributos estructurales (e.g. fisonomía y composición de especies leñosas) que desencadena la pérdida de funciones ecosistémicas y variables de estado claves (i.e. variables lentas o controladoras). Cuando el proceso de degradación afecta estas variables, el ecosistema pierde o disminuye significativamente la resiliencia hacia el estado de bosque (anterior u original), aunque hayan finalizado los disturbios antrópicos y/o naturales que desencadenaron su degradación (Ghazoul et al., 2015; Vásquez-Grandón et al., 2018; Falk et al., 2022).

1.1.3 Aproximación desde el Modelo de Estados y Transiciones

La resiliencia y la degradación se han convertido en puntos focales en el desarrollo y aplicación de Modelos de Estados y Transiciones (METs) (Westoby et al., 1989; Bestelmeyer et al., 2009, 2017). Este modelo propone un marco teórico y metodológico para abordar el manejo sustentable de los ecosistemas en general. El mismo considera que los ecosistemas de un paisaje se pueden clasificar en *Sitios Ecológicos*. Cada *Sitio Ecológico* corresponde a una unidad ambiental en el paisaje y posee condiciones abióticas particulares (e.g. clima,

geomorfología y tipo de suelo), que interactúan con la biota (y su dinámica), y determinan un *estado de referencia* (o potencial) y múltiples *estados alternativos* (asociados al uso antrópico en interacción con el ambiente), con una dinámica de cambios entre ellos, denominados transiciones (de degradación o de restauración) (Bestelmeyer et al., 2017). La respuesta a los factores de disturbios naturales (e.g. inundaciones, incendios) y/o antrópicos (e.g. ganadería, deforestación, etc.), así como la regeneración y otros procesos que afectan a cada estado, forman parte de la dinámica del ecosistema del Sitio Ecológico (López et al., 2011; Bestelmeyer et al., 2017). A su vez, dentro de cada estado, es posible identificar una o más comunidades vegetales, denominadas *fases*, en donde también existe una dinámica de cambios en la vegetación. Los cambios entre fases de un mismo estado son temporales y reversibles “naturalmente” (e.g. sin aporte antrópico de materia y energía) y corresponden a modificaciones menores, relacionadas principalmente con la vegetación (i.e. el estado mantiene su resiliencia). Mientras que los cambios entre estados implican transformaciones más profundas, tanto de la vegetación (e.g. cambios en la fisonomía, extinción local de especies o falta de semilleros) como de los factores abióticos (e.g. pérdida de suelo). Estas últimas conducen a la disminución o pérdida de resiliencia de un estado original y la superación de uno o más umbrales y, por lo tanto, las transiciones entre estados suelen ser irreversibles o difícilmente reversibles sin intervención antrópica (Bestelmeyer et al., 2017). A partir de este modelo se han propuesto distintos enfoques para evaluar la ocurrencia de estados, transiciones y umbrales, y formas de cuantificarlos.

El Modelo Estructural – Funcional de Estados y Transiciones (MEFETs) constituye uno de los enfoques y evalúa las variaciones funcionales del ecosistema (e.g. procesos), a partir de cambios estructurales en el mismo (e.g. vegetación y suelo) (Tabla A.3) (López et al., 2011, 2013). La aplicación de este modelo en un determinado Sitio Ecológico requiere la identificación de sus diferentes estados (de referencia y alternativos), su descripción y evaluación a campo, la contrastación de los mecanismos de transición o desencadenantes de cambios entre ellos y la determinación de umbrales (Bestelmeyer et al., 2009, 2017). Este modelo puede complementarse con otros enfoques utilizados en el marco teórico de estados alternativos, cruce de umbrales y resiliencia. Dos de estos enfoques son el uso de variables de respuesta ‘rápidas’ y ‘lentas’ (ya sea estructurales o funcionales) (Walker et al., 2012), y variables asociadas con la diversidad funcional como fuente de resiliencia (Lipoma et al., 2021). Las variables ‘rápidas’ son aquellas cuya respuesta a los cambios externos ocurren en un breve período de tiempo (e.g. productividad primaria o cobertura de especies herbáceas), mientras que las ‘lentas’ poseen una respuesta evidente en largos períodos de tiempo y, en general, poseen un efecto de control sobre las variables ‘rápidas’ (e.g. propiedades edáficas

como el stock de carbono y la estructura del suelo). Por lo tanto, las variables lentas, debido a que poseen una lenta recuperación en el sistema, son variables indicadoras de cambios de estado (Tabla A.3) (Walker et al., 2012; Briske et al., 2017). Por otra parte, la biodiversidad y composición de especies son utilizadas como indicadoras del proceso de degradación, ya que su pérdida puede afectar el funcionamiento del ecosistema o su capacidad de recuperarse luego del disturbio (Lipoma et al., 2021). Estos enfoques son útiles para abordar el estudio de la resiliencia desde diferentes puntos de vista, por eso, en esta tesis se utilizarán estos tres enfoques para su aplicación en el estudio de los quebrachales (Tabla A.3).

Los ecosistemas boscosos, sin embargo, representan un desafío al momento de estudiar su resiliencia debido principalmente a la lentitud en los tiempos de respuesta a los cambios (Seidl y Turner, 2022). Actualmente, las transformaciones de los ecosistemas producidas por el ser humano son precipitadas y drásticas, por lo que es necesario realizar estudios que permitan obtener resultados en cortos períodos de tiempos. Una alternativa a este problema es el reemplazo del tiempo por el espacio y el uso de gradientes de degradación como enfoque indirecto (Pickett, 1989; Walker et al., 2010; Cavallero et al., 2015). Estos gradientes permiten recrear el proceso de degradación y evaluar la relación entre la degradación estructural con los patrones espaciales y los procesos ecosistémicos claves. De forma complementaria, desde un punto de vista metodológico (estadístico), el uso de regresiones segmentadas permite identificar y cuantificar la posible ocurrencia de puntos de quiebre a lo largo de ese gradiente de degradación.

1.1.4 Proxies como estimadores de procesos ecológicos

Los procesos ecológicos regulan el funcionamiento de los ecosistemas y su comprensión es muy importante para abordar la resiliencia de los mismos, sin embargo, su medición es compleja y requieren, en general, largos períodos de tiempo (Bailey et al., 2017). A cambio, suelen utilizarse variables proxies, que son estimadores relativamente fáciles de medir (e.g. variables estructurales) que representan el funcionamiento de estos procesos. En las ciencias biológicas han sido ampliamente utilizados, por ejemplo, para estimar eventos históricos imposibles de medir en el presente o para estimar mediciones directas que conllevan mucho tiempo y/o sean costosas (Briske et al., 2005, 2006; Bailey et al., 2017). Existen numerosos ejemplos en la literatura que avalan el uso de estas variables. Métricas obtenidas a partir de sensores remotos se han utilizado para estimar la productividad primaria, la provisión de agua, la erosión de suelo, etc. (de Araujo Barbosa et al., 2015). La utilización de variables estructurales medidas a campo como proxies también es un recurso válido, por ejemplo, el número de renovales de especies leñosas en diferentes clases de tamaño como proxy del

proceso de regeneración (Cavallero et al., 2018; Alaggia et al., 2020). Bajo la misma lógica, podrían incluirse el stock de carbono orgánico del suelo (COS) como indicador del secuestro y almacenamiento de carbono (Stockmann et al., 2013; Wiesmeier et al., 2019; Peri et al., 2024) y la diversidad de especies leñosas como medida de la diversidad funcional del ecosistema boscoso (Cardinale et al., 2012).

Se debe dejar en claro que estas variables proxies no reemplazan directamente los procesos ecológicos, y su utilización debe considerar también sus limitaciones para no caer en una simplificación de los procesos (y de la realidad). Siempre que se tenga la posibilidad de medir estos últimos, debería optarse por esta decisión ya que reflejan el funcionamiento ecosistémico de una forma más precisa.

1.1.5 Los quebrachales: bosques emblemáticos de la Cuña Boscosa santafesina

La región del Gran Chaco es una gran llanura de unos 1000000 km², la mayor parte de la cual se encuentra en el centro norte de Argentina y el resto ocupa el noroeste de Paraguay, una pequeña superficie del sur de Brasil y el sureste de Bolivia. Esta vasta región se divide en dos ecorregiones: Chaco Seco en el oeste y Chaco Húmedo en el este (Figura 1.1 a). En Argentina, ambas ecorregiones presentan una marcada estacionalidad con inviernos secos y fríos y veranos húmedos y calientes. Probablemente el gradiente de precipitaciones Este – Oeste es el factor ambiental que más afecta a las comunidades vegetales entre el Chaco Seco y el Húmedo, oscilando entre 1300 mm en el este y menos de 500 mm en la parte suroeste (Prado, 1993). A pesar de ello, su vegetación presenta numerosas similitudes. A grandes rasgos, en ambas ecorregiones predomina la fisonomía de bosque dominado por especies del género *Schinopsis*, pero las sabanas también son comunes (Prado, 1993). Varios géneros leñosos, como *Neltuma*, *Vachellia*, *Celtis*, *Schinus*, y *Aspidosperma*, están presentes en ambas ecorregiones del Chaco, con muchas especies en común.

En Argentina, el Chaco Húmedo posee una extensión de, aproximadamente, 170000 km² y ocupa la mitad oriental de las provincias de Formosa y Chaco y el norte de la provincia de Santa Fe (Figura 1.1 b) (Morello et al., 2012). La Cuña Boscosa santafesina es la porción más austral de esta ecorregión y se ubica entre el valle del río Paraná (al este) y los Bajos Submeridionales (al oeste) (Figura 1.1 b). El clima es templado húmedo a cálido, con una temperatura media anual de 20 °C y una precipitación media anual de 1000 mm distribuida principalmente en los meses estivales. Los suelos son halohidromórficos, predominantemente del orden Alfisoles, suborden natracualf típicos o álbicos (Morrás, 2017; Moretti et al., 2019).

Esta región está atravesada por numerosos cuerpos de agua (esteros y arroyos) que generan variaciones macro-topográficas a nivel de paisaje. Particularmente, se establece un

gradiente de elevación topográfica desde los cuerpos de agua hacia la periferia que determina variaciones en la humedad y salinidad del suelo, lo que en última instancia influye en la distribución de las comunidades vegetales de esta región (Lewis, 1991). En los esteros o depresiones se forman comunidades de especies herbáceas higrófilas, mientras que en un nivel más alto del gradiente se desarrollan los algarrobales de *Neltuma nigra* var. *ragonesei* (Griseb.) C.E. Hughes & G.P. Lewis y en algunos casos es notable la formación de sabanas de palmeras de *Copernicia alba* Morong. Más arriba, a elevaciones intermedias, se ubican los quebrachales de *Schinopsis balansae* Engl. (quebracho colorado chaqueño) y finalmente, en lo más alto del gradiente de elevación se establecen los bosques “fuertes” o densos mixtos (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991; Lewis et al., 1994).

Los quebrachales son bosques xerofíticos, con una gran heterogeneidad fisonómica (Barberis et al., 1998, 2002). El origen de la misma está dado por la interacción entre el régimen de los factores de disturbio (e.g. el fuego o el pastoreo), una marcada variabilidad topográfica generada por la erosión hídrica (inundaciones) y la presencia de grandes hormigueros de la hormiga cortadora (*Atta vollenweideri* Forel). En conjunto, producen una zonación del micro-relieve que alterna entre zonas altas y bajas de variada superficie (Morello y Adámoli 1974; Barberis et al., 2005). Las zonas más elevadas poseen un buen drenaje y se caracterizan por la formación de parches boscosos con alta densidad de individuos leñosos de cobertura continua y con tres estratos de vegetación marcados. El estrato superior o arbóreo posee especies de variada altura (entre los ocho y los 12 metros), entre ellas el quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) como especie dominante fisonómica, asociado a quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht.), guaraniná (*Sideroxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T.D. Penn.), guayacán (*Libidibia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart), guayabo colorado (*Myrcianthes cisplatensis* (Cambess.) O. Berg), algarrobos (*Neltuma* spp), garabato (*Senegalia praecox* Griseb.), entre otros. El estrato medio se compone de especies más bajas (entre dos y siete metros), típicamente arbustos como el tala negro (*Achatocarpus praecox* Griseb), el moradillo (*Schinus fasciculatus* (Griseb.) I.M. Johnst.), el tala (*Celtis pallida* Torr.), el sacha poroto (*Cynophalla retusa* (Griseb.) X. Cornejo & H.H Iltis), el tala de burro (*Lycium boerhaviaefolium* L. f.), el tala salado (*Maytenus vitis-idaea* Griseb.), *Coccoloba argentinensis* Speg. y otros arbustos (Ragonese y Covas, 1940; Lewis y Pire, 1981; Lewis et al., 1997). El estrato herbáceo está dominado por las bromelias espinosas *Bromelia serra* Griseb. y *Aechmea distichantha* Lem. (Marino y Pensiero, 2003; Barberis et al., 2005), pudiendo encontrarse también hierbas como *Austroeupeatorium* spp., o diversidad de gramíneas. Las zonas más bajas poseen un drenaje deficiente, se inundan temporalmente en la época estival y se caracterizan por tener una baja densidad de especies

leñosas (generalmente un solo estrato) y un estrato herbáceo continuo, similar a la fisonomía de una sabana. Las especies leñosas que se desarrollan en estas condiciones son el quebracho colorado, el algarrobo y el chañar (*Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart). Las especies herbáceas están mejor adaptadas a esas condiciones de humedad, por ejemplo, *Leersia hexandra* Sw., *Luziola peruviana* Juss. ex J.F. Gmel. *Panicum hians* Elliot, *Panicum stoloniferum* Poir., *Cyperus prolixus* Kunth, *Cyperus virens* Michx. y *Alternanthera pungens* Kunth, entre otras (Lewis y Pire, 1981; Marino y Pensiero, 2003).

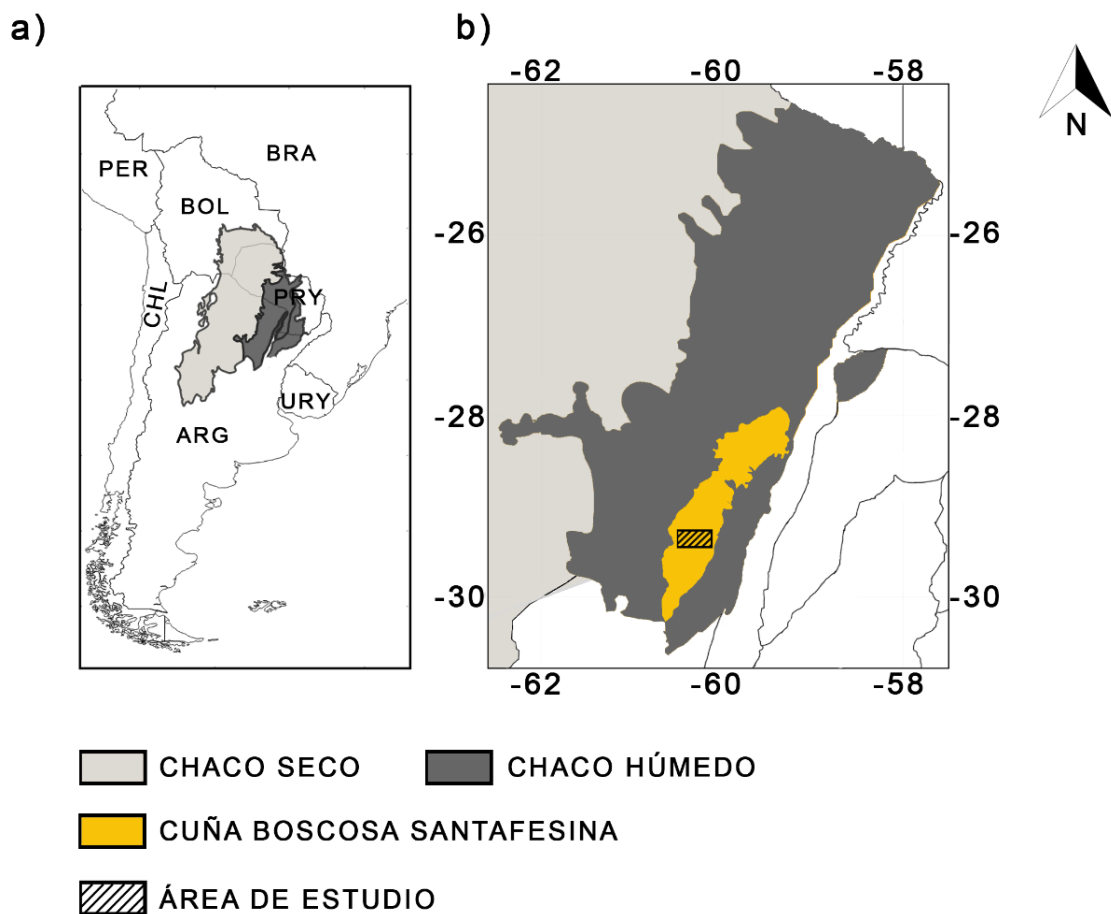


Figura 1.1. a) Distribución de la región del Gran Chaco en Sudamérica, dividida en Chaco Seco (gris claro) y Chaco Húmedo (gris oscuro). Se menciona el código de los países: ARG = Argentina, BOL = Bolivia, BRA = Brasil, CHL = Chile, PRY = Paraguay, PER = Perú y URY = Uruguay. b) Ubicación de la Cuña Boscosa santafesina en el Chaco Húmedo y el área de estudio dentro de ella. Los mapas fueron modificados de Morello et al. (2012).

1.2 Estructura de la tesis

El objetivo general de esta tesis es evaluar y describir la resiliencia de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina, basada en atributos estructurales y funcionales. Para ello, se seleccionaron sitios bajo distintas historias de uso, representando un gradiente de degradación estructural de estos bosques, desde el más conservado (o de referencia) hasta el más degradado. En cada uno de ellos se midieron características de la vegetación relativas a su fisonomía, composición de especies y procesos ecosistémicos. Además, en un subconjunto de sitios se midió y cuantificó la heterogeneidad micro-topográfica y se evaluó su variación respecto a la degradación estructural del quebrachal. Las variables seleccionadas se asocian a los tres enfoques descriptos, que permiten evaluar umbrales y cambios de estado: el MEFET, variables de respuesta lenta y biodiversidad. Los objetivos específicos y la metodología para abordarlos se detallan en cada capítulo.

Capítulo 2

El objetivo de este capítulo fue describir y cuantificar la degradación estructural de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina y evaluar su relación con la heterogeneidad espacial de la vegetación y procesos ecológicos clave. Para ello se seleccionaron 25 sitios de quebrachales que conforman un gradiente de degradación estructural (con uno de referencia), se estableció una parcela de 2500 m² en cada sitio y se midieron variables de la vegetación y del suelo (i.e. variables estructurales, funcionales y de respuesta lenta). Posteriormente se construyó un índice de degradación estructural utilizando un subconjunto de las variables medidas, y se evaluaron las relaciones de la heterogeneidad espacial de la vegetación y proxies de funciones ecosistémicas respecto al índice de degradación estructural, a partir de regresiones lineales y no lineales, buscando identificar y cuantificar la ocurrencia de umbrales.

Capítulo 3

El objetivo de este capítulo fue describir y cuantificar la composición de especies vegetales (i.e. variables asociadas a la diversidad funcional) en el gradiente de degradación estructural mencionado en el capítulo anterior. Para esto, se tuvo en cuenta la composición de especies leñosas medida en las parcelas de 2500 m². Se realizaron análisis de ordenamiento y clasificación de los sitios según las especies y se realizaron comparaciones de a pares de sitios entre todos los sitios para calcular los coeficientes de diversidad beta, anidamiento y concordancia. Luego se evaluaron las relaciones entre estos coeficientes y el índice de degradación estructural.

Capítulo 4

El objetivo de este capítulo fue cuantificar la heterogeneidad de la micro-topografía (i.e. variable de respuesta lenta), evaluar el impacto de la degradación estructural de los

quebrachales sobre la misma y analizar cómo sus modificaciones afectan a la vegetación. Para llevar adelante este objetivo se seleccionaron 12 nuevos sitios de quebrachales. Se ubicaron parcelas de 1000 m² en cada uno de ellos y a lo largo de una línea central se midió a cada metro variables de la vegetación y la altura topográfica. El Índice de Degradación Estructural se construyó incorporando estos sitios al gradiente de degradación formado en el capítulo 2, es decir, de forma relativa a los sitios medidos anteriormente. Además, se construyó un Índice de Heterogeneidad Topográfica para medir la variabilidad del micro-relieve. Finalmente, se evaluaron las relaciones entre el índice de topografía con el índice de degradación estructural, la heterogeneidad espacial de la vegetación y los proxies de funciones ecosistémicas.

Capítulo 5

En este último capítulo se realizó una integración de todos los resultados encontrados en la tesis. Se discutió la aplicación de los tres enfoques (MEFET, variables de respuesta lenta y biodiversidad) para abordar el estudio de la resiliencia en los quebrachales según los resultados obtenidos en los capítulos y se propusieron mejoras para tener en cuenta en futuros trabajos.



CAPÍTULO 2: RELACIÓN ENTRE LA DEGRADACIÓN ESTRUCTURAL Y LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL-FUNCIONAL DE LOS QUEBRACHALES: UN APOORTE AL ESTUDIO DE LA RESILIENCIA

2.1. Introducción

La degradación de características estructurales y funcionales claves de los bosques implica la pérdida de resiliencia hacia el estado de referencia frente a disturbios (Gunderson, 2000; Ghazoul et al., 2015; Vásquez-Grandón et al., 2018; Nikinmaa et al., 2020; Falk et al., 2022). La resiliencia es la capacidad de un ecosistema de tolerar, recuperarse y/o adaptarse a un disturbio, sin cambiar drásticamente su estructura, ni sus funciones ecológicas (Holling, 1973; Walker, 2020). Los cambios suficientemente grandes, capaces de alterar irreversiblemente la estructura y la composición de especies, desencadenan la pérdida de procesos ecosistémicos que sostienen el funcionamiento del ecosistema (López et al., 2011; Morales-Barquero et al., 2014). Los puntos de inflexión a partir de los cuales se supera la capacidad de resiliencia del ecosistema y conducen a la degradación del mismo se denominan umbrales y, por lo tanto,

su identificación constituye un punto clave en el estudio de esta propiedad (Suding y Hobbs, 2009a; Briske et al., 2010; Standish et al., 2014; Bestelmeyer et al., 2017).

La heterogeneidad de la vegetación es un atributo de la estructura espacial muy relacionado con la resiliencia de los ecosistemas (Virah-Sawmy et al., 2009; Senf et al., 2020). La misma expresa la variabilidad y la complejidad estructural y funcional de la vegetación en el espacio, y por lo tanto es una métrica utilizada para evaluar la degradación estructural de los bosques (Li y Reynolds, 1995; Ghazoul et al., 2015). Existe evidencia de que el manejo antrópico con fines productivos o altas tasas de disturbios tienden a la homogeneización de la estructura de la vegetación de los bosques (Kuuluvainen et al., 1996; Senf et al., 2020). Los procesos ecológicos, a su vez, resultan de la configuración estructural de los ecosistemas y son los que promueven su funcionamiento y determinan las contribuciones de la naturaleza a las personas (*sensu* Díaz et al., 2018), como la productividad primaria, la fijación de dióxido de carbono, la regulación de los ciclos biogeoquímicos en general, la tasa de regeneración de las especies claves, etc. (Franklin et al., 2002). En los bosques cuya estructura se encuentra muy deteriorada se pierden o alteran los procesos ecológicos que mantienen su funcionalidad y por lo tanto son capaces de proveer una menor cantidad o calidad de servicios ecosistémicos (López et al., 2011). En definitiva, la degradación estructural y funcional de estos ecosistemas influirá negativamente en su resiliencia hacia el estado de bosque anterior u original (Seidl et al., 2016).

Históricamente, los quebrachales de *S. balansae* han sido utilizados por el ser humano como fuente de recursos naturales (Bitlloch y Sormani, 1997; Zarrilli, 2008). Estos bosques comenzaron siendo explotados por empresas forestales (e.g. La Forestal) dedicadas principalmente a la extracción de taninos y posteriormente fueron reemplazadas por la actividad ganadera extensiva. En el período 1976-2005, las actividades productivas han reducido considerablemente (más de 400.000 ha) la superficie de los bosques de la Cuña Boscosa santafesina (Carnevale et al., 2007). En la actualidad quedan muy pocos fragmentos de bosque, ya que las áreas con tierras aptas para la agricultura han sido reemplazadas por cultivos, mientras que los parches remanentes de bosque son utilizados para ganadería y, en algunos casos también para extracción de madera con distintos fines (industria, carbón) (Zarrilli, 2008; Ocampo et al., 2017). La dinámica de cambios de la vegetación de estos bosques suele ser muy lenta ya que gran parte de sus especies son de madera dura (i.e. crecimiento lento) y además se desarrollan bajo condiciones abióticas generalmente estresantes (e.g. suelos halo-hidromórficos). Por lo tanto, los tiempos de respuesta de estos bosques a los cambios son muy lentos en comparación a las rápidas y drásticas transformaciones que producen los disturbios antrópicos sobre los mismos (Seidl y Turner,

2022). Estas características sumadas a la combinación de actividades productivas de distinto impacto generan un mosaico de stands de quebrachales con distinta fisonomía que constituyen un escenario interesante para la aplicación del MEFET (Modelo Estructural-Funcional de Estados y Transiciones).

El Modelo Estructural – Funcional de Estados y Transiciones brinda un marco teórico para abordar el estudio de la resiliencia de los quebrachales. Este novedoso enfoque permite caracterizar las diferentes comunidades vegetales resultantes del proceso de degradación (i.e. estados) y los cambios entre las mismas (i.e. transiciones), en busca de umbrales de degradación en características claves (López et al., 2011, 2013). Este enfoque, que evalúa la respuesta de las variables funcionales (e.g. tasa de regeneración de especies leñosas, productividad primaria o eficiencia en el uso del agua), puede complementarse analizando la respuesta de variables lentas o de cambio de estado (e.g. stock de carbono en el suelo, área basal de especies leñosas, como proxies del stock de carbono) a la degradación estructural (Briske et al., 2017). La dinámica de cambio de estas variables ocurre en grandes períodos de tiempo, principalmente porque su recuperación es muy lenta, además, son controladoras y estructuradoras del ecosistema, porque proveen soporte para muchos otros factores y procesos ecológicos (Walker et al. 2012). Este conocimiento permite implementar estrategias de manejo tendientes a prevenir y revertir la degradación de estos bosques (Bestelmeyer et al., 2010).

El objetivo de este capítulo fue describir y cuantificar la degradación estructural y su efecto sobre la heterogeneidad espacial de la vegetación, procesos ecológicos y variables de respuesta lenta de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina. A partir de ello, la hipótesis planteada es que la degradación estructural del quebrachal afecta negativamente la heterogeneidad espacial de la vegetación, las variables de respuesta lenta y los procesos ecológicos, medidos a partir de proxies funcionales. Además, las respuestas de las variables serán no lineales, presentando puntos de quiebres. Si esto se cumple, entonces los diferentes stands de quebrachales, reconocidos en el espacio por las diferentes complejidades fisonómicas que presentan a simple vista, se agruparán en diferentes estados separados por un umbral de degradación.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Área de estudio y diseño de muestreo

El estudio se realizó en bosques de quebrachales comprendidos en un área de interés de aproximadamente 500 km² dentro de la Cuña Boscosa santafesina de la ecorregión Chaco Húmedo (Figura 2.1 a).

A partir de imágenes satelitales disponibles en el programa Google Earth Pro (<https://www.google.com/intl/es/earth/versions/#earth-pro>), se identificaron posibles sitios de quebrachales dentro del área de estudio que crecieran en similares posiciones topográficas y tipos de suelo, pero que según interpretación visual presentaran distintas fisonomías. Previo a la selección de los sitios, se consultó bibliografía relacionada al manejo y los procesos de deterioro del quebrachal (particularmente Simón et al., 1997, 2003), luego se visitaron los sitios preseleccionados para solicitar el permiso de acceso, recorrerlos, conocer su historia de manejo y determinar su utilidad para el trabajo. Esta información relevada permitió seleccionar sitios de quebrachales cuyas diferencias se debieran al manejo antrópico y descartar aquellos cuya diferencia estuviera dada por la influencia de factores ambientales. Finalmente, se seleccionaron 25 quebrachales asociados a diferentes historias de usos y con distintos niveles de degradación estructural, representando un gradiente de fisonomías de vegetación, desde un quebrachal bien conservado (o bosque de referencia, i.e. bosque maduro) hasta el uno más deteriorado (zonas transformadas en pastizales o sabanas con parches arbóreos o arbustivos, destinadas a ganadería) (Figuras 2.1 a, 2.2, Tabla A.1). El quebrachal de referencia se ubicó en una parcela de 20 ha y corresponde a una reserva natural y sin fines productivos (Centro Operativo Forestal Santa Felicia), cuyo fin es el estudio de la biología de las especies nativas desde el año 1938 (Bullo et al., 2016). En cada sitio se estableció una parcela rectangular de 2500 m² (250 m x 10 m) en la que se marcó una línea recta central de 250 m de largo (transecta) (Alaggia et al., 2020). Los muestreos de vegetación se realizaron durante la estación de crecimiento (primavera y verano) de los años 2019 a 2022 (Figura 2.1 b).

El relevamiento de la vegetación en la parcela se dividió en dos partes: en el área de parcela y sobre la línea central. Por un lado, en toda el área de la parcela se registró el número y la identidad específica de todos los individuos leñosos (árboles y arbustos). Además, para aquellos con un diámetro de fuste a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm, medimos su altura (m) y el DAP (cm) exactos. Por otro lado, a lo largo de la transecta, siguiendo el método de intersección por puntos (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), se registraron, en cada metro, las especies más altas que cubrían el punto en cada estrato (herbáceo, leñoso bajo: 0

a 2 m, leñoso medio: 2 a 8 m y leñoso alto: mayor a 8 m). Además, en la transecta, cada cinco metros se registró la altura máxima de la vegetación en cada estrato (la del individuo que domina dicho estrato en el punto de intersección) y, en una parcela de dos metros cuadrados, el número de plántulas (de 0 a 30 cm de altura) y renovales (mayores a 30 cm de altura y menores a 10 cm DAP) de las especies arbóreas (Alaggia et al., 2020) (Figura 2.1 b).

El muestreo de suelo de todos los sitios se realizó a lo largo de una semana en septiembre de 2022 para evitar una posible variabilidad en las muestras dada por la diferencia temporal. Para caracterizar el suelo se determinaron el porcentaje de carbono orgánico y la densidad aparente. Para el muestreo de la primera variable, se colectaron dos muestras compuestas de 10 sub-muestras a dos profundidades (0 a 10 cm y 10 a 30 cm) tomadas en los parches de vegetación dentro de la parcela de muestreo. Las muestras fueron tomadas con un calador de suelo CSP SR20 y fueron analizadas por el método de combustión seca, con un analizador automático de carbono LECO CR-12. Para el muestreo de la segunda variable se tomaron dos muestras simples, una de 0 a 10 cm de profundidad y otra de 10 a 30 cm de profundidad, en un parche de vegetación dentro de la parcela. Las muestras fueron tomadas con un cilindro de 170 cm³ y secadas en estufa a 60° C hasta alcanzar un peso constante, luego para obtener la densidad se dividió el peso por el volumen del cilindro. Para pesar las muestras de suelo se utilizó una balanza digital ASPEN EK3052 (Max. = 2 kg, d = 1 g).

Finalmente, mediante el uso de imágenes satelitales Sentinel 2 MultiSpectral Instrument (MSI), Nivel 2A (Copernicus Sentinel data 2022, processed by ESA), de una resolución espacial de diez metros, se estimó el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI por sus siglas en inglés) de cada parcela (250 m x 10 m), para los años en los que se realizó el relevamiento de vegetación a campo, incluyendo además dos años anteriores (i.e. 2017 a 2021). Para esta actividad se utilizó el software libre Google Earth Engine (GEE, <https://earthengine.google.com>).

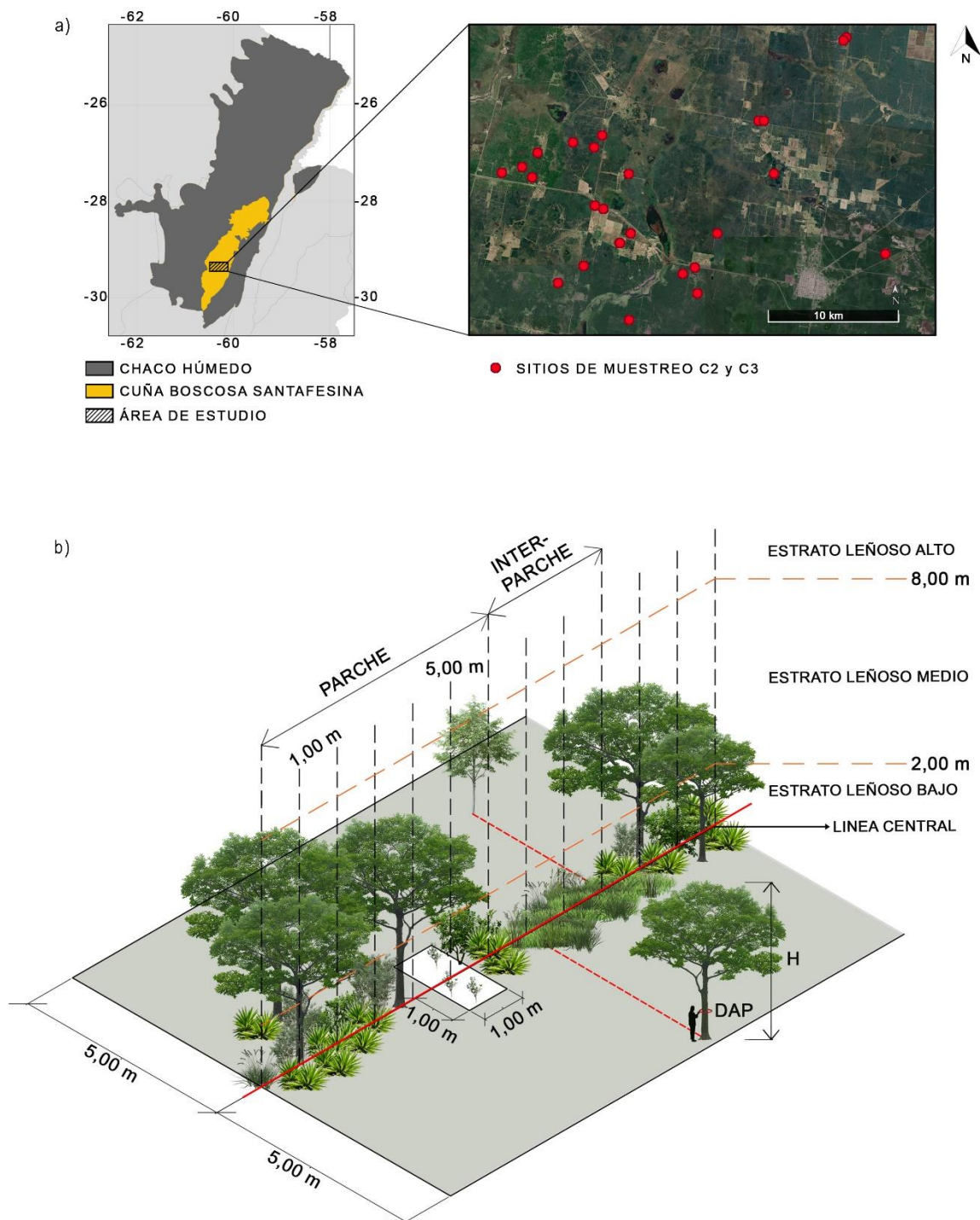


Figura 2.1. a) Ubicación de los sitios de muestreo en el área de estudio ($n = 25$) utilizados en los capítulos 2 (C2) y 3 (C3). b) Esquema ilustrativo de la metodología de muestreo de la vegetación.



Figura 2.2. Imágenes ilustrativas que representan el gradiente de degradación (de arriba hacia abajo y de izquierda a derecha) según algunos de los sitios de muestreo.

2.2.2 Procesamiento de datos

2.2.2.1 Variables derivadas

A partir del relevamiento de la vegetación se calcularon variables derivadas para describir los parches, los inter-parches y otras características estructurales de cada sitio. Se entiende como “parche” a una porción del espacio donde las proyecciones de las copas de los individuos de especies leñosas cubren totalmente la superficie de suelo, mientras que un inter-parche es aquel espacio sin cobertura leñosa ubicado entre dos parches (que puede o no tener cobertura herbácea) (Figura 2.1 b).

Las variables estructurales derivadas fueron: cobertura vegetal leñosa total (cantidad de puntos cubiertos a lo largo de la transecta) y por estrato (bajo, medio y alto), largo promedio de parche leñoso total (m) y por estratos (m) (promedio de la longitud en metros de los segmentos con cobertura continua de especies leñosas), largo promedio de inter-parches total (m) y por estratos (m) (promedio de la longitud en metros de los segmentos sobre cada transecta que no registren cobertura de especies leñosas, total o en cada estrato, respectivamente), número de parches e inter-parches, coeficiente de variación de la longitud de parches e inter-parches, número de estratos por punto, altura promedio por estrato sobre la transecta (m) y la altura promedio de las especies leñosas sobre la transecta (m), y en toda la parcela (fajas) (m).

2.2.2.2 Índices estructurales de la vegetación

En cada sitio se calcularon los Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la vegetación (IHH e IHV, López et al., 2013; Cavallero et al., 2015), y el Índice de Degradación Estructural (IDE) (López et al., 2011, 2013).

Para cada estrato se calculó el IHH mediante la siguiente fórmula $IHH = (\sigma_{LP} / \mu_{LP}) \times N^{\circ} \text{ parches} + (\sigma_{LIP} / \mu_{LIP}) \times N^{\circ} \text{ interparches}$, donde LP es el largo del parche de especies leñosas en cada estrato, LIP es largo del interparche en cada estrato, “ σ ” es el desvío estándar y “ μ ” es el promedio. Luego, se sumaron los tres estratos para obtener un valor total. Este índice varía entre cero y $+\infty$, y cuanto más próximo a cero se encuentre, más homogénea será la distribución de la cobertura vegetal leñosa. Para calcular el IHV total se siguió un procedimiento similar, utilizando la fórmula $IHV = (\underline{h}_{EsBa} \times \sigma \times PROPEsBa) + (\underline{h}_{EsMe} \times \sigma \times PROPEsMe) + (\underline{h}_{EsAl} \times \sigma \times PROPEsAl)$, donde \underline{h} es la altura promedio, PROP es la proporción de cobertura vegetal leñosa, EsBa es el estrato bajo, EsMe el estrato medio y EsAl el estrato alto. Cuanto mayor es el valor de este índice, mayor es la variabilidad de altura de cada estrato, confirmando mayor heterogeneidad a la estructura vertical.

Para la construcción del IDE de cualquier ecosistema se requiere seleccionar aquellas variables estructurales que describan las características ecológicas más importantes del ecosistema (i.e. la vegetación y el suelo). Particularmente para un bosque, las variables estructurales leñosas, como la cobertura leñosa y la altura de los árboles, son muy importantes, así como una medida de la importancia de las especies clave (FAO 2023; Martínez Pastur et al., 2023). Para definir las variables estructurales utilizadas en el IDE de este trabajo, en primer lugar, se preseleccionaron aquellas variables estructurales que no fueran utilizadas como variables respuesta para evitar redundancia en los análisis estadísticos. A continuación, con las variables preseleccionadas, se realizaron sucesivos Análisis de Componentes Principales (ACP) para elegir aquellas que explicaran la mayor variabilidad de los datos con la menor colinealidad posible entre ellas. A partir de estos análisis se eligieron un conjunto de variables fisonómicas y florísticas que mejor describieran la degradación de los quebrachales: cobertura total de especies leñosas (%), cobertura de especies herbáceas (%), cobertura de bromelias (*Aechmea distichantha* y *Bromelia serra*) (m), altura promedio de los árboles medidos en la parcela (m), proporción de suelo desnudo y la densidad total de especies leñosas (sumatoria de la densidad de ocho especies claves del quebrachal: *S. balansae*, *Neltuma* spp., *M. cisplatensis*, *S. praecox*, *M. vitis-idaea*, *A. praecox*, *C. argentinensis* y *S. fasciculata*; abundancia.ha⁻¹) (Figuras 2.3 y 2.4). A partir del último ACP realizado, se extrajeron las coordenadas de los sitios para calcular una matriz de distancias de Mahalanobis (DM) entre ellos (De Maesschalck et al., 2000). Como los ejes del ACP son ortogonales, se evita la colinealidad entre las variables. Finalmente se extrajeron las distancias de Mahalanobis entre cada sitio con el de referencia (seleccionado previamente). Para la construcción del IDE se utilizó la siguiente fórmula: $IDE_i = [(DM_i \times 100) \times (DM_{m\acute{a}xima})^{-1}]$, donde DM_i es la DM entre el sitio i -ésimo y el sitio de referencia. La $DM_{m\acute{a}xima}$ corresponde al máximo valor de DM, a partir del cual se estandarizaron todos los valores de DM, tal que el IDE varíe entre 0 y 100%. Cuanto mayor es el valor de este índice, mayor es la degradación estructural de la vegetación (Figura 2.3).

2.2.2.3 Estimadores de variables funcionales y variables de respuesta lenta

Para caracterizar la funcionalidad del quebrachal se consideraron las siguientes variables: el número de plántulas y renovales, como estimadores del proceso de reclutamiento de individuos arbóreos (Cavallero et al., 2018; Alaggia et al., 2020), el NDVI promedio del período comprendido entre los años 2017 a 2021 inclusive ($\Sigma NDVI_{2017-2021} / \Sigma$ días con registros válidos; NDVI), como medida de la actividad fotosintética y directamente relacionada con la productividad primaria neta aérea, el coeficiente de variación del NDVI para el mismo período,

como medida de la capacidad del sistema de amortiguar la variabilidad climática temporal (intra- e inter-anual) de la PPNA (cvNDVI) (Sellers et al., 1992; Pettorelli et al., 2005) y el número equivalente de especies ($D = e^{H_{\text{shannon}}}$ donde H_{shannon} es la diversidad de Shannon-Weaver) como indicador de la diversidad funcional (Cardinale et al., 2012, Lipoma et al., 2021). Finalmente, se evaluaron dos variables lentas asociadas al stock de carbono en el ecosistema. Una de ellas fue el área basal ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) como estimadora del stock de carbono fijado en la parte aérea y de la provisión de madera del quebrachal. La otra variable lenta fue el stock de carbono orgánico del suelo (COS $\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$) a dos profundidades (COS₁₀ = 0 a 10 cm y COS₃₀ = 10 a 30 cm) como estimador de la capacidad del suelo para almacenar carbono (Stockmann et al., 2013, Peri et al., 2024). El stock de COS se calculó de acuerdo a la ecuación: $C \times DA_p$, donde C es la concentración de SOC (g) y DA_p es la densidad aparente ($\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$) a una determinada profundidad.

2.2.3 Análisis estadísticos

2.2.3.1 Agrupamiento de los sitios según complejidad estructural

Para identificar grupos de sitios según su estado de degradación estructural, se realizó un agrupamiento kmeans no jerárquico, no aglomerativo y no divisivo, con 10000 configuraciones iniciales, que busca la mejor combinación de sitios para un determinado número de grupos que posea la menor variación intra-grupo (Palacio et al., 2020). Para ello, se utilizaron las coordenadas de los sitios resultantes del ACP mencionado anteriormente para seleccionar las variables utilizadas en el cálculo del IDE (sección 2.2.2.2) (Figura 2.3).

2.2.3.2 Relación entre la degradación estructural, la heterogeneidad de la vegetación y el funcionamiento del quebrachal

Para conocer la respuesta de la heterogeneidad de la vegetación, las variables lentas y las variables proxies funcionales a la degradación estructural del quebrachal y detectar los puntos de quiebre (τ) asociados a este proceso, se realizaron modelos de regresiones lineales (o lineales generalizados), polinómicos y lineales segmentados (Ficetola y Denoël, 2009; Clements et al., 2010). Las variables de respuesta que describieron la complejidad espacial de la vegetación fueron los Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la vegetación, las variables lentas fueron el área basal por hectárea y el carbono orgánico almacenado en el suelo (COS) y las variables funcionales de respuesta fueron proxies asociados a procesos ecosistémicos del bosque: regeneración de especies leñosas por clases de tamaño, NDVI promedio y su coeficiente de variación y diversidad. En todos los casos se utilizó el Índice de Degradación Estructural como variable explicativa (Figura 2.3). Para la comparación

estructural de los grupos se realizaron pruebas no paramétricas de Mann-Whitney para evaluar posibles diferencias entre ellos según todas las variables consideradas (Legendre y Legendre, 2012).

Los modelos lineales, polinómicos y segmentados utilizaron distribución de error tipo normal (Gaussian) o Poisson (con función de ligamiento tipo 'identity' o 'log'), dependiendo si las variables de respuesta eran continuas o discretas y también se utilizó binomial negativa para aquellas variables discretas que tenían sobredispersión. Para cada variable se realizaron los tres tipos de modelos y se seleccionó el que presentó menor valor de AIC (Akaike Information Criterion) (Crawley, 2007).

2.2.3.3 Programa estadístico utilizado

Todas las regresiones se realizaron con el programa de uso libre R, versión 4.3.0 (The R Core Team, 2023). Para los modelos lineales (o lineales generalizados) y polinómicos se utilizaron las funciones `lm()` y `glm()`, disponibles en el paquete *stats* (Equipo principal de R). Para los modelos lineales segmentados se utilizó la función `segmented()` del paquete *segmented* (Muggeo, 2008). Para las comparaciones no paramétricas entre grupos se utilizó la función `wilcox_test()` del paquete *coin* (Hothorn et al., 2006). Los gráficos fueron realizados con la función `ggplot()` del paquete *ggplot2* (Wickham, 2016). El ACP se realizó con la función `PCA()` del paquete *FactoMineR* (Lê et al., 2008) y la clasificación con la función `kmeans()` del paquete *stats* (Equipo principal de R).

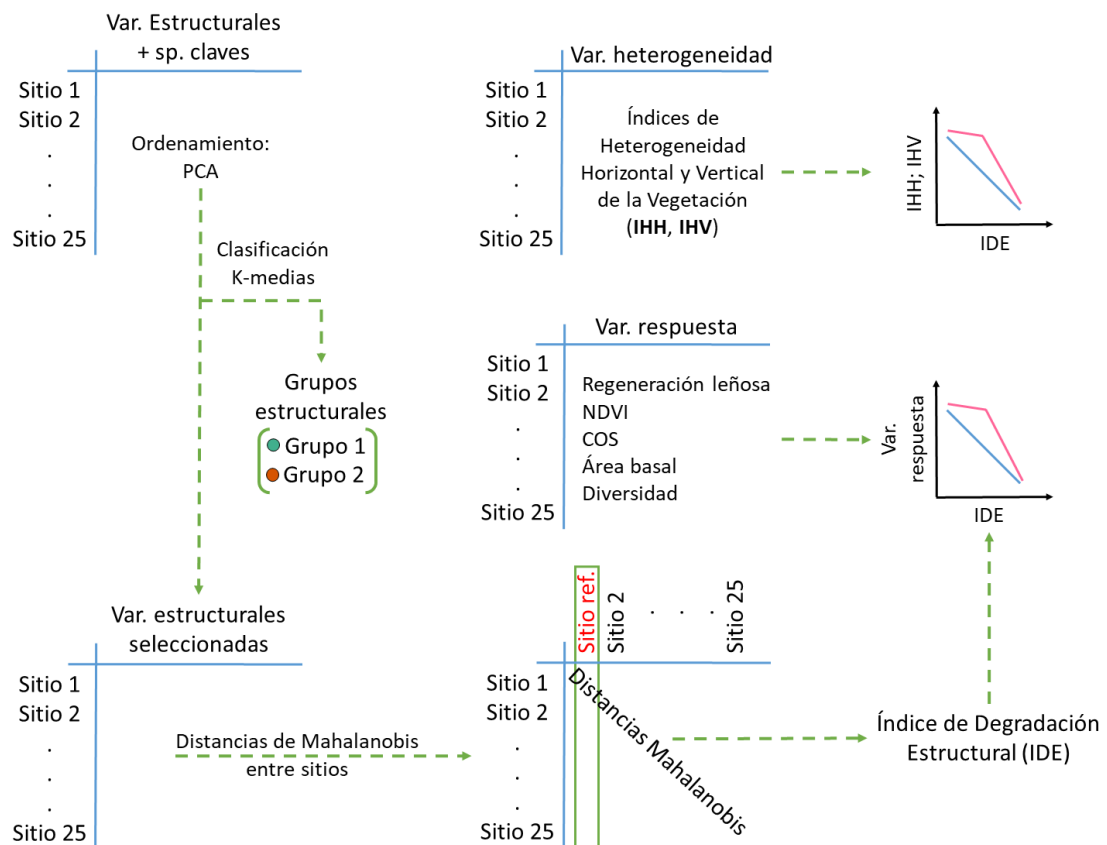


Figura 2.3. Esquema de los análisis estadísticos realizados en el capítulo 2. NDVI: Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada, COS: Carbono Orgánico del Suelo, IHH: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la vegetación, IHV: Índice de Heterogeneidad Vertical de la vegetación, IDE: Índice de Degradación Estructural.

2.4. Resultados

2.4.1 Agrupamiento y clasificación de los sitios

El ACP explicó el 73,4% de la variación de los datos y a partir del análisis de kmeans se formaron dos grupos de 16 y 9 sitios cada uno (Figura 2.4). Los grupos de sitios se separaron principalmente por la primera componente (dimensión 1). Del lado izquierdo y en color verde, correlacionados negativamente con esta componente se ubicaron los sitios del Grupo I, caracterizados por una compleja fisonomía de la vegetación con mayor riqueza, cobertura y altura de la vegetación leñosa, mayor cobertura de bromeliáceas y una alta densidad de individuos de las especies leñosas más representativas del quebrachal (Figura A.2). En cambio, hacia la derecha del primer componente y en color naranja, se ubicaron los sitios del Grupo II, correlacionados positivamente con ésta y caracterizados por una fisonomía más degradada (mayor cobertura de especies herbáceas), mayor proporción de suelo descubierto y una menor densidad de las especies características del quebrachal (Figura A.2).

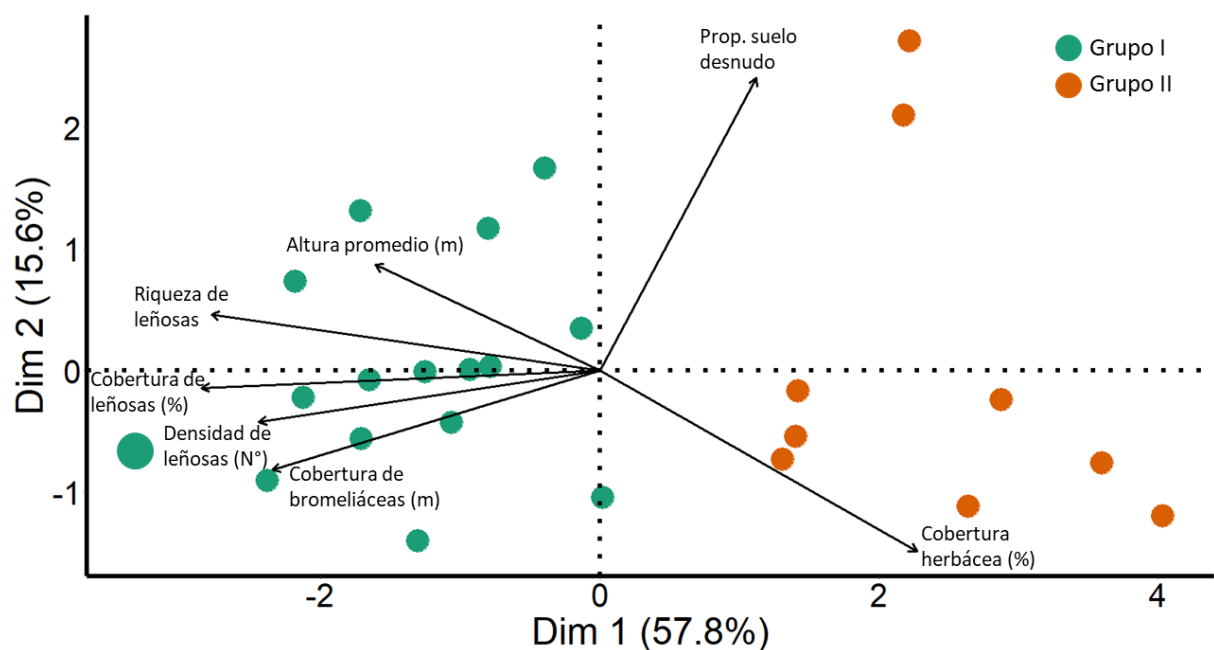


Figura 2.4. Ordenamiento (PCA) y clasificación (kmeans) de los sitios según variables estructurales y especies características del quebrachal. Los puntos verdes corresponden a los sitios del Grupo I y los anaranjados al Grupo II (n = 25). El punto de mayor tamaño ubicado a la izquierda corresponde al sitio de referencia. Se reporta el porcentaje de variación explicado por las dos primeras dimensiones del ordenamiento.

2.4.2 Influencia de la degradación estructural sobre la complejidad espacial de la vegetación del quebrachal

La degradación del quebrachal estuvo asociada a una simplificación de la fisonomía de la vegetación. Tanto la heterogeneidad horizontal como la vertical disminuyeron linealmente con la degradación estructural de los quebrachales. (Figura 2.5).

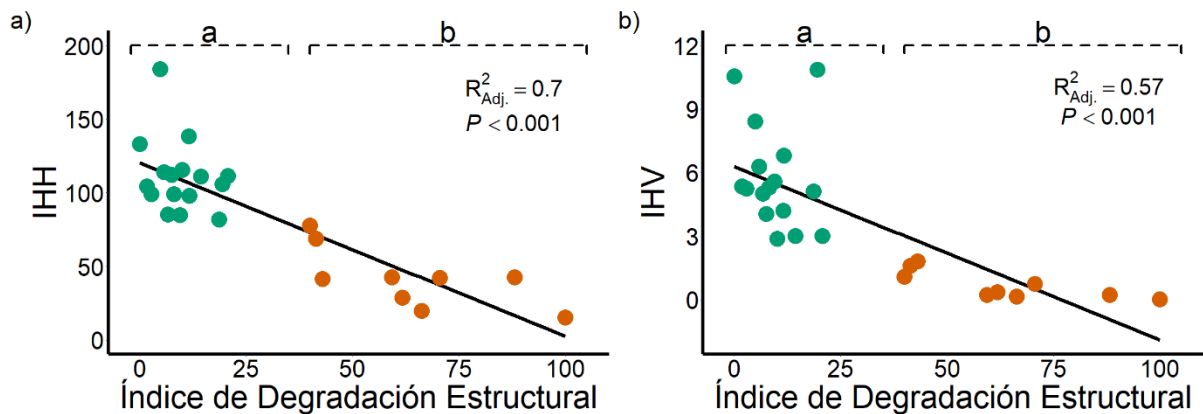


Figura 2.5. Regresiones de los Índices de Heterogeneidad (a) Horizontal (IHH) y (b) Vertical (IHV) del quebrachal en función del Índice de Degradación Estructural. En las regresiones se reporta el coeficiente de determinación ajustado ($R^2_{Adj.}$) y el valor de significancia P. Los puntos verdes corresponden a los sitios del Grupo I ($n = 16$) y los anaranjados al Grupo II ($n = 9$) clasificados según análisis kmeans. Las letras reportan el resultado del análisis comparativo de Mann-Whitney entre los grupos estructurales. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Para ambos tipos de heterogeneidad, los sitios del Grupo 1 fueron más heterogéneos que los del Grupo 2. Esto se debe a diferencias en las variables que componen los índices de heterogeneidad. Para el IHH, el largo promedio total y por estratos de los parches fue superior para los sitios del grupo I (Figuras A.1 a, d, g, j), mientras que el largo promedio total y por estratos de los interparches fue mayor para los sitios del grupo II (Figuras A.1 b, e, h, k). Para el IHV, la altura total y por estratos fue mayor en los sitios del grupo I (Figuras A.1 c, f, i, l).

2.4.3 Influencia de la degradación estructural sobre los proxies funcionales y variables lentas del quebrachal

La abundancia, tanto de plántulas como de renovales fue mayor en niveles intermedios de degradación estructural y menor en niveles bajos o altos de la misma. En ambos casos se puede observar una gran dispersión entre los sitios del Grupo I, con algunos valores muy altos

y otros más bajos, mientras que todos los sitios del Grupo II tuvieron valores bajos (Figuras 2.6 a, b). La actividad fotosintética de los quebrachales respondió negativamente a la degradación estructural. El NDVI promedio mostró un decrecimiento abrupto hacia los sitios más degradados donde se estabilizó (y apenas incrementó) a partir de un punto de quiebre ($\beta_1_{\text{NDVI}(\bar{x})} = -0,002$, $\beta_2_{\text{NDVI}(\bar{x})} = 0,0007$) (Figura 2.6 c). Por el contrario, su variación temporal mostró un incremento hacia valores intermedios de degradación estructural hasta alcanzar un punto de quiebre a partir del cual disminuyó ($\beta_1_{\text{NDVI}(cv)} = 0,0005$, $\beta_2_{\text{NDVI}(cv)} = -0,0004$) (Figuras 2.6 d). El COS en los primeros 10 cm fue mayor que en los próximos 20 cm de profundidad ($t = 7,32$, $df = 22$, $P < 0,001$). También hubo diferencias en la respuesta a la degradación estructural, ya que el carbono orgánico superficial aumentó para algunos sitios con degradación intermedia, pero disminuyó en los sitios muy degradados, mientras que el carbono almacenado en profundidad mostró una tendencia decreciente lineal no significativa con la degradación estructural (Figuras 2.6 e, f). Finalmente, el área basal y la diversidad de los quebrachales, también disminuyeron con el aumento del IDE. En la respuesta del área basal se observó un punto de quiebre a partir del cual cambió la pendiente de la respuesta ($\beta_1_{\text{BA}} = -1,262$ y $\beta_2_{\text{BA}} = -0,159$), mientras que la diversidad disminuyó linealmente (Figuras 2.6 g, h).

Las diferencias estadísticamente significativas entre grupos se sostuvieron para la mayoría de las variables analizadas, excepto para el COS que no mostró diferencias en ninguna de las profundidades analizadas (Figura 2.6).

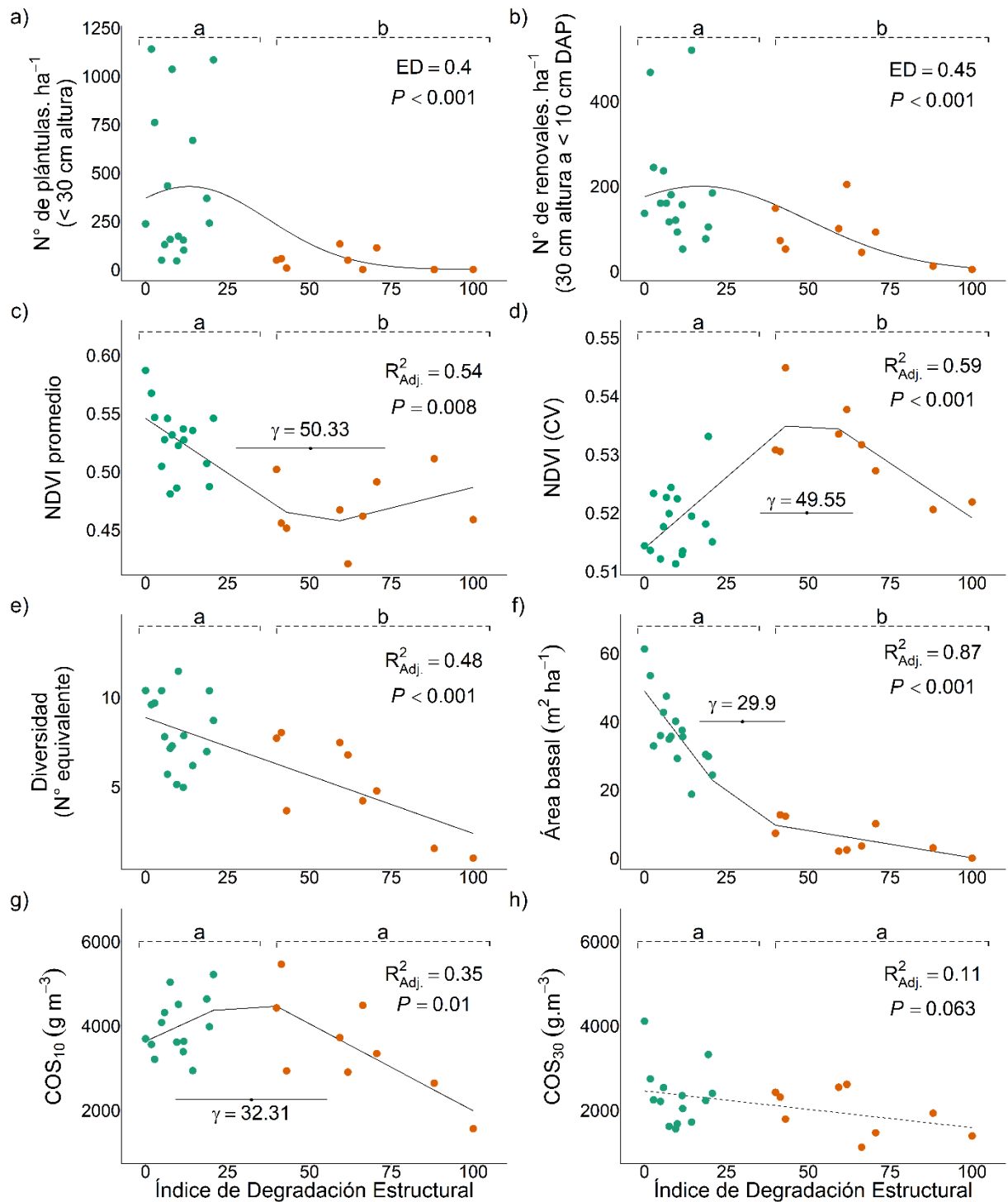


Figura 2.6. Regresiones de los proxies funcionales (a - e) y las variables lentas (f - h) del quebrachal según el Índice de Degradación Estructural. NDVI: Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (promedio y coeficiente de variación “CV”), COS: Carbono Orgánico del Suelo. En las regresiones se reporta el coeficiente de determinación ajustado ($R^2_{Adj.}$) o desviación explicada (ED), el valor de significancia P y el valor del punto de inflexión (γ) con su intervalo de confianza cuando corresponda. Los puntos verdes corresponden a los sitios

del Grupo I ($n = 16$) y los anaranjados al Grupo II ($n = 9$), clasificados según análisis kmeans. Las letras reportan el resultado del análisis comparativo de Mann-Whitney entre los grupos estructurales. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$). En (g) La línea punteada muestra la tendencia para la relación estadísticamente no significativa.

2.5. Discusión

2.5.1 Agrupamiento de los sitios según complejidad estructural

A partir de características estructurales de la vegetación y la densidad de las principales especies del quebrachal, se logró separar a los sitios en dos grandes grupos estructurales (Figura 2.4). El 73,4% de variación explicada por los dos primeros ejes es un valor relativamente alto alcanzado con pocas variables, lo que podría indicar que la selección de las mismas fue correcta. En este sentido, utilizar características que definan a los bosques resultó ser una buena estrategia. Del total de la variación explicada por los dos primeros ejes, el 57,8% correspondió al eje 1. El mismo se correlacionó de manera positiva con las características que indican una fisonomía más compleja, mejor estructura del suelo y mayor abundancia de las principales especies del bosque, y de manera negativa con aquellas características que indican una fisonomía más degradada, peor estructura del suelo y menor densidad de las especies típicas del quebrachal. Este resultado indicaría que la primera componente del ordenamiento podría ser interpretada como un gradiente de complejidad o integridad estructural del quebrachal. Los 16 sitios de bosque que aún conservan una buena estructura vertical y horizontal de la vegetación, cantidades relativamente altas de COS y abundancia de las principales especies del quebrachal conformaron el Grupo I. Los 9 sitios de quebrachal más degradados por una historia de uso más intensiva conforman el Grupo II. Como veremos más adelante, existen diferencias estructurales (fisonómicas y de composición de especies) intra-grupo para cada uno de ellos.

2.5.2 Relación entre la degradación estructural y la heterogeneidad de la vegetación

En este capítulo se reportó una asociación positiva entre la homogeneización horizontal y vertical de la fisonomía de la vegetación y la degradación estructural (Figura 2.5). La homogeneización estructural de la vegetación se manifiesta en la medida que se eliminan las diferencias de la vegetación entre parches e inter-parches (para el IHH) o entre las alturas de los diferentes estratos de los parches (para el IHV), ya sea porque se extraen especies leñosas de un determinado diámetro y altura, se elimina o reduce uno o varios estratos leñosos o se deforestan áreas completas. Estos disturbios conducen al deterioro de los parches, y los hacen más semejantes a los inter-parches, provocando la homogeneización de la vegetación del bosque. Estos resultados fueron consistentes con otros trabajos que reportan que los bosques maduros y no degradados poseen mayor complejidad estructural de la vegetación (Franklin y Van Pelt, 2004; Schulte et al., 2007; Cavallero et al., 2015; Senf et al., 2020; Gobbi et al., 2022).

Estos cambios en la heterogeneidad se vieron reflejados en los dos grandes grupos estructurales determinados en este trabajo. El Grupo I comprendió fisonomías variadas, desde bosques con una alta variabilidad de parches e inter-parches y todos los estratos leñosos presentes, hasta bosques empobrecidos en estratos y con gran abundancia de arbustos, pero en todos los casos, con diferencias claras entre parches e inter-parches y variabilidad en alturas. El Grupo II, en cambio, abarcó sitios con una fisonomía muy simplificada, como sabanas con grandes árboles muy dispersos de tamaño similar, arbustales o fachinales y sitios de pastizal. Los sitios con fisonomía de sabana o pastizal permanecen como tales, porque son mantenidos por el productor quien constantemente elimina el rebrote de las leñosas y los arbustos, mientras que el arbustal suele originarse luego del abandono de esas comunidades (obs. personales y charlas con productores). Un trabajo realizado por Simón et al. (2003) en el mismo tipo de Sitio Ecológico de quebrachal, menciona que los arbustales son de origen antrópico y generalmente son el resultado de la degradación de diferentes comunidades de quebrachales que, al ser transformadas en pastizales o sabanas para pastoreo y luego abandonadas, confluyen hacia una misma fisonomía dominada por arbustos, en general de unas pocas especies dispersadas por el ganado. Este fenómeno de arbustización ha sido reportado para otras comunidades chaqueñas. Por ejemplo, la invasión del vinal (*Prosopis ruscifolia* (Griseb.) C.E. Hughes & G.P. Lewis) en áreas del Chaco Seco de Formosa y Chaco (Morello et al., 1971; Astrada y Adámoli, 2004), o en pasturas del Chaco Húmedo de Formosa (Cabral et al., 2003).

Dentro de la región del Gran Chaco argentino, pocos trabajos han estudiado la influencia de los disturbios antrópicos sobre las comunidades vegetales del Chaco Húmedo y mucho menos sobre las comunidades de quebrachales. En cambio, la mayoría de los trabajos se realizaron en la ecorregión del Chaco Seco, con predominancia en el Chaco Semi-árido (Barberis et al., 2021). En este sentido, el trabajo constituye un importante aporte de evidencia al conocimiento de la influencia de la degradación antrópica en comunidades del Chaco Húmedo, particularmente en los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina.

2.5.3 Influencia de la degradación estructural sobre las funciones ecológicas y las variables lentas

La respuesta de las variables funcionales a la degradación estructural fue variable, aunque todas mostraron una disminución en altos niveles de degradación (Figura 2.6). La regeneración aumentó en los sitios de degradación intermedia y disminuyó hacia los extremos, para las dos categorías de tamaño. A pesar de la gran variación entre los sitios del Grupo I, hubo diferencias significativas entre los grupos estructurales para la abundancia de plántulas

y renovales (Figuras 2.6 a, b). La dispersión de los sitios encontrada en el Grupo I podría estar asociada a características intrínsecas de la dinámica de los bosques maduros. En estos bosques bien conservados, las limitaciones a la regeneración estarían dadas por factores bióticos y abióticos impuestos por la propia comunidad, como, por ejemplo, la competencia por recursos entre los renovales y las hierbas o arbustos bajos, o incluso se verían desfavorecidos por el sombreado producido por el canopeo de los estratos superiores (Liira et al., 2011). El sotobosque podría tener influencia sobre la regeneración por medio de la acción combinada de diferentes mecanismos como la competencia por recursos, la alelopatía o limitaciones físicas a la germinación (Royo y Carson, 2006). En este sentido, es importante resaltar el rol que juegan las bromeliáceas *Aechmea distichantha* y *Bromelia serra* en el sotobosque de los quebrachales maduros. Estas especies podrían limitar el proceso de regeneración de especies leñosas de forma indirecta, alterando la dinámica de la materia orgánica en el suelo a partir de la captura de hojarasca en el interior de estas plantas y de forma directa al interceptar una gran proporción de propágulos en su interior, impidiendo que estos lleguen al suelo (Barberis et al., 2011; Klekailo, 2019). Por el contrario, en sitios de bosques estructuralmente muy degradados y homogéneos, la regeneración de especies leñosas presentaría limitaciones en la producción, dispersión, reclutamiento y establecimiento de propágulos. La falta de semilleros de las especies clave o el aislamiento de individuos respecto a otros de la misma especie dificultarían la polinización y otros procesos relacionados con la reproducción que se traducirían en una nula o baja (y de baja calidad) producción de semillas *in situ*. La dispersión de propágulos por animales también se ve afectada en áreas degradadas ya que los organismos que realizan esta tarea evitan estos lugares por varios motivos como ser la falta de alimento o sitios seguros para los dispersores de semillas. Además, el reclutamiento de renovales y su posterior establecimiento estarían limitados por las condiciones abióticas estresantes que suelen ocurrir en las áreas degradadas (fluctuaciones de temperatura y humedad, pérdida de suelo, etc.) y por la presión de manejo (e.g. pastoreo) sostenida en estas áreas (Jordano et al., 2008; Elgar et al., 2014; Cavallero et al., 2019).

En promedio, el NDVI fue superior y más estable en los sitios poco degradados y disminuyó con la degradación estructural a la vez que se hizo más variable (Figuras 2.6 c, d). Este patrón estaría relacionado con la biomasa de la vegetación y la heterogeneidad de su distribución en parches e inter-parches. En los bosques maduros la cantidad de biomasa es mayor, está distribuida de forma heterogénea en el espacio, bajo formas de crecimiento diferentes, lo que daría mayor sustento a la productividad primaria neta aérea y regularía las variaciones interanuales provocadas por condiciones abióticas adversas. En los sitios con alta

degradación estructural, a pesar de tener valores más bajos de NDVI promedio y mayor variación temporal, vale la pena notar que luego del punto de quiebre el promedio aumenta nuevamente y su variación disminuye. Este patrón parece estar relacionado con la variabilidad de cobertura de la vegetación entre sitios degradados. Por ejemplo, en este trabajo se encontraron sitios que tuvieron una gran proporción de suelo desnudo y muy pocos árboles o arbustos (sitios cercanos al punto de quiebre con bajo NDVI), pero también se encontraron sitios degradados con una alta cobertura herbácea a lo largo del tiempo (sitios con un leve incremento del NDVI). Entonces, en los sitios de bosque más degradado esta variable sería más inestable porque el NDVI dependería más de la cobertura (y actividad fotosintética) de especies herbáceas, cuya respuesta es más sensible a las condiciones estacionales y la variabilidad climática que la cobertura de las especies leñosas (variables rápidas, Chapin et al., 2009; Walker et al., 2012). El patrón general decreciente de NDVI encontrado en este trabajo coincide con otros estudios realizados en distintas regiones del Chaco (Volante et al., 2012; Landi et al., 2021; Bigerna et al., 2022) y del mundo (Amiro et al., 2000; Hicke et al., 2003; Basuki et al., 2019). En las regiones del Chaco Seco y las Yungas, los sitios deforestados presentaron menores valores de NDVI promedio anual y mayor coeficiente de variación estacional que los mejor conservados, y cuanto mayor fue el cambio en la estructura de la vegetación (e.g. se reemplaza la cobertura leñosa por cultivo de herbáceas), mayor fue el cambio en los procesos funcionales, particularmente en la PPNA (Volante et al., 2012). Un patrón similar fue observado por Landi et al. (2021), que contrastaron sitios de bosque del Chaco Seco afectados por el fuego y encontraron que los sitios con mayores cambios fisonómicos (de bosques a arbustales) tuvieron mayores diferencias porcentuales de NDVI respecto a los sitios no quemados. Finalmente, en un estudio que analizó distintas comunidades vegetales en un sector del Chaco Húmedo, se observó que las comunidades estructuralmente más complejas son las que presentan mayores valores de NDVI (Bigerna et al., 2022).

La cantidad de COS en los primeros 30 cm mostró un decrecimiento con el aumento de la degradación estructural, aunque su respuesta inicial fue variable a distintas profundidades (Figura 2.6 e, f). En el COS superficial se observó un punto de quiebre entre grupos estructurales posterior a un incremento a niveles intermedios de degradación, mientras que el COS en profundidad tuvo una respuesta lineal decreciente, pero no significativa. Este patrón observado de reducción del COS es un resultado esperado, ya que, a nivel global, hay evidencias de que el cambio en el uso de la tierra de los ecosistemas boscosos reduce los stocks de carbono orgánico del suelo, particularmente el reemplazo de bosques por plantaciones forestales, cultivos o pasturas (Guo y Gifford, 2002; Don et al., 2011; Jackson et

al., 2017; Eze et al., 2023) (Figuras 2.6 e, f). El incremento del COS superficial en sitios de con degradación intermedia (punto de quiebre < 35 de IDE, Figura 2.6 f) podría estar relacionado con el aumento en la densidad de raíces de especies herbáceas asociados a esos sitios parcialmente degradados. Este stock de carbono constituye una variable de dinámica lenta que a su vez afecta variables más rápidas, como la productividad, por lo tanto, es buena indicadora de cambios de estados (Carpenter y Turner, 2001; Walker et al., 2012). Un meta-análisis realizado en bosques tropicales muestra que los suelos de bosques primarios conservan mayores cantidades de carbono orgánico que los de bosques secundarios y aún más que los de pastizales o cultivos (Don et al., 2011). En la ecorregión del Chaco Seco, numerosos trabajos destacan que la degradación estructural de los bosques por diferentes actividades antrópicas (e.g. pastoreo, deforestación) reduce significativamente los stocks de carbono orgánico del suelo (Abril y Bucher, 2001; Villarino et al., 2016; Osinaga et al., 2018; Baldassini y Paruelo, 2020). Para los bosques del Chaco Húmedo, hay poca evidencia de la respuesta del COS a los cambios en el uso del suelo, pero un informe realizado por Peri et al. (2022) coincide en mostrar que, bajo diferentes usos del suelo, los bosques primarios (o vegetación natural) tendrían mayores stocks de carbono que plantaciones forestales y otros usos alternativos (e.g. ganadería, agricultura y otros).

El área basal mostró una rápida reducción inicial respecto a la degradación estructural (Figura 2.6 g). Esta respuesta podría estar relacionada con que la mayoría de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina han sido expuestos a algún tipo de explotación forestal, por ejemplo, la extracción selectiva de los árboles maderables grandes, y en la actualidad queden muy pocos bosques sin intervención (Echeverría et al., 2007; Osazuwa-Peters et al., 2015; Tallei et al., 2023). Trabajos en distintos tipos de bosques encontraron resultados similares al comparar sitios de bosque maduro contra sitios de bosque degradados o secundarios (Tálamo y Caziani, 2003; Bonino y Araujo, 2005; Sebbenn et al., 2008; DeArmond et al., 2023). El punto de quiebre hallado en respuesta a la degradación estructural es un resultado muy importante, ya que esta variable tiene una doble función ecosistémica: como reservorio de carbono y provisión de madera. De hecho, también es considerada una variable de dinámica lenta ya que su recuperación demora mucho tiempo (e.g. tiempos que exceden a la escala de manejo antrópico de 1 o 2 generaciones de productores). Este tipo de variables se asociarían a cambios de estado (i.e. cruce de umbral con IDE $> 30\%$ en este caso), y su reducción por actividades antrópicas implicaría una pérdida de servicios ecosistémicos difícil de recuperar a corto y mediano plazo (LaRue et al., 2023; Mills et al., 2023).

Finalmente, la diversidad de especies leñosas mostró una pronunciada disminución con el aumento de degradación estructural y se observaron diferencias entre grupos estructurales (Figura 2.6 g). A pesar de haber escasa información o evidencia sobre este aspecto en los bosques en el Chaco Húmedo, los estudios realizados en el Chaco Seco encontraron una disminución en la diversidad de especies leñosas asociada a la degradación de los bosques (Aguilar et al., 2018; Magnano et al., 2023). Estudios realizados en diferentes tipos de bosques en otras partes del mundo también reportaron resultados similares (Halpern y Spies, 1995; Gibson et al., 2011; Clark y Covey, 2012).

2.5.4 Conclusiones

Los resultados encontrados en este capítulo evidencian que las hipótesis planteadas son correctas. La degradación estructural, asociada a actividades antrópicas, afecta negativamente la complejidad estructural y los procesos ecológicos de los quebrachales, incluso presentando umbrales en la respuesta de variables proxies de funciones ecosistémicas y en variables lentas indicadoras de cambio de estado. La ocurrencia de estos puntos de quiebre, sumada a la respuesta no lineal de algunas variables, sugieren que los Grupos I y II corresponden a estados de degradación diferentes bajo el marco conceptual de MEFET, los cuales estarían mediados por transiciones con pérdidas en la heterogeneidad de la vegetación y en las funciones, que desencadenarían la pérdida de resiliencia del estado de bosque. Por lo tanto, las hipótesis planteadas son aceptadas.



CAPÍTULO 3: CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS DEL QUEBRACHAL ASOCIADO AL GRADIENTE DE DEGRADACIÓN

3.1 Introducción

La composición de especies hace referencia a la identidad taxonómica de las mismas, asociadas al valor de un carácter de importancia en la comunidad (e.g. abundancia, cobertura, biomasa) (Jennings et al., 2009). Las características estructurales de las diferentes especies (e.g. formas de crecimiento, formas de vida, etc.) inciden directamente en la fisonomía de la vegetación, y sus diferentes caracteres funcionales definen la diversidad funcional de la comunidad vegetal. Por lo tanto, la composición de especies está estrechamente relacionada con la estructura y los procesos ecológicos, y al igual que éstos, es sensiblemente afectada por los disturbios. Es de esperar que comunidades con una composición de especies similar, tengan una fisonomía y procesos ecológicos semejantes, sin embargo, algunos factores externos a la comunidad, como la heterogeneidad de los factores abióticos o la ocurrencia de disturbios, pueden alterar esa relación (Giorgis et al., 2017).

El efecto de los disturbios sobre la composición de especies de la vegetación leñosa es variable (Collins y Pickett, 1982; Grime y Pierce, 2012). Niveles bajos o intermedios de disturbios podrían aumentar la diversidad de especies ya sea por la disminución de la

importancia de las especies dominantes de una comunidad o también por la incorporación de heterogeneidad ambiental a la misma. En aquellas comunidades dominadas por pocas especies, los disturbios de baja intensidad liberan recursos que pueden ser utilizados por especies menos competidoras, que de otra manera estarían acaparados por las dominantes. Además, estos disturbios modifican el hábitat, aumentan su heterogeneidad y, por lo tanto, habilitan nuevos espacios ambientales para ser ocupados por otras especies (Grime, 1973; Connell, 1978; Grime y Pierce, 2012). Sin embargo, altos niveles de disturbio (i.e. alta intensidad, extensión y frecuencia) tendrían un efecto negativo sobre la biodiversidad debido a la eliminación de especies (Halpern y Spies, 1995; Gibson et al., 2011; Baiser et al., 2012; Clark y Covey, 2012).

El análisis de la composición de especies históricamente ha sido abordado de diversas maneras (Plotkin y Muller-Landau, 2002). A partir de la introducción del concepto de diversidad beta propuesto por Whittaker (1960), éste se ha popularizado y su aplicación en el análisis de comunidades se ha multiplicado, generando un gran disenso entre los científicos, sobre su significado y formas de medirla (Jurasinski et al., 2009; Tuomisto 2010 a, b; Anderson et al., 2011). Paralelamente al desarrollo del concepto de diversidad beta en el estudio de ensamblajes de especies entre sitios, surge el concepto de anidamiento (Almeida-Neto et al., 2008; Baselga 2010). El mismo hace referencia a las especies que habitan en un determinado sitio y que constituye un subconjunto de las especies de un sitio con mayor riqueza (Patterson y Atmar, 1986; Wright y Reeves, 1992). Baselga (2010) propone que el anidamiento, junto con el recambio de especies, componen la diversidad beta. Tomando esto como base, Podani y Schmera (2011) desarrollaron un marco conceptual para el análisis de datos de presencia - ausencia de especies, que luego Podani et al. (2013) extendieron a datos de abundancia. Dicho marco conceptual permite estimar la contribución de los coeficientes de diversidad beta (entendida como el recambio y la diferencia de especies) y anidamiento en el análisis de composición de especies, de manera simultánea. Además, incorpora la concordancia de especies, para expresar la similitud entre sitios.

La explotación forestal a la que históricamente fueron sometidos los bosques de la Cuña Boscosa santafesina, desde mediados del siglo XIX, modificó drásticamente la estructura de estos ecosistemas (Zarrilli, 2018). Particularmente, la composición florística de los quebrachales fue degradada por la extracción de especies de madera dura para su utilización en la construcción y la producción de energía para la industria, carbón, durmientes, postes, entre otros. El quebracho colorado chaqueño (*S. balansae*) probablemente fue la especie más afectada, ya que fue sobre-explotada por empresas forestales (particularmente "La Forestal") para la utilización de los taninos en la industria de la curtiembre (Zarrilli, 2018).

Actualmente, estos bosques siguen siendo utilizados para la extracción de leña dura para diferentes usos (carbón, energía, etc.) y también para la producción ganadera extensiva (Martínez, 2018; Ocampo et al., 2017).

La falta de antecedentes en el estudio de la composición de especies en quebrachales sobre-explotados (i.e. parcialmente o muy degradados) de la Cuña Boscosa santafesina motivó el desarrollo de este trabajo. El objetivo general fue describir y cuantificar la composición de especies en un gradiente de degradación estructural de quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina bajo diferentes historias de uso antrópico (desde bosques conservados sin uso ganadero-forestal, bosques con diferentes cargas de ganadería extensiva, hasta desforestación para pastizales y pasturas). La hipótesis planteada fue que la degradación estructural de los bosques, asociada a diferentes historias de uso, alteró la composición de especies del quebrachal. Por lo tanto, se espera encontrar que los sitios de bosque con distintos estados de degradación estructural (evaluados en el capítulo 2) se caracterizan por tener diferente composición de especies leñosas. Particularmente, aquellos sitios de quebrachal con mayor degradación estructural y menor heterogeneidad de la vegetación tendrán una composición de especies leñosas más simplificada, que en sitios con menor degradación estructural (i.e. más complejos). Dichos cambios en la composición específica responderían de forma no lineal a la degradación estructural, presentando una respuesta umbral (puntos de quiebre) a partir de las cuales serán más abruptos.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Datos utilizados

La metodología aplicada para la obtención de los datos utilizados en este capítulo fue descrita en el capítulo 2. El presente se focaliza en el análisis de la composición de especies leñosas a lo largo del gradiente de degradación de quebrachales, el que fue cuantificado a partir del Índice de Degradación Estructural (IDE) (sección 2.2.2.2 Índices estructurales de la vegetación). Para ello, se utilizaron los datos de identidad y cobertura (i.e. metros cubiertos) de cada una de las especies leñosas medidas sobre la transecta de 250 m (sección 2.2.1 Área de estudio y diseño de muestreo). Además, se consideró su variación respecto a los Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la Vegetación (IHH e IHV) (sección 2.2.2.2 Índices estructurales de la vegetación).

3.2.2 Análisis estadísticos

3.2.2.1 Caracterización composicional de los grupos estructurales y su relación con la heterogeneidad y la degradación estructural de la vegetación

Para la caracterización composicional de los grupos se realizó un análisis del Valor Indicador de las especies (Dufrêne y Legendre, 1997; Legendre y Legendre, 2012; Borcard et al., 2018). Este valor es el resultado del producto de dos componentes: la especificidad y la fidelidad. El primero hace referencia a la probabilidad de que un sitio determinado pertenezca a un grupo de sitios, dado el hecho de que se ha encontrado la especie en él, mientras que el segundo componente hace referencia a la probabilidad de encontrar una especie determinada en los sitios que pertenecen a un mismo grupo. Con los grupos de sitios y la información generada con el análisis del Valor Indicador de las especies (especificidad y fidelidad) se construyó una tabla fitosociológica (Tabla 3.1).

El siguiente paso en la caracterización de los sitios fue realizar un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) a partir de una matriz de distancia de Bray Curtis (MDbc) entre los sitios según la cobertura de especies leñosas. Para elaborar la MDbc, se eliminaron aquellas especies raras que estaban presentes en sólo dos sitios y con muy baja cobertura (7 especies). Se decidió eliminar estas especies ya que podrían ser accidentales en la comunidad e incorporar ruido en el análisis (Legendre y Gallagher, 2001) (Figura 3.1).

Finalmente, para conocer si la heterogeneidad y la degradación estructural afectan la composición de especies leñosas y si existen puntos de quiebres asociados a estas variables se ajustaron modelos lineales polinómicos y segmentados, utilizando el primer eje del PCoA como variable respuesta y los Índices de Heterogeneidad Horizontal, Vertical y Degradación

Estructural (IHH, IHV e IDE) como variables explicativas (Figura 3.1). Los modelos utilizaron distribución de error tipo normal (Gaussian). Para cada variable se realizaron los tres tipos de modelos y se seleccionó el que presentó menor valor de AIC (Akaike Information Criterion) (Crawley, 2007).

3.2.2.2 Análisis comparativo de la composición de especies leñosas entre grupos de sitios y su relación con la degradación estructural del quebrachal

Se buscó identificar patrones subyacentes en la composición de especies leñosas de los grupos estructurales de sitios, conformados en el capítulo anterior, tanto para datos de presencia-ausencia como de cobertura. Para ello, se siguió el marco conceptual propuesto por Podani y Schmera (2011) (para datos de presencia-ausencia de las especies) y Podani et al. (2013) (para valores de importancia de las especies leñosas, i.e. cobertura), que permiten estimar los coeficientes de diversidad beta, anidamiento y concordancia de especies entre pares de sitios. Este análisis se basa en las comparaciones de los valores de presencia-ausencia o de cobertura, entre todos los sitios (de a pares) para estimar tres índices relativos por comparación, cuyos valores varían entre cero y uno: la diferencia (D), el reemplazo (R) y la similitud (S) de especies leñosas. Si se utilizan datos de presencia-ausencia de las especies en la comparación de dos sitios, el primero de los tres índices hace referencia a las diferencias relativas en el número de especies entre sitios, el segundo indica la misma cantidad de especies que desaparecen en un sitio y aparecen en el otro y el último índice expresa las especies que comparten los sitios (Podani y Schmera, 2011). Si en cambio, se utilizan datos del valor de cobertura de cada una de las especies, en la comparación entre sitios cambia levemente su interpretación. El primer índice no sólo expresa las diferencias en especies, sino que, además, tiene en cuenta las diferencias en la cobertura total de las especies entre sitios. El índice de reemplazo considera que una cantidad de cobertura determinada en un sitio es reemplazada por la misma cantidad, pero de diferentes especies, en el otro sitio. Finalmente, la similitud cuantifica la coincidencia que hay entre las especies y sus coberturas entre los sitios comparados (Figura 3.1).

Cada comparación entre pares de sitios, entonces, está representada por tres valores, los que gráficamente se ubican dentro de un triángulo equilátero cuyos extremos corresponden a los índices calculados. Estos índices, a su vez, constituyen los componentes de los coeficientes de diversidad beta ($D + R$), anidamiento ($D + S$) y concordancia ($R + S$). En síntesis, habrá tantos valores de cada coeficiente como cantidad de comparaciones entre pares de sitios haya en el análisis. Además, se calcula un valor de importancia general de cada índice (componente) y cada coeficiente.

La evaluación de posibles diferencias en los coeficientes entre los grupos estructurales se realizó a través de pruebas no paramétricas de Mann-Whitney (Legendre y Legendre, 2012). Para conocer la relación entre la degradación estructural de los quebrachales y los componentes y coeficientes se extrajeron las 24 comparaciones entre los sitios con el de referencia y se ajustaron modelos lineales utilizando los componentes y los coeficientes como variables respuesta y el IDE como variable explicativa. Los modelos utilizaron distribución de error tipo normal (Gaussian). Tanto en los triángulos como en las regresiones lineales, se destacaron con color aquellas comparaciones que involucraban el sitio de referencia mediante colores teniendo en cuenta los grupos estructurales al que pertenecían los sitios comparados y considerando que el sitio de referencia se ubica en el Grupo I (Figura 3.1). Nuevamente, para cada variable se realizaron los tres tipos de modelos (lineal, polinómico y segmentado) y se seleccionó el que presentó menor valor de AIC (Akaike Information Criterion) (Crawley, 2007).

3.2.2.3 Programas estadísticos utilizados

Los análisis de este capítulo se realizaron en el software libre R, versión 4.3.0 (The R Core Team, 2023). La MDbc se calculó con la función `vegdist()` del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2022), el PCoA se realizó con la función `pcoa()` del paquete *ape* (Paradis y Schliep, 2019), la clasificación se realizó con la función `kmeans()` del paquete *stats* y se graficó con la función `fviz_cluster()` del paquete *factoextra* (Kassambara y Mundt, 2020). El análisis del valor indicador de las especies con la función `multipatt()` del paquete *indicspecies* (Cáceres y Legendre, 2009). Los modelos lineales se realizaron con la función `lm()` del paquete *stats* y los lineales segmentados con la función `segmented()` del paquete *segmented* (Muggeo, 2008). Los gráficos de todos los análisis fueron realizados con la función `ggplot()` del paquete *ggplot2* (Wickham, 2016). Finalmente, para realizar los análisis de la estructura de datos composicionales se utilizaron los programas “The Simplex method (SDRSimplex)” (datos de presencia-ausencia) y “The Simplex method for abundances (SDR-abunSimplex)” (datos de importancia de las especies), ambos desarrollados por Podani y de acceso libre (<http://podani.web.elte.hu/SYN2000.html>).

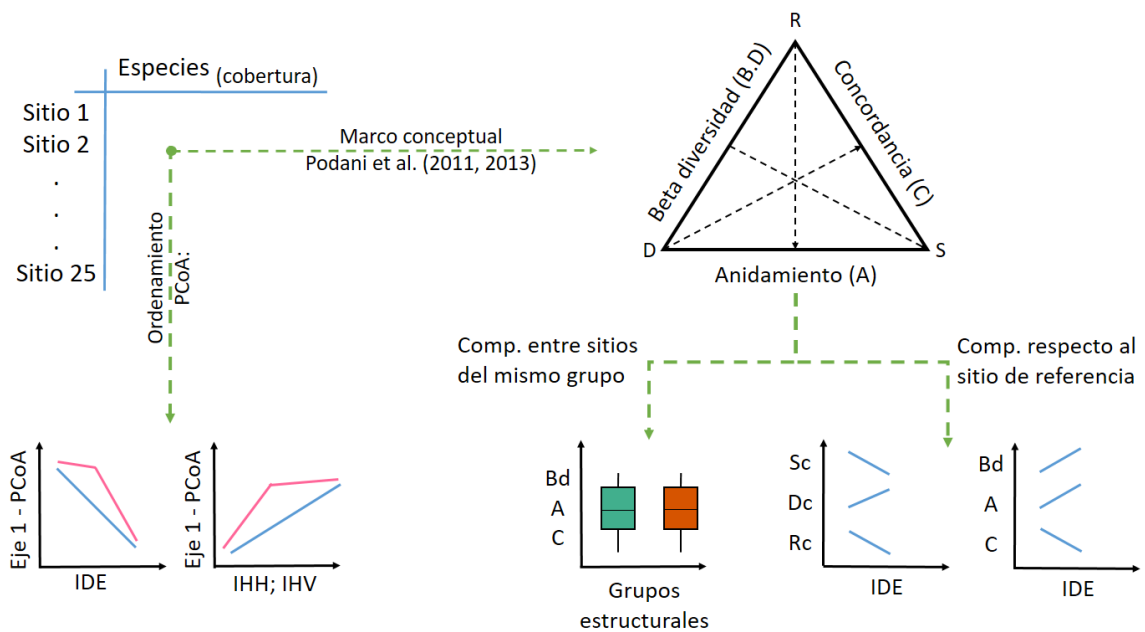


Figura 3.1. Esquema de los análisis estadísticos realizados en el capítulo 3. IHH: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la vegetación, IHV: Índice de Heterogeneidad Vertical de la vegetación, IDE: Índice de Degradación Estructural, Bd: Diversidad beta, A: Anidamiento, C: Concordancia, Sc: Similitud, Dc: Diferencia, Rc: Reemplazo.

3.3 Resultados

3.3.1 Caracterización composicional de los grupos estructurales y su relación con la heterogeneidad y la degradación estructural de la vegetación

En la Tabla 3.1 se observa que ambos grupos estructurales poseen especies leñosas que los caracterizan y los diferencian del otro, pero también tienen especies en común. Nueve especies están significativamente asociadas a los sitios del Grupo I, mientras que sólo tres están asociadas al Grupo II, aunque no significativamente. Diez especies no mostraron asociación con ningún grupo.

Tabla 3.1. Especies leñosas características de los quebrachales, con su abreviatura, valor indicador, significancia estadística, valores de constancia (I = 0 a 20%, II = 21 a 40%, III = 41 a 60%, IV = 61 a 80%, V = 81 a 100%) y cobertura promedio (en porcentaje), según el grupo estructural (como subíndice).

Especies	Abreviatura	Valor indica	P	Constancia cobertura (\bar{x})	
				Grupo I	Grupo II
<i>Senegalia praecox</i>	Sen.pra	0,95	<0,001	V _{28,76}	III _{3,12}
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Myr.cis	0,935	<0,001	V _{4,68}	
<i>Achatocarpus praecox</i>	Acha.pra	0,916	<0,001	V _{6,04}	III _{0,72}
<i>Coccoloba argentinensis</i>	Coc.arg	0,868	<0,001	V _{3,4}	I _{0,28}
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	May.vi	0,829	0,003	IV _{2,6}	
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Asp.qb	0,867	0,0064	V _{2,72}	III _{0,24}
<i>Cynophalla retusa</i>	Cyn.ret	0,791	0,0074	IV _{0,96}	
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Lib.par	0,75	0,0142	III _{3,64}	
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Sid.obtu	0,717	0,0404	III _{1,88}	I _{0,16}
<i>Erythroxylum microphyllum</i>	Ery.mic	0,669	0,0731	III _{1,52}	I _{0,16}
<i>Tabebuia nodosa</i>	Tabe.nod	0,682	0,1072	III _{2,36}	II _{0,16}
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Sarc.mis	0,651	0,1444	III _{0,96}	I _{0,32}
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Gled.amor	0,5	0,232	II _{0,96}	
<i>Scutia buxifolia</i>	Scu.bux	0,5	0,2656	II _{1,96}	
<i>Allophylus edulis</i>	Allo.edu	0,433	0,4525	I _{0,24}	

<i>Vachellia aroma</i>	Vach.aroma	0,564	0,0873	I _{0,04}	II _{1,08}
<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Lyc.boe	0,549	0,1208	I _{0,28}	III _{0,56}
<i>Vachellia caven</i>	Vache.cav	0,647	0,1398	II _{0,16}	III _{2,8}
<i>Schinopsis balansae</i>	Sch.bal	-	-	V _{25,12}	IV _{4,04}
<i>Neltuma spp.</i>	Nelt.sp	-	-	V _{15,6}	IV _{3,96}
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Rup.lax	-	-	II _{0,76}	II _{0,12}
<i>Schinus fasciculata</i>	Schi.fas	-	-	V _{2,92}	III _{1,2}
<i>Aloysia gratissima</i>	Alo.gra	-	-	II _{0,92}	II _{0,32}
<i>Lycium cuneatum</i>	Lyc.cun	-	-	II _{0,2}	II _{0,08}
<i>Senna pendula</i>	Senna.sp	-	-	I _{0,04}	I _{0,04}
<i>Geoffroea decorticans</i>	Geo.dec	-	-	V _{3,32}	III _{2,4}
<i>Acanthosyris falcata</i>	Aca.fal	-	-	I _{0,16}	I _{0,28}
<i>Celtis pallida</i>	Cel.pal	-	-	V _{5,72}	IV _{1,84}

Los grupos estructurales mostraron una clara separación en el PCoA (Figura 3.2). Del lado derecho, se encuentran los sitios del Grupo I (puntos verdes), que se correlacionaron positivamente con el eje 1, y estuvieron caracterizados por las especies leñosas típicas del quebrachal como *S. praecox*, *M. cisplatensis*, *A. praecox*, *C. retusa*, entre otras. Del lado izquierdo, correlacionados negativamente con el eje 1, se encuentran los sitios del Grupo II (puntos naranjas). Los mismos están caracterizados principalmente por *V. caven* y *V. aroma* y en menor medida por *L. boerhaviaefolium* (Figura 3.2, Tabla 3.1).

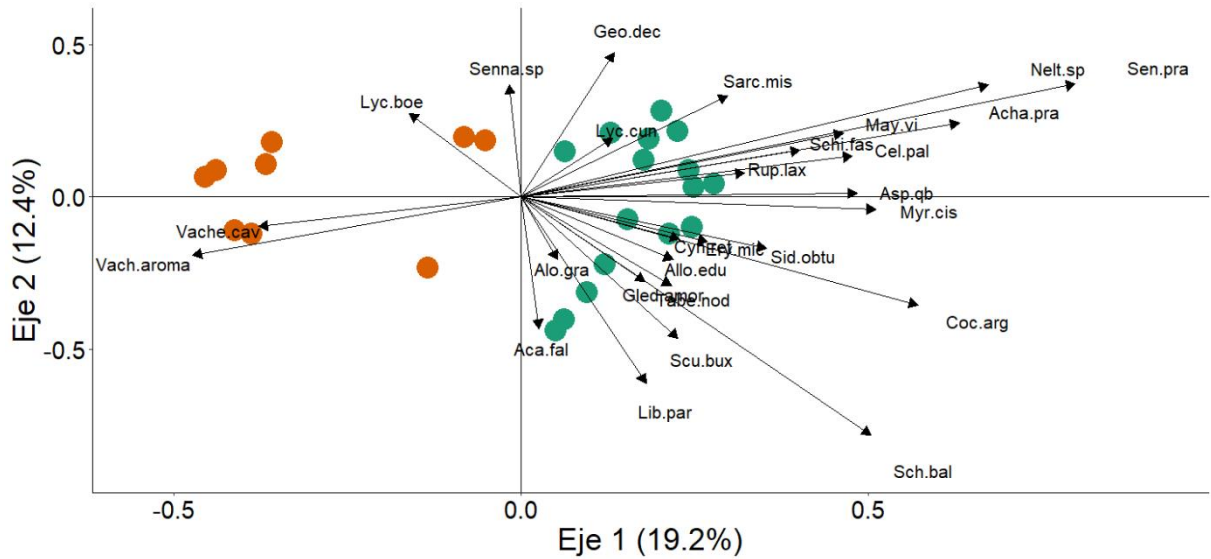


Figura 3.2. Biplot de los dos primeros ejes del Análisis de Coordenadas Principales de los sitios (puntos, $n = 25$) y las especies leñosas (flechas). Las referencias de las especies se encuentran en la Tabla 3.1 Los puntos verdes corresponden a los sitios del Grupo I ($n = 16$) y anaranjados al Grupo II ($n = 9$), definidos en el capítulo 2.

El eje 1 del PCoA mostró una relación negativa respecto al IDE, con un fuerte decrecimiento inicial hasta el punto de quiebre, a partir del cual se estabilizó en valores bajos ($\beta_1_{\text{pcoa}} = -0,010$ y $\beta_2_{\text{pcoa}} = 0,0001$) (Figura 3.3 a). Por otro lado, la relación con ambos índices de heterogeneidad de la vegetación fue similar. Respecto al IHH mostró un incremento hasta valores intermedios de heterogeneidad a partir del cual se estabilizó o disminuyó levemente ($\beta_1_{\text{IHH}} = 0,008$ y $\beta_2_{\text{IHH}} = -0,0005$), mientras que respecto al IHV mostró un aumento más abrupto hasta alcanzar un punto de quiebre, luego del cual cambia hacia una tendencia negativa muy suave ($\beta_1_{\text{IHV}} = 0,198$ y $\beta_2_{\text{IHV}} = -0,008$) (Figura 3.3 b, c).

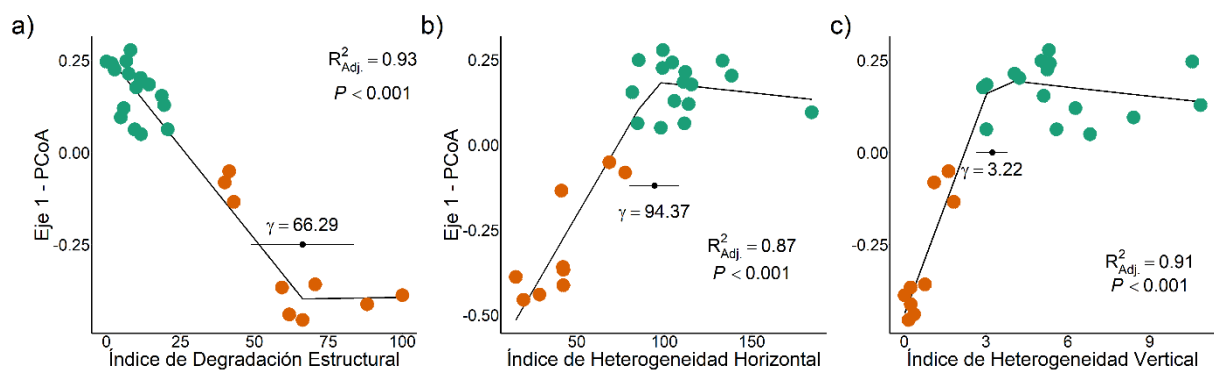


Figura 3.3. Variación del primer eje del PCoA en función del Índice de Degradación Estructural (a) y los Índices de Heterogeneidad Horizontal (b) y Vertical de la vegetación del quebrachal

(c). Se reporta el coeficiente de determinación (R^2), el valor de significancia P y el valor del punto de inflexión (τ) con su intervalo de confianza del 95% cuando corresponda (en c). Los puntos verdes corresponden a los sitios del Grupo I ($n = 16$) y los anaranjados al Grupo II ($n = 9$), definidos en el capítulo 2.

3.3.2 Análisis comparativo de la composición de especies leñosas entre grupos de sitios y su relación con la degradación estructural del quebrachal

En la figura 3.4 a, se observa que, si se compara sólo la presencia de especies leñosas entre los sitios, el componente que adquirió mayor porcentaje fue la similitud de especies (S) seguido por la diferencia de riqueza relativa (D). Esto también se puede observar en el patrón de distribución de los puntos. Una gran proporción de éstos se ubican en la sección inferior derecha del triángulo, es decir, que los sitios comparados tienden a compartir especies (S). Entre estos puntos se encuentran aquellas comparaciones entre el sitio de referencia y los sitios del Grupo I. Pero también, se observa la tendencia de algunos puntos (principalmente naranjas) hacia el extremo inferior izquierdo, es decir, hacia una diferencia de riqueza relativa entre los sitios comparados. El reemplazo relativo de especies, como lo indica la figura 3.4 a no fue un componente importante cuando se analiza la presencia-ausencia (P/A) de las especies entre sitios. El coeficiente que mayor importancia tuvo en este análisis fue el anidamiento.

El mismo análisis realizado con los valores de cobertura de las especies en cada sitio arrojó resultados complementarios al de P/A (Figura 3.4 b). El componente con mayor contribución porcentual fue la diferencia en composición especies leñosas (D_c), seguida por el reemplazo (R_c), por lo tanto, el coeficiente más importante fue la diversidad beta (i.e. cambio en la composición de especies leñosas). Éste caracterizó principalmente a las comparaciones entre el sitio de referencia y los sitios del Grupo II, representadas por los puntos naranjas reunidos en el extremo inferior izquierdo del triángulo. Entre las comparaciones del sitio de referencia con los sitios del Grupo I (i.e. menor valor de IDE, puntos verdes) aumentó la similitud (S_c) y el reemplazo en la composición de especies leñosas, por ello, el anidamiento y la concordancia fueron dos coeficientes importantes en las comparaciones de estos sitios.

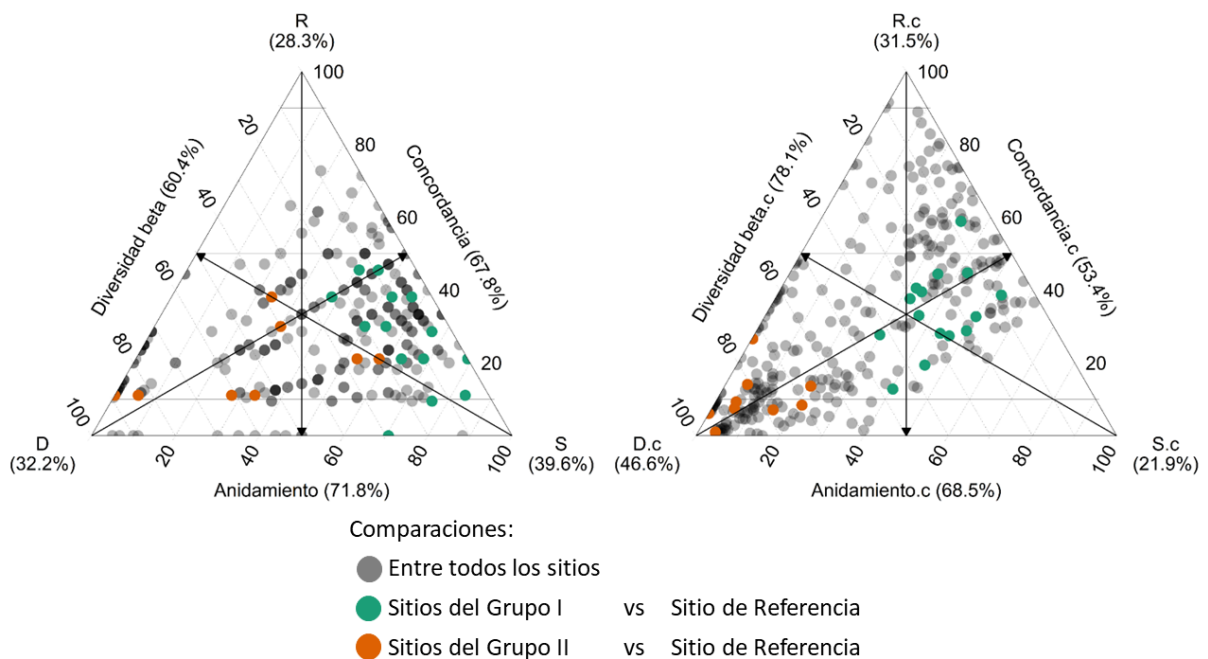


Figura 3.4. Diagramas ternarios de las comparaciones entre pares de sitios basadas en datos de (a) presencia-ausencia y (b) cobertura de especies leñosas. Los ejes del triángulo corresponden a los componentes de: similitud de especies (S) (o composición (Sc)), diferencias de riqueza (D) (o composición (Dc)) y reemplazo de especies (R) (o composición (Rc)). Los lados del triángulo corresponden a los coeficientes formados por la combinación aditiva de los ejes de los extremos: diversidad beta (c), anidamiento (c) y concordancia (c). Las flechas negras indican el sentido hacia el cual aumentan los coeficientes, siendo cero en el origen y 1 en la punta de las mismas. Los puntos representan las comparaciones de a pares entre todos sitios ($n = 300$), donde los verdes indican las comparaciones entre los sitios del Grupo I con el sitio de referencia ($n = 15$) y los anaranjados indican las comparaciones de los sitios del Grupo II con el sitio de referencia ($n = 9$).

A partir de aquí se profundiza en el análisis basado en los datos de cobertura de las especies leñosas por sitio (Figura 3.4 b) debido a que brinda más información que el de presencia-ausencia.

Al aumentar el nivel de IDE aumentaron el índice de diferencia (Dc) y disminuyeron los índices de similitud y reemplazo de la composición de especies (Sc y Rc). Debido al comportamiento de sus componentes, la concordancia (Rc + Cs) disminuyó, mientras que la diversidad beta (Dc + Rc) y el anidamiento (Sc + Dc) aumentaron (Figura 3.5). En todos los casos se encontraron puntos de quiebre cercanos al 50% de IDE, a partir de los cuales los componentes y coeficientes tienden a estabilizarse. Además, se encontraron diferencias

significativas entre el conjunto de comparaciones que involucra a los sitios del Grupo I (mismo grupo donde se encuentra el sitio de referencia; puntos verdes) y el conjunto de comparaciones que involucra a los sitios del Grupo II (puntos anaranjados), para todos los índices y coeficientes ($P < 0,001$).

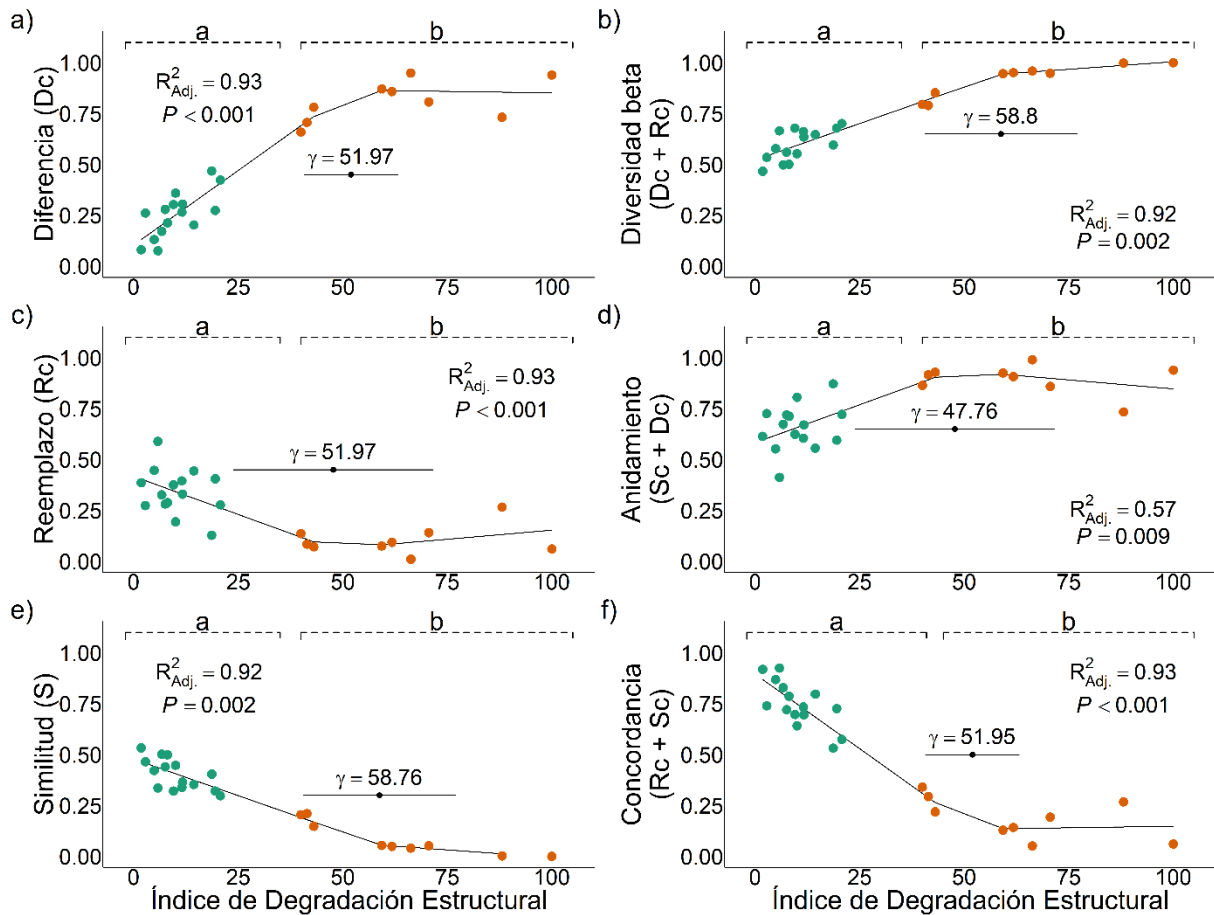


Figura 3.5. Regresiones de los índices de similitud (Sc), diferencias (Dc) y reemplazo (Rc) en composición de especies leñosas (a, c, e) y de los coeficientes de diversidad beta, anidamiento y concordancia (b, d, f) en función del Índice de Degradación Estructural ($n = 24$). Se reporta el coeficiente de determinación (R^2), el valor de significancia P y el valor del punto de inflexión (γ) con su intervalo de confianza del 95%. Los puntos verdes indican las comparaciones entre los sitios del Grupo I con el sitio de referencia ($n = 15$) y los anaranjados indican las comparaciones de los sitios del Grupo II con el sitio de referencia ($n = 9$). Notar que cada punto no representa un sitio, sino una comparación entre dos sitios (uno de ellos es siempre el de referencia). Las letras indican el resultado de las comparaciones de Mann-Whitney entre grupos estructurales.

La diversidad beta promedio entre sitios del Grupo II fue 1,3 veces mayor a la observada entre sitios del Grupo I (0,87 – 0,63, respectivamente) y, por el contrario, la concordancia promedio entre sitios del Grupo I fue 1,5 veces más grande a la del Grupo II (0,86 – 0,55, respectivamente). Para el anidamiento no se observaron diferencias significativas entre grupos (Figura 3.6).

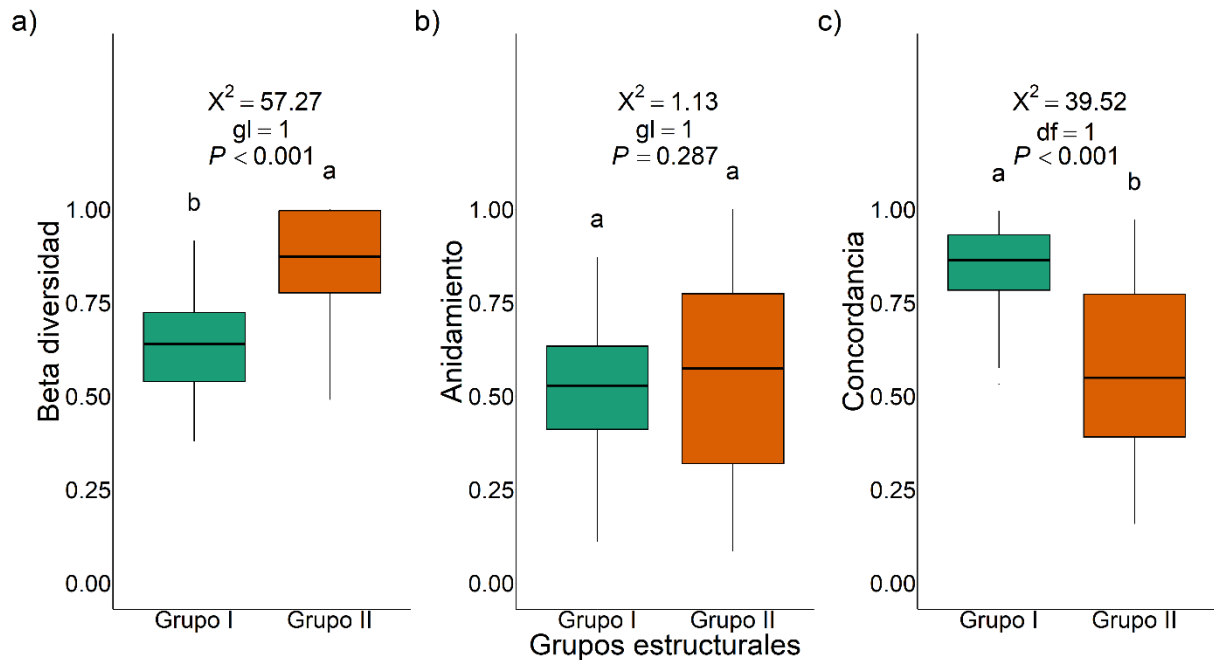


Figura 3.6. Gráficos de caja que muestran las diferencias entre grupos de sitios para los coeficientes de (a) diversidad beta, (b) anidamiento y (c) concordancia. Cada caja resulta de las comparaciones entre sitios dentro del mismo grupo. Para cada uno se reportan el valor de chi cuadrado (χ^2), los grados de libertad (gl) y el valor de P. Las cajas verdes corresponden al Grupo I (n = 120) y las anaranjadas al Grupo II (n = 36).

3.4 Discusión

3.4.1 Caracterización de la composición de especies leñosas de los grupos estructurales y su relación con la heterogeneidad y la degradación estructural de la vegetación

En el presente estudio se relevaron, en total, aproximadamente 6 hectáreas de quebrachales en diferente estado de degradación y en total se encontraron 36 especies leñosas entre árboles y arbustos (Tabla A.4). Este valor es mayor al reportado en la tabla 3.1, ya que en la misma solo se reportan aquellas especies que aparecieron en al menos 3 sitios (28 especies) y que fueron utilizadas en el PCoA. La riqueza de especies leñosas reportada en este trabajo fue mayor o igual a otros trabajos realizados en quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina (Ragonese y Covas, 1940; Barberis et al., 2002; Hilgert et al., 2003; Marino y Pensiero, 2003). Ragonese y Covas (1940) encontraron 28 especies leñosas, para una superficie total evaluada de 1,5 ha. Dada la amplia distribución espacial de las parcelas de muestreo hacia el norte de la provincia de Santa Fe, se esperaría encontrar un mayor número de especies leñosas en dicho trabajo (Lewis, 1991). Por ejemplo, Marino y Pensiero (2003) hallaron 37 especies leñosas (incluyendo dos cactáceas) en una superficie de 3 ha con una distribución latitudinal de los sitios de muestreo similar al trabajo anterior. De hecho, entre los dos trabajos citados, hubo 9 especies leñosas que difirieron de las encontradas en esta tesis: *Eugenia uniflora*, *Prosopis vinalillo*, *Schaefferia* sp, *Aspidosperma triternatum*, *Castela coccinea*, *Gochnatia argentina* (ahora *Moquiniastrum argentinum*), *Hexachlamys edulis*, *Prosopis affinis* y *Trixis praestans*. Posiblemente estas especies correspondan a comunidades de quebrachales enriquecidos de transición con bosques fuertes o densos mixtos (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991; Prado, 1993).

La mayoría de los trabajos que analizaron la composición de especies leñosas de quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina lo hicieron sólo en comunidades en buen estado de conservación (Ragonese y Covas, 1940; Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991, 1997; Barberis et al., 1998, 2002; Hilgert et al., 2003, Marino y Pensiero, 2003). En cambio, en este trabajo se buscó describir la diversidad de especies leñosas a lo largo de un gradiente de degradación estructural. En este sentido, se encontró una diferencia en la composición de especies leñosas entre los grupos estructurales de sitios. Mientras los sitios mejor conservados poseen todas las especies leñosas características del quebrachal mencionadas en trabajos de relevamientos previos de la vegetación, los sitios degradados estructuralmente sólo poseen un subconjunto de estas especies y entre ellas, algunas comunes como *V. caven*, *V. aroma* o *L. boerhaviaefolium* (Tabla 3.1). Estas especies han sido descritas previamente como componentes importantes de comunidades secundarias de bosques chaqueños,

asociadas a disturbios antrópicos como la ganadería, la agricultura o el fuego (Cabido et al., 1994; Zak y Cabido, 2002; Funes et al., 2007; Astrada, 2013; Marquez et al., 2019).

Estas diferencias fueron plasmadas en el primer eje del PCoA (Figura 3.2) que expresaría el cambio en la composición de especies leñosas entre los grupos estructurales. Su respuesta negativa frente al IDE sugiere que ese proceso de “empobrecimiento de especies” se debería a la degradación estructural del quebrachal (Figura 3.3 a). Para los quebrachales del Chaco Húmedo existen muy pocos trabajos que hayan estudiado esta relación. Por ejemplo, un estudio realizado en comunidades naturales y antrópicas (degradadas) en Formosa menciona el cambio de especies asociado a los procesos de degradación que caracterizan a cada estado, producto de los disturbios a los cuales fueron sometidos (Astrada, 2013). Trabajos realizados en comunidades boscosas del Chaco Seco y del mundo coinciden en resaltar que las diferencias en la composición de especies leñosas se dan principalmente en niveles altos de disturbios (i.e. disturbios intensos) (Sagar et al., 2003; Tálamo y Caziani, 2003; Htun et al., 2011; Tálamo et al., 2012; Lipoma et al., 2021). Además, algunos trabajos resaltan la baja probabilidad de regenerar la composición de especies leñosas a sus valores originales (Chazdon et al., 2007; Lipoma et al., 2021). Esto último significaría que la pérdida de composición de especies leñosas para los quebrachales puede implicar cruces de umbrales ecológicos más allá del cual la resiliencia al estado original (o previo) se pierde o disminuye significativamente y por lo tanto el ecosistema se degrada (López et al., 2011, 2013; Peri et al., 2017).

La respuesta segmentada del primer eje del PCoA a ambos índices de heterogeneidad de la vegetación indicaría que el cambio en la composición de especies se favorecería en niveles intermedios o bajos de heterogeneidad de la vegetación (Figuras 3.3 b, c). Para los quebrachales, muchos trabajos han destacado la gran heterogeneidad que caracteriza a estas comunidades y su importancia en la estructuración de la vegetación (Morello y Adámoli 1974; Lewis y Pire 1981). Además, existe un amplio consenso de que la variabilidad del micro-relieve es uno de los principales factores que modela la heterogeneidad vegetal de los quebrachales a partir de la variación en las características abióticas que ésta genera y que resulta en la formación de diferentes ambientes (Barberis et al., 1989, 2002; Lewis et al., 1997; Marino y Pensiero, 2003). Por otro lado, a valores de heterogeneidad altos y bajos podrían tener mayor influencia los factores bióticos, como las interacciones de competencia por recursos (e.g. luz y nutrientes), predación o herbivoría, que favorezcan la dominancia de pocas especies. El patrón observado en este trabajo se ha registrado también para distintos grupos de organismos incluidas las plantas, y estaría relacionado al compromiso entre la cantidad de área disponible y el número de especies diferentes (Allouche et al., 2012; Heidrich et al.,

2020). Estos resultados también tendrían sentido a la luz de la hipótesis de niveles de disturbios intermedios, que aumentarían la disponibilidad de espacio (o microsítios) y recursos para ser utilizados por distintas especies (Grime, 1973; Connell, 1978), mientras que niveles altos de disturbio eliminarían localmente algunas especies y además seleccionarían aquellas adaptadas a altas intensidades de los mismos (Halpern y Spies, 1995; Gibson et al., 2011; Clark y Covey, 2012).

3.4.2 Análisis comparativo de la composición de especies entre grupos de sitios y su relación con la degradación estructural del quebrachal

Los resultados de las comparaciones entre pares de sitios variaron de acuerdo al uso de la presencia o de la cobertura como variable de la importancia de las especies, aunque fueron complementarios (Figura 3.4). La importancia del índice de similitud relativa y el coeficiente de anidamiento para los datos de presencia de las especies, indicaría que los sitios del Grupo I poseen muchas especies en común, mientras que los del Grupo II poseen un subconjunto empobrecido de aquellas, lo que indicaría un proceso de simplificación y homogeneización en la composición de especies leñosas (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Solar et al., 2015). En cambio, al incluir la cobertura de las especies en el análisis se observó que el índice de diferencia en composición de especies y el coeficiente de diversidad beta fueron los más importantes. Esto indicaría que hay un cambio en la importancia que tienen las especies en cada sitio, principalmente cuando se comparan sitios de distinto grupo estructural. El segundo índice de gran importancia en este análisis fue el reemplazo en la composición de especies, que se da, sobre todo, entre sitios del Grupo I, donde se reemplazan las especies que poseen las mayores coberturas.

Estos patrones son apoyados por los resultados de las regresiones segmentadas entre los coeficientes y el IDE. En ellos se observa un proceso de deterioro de la composición de especies evidenciado por el aumento en la diversidad beta y el anidamiento y la disminución en la concordancia respecto al sitio de referencia (Figura 3.5). Además, los tres coeficientes mostraron puntos de quiebre a valores intermedios de degradación (i.e. IDE cercano al 50%). Estos resultados podrían estar relacionados a la historia de uso antrópico en estos bosques (Tabla A.2). La mayor parte de la tierra donde ahora se ubican los sitios de muestreos (campos de productores) fue propiedad de 'La Forestal' cuyo principal objetivo fue la extracción de taninos del quebracho colorado y por lo tanto la extracción selectiva de esta especie fue muy extensiva. Secundariamente a esta actividad, esta empresa y los habitantes de esta región también seleccionaban las especies de madera dura para construir ferrocarriles o edificaciones y producir carbón. Estas especies, entonces, sufrieron una gran extracción de

individuos y, hasta el día de hoy, su disminución se puede notar incluso en los bosques menos disturbados. Actualmente el manejo de estos bosques combina la extracción selectiva de especies con la ganadería extensiva (Chiarulli y Castro, 2021). Esta última actividad también afecta la composición de especies leñosas, ya que para su desarrollo se suelen deforestar áreas completas para permitir el crecimiento de pasturas implantadas o naturales y permitir el ingreso del ganado. Sumado a esto, cuando la ganadería se realiza dentro del bosque, los animales suelen alimentarse de especies leñosas, especialmente de las plántulas y renovales a los que tiene acceso. El deterioro de los bosques por estas actividades, también produce la pérdida de aquellas especies raras, que solo sobreviven bajo condiciones específicas de los bosques bien conservados (Arroyo-Rodríguez et al., 2013). Entonces, la composición de especies leñosas de las comunidades degradadas queda representada por un subgrupo remanente de especies que están mejor adaptadas a los disturbios más recurrentes (i.e. rebrotantes, espinosas, endozoocoras, etc.) y a las condiciones abióticas resultantes. Estas actividades de manejo provocan que los sitios degradados se diferencien más de los sitios mejor conservados (i.e. bosque de referencia) y, por lo tanto, los procesos de aumento de diversidad beta y anidamiento se vuelvan más importantes, mientras que la concordancia entre estos disminuye. Resultados similares fueron obtenidos por Tálamo et al. (2012) quienes encontraron que la diversidad beta entre sitios fue importante cuando uno de ellos había sufrido disturbios de alta intensidad (i.e. deforestación completa o incendios intensos) pero no para disturbios de baja intensidad. Otros trabajos realizados en la ecorregión de Chaco Seco coinciden en señalar que los sitios bajo manejo antrópico y degradados poseen un ensamble de especies diferente al de los sitios conservados (Loto y Bravo, 2020; Lipoma et al., 2021). Si bien en esta tesis sólo se tuvieron en cuenta las especies leñosas, sería interesante que trabajos posteriores incluyeran un análisis detallado del cambio en la comunidad de especies herbáceas en quebrachales con distinto estado de degradación, contribuyendo a generar un conocimiento más holístico de este sistema.

Otro proceso identificado en este trabajo es la divergencia en la composición de especies entre los sitios degradados (Figura 3.6), posiblemente por los diferentes efectos de los disturbios sobre las especies o sobre el ambiente, tal como se ha observado en otros bosques (Laurance et al., 2007; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Solar et al., 2015). La ganadería en quebrachales suele eliminar gran parte de la vegetación leñosa, fundamentalmente el estrato arbustivo (desarbastado) y las herbáceas espinosas como las bromeliáceas, para “limpiar” el bosque y permitir al ganado acceder al alimento y además aumentar la superficie productiva de las herbáceas que crecen en el sotobosque (Simón, 2011; Ocampo et al., 2017). Este manejo se traduce en estados de quebrachales degradados,

pero con individuos arbóreos grandes y aislados. Esto último también explicaría que algunas especies como *S. balansae*, *Neltuma* spp. o *R. laxiflora* no se encontraron dentro del conjunto de especies que caracterizan al Grupo I. En cambio, cuando se deforesta gran parte del bosque, o en su totalidad, para la producción de cultivos o pasturas para el ganado, las condiciones abióticas cambian drásticamente y las primeras especies en colonizar esas áreas suelen ser especies adaptadas a dichos ambientes (i.e. heliófilas, espinosas, rebrotantes) y en su mayoría dispersadas por el ganado como *V. caven*, *V. aroma* o *Neltuma* spp., conduciendo a estas comunidades degradadas hacia otros estados (e.g. arbustales), dominados por esas especies (Adamoli et al., 1990; Zak y Cabido, 2002; Cabral et al., 2003; Funes et al., 2007; Astrada, 2013; Marquez et al., 2019). Este patrón también explicaría la falta de asociación significativa en el índice de valor indicador de las especies con el Grupo II (Tabla 3.1).

3.4.3 Conclusiones

La combinación del enfoque de los MEFETS, considerando un gradiente de degradación, con la composición de especies leñosas propuesta en este capítulo constituye una metodología novedosa para abordar el estudio de la resiliencia de los bosques de quebracho. Los resultados encontrados avalan la hipótesis planteada en este capítulo, ya que se encontró que la composición de especies leñosas cambia conforme se degradan los quebrachales. Ese cambio fue evidenciado por un aumento en la diversidad beta y en el anidamiento y una disminución en la concordancia, determinando un proceso de simplificación biótica. Además, se observaron diferencias en la composición de especies leñosas entre sitios degradados como resultado de los diferentes manejos antrópicos que se llevan a cabo en los quebrachales.

La diversidad biológica está asociada a muchos aspectos que confieren resiliencia a los ecosistemas, como la redundancia funcional de las especies y la diversidad de respuestas de las mismas a los disturbios (Laliberté et al., 2010). Entonces frente a un disturbio, la posibilidad de que especies con roles ecológicos similares reemplacen a las afectadas o la capacidad de responder de distintas maneras a los cambios producidos por los factores antrópicos y/o naturales, confiere resiliencia al ecosistema (Sasaki et al., 2015). La intensificación en el uso de la tierra reduce la diversidad y la redundancia funcional de los ecosistemas, y por lo tanto, la resiliencia de las mismas (Laliberté et al., 2010; Lipoma et al., 2021). La pérdida de las especies leñosas fundacionales trae consigo la pérdida de estructura y procesos ecológicos clave que le dan la fisonomía característica y mantienen el funcionamiento del ecosistema (Ellison et al., 2005). En los quebrachales ese rol lo cumple

principalmente *S. balansae* acompañada por otras especies arbóreas como *M. cisplatensis* o *S. praecox* y arbustivas como *A. praecox*, *C. argentinensis* o *M. vitis-idaea* (Lewis y Pire, 1981). Estos antecedentes indicarían que la pérdida de biodiversidad observada entre los grupos estructurales del presente trabajo se traduciría en la pérdida de resiliencia entre los mismos, es decir, perderían su capacidad de recuperar la composición de bosques de referencia (u originales).



CAPÍTULO 4: HETEROGENEIDAD TOPOGRÁFICA DE LOS QUEBRACHALES Y SU RELACIÓN CON LA DEGRADACIÓN Y LA HETEROGENEIDAD DE LA VEGETACIÓN

4.1 Introducción

La topografía influye en las condiciones ambientales del suelo sobre el que se desarrolla la vegetación (Van Do et al., 2015). La heterogeneidad topográfica genera sitios con diferente disponibilidad de agua (Vivian-Smith, 1997; Moeslund et al., 2013), nutrientes (Loiseau et al., 2005; Rodrigues et al., 2021), propiedades físicas y químicas del suelo que se traducen en una gran heterogeneidad ambiental (Ehrenfeld, 1995; Tatenó y Takeda, 2003; Van Do et al., 2015; Shukla et al., 2023). A su vez, la misma condiciona el patrón espacial de la vegetación y algunos procesos ecosistémicos (Beatty, 1984; Stover y Henry, 2018; Vernham et al., 2023). La variabilidad de condiciones ambientales permite la coexistencia de diversas especies con rasgos funcionales diferentes al utilizar las condiciones del espacio que les son favorables para su crecimiento (Larking et al., 2006; Lundholm, 2009; Stein et al., 2014; De Falco et al., 2021). Como consecuencia, la variabilidad topográfica se refleja en la estructura de la

vegetación que también adoptará una disposición heterogénea como consecuencia de la ocupación diferencial del espacio (Larking et al., 2006). Además, la heterogeneidad topográfica está asociada directamente a procesos ecosistémicos (e.g. germinación y establecimiento de plántulas, la tasa de descomposición de la materia orgánica, etc.), a través de la variabilidad en las condiciones abióticas del suelo e indirectamente a estos, mediado por su influencia en la diversidad de respuestas funcionales de las especies que llevan a cabo los procesos (e.g. productividad primaria, microorganismos asociados al ciclado de nutrientes o descomposición de materia orgánica, etc.) (Stover y Henry, 2020). A su vez, algunos autores destacan la importancia de mantener la heterogeneidad micro-topográfica como lugares de refugio para las especies amenazadas frente al cambio climático (Fridley et al., 2011; Tukiainen et al., 2017).

La degradación antrópica de los ecosistemas tendería a la homogeneización de la micro-topografía. Aunque son pocos los trabajos que abordan la influencia de la degradación sobre la micro-topografía, estos coinciden en reportar que algunas actividades de origen antrópico como la agricultura (Anderson y Coleman, 1985), el fuego, la remoción de vegetación (Ravi et al., 2009; White, 2011; Sankey et al., 2012) y el pastoreo (Nash et al., 2004) reducen la heterogeneidad topográfica a través de la labranza, la erosión y la compactación del suelo (Stover y Henry, 2018). También existen trabajos que destacan que los movimientos del suelo del bosque producto del desarraigo de árboles, ocasionado por fuertes vientos, o los incendios en turberas y bosques de tierras bajas (i.e. disturbios naturales), incorporan o sostienen heterogeneidad en el micro relieve (Schaetzl et al., 1990; Kuuluvainen, 1994; Benscoter et al., 2015; Sass et al., 2018). La micro-topografía, al igual que muchas características edáficas, es considerada una variable de respuesta lenta pero que tiene una gran influencia sobre la dinámica interna del ecosistema dada su interacción con otras variables de respuesta rápida. Por lo tanto, la micro-topografía constituiría una variable indicadora de cambio de estado (Briske et al., 2017; Chapin et al., 2009).

En los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina, la topografía es un factor determinante de la composición de especies y el patrón espacial de la vegetación (Lewis, 1991; Barberis et al., 2002, 2014; Marino y Pensiero, 2003). Desde el punto de vista paisajístico, los quebrachales de *Schinopsis balansae* se ubican en una posición macro-topográfica intermedia, entre los algarrobales (más abajo) y el bosque fuerte o mixto (más arriba) (Lewis, 1991). Micro-topográficamente se caracterizan por ser muy heterogéneos y variables en cortas distancias como consecuencia de diversos factores bióticos (e.g. grandes hormigueros del género *Atta*, movimientos de las raíces o acumulación de materia orgánica) y abióticos (e.g. procesos psudokársticos) (Barberis et al., 1998, 2005). La variabilidad en el

suelo se traduce en una estructura de la vegetación muy heterogénea que se desarrolla sobre éste. En los quebrachales, las especies leñosas están asociadas a las zonas más altas y mejor drenadas donde se forman parches de bosquetes densos y continuos, mientras que, en las zonas bajas, a veces inundables en el período estival lluvioso, la vegetación leñosa se abre para dar lugar a una conspicua vegetación herbácea que forma comunidades variadas y ricas en especies (inter-parches) (Marino y Pensiero, 2003; Barberis et al., 2005).

En este capítulo se propone estudiar el impacto de la degradación estructural de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina sobre la heterogeneidad de la micro-topografía y evaluar cómo sus modificaciones afectan a la vegetación. Las hipótesis planteadas son las siguientes: a) los sitios con mayor degradación estructural tendrán una micro-topografía más homogénea debido a la erosión del suelo por pisoteo del ganado, la acción de maquinarias y/o la extracción de la vegetación; y b) dicha modificación del micro-relieve influirá negativamente sobre aspectos estructurales y funcionales de la vegetación. Bajo la primera hipótesis se espera que se pierda la variación espacial del micro-relieve a distancias cortas (i.e. pequeña escala). Además, bajo la segunda hipótesis se espera que la complejidad estructural y funcional de la vegetación sean menores cuando el micro relieve se vuelve más homogéneo.

En este sentido, los objetivos específicos del capítulo fueron: (1) analizar la escala de variación del micro-relieve de los quebrachales según su estado de degradación, (2) evaluar la relación de la heterogeneidad del micro-relieve respecto a la degradación del quebrachal, y (3) evaluar la variación en los aspectos estructurales y funcionales de la vegetación respecto a la heterogeneidad del micro-relieve.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Área de estudio

El muestreo de datos para este capítulo se limitó a lotes de quebrachales comprendidos en el Centro Operativo Experimental “Aldo Emilio Tessio” – Las Gamas y lotes de productores vecinos a este Centro (29°28' S - 60°28' O), con diferentes historias de uso (Tabla A.2) y diferentes estados de degradación (Figura 4.1 a).

4.2.2 Diseño de muestreo

Siguiendo la metodología planteada en el capítulo 2 y dentro de los límites del área de estudio mencionada en la sección 4.2.1, se seleccionaron 12 sitios con distintos niveles de degradación estructural, de forma tal de abarcar un gradiente de degradación. Cuatro de ellos corresponden al muestreo mencionado en el capítulo 2. En dos de los cuatro sitios la vegetación se censó en una ubicación diferente (i.e. distinta transecta), y en los otros dos se utilizaron los primeros 100 metros de la transecta de 250 metros. En todos los sitios se estableció una parcela rectangular de 1000 m² (100 m × 10 m) (Figura 4.1 a).

El relevamiento de la vegetación en la parcela se dividió en dos partes. Por un lado, en toda el área de la parcela, se registró el número y la identidad específica de todos los individuos leñosos (árboles y arbustos). Además, para aquellos con un diámetro de fuste a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm, medimos su altura (m) y el DAP (cm) exactos. Por otro lado, cada un metro, a lo largo de la línea central de 100 m (transecta), se ubicaron parcelitas de 0,5 m² (0,70 m × 0,70 m), en las cuales se registró: a) la densidad de plántulas (de 0 a 30 cm de altura) y renovales (mayores a 30 cm de altura y menores a 10 cm DAP) de las especies arbóreas, y b) la riqueza y cobertura de todas las especies herbáceas. En el centro de cada una de ellas se midió, por el método de intersección por puntos, la altura de los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo (Figuras 4.1 b, 4.2). Además, mediante un nivel óptico se midió la elevación del terreno en el centro de la parcelita (Figuras 4.1 c, 4.2).

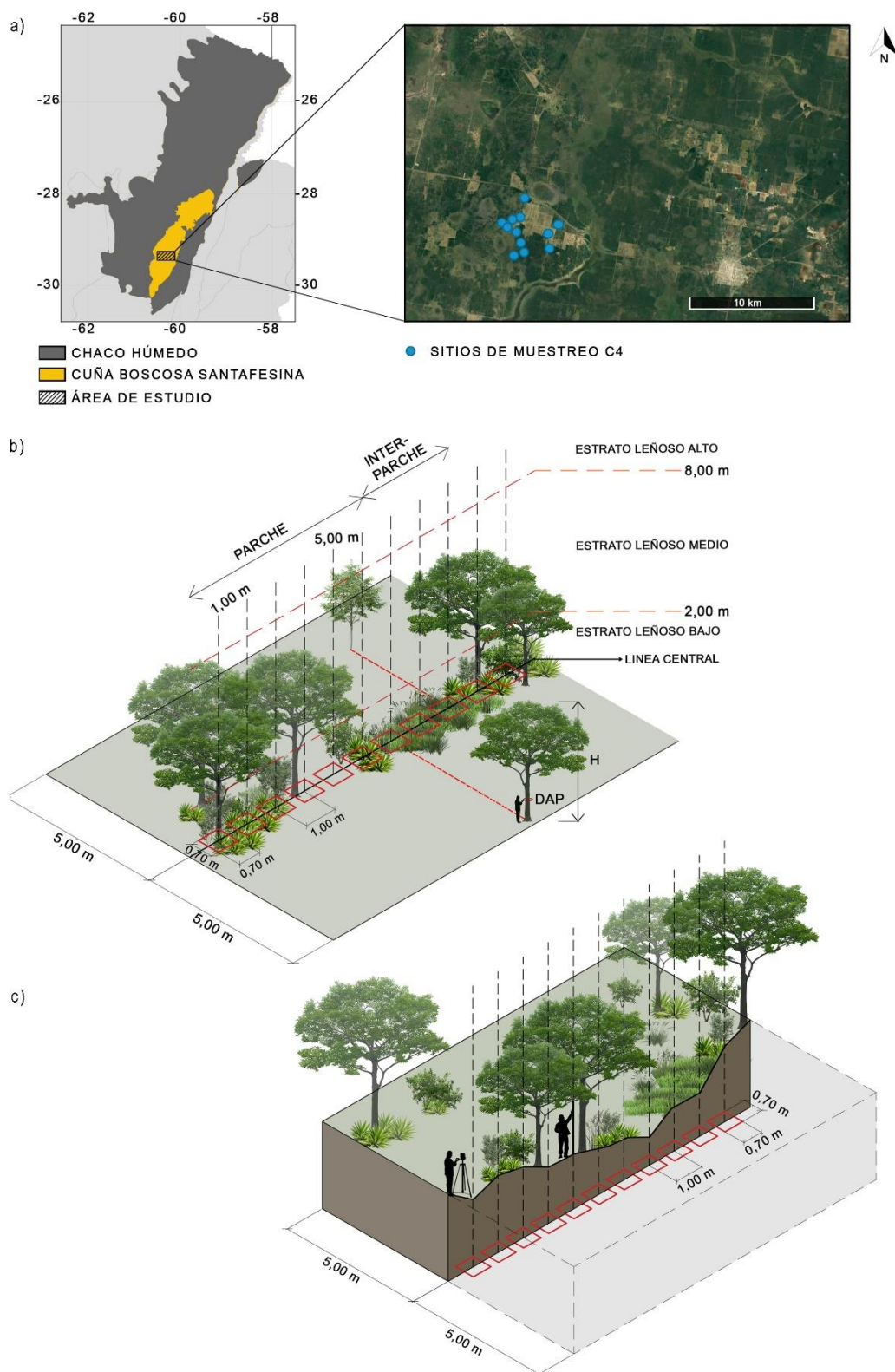


Figura 4.1. a) Ubicación de los sitios de muestreos del capítulo 4 (C4) en el área de estudio. Esquemas ilustrativos de la metodología de: b) muestreo de la vegetación y c) altura topográfica del micro-relieve, en parcelas de 100 m x 10 m.



Figura 4.2. Imágenes ilustrativas del muestreo de la altura topográfica con nivel óptico (a, b) y de la vegetación en las parcelitas de 0,5 m² (c, d) a cada metro de la transecta.

4.2.3 Procesamiento de los datos

Los datos fueron procesados siguiendo la metodología descrita en el capítulo 2 (sección 2.2.2). Sólo se realizaron modificaciones en el cálculo del Índice de Degradación Estructural (IDE) (sección 2.2.2.2) y en la estimación del carbono orgánico del suelo (COS) (sección 2.2.2.3). El IDE de los 12 sitios se construyó en relación a los sitios muestreados para los

capítulos 2 y 3, y utilizando el mismo sitio de referencia, por lo tanto, para su cálculo se incluyeron 35 sitios (i.e. 23 de los capítulos anteriores y 12 de éste). De esta forma, el cálculo incluyó mayor cantidad de sitios con diferente fisonomía, y puede ser comparado con el IDE anterior. Cabe mencionar que, si bien para la tesis se relevaron 37 sitios en total, como se mencionó más arriba, dos de ellos (Sitios 7 y 8) se utilizaron para ambos capítulos (i.e. 100 m iniciales de los 250 m totales de la transecta), por lo que se incluyeron una sola vez para el cálculo del IDE (i.e. no se repiten). Finalmente, se extrajeron los valores de IDE para los 12 sitios que fueron utilizados para los análisis del presente capítulo. Los proxies funcionales se calcularon de la misma forma propuesta en la sección 2.2.2.3, excepto el COS, que se cuantificó en los primeros 30 cm de suelo (COS₀₋₃₀).

4.2.4 Análisis estadísticos

4.2.4.1 Escalas espaciales de variación de la altura topográfica, heterogeneidad micro-topográfica y su relación con la degradación estructural

En primer lugar, se calculó una altura topográfica relativa que permitió comparar los sitios entre sí (Ehrenfeld, 1995). Para ello, a la menor altura topográfica de cada transecta (i.e. sitio) se le asignó el valor de cero y todas las demás alturas se calcularon relativas a ese punto. Para analizar la heterogeneidad de la micro-topografía del quebrachal y su relación con la degradación se dividió a la heterogeneidad en una escala fina (HEFina), que tiene en cuenta las variaciones en la altura relativa metro a metro sobre la transecta y una escala gruesa (HEGruesa), que tiene en cuenta las variaciones en la altura relativa cada cinco metros sobre la transecta. Además, se calculó el coeficiente de variación total de la altura topográfica (CVt) como medida de la variabilidad (i.e. heterogeneidad) de cada sitio.

Para caracterizar la escala fina de cada sitio se utilizó la semivarianza (γ -varianza) a partir de un semivariograma experimental de la altura topográfica a un metro. La semivarianza hace referencia a la variabilidad en la altura topográfica (cm) dentro de la misma transecta separados por una distancia determinada. El semivariograma experimental para un conjunto de datos está definido por la siguiente función:

$$\text{HEFina} = \gamma(\vec{h}) = \frac{1}{2N(\vec{h})} \sum [z(\vec{x}_i) - z(\vec{x}_j + \vec{h})]^2$$

Donde $\gamma(\vec{h})$ es la semivarianza para todos los puntos de la transecta separados por un intervalo de distancia \vec{h} , $N(\vec{h})$ es el número total de pares de puntos separados por un intervalo de distancia \vec{h} , $z(\vec{x}_i)$ es la altura topográfica relativa (cm) en el punto "i" y $z(\vec{x}_j)$ es la altura

topográfica relativa en el punto “j”, separado del primero por una distancia \vec{h} (m) (Bachmaier y Backes, 2011).

Para caracterizar la escala gruesa se eliminaron las pequeñas variaciones de altura topográfica mediante una suavización de los datos con el método de promedio móvil de cinco valores (e.g. $y_i = (x_1 + x_2 + x_3 + x_4 + x_5)/5$, $y_j = (x_2 + x_3 + x_4 + x_5 + x_6)/5$, y así sucesivamente hasta completar la transecta). Esto permitió distinguir, a lo largo de la transecta, entre tramos con tendencia de aumento y tramos con disminución de la altura topográfica (Figura 4.3). A partir de las transectas suavizadas se determinó el número (o cantidad) de tramos (Nt), la longitud (L) y el valor absoluto de la pendiente ($|P|$) de cada tramo y se combinaron bajo la siguiente fórmula:

$$HEGruesa = Nt \times CVL \times \sum |P| \times CV|P|$$

dónde CVL es el coeficiente de variación de la longitud de los tramos y $CV|P|$ es el coeficiente de variación del valor absoluto de la pendiente de los tramos.

Para construir el Índice de Heterogeneidad Topográfica (IHT) se multiplicaron las escalas de heterogeneidad fina, gruesa y el coeficiente de variación de la altura topográfica (CVt) de cada sitio y se lo relativizó según el valor más alto (i.e. de 0 a 100):

$$IHT = HEFina \times HEGruesa \times CVt$$

Finalmente, se analizó la contribución de cada escala topográfica al IHT y para evaluar la variación de éste (y la de sus componentes) respecto a la degradación estructural del quebrachal se realizaron modelos lineales, polinómicos y segmentados, utilizando las escalas fina y gruesa y el IHT como variables respuesta y el IDE como variable explicativa (Figura 4.4). Los modelos utilizaron distribución de error tipo normal (Gaussian). Se generaron los tres tipos de modelos para cada variable y se seleccionó el de menor valor de AIC (Akaike Information Criterion) (Crawley, 2007).

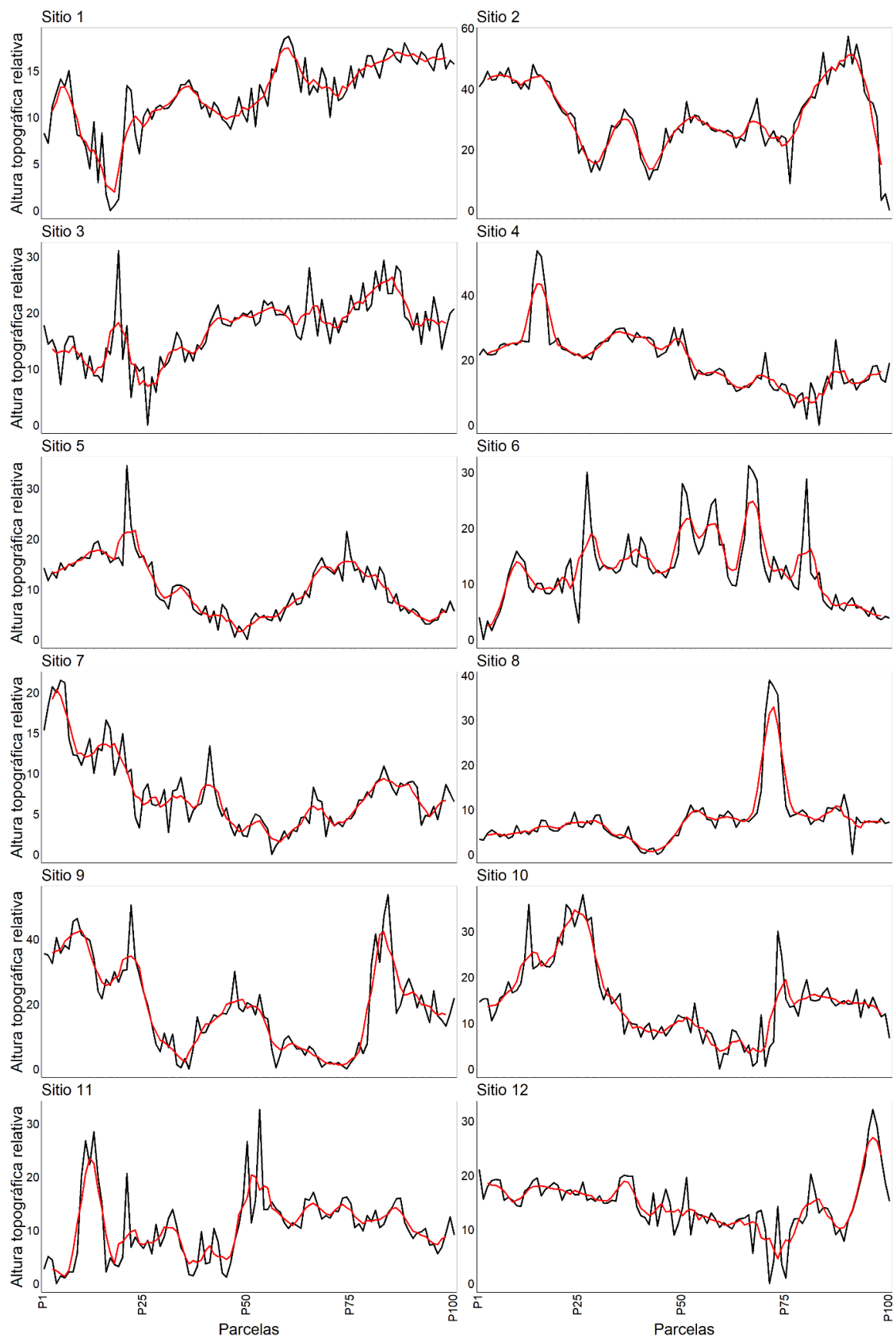


Figura 4.3. Variación de la altura topográfica a lo largo de la transecta de cada sitio. En negro se indica la altura topográfica relativa y en rojo la altura topográfica suavizada.

4.2.4.2 Relaciones entre la heterogeneidad topográfica con las variables estructurales y proxies funcionales de la vegetación del quebrachal

Se analizó la relación entre la cobertura y riqueza de especies herbáceas y la regeneración de especies leñosas (variables respuesta) respecto de la altura topográfica (variable explicativa) a cada metro de la transecta (i.e. $n = 100$). Para analizar la cobertura de herbáceas se realizó un modelo aditivo generalizado para posición, escala y forma (GAMLSS por sus siglas en inglés), mientras que para las otras variables se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (Figura 4.4). Los GAMLSS son modelos semi-paramétricos que permiten modelar variables que siguen una determinada distribución (en este caso beta inflada en 1) pero los parámetros de la distribución pueden ser modelados de forma independiente siguiendo funciones no paramétricas (lineal, aditiva o no lineal) (Amat, 2020). En los tres modelos se utilizaron los sitios como variable aleatoria (factor aleatorio con 12 niveles), y se permitió que variaran tanto la pendiente como la ordenada al origen. Además, en cada modelo se incorporó un término que tiene en cuenta la posible auto-correlación espacial de las parcelas en una misma transecta. Para todos los modelos, se centró y estandarizó la altura topográfica relativa. La distribución del error de la variable respuesta también fue diferente en cada modelo. La cobertura herbácea siguió una distribución beta adaptada para datos con gran cantidad de valores 1 (uno), la riqueza de herbáceas siguió una distribución binomial negativa con función de ligamiento “log” y la probabilidad de regeneración de especies leñosas una distribución binomial con función de ligamiento “logit”. De cada modelo se extrajo la pendiente de respuesta según cada nivel del factor aleatorio (sitios) para contrastarlas con el IDE y observar su variación. Estas pendientes dan una noción del comportamiento de la variable respuesta en función de la altura topográfica relativa en cada metro, y en cada uno de los sitios.

Para conocer las respuestas de las variables estructurales y funcionales de la vegetación a la heterogeneidad topográfica del quebrachal se realizaron modelos de regresiones lineales (o lineales generalizados), polinómicos y segmentados. Las variables respuesta fueron los Índices de Heterogeneidad Horizontal y Vertical de la vegetación (IHH, IHV), mientras que las variables funcionales de respuesta fueron los proxies asociados a procesos ecosistémicos del bosque: el NDVI promedio y su coeficiente de variación, el área basal por hectárea, la diversidad (número equivalente de especies) y el carbono orgánico almacenado en el suelo en los primeros 30 cm de suelo (COS_{0-30}). En todos los casos se utilizó el Índice de Heterogeneidad Topográfica como variable explicativa (Figura 4.4). Los

modelos lineales, polinómicos y segmentados utilizaron distribución de error tipo normal (Gaussian). Se generaron los tres tipos de modelos para cada variable y se seleccionó el de menor valor de AIC (Crawley, 2007).

4.2.4.3 Programa estadístico utilizado

Todos los análisis se realizaron con el programa libre R, versión 4.3.0 (The R Core Team, 2023). El análisis del semivariograma experimental se realizó con la función `variogram()` del paquete `gstat` (Pebesma, 2004). La suavización de la altura topográfica se realizó con la función `rollmean()` del paquete `zoo` (Zeileis y Grothendieck, 2005). Los modelos lineales se realizaron con la función `lm()` y los test de correlaciones con la función `cor.test()`, ambas funciones del paquete `stats` (Equipo principal de R). El modelo aditivo generalizado mixto se realizó con la función `gamlss()` y los modelos lineales generalizados mixtos se realizaron con las función `glmmTMB()`, ambas funciones pertenecientes a los paquetes `gamlss`, `glmmTMB` respectivamente (Brooks et al., 2017; Stasinopoulos et al., 2023).

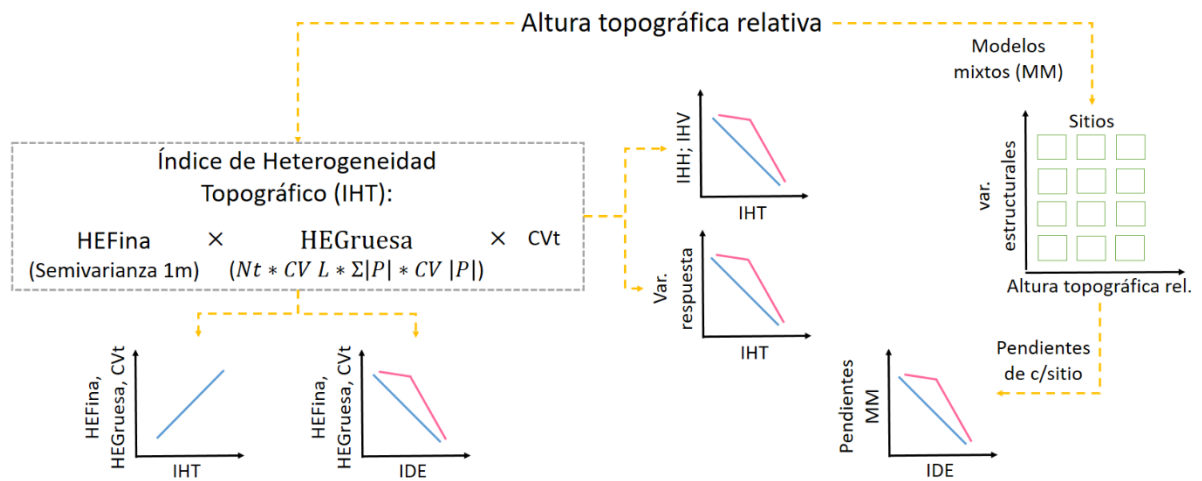


Figura 4.4. Esquema de los análisis estadísticos realizados en el capítulo 4 y las respuestas esperadas para cada relación (líneas azules y rosas). HEFina: heterogeneidad micro-topográfica a escala fina, HEGruesa: heterogeneidad micro-topográfica a escala fina, CVt: coeficiente de variación de la altura topográfica, IDE: Índice de Degradación Estructural, IHT: Índice de Heterogeneidad Topográfica, Pendientes MM: pendientes de los Modelos Mixtos.

4.3 Resultados

4.3.1 Escalas espaciales de variación de la altura topográfica, heterogeneidad micro-topográfica y su relación con la degradación estructural

En la figura 4.5 se observa que no hay correlación significativa entre las escalas de heterogeneidad micro-topográficas que componen el Índice de Heterogeneidad Topográfica (IHT). Sin embargo, se observa que la HFINa y la HGRuesa están más relacionadas entre sí (Figura 4.5 a) que con el CV de la altura topográfica (Figuras 4.5 c, e). Además, se puede notar que la HEFINa y la HEGRuesa aumentan cuando lo hace el IHT (Figuras 4.5 b, d), mientras que el CV de la altura topográfica no posee una relación clara con este índice (Figura 4.5 f).

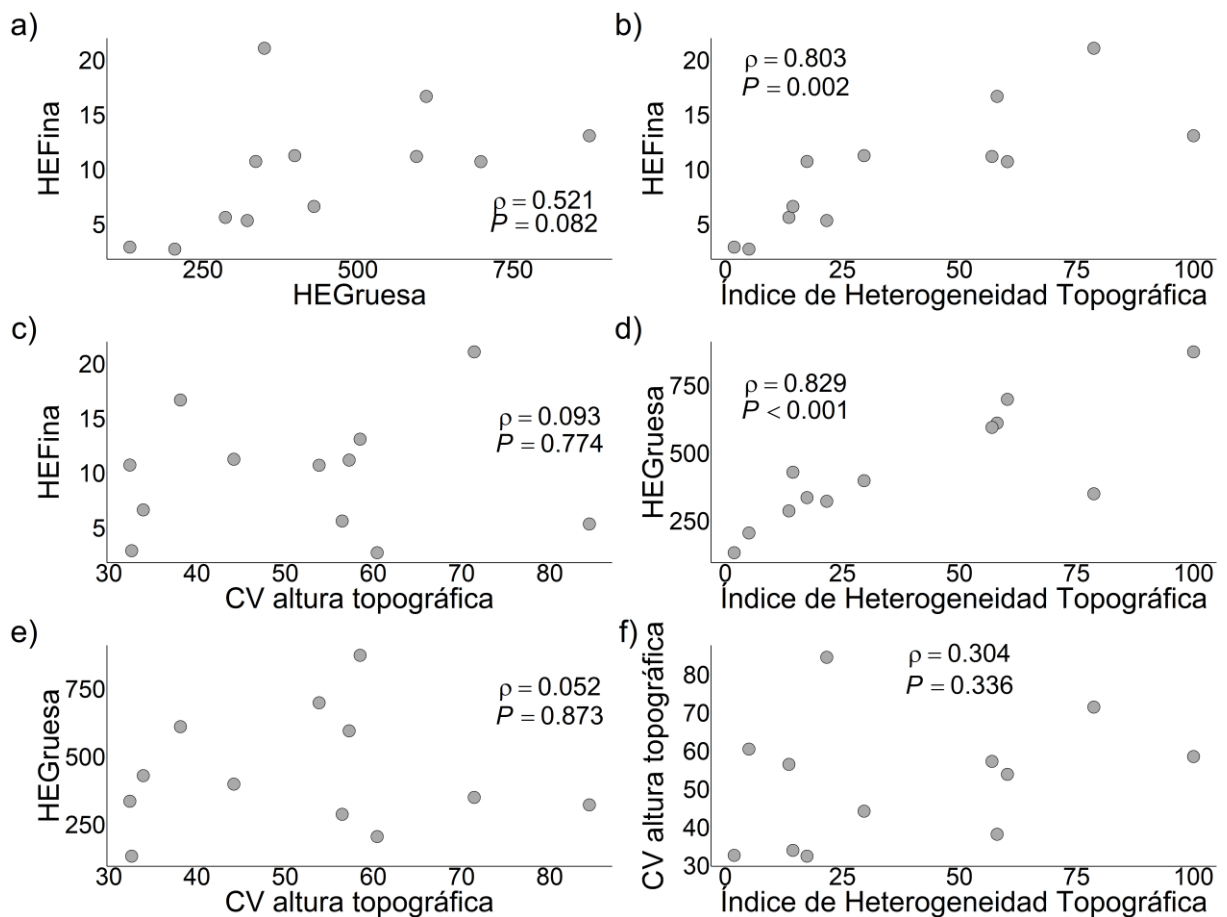


Figura 4.5. Correlaciones entre las escalas de heterogeneidad micro-topográficas para cada sitio (a, b y c) y relaciones entre las escalas de heterogeneidad y el Índice de Heterogeneidad Topográfica (d, e y f). Se reportan el coeficiente de correlación (ρ) y el valor de significancia (P). Los puntos representan los sitios ($n = 12$).

Tanto la heterogeneidad micro-topográfica a escala fina (HEFina) como a escala gruesa (HEGruesa) se asociaron negativamente a la degradación estructural del quebrachal, aunque la respuesta de la primera variable no fue significativa. Para la HEGruesa se observó una disminución abrupta hasta alcanzar un punto de quiebre a partir del cual se estabilizó (β_1 gruesa = -38,52; β_2 gruesa = -0,87) (Figuras 4.6 a, b). El CVt no mostró ninguna relación respecto al aumento de la degradación (Figura 4.6 c). Finalmente, el IHT total también mostró una disminución abrupta respecto a la degradación estructural del quebrachal (Figura 4.6 d).

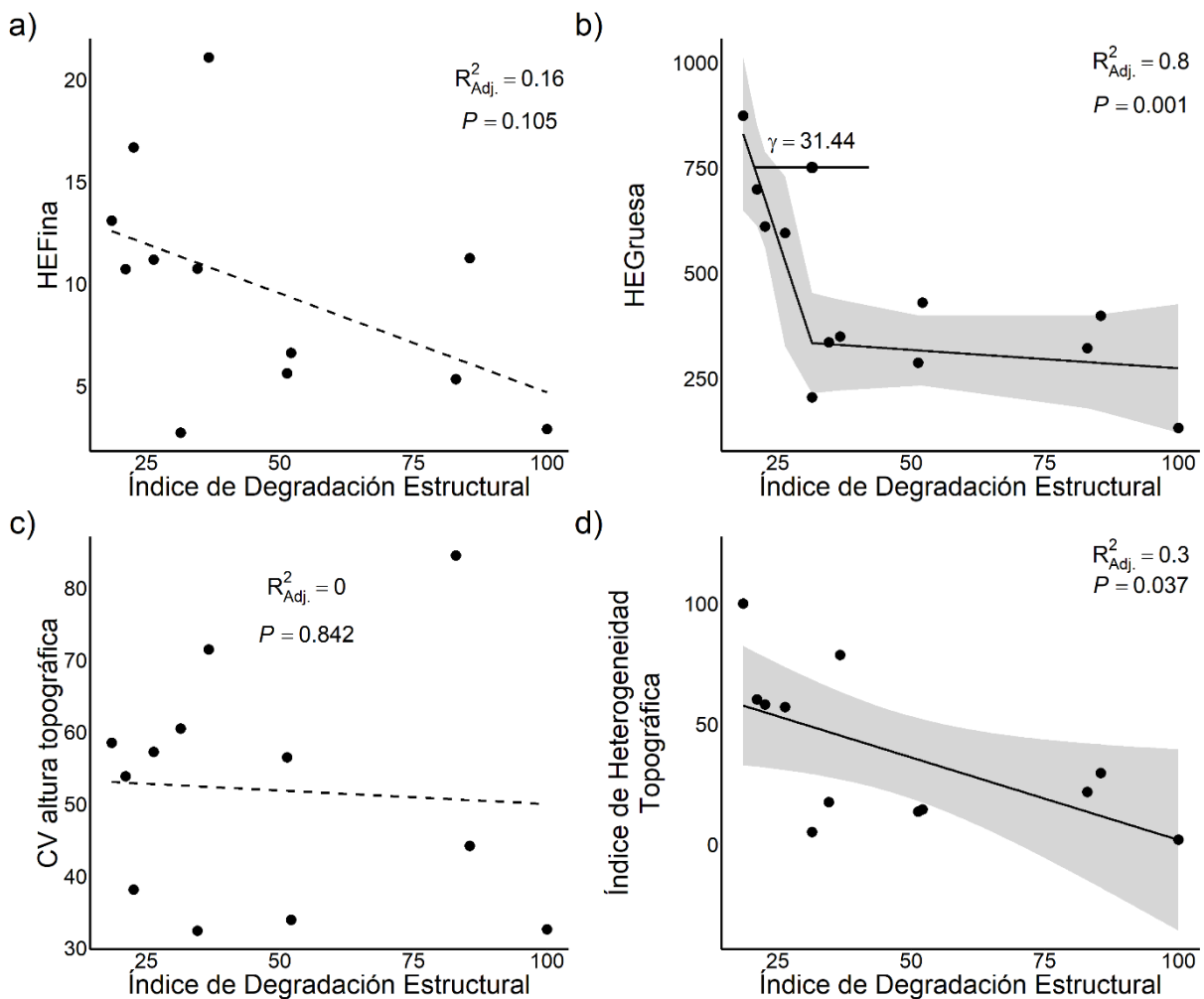


Figura 4.6. Variación de la heterogeneidad topográfica a escala fina (a) y gruesa (b), del CV total de la variación en altura topográfica (c) y del Índice de Heterogeneidad Topográfica (IHT) total (d) de cada sitio en función del Índice de Degradación Estructural. Se reportan el coeficiente de determinación ajustado ($R^2_{Adj.}$), el valor de significancia (P) y el valor del punto de inflexión (γ) con su intervalo de confianza cuando corresponda. Los puntos representan los sitios ($n = 12$). Las líneas punteadas muestran la tendencia para las relaciones estadísticamente no significativas.

4.3.2 Relaciones entre la heterogeneidad topográfica y las variables estructurales y proxies funcionales de la vegetación del quebrachal

La cobertura herbácea se relacionó negativamente con la altura topográfica en la mayoría de los sitios ($\beta = -0,19$, error estándar (se) = 0,03, $t = -6,55$, $P < 0,001$), indicando que, a mayor altura topográfica de la transecta disminuyó la cobertura herbácea (Figura 4.7). Las pendientes de cada sitio (niveles del factor aleatorio) extraídas del modelo, no mostraron una asociación significativa con el aumento de la degradación estructural del quebrachal (Figura 4.10 a).

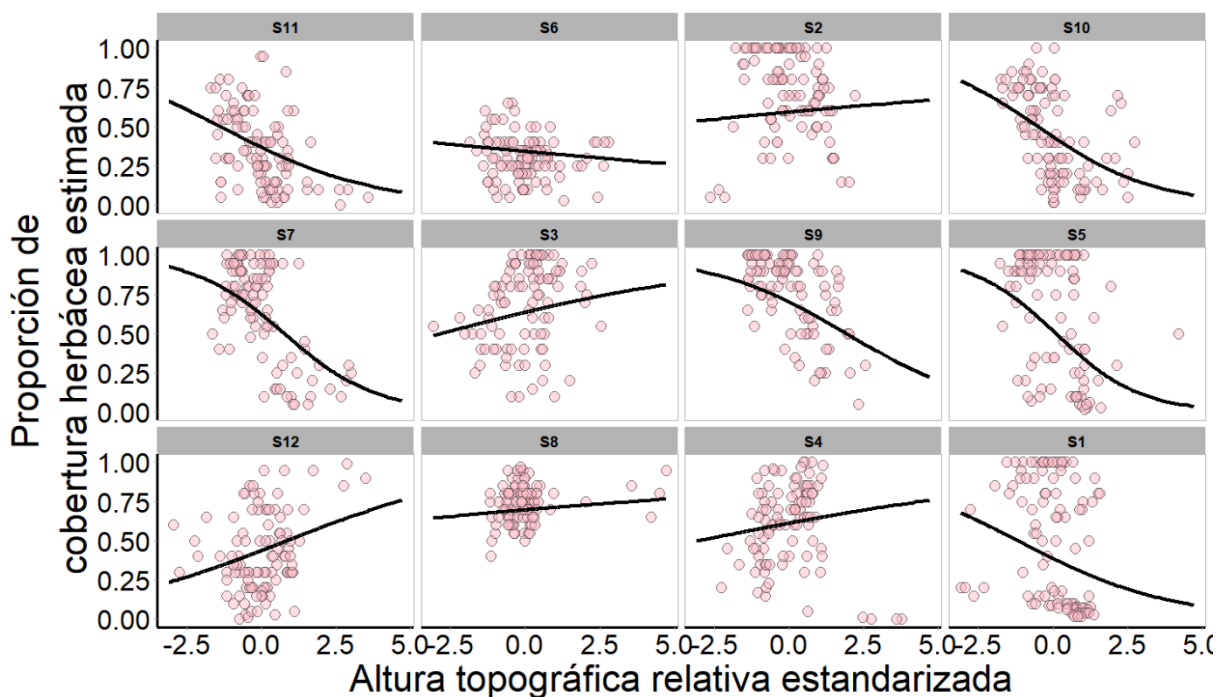


Figura 4.7. Variación de la proporción de cobertura herbácea en función de la altura topográfica estandarizada (adimensional) de la transecta para cada sitio ($n = 100$). Los gráficos están ordenados de mayor a menor valor de IDE de cada sitio (decrece hacia la derecha y hacia abajo).

La riqueza de especies herbáceas del micro-relieve se relacionó de forma cuadrática con la altura topográfica de la transecta ($\beta_1 = -0,01$, se = 0,03, $z = -0,20$, $P = 0,84$; $\beta_2 = -0,05$, se = 0,01, $z = -5,49$, $P < 0,001$), mostrando una suave tendencia de aumento hacia topografías intermedias y una disminución hacia ambos extremos (Figura 4.8). Las pendientes de cada sitio extraídas del modelo no mostraron una relación significativa respecto a la degradación estructural (Figura 4.10 b).

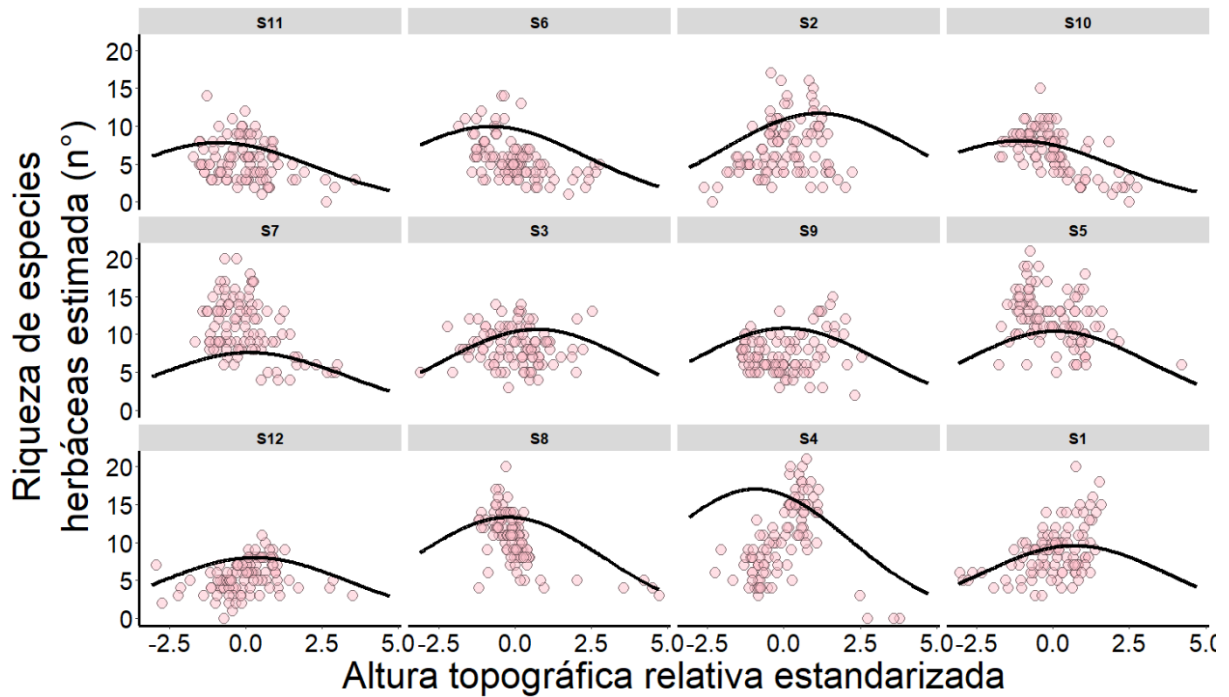


Figura 4.8. Variación de la riqueza de especies herbáceas (n°) en función de la altura topográfica estandarizada de la transecta para cada sitio ($n = 100$). Los gráficos están ordenados de mayor a menor valor de IDE de cada sitio (decrece hacia la derecha y hacia abajo).

De la misma manera, la probabilidad de regeneración de especies leñosas se relacionó de forma cuadrática con la altura topográfica ($\beta_1 = 1,79$, $se = 0,36$, $z = 5,01$, $P < 0,001$ y $\beta_2 = -0,47$, $se = 0,10$, $z = -4,59$, $P < 0,001$), siendo mayor en topografías intermedias y menor en los extremos (Figura 4.9). Además, las pendientes de cada sitio extraídas del modelo también mostraron una relación de tipo cuadrática con la degradación estructural, siendo mayor a valores intermedios de la misma ($\beta_1 = 0,28$, $se = 0,086$, $t = 3,26$, $P = 0,009$, $\beta_2 = -0,002$, $se = 0,0005$, $t = -3,05$, $P = 0,014$) (Figura 4.10 c).

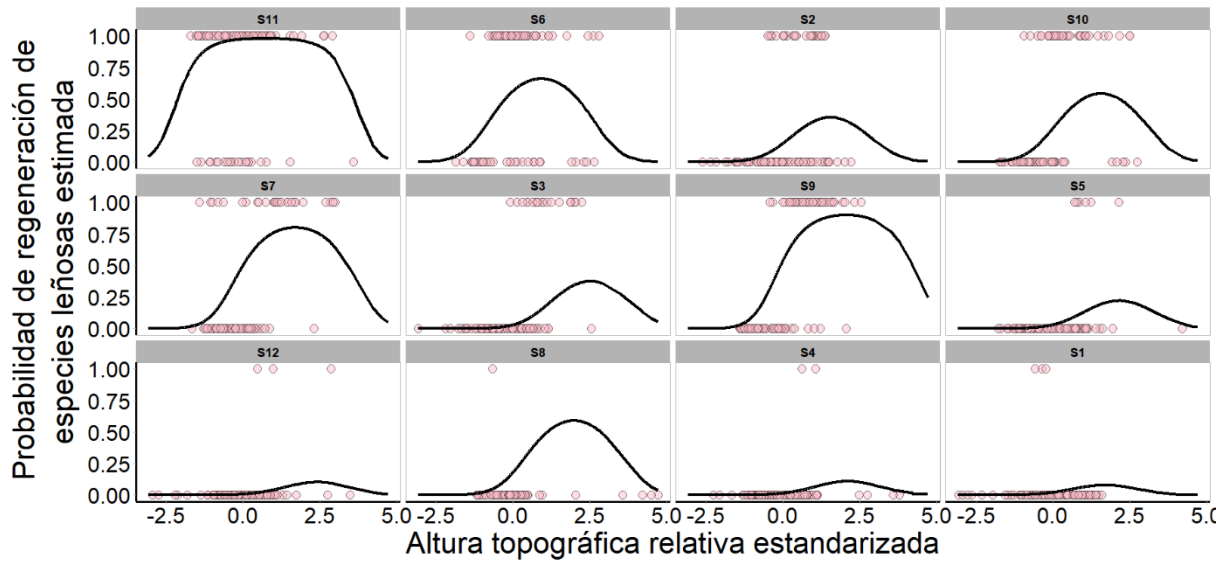


Figura 4.9. Variación de la probabilidad de regeneración en función de la altura topográfica estandarizada de la transecta para cada sitio ($n = 100$). Los gráficos están ordenados de mayor a menor valor de IDE de cada sitio (decrece hacia la derecha y hacia abajo).

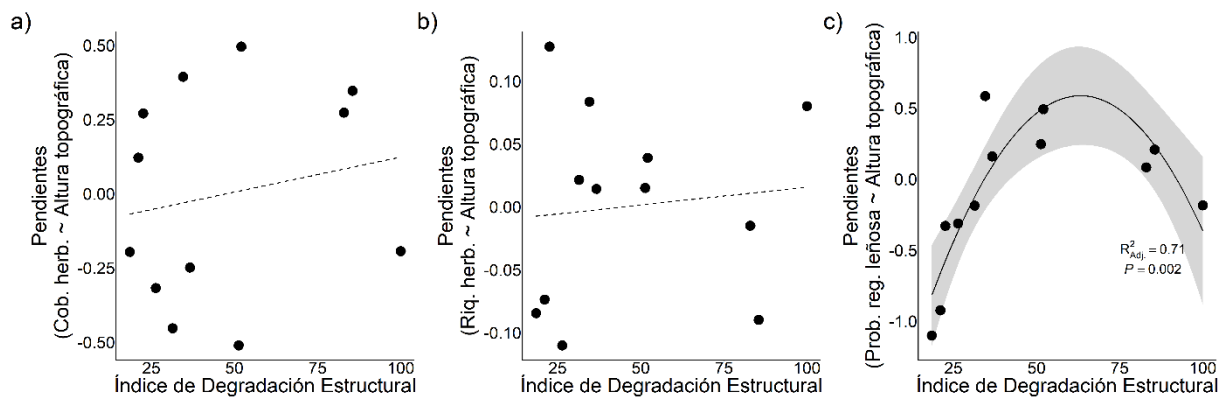


Figura 4.10. Variación de las pendientes estimadas para cada nivel del factor aleatorio “sitios” del modelo lineal mixto de las relaciones entre la altura topográfica y a) cobertura herbácea, b) riqueza de especies herbáceas y c) probabilidad de ocurrencia de regeneración de especies leñosas, en función del Índice de Degradación Estructural. Se reportan el coeficiente de determinación ajustado ($R^2_{Adj.}$) y el valor de significancia (P). Los puntos representan los sitios ($n = 12$). Las líneas punteadas muestran la tendencia para las relaciones estadísticamente no significativas.

Finalmente, se observó que las heterogeneidades horizontal y vertical de la vegetación de cada sitio aumentaron significativamente con el aumento de la heterogeneidad topográfica ($\beta_{IHh} = 0,005$ y $\beta_{IHv} = 0,001$) (Figuras 4.11 a, b), mientras que para las variables de proxies funcionales la respuesta fue variable. El NDVI promedio mostró una tendencia de aumento

significativa y el coeficiente de variación una tendencia a la disminución respecto a la heterogeneidad topográfica, sin embargo, ésta no fue significativa ($\beta_{ndvi(\bar{x})} < 0,001$, $\beta_{ndvi(cv)} < 0,001$) (Figuras 4.11 c, d). El área basal y la diversidad de especies leñosas aumentaron significativamente al aumentar la heterogeneidad topográfica, mientras que el carbono orgánico promedio de los primeros 30 cm de suelo aumentó, pero no significativamente ($\beta_{ab} = 0,173$, $\beta_{div} = 0,001$, $\beta_{cos} = 0,166$) (Figuras 4.11 e, f, g).

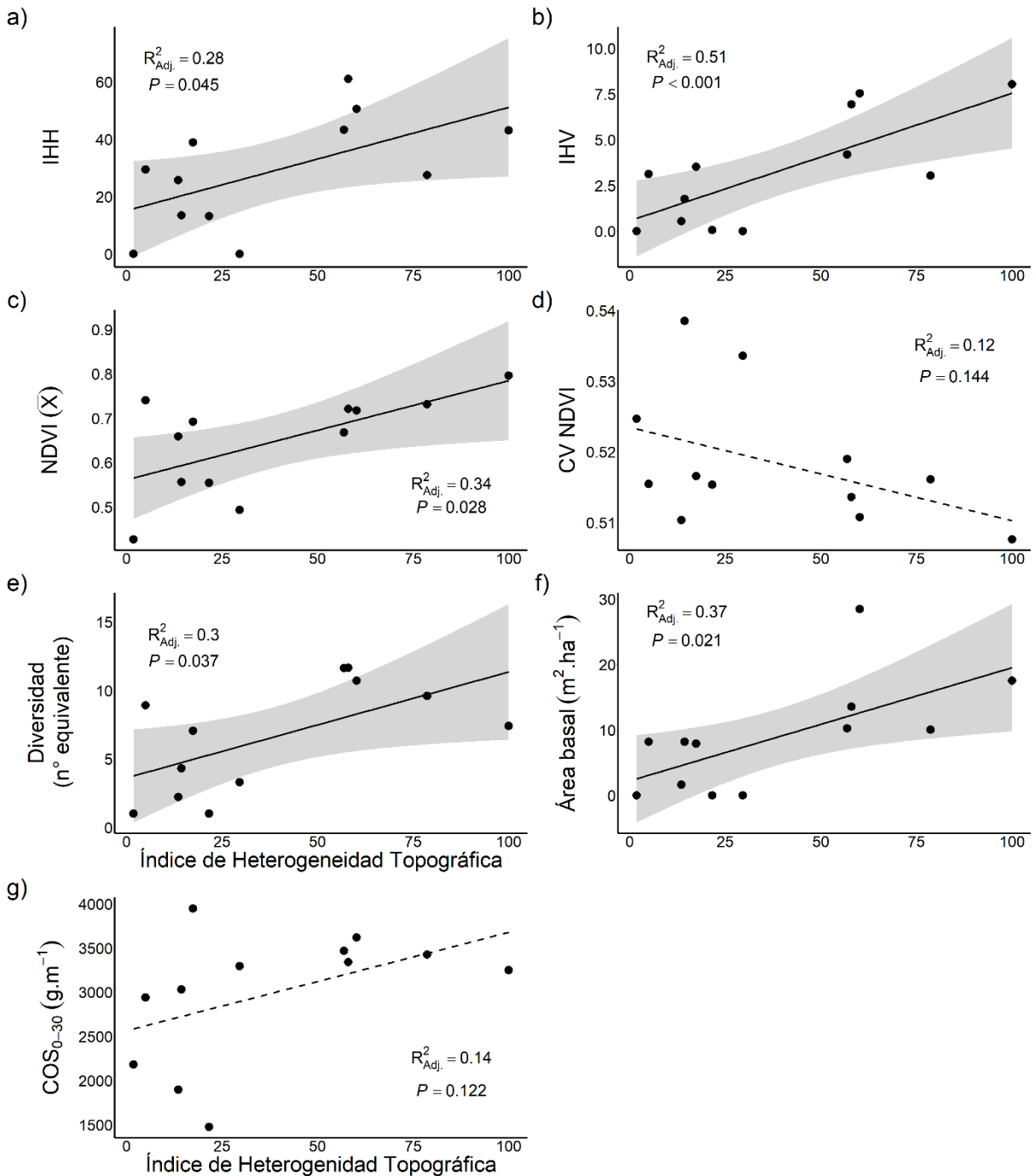


Figura 4.11. Variación de la complejidad estructural (a, b), proxies funcionales (c, d, e) y variables lentas (f, g) de cada sitio en función de la heterogeneidad topográfica. IHH: Índice de Heterogeneidad Horizontal de la vegetación, IHV: Índice de Heterogeneidad Vertical de la vegetación, NDVI: Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (promedio “ \bar{x} ” y coeficiente de variación “CV”) y COS: Carbono Orgánico del Suelo. En las regresiones se reportan el coeficiente de determinación ajustado ($R^2_{Adj.}$) y el valor de significancia (P). Los puntos representan los sitios (n = 12). Las líneas punteadas muestran la tendencia para las relaciones estadísticamente no significativas.

4.4 Discusión

En este capítulo se cuantificó la heterogeneidad topográfica de los quebrachales, se evaluó su respuesta frente a la degradación y su relación con la estructura y función de la vegetación en estos bosques. Los resultados indican que la micro-topografía se podría desglosar en dos escalas, una fina y una gruesa, y que cada una de ellas explica variaciones del micro-relieve a diferentes distancias. Por el contrario, el coeficiente de variación de la altura topográfica (CVt) no logró captar la heterogeneidad micro-topográfica de las transectas. La combinación de la escala fina, gruesa y el CVt podría utilizarse como un Índice de Heterogeneidad Topográfica para describir la topografía del ecosistema en estudio. Se observó que la micro-topografía influye en la distribución de la vegetación en el espacio, pero que la degradación de los quebrachales se asoció negativamente a la heterogeneidad de la misma y ésta a su vez se asocia negativamente con variables de la estructura de la vegetación y funciones ecosistémicas.

4.4.1 Escalas espaciales de variación de la altura topográfica, heterogeneidad micro-topográfica y su relación con la degradación estructural

La heterogeneidad de la micro-topografía del quebrachal se pudo descomponer en dos escalas, una muy pequeña o fina, que tiene en cuenta las variaciones a cada metro de la transecta y otra a una escala mayor, o gruesa, que considera variaciones en decenas de metros. La primera escala logró captar la rugosidad de la superficie del suelo y las pequeñas variaciones, mientras que la segunda escala captó los cambios de elevación y pendiente en la micro-topografía. Ambas escalas estuvieron relacionadas positivamente entre sí y con el IHT (Figuras 4.5 a, b, d). Además, se consideró el coeficiente de variación total de la altura topográfica (CVt), el cual no mostró asociaciones claras con las escalas de heterogeneidad, ni con el IHT (Figuras 4.5 c, e, f). El IHT fue muy sensible a las variaciones de la altura topográfica, ya que hubo sitios degradados y muy homogéneos que por una variación puntual (e.g. un hormiguero de *Atta vollenweideri*) tuvieron un valor muy alto de CVt (Figura 4.3, sitios 8 y 4). Esta respuesta, hizo que el CVt no fuera una buena variable indicadora de heterogeneidad micro-topográfica en esta tesis y como consecuencia no mostró ninguna relación con la degradación estructural del quebrachal, al igual que la HEFina. La HEGruesa fue la única que mostró una disminución respecto al aumento del IDE, con la presencia de un punto de quiebre cercano al 30% de degradación (Figuras 4.6 a, b y c).

La combinación de ambas escalas de heterogeneidad y el CVt permitió describir la heterogeneidad micro-topográfica completa del quebrachal y observar su variación respecto a la degradación estructural del bosque. Se encontró que los sitios con mayor degradación

estructural del quebrachal tuvieron menor heterogeneidad topográfica respecto a los sitios mejor conservados, aunque también se observa que hubo sitios con baja degradación estructural (menor al 50%) que tuvieron una baja heterogeneidad micro-topográfica (Figura 4.6). Las causas que podrían explicar este patrón estarían asociadas fuertemente al reemplazo en el uso de los bosques por actividades intensivas (i.e. reemplazo del ecosistema boscoso por pasturas o sabanas), en combinación con factores de disturbios naturales de la ecorregión que disparan la erosión hídrica y eólica del suelo. La escasa pendiente macro-topográfica que caracteriza el Chaco Húmedo, los suelos arcillosos poco permeables y las abundantes precipitaciones, hacen que el agua tenga una fuerte influencia como modeladora de esos ecosistemas (Neiff, 1986; Morello et al., 2012). Particularmente en los quebrachales, las inundaciones y el movimiento del agua en combinación con otros factores abióticos (e.g. edáficos) y bióticos (hormigueros, crecimiento de la vegetación) se conjugan para dar como resultado una marcada heterogeneidad topográfica que modula la dinámica y heterogeneidad de la vegetación (Figura 4.12; Marino y Pensiero, 2003; Barberis et al., 2005). Es importante destacar el rol de las hormigas como ingenieras ecosistémicas de estos bosques (Leal et al., 2014, Farji-Brener et al., 2022), al modificar la vegetación y acelerar la sucesión vegetal (Jonkman, 1978; Cabral et al., 2003) y las características del suelo (Díaz et al., 2016). Las actividades antrópicas intensivas que reemplazan la vegetación leñosa (pasturas o cultivos), la introducción de ganado, la eliminación de las hormigas para evitar la competencia con el ganado, o cualquier otra modificación en el uso del suelo, se combinan con los disturbios naturales (e.g. inundaciones estacionales) y movimientos del agua que erosionan el suelo (Figura 4.12; e.g. erosión laminar, compactación, arrastre de sedimentos, menor evapotranspiración, etc.) y conducen a la homogeneización del micro-relieve de los bosques (Luo et al., 2018). Procesos similares han sido descritos para otras regiones boscosas de Argentina, donde encontraron que el cambio de cobertura leñosa (e.g. bosques) a herbácea (e.g. cultivos) que produce una reducción de la evapotranspiración y aumento de los flujos del agua (superficial y profundo), sumado a otros disturbios naturales, se traducen en cambios geomorfológicos y pérdidas de procesos ecosistémicos (Nosetto et al., 2012; Contreras et al., 2013).

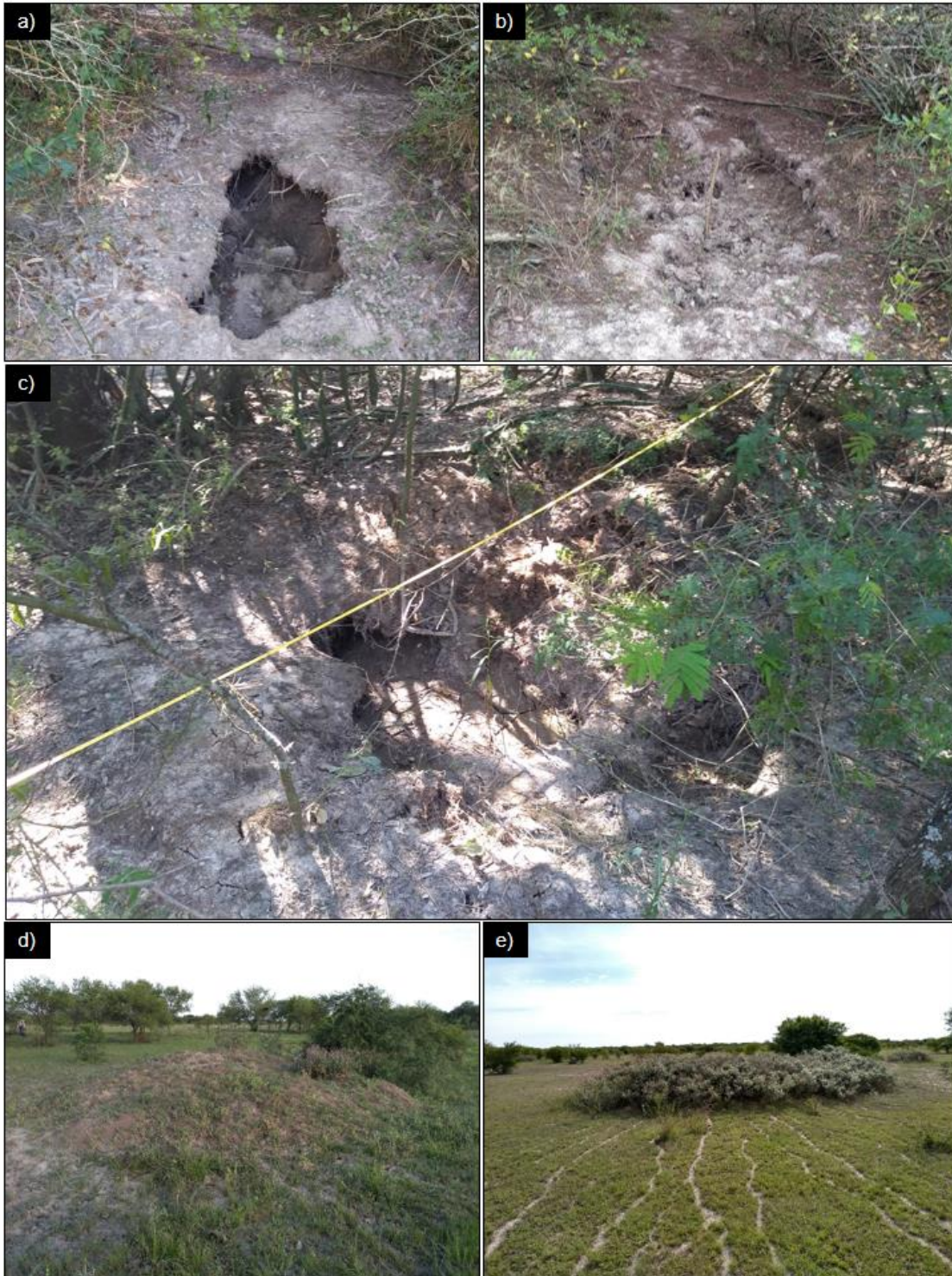


Figura 4.12. Imágenes ilustrativas de la heterogeneidad del micro-relieve en el quebrachal. Una cárcava sobre camino de vaca en 2020 (a) y en 2021 (b), hormiguero colapsado sobre la transecta (c) y hormigueros de *Atta vollenweideri* (d, e).

4.4.2 Relaciones entre la heterogeneidad topográfica y las variables estructurales y proxies funcionales de la vegetación del quebrachal

El análisis de las variables a cada metro de la transecta permite ver patrones claros e importantes de la vegetación en relación con la altura topográfica (Figuras 4.7, 4.8, 4.9 y 4.10). La cobertura herbácea decreció con el aumento de la altura topográfica en los sitios poco degradados (Figura 4.7). El desarrollo de los árboles y arbustos en las zonas más elevadas limitaría el crecimiento de las plantas herbáceas, posiblemente por competencia y obstrucción de la radiación solar hacia estratos más bajos. Según Marino y Pensiero (2003), en estas áreas planas y convexas se desarrollan dos tipos de comunidades herbáceas, los “flechillares” con predominio de gramíneas y los “matorrales de caraguatá” con gran abundancia de las bromelias espinosas *A. distichantha* y *B. serra*, ambas comunidades con coberturas promedio de 34% y 16% respectivamente. En cambio, en las zonas más bajas, donde se acumula agua de lluvia en los meses estivales, se forman superficies abiertas de baja cobertura leñosa y por lo tanto mayor ingreso de radiación solar hasta la superficie del suelo, permitiendo el crecimiento de especies herbáceas hidrófitas que conforman la comunidad de “canutillos”, con un promedio de cobertura del 34,5% aunque puede alcanzar valores de hasta el 100%. En los sitios degradados que mantuvieran la heterogeneidad micro-topográfica se esperaría que esta relación se volviera positiva, ya que, en las zonas más altas, la eliminación de la cobertura leñosa por los disturbios permitiría el ingreso de mayor radiación a los estratos inferiores y permitiría una mayor cobertura herbácea. Sin embargo, no se observó relación entre las pendientes de esta relación y la degradación estructural (Figura 4.10 a).

La riqueza de especies herbáceas mostró un patrón diferente al de la cobertura herbácea, ya que la misma fue mayor a topografías intermedias (Figura 4.8). Este resultado podría deberse a las condiciones abióticas estresantes en los extremos del gradiente de alturas topográficas. Por un lado, en las zonas más bajas las especies mejor adaptadas son aquellas que toleran períodos de inundación como las especies hidrófitas (e.g. *Leersia hexandra*, *Luziola peruviana*, *Alternanthera pungens*, *Cyperus* spp.), por el otro lado, el sotobosque de herbáceas en las zonas altas, con baja radiación, está dominado por las dos especies de bromeliáceas (*Aechmea distichantha* y *Bromelia serra*) acompañadas por otras pocas especies (Marino y Pensiero, 2003). En las zonas topográficas intermedias, se darían las condiciones abióticas más favorables para un conjunto de especies más amplio. Este patrón parece no tener una relación clara con el estado de degradación de los sitios, ya que no se observaron diferencias para las pendientes de los modelos estadísticos para los sitios (Figura 4.10 b).

La probabilidad de ocurrencia de regeneración de especies leñosas fue mayor a elevaciones topográficas intermedias (Figura 4.9) y a su vez, se observó una disminución de esta probabilidad a valores altos de degradación (Figuras 4.6, 4.10 c). La presencia de renovales en topografías intermedias en el quebrachal se debería más bien a su exclusión de las alturas topográfica extremas. En las zonas altas de sitios bien conservados, donde la densidad de árboles adultos es mayor, habría mayor aporte de semillas que aumentaría las probabilidades de establecimiento de renovales. Además, en estas áreas las condiciones abióticas son más estables (e.g. la humedad) y el acceso del ganado es limitado debido al sotobosque de bromelias espinosas (Barberis et al., 2002). Sin embargo, el desarrollo de los renovales estaría limitado por la competencia por recursos (luz y nutrientes, principalmente) con los otros individuos leñosos de mayor tamaño, por alelopatía o limitaciones físicas a la germinación o el establecimiento (e.g. acumulación de hojarasca que inhibe la germinación de semillas pequeñas, aplastamiento por ramas de gran tamaño) (Royo y Carson, 2006; Liira et al., 2011) e incluso por el efecto directo e indirecto de las bromeliáceas del sotobosque de los quebrachales (Barberis et al., 2011). En los sitios muy degradados la falta de árboles semilleros, la menor dispersión de propágulos, las condiciones abióticas estresantes para la su germinación y el establecimiento de las plántulas y la competencia con especies herbáceas disminuiría la probabilidad de ocurrencia de renovales de especies leñosas (Jordano et al., 2008). Por otro lado, en las zonas de relieve más bajo tanto de los sitios conservados como de los degradados, aunque hay más disponibilidad de radiación solar, la limitante estaría dada por las condiciones abióticas estresantes y la competencia de especies herbáceas. Durante la primavera y el verano estas zonas permanecen anegadas temporalmente, generando condiciones de anoxia para los renovales y condiciones más favorables para especies herbáceas hidrófitas, mientras que en invierno se vuelven muy secas debido a las bajas precipitaciones. El suelo arcilloso también es un gran impedimento al establecimiento de renovales ya que suele compactarse y endurecerse notablemente. Además, en los sitios con actividad ganadera, la presión del pastoreo y el pisoteo en estas áreas abiertas es mayor por la gran disponibilidad de forraje y la facilidad de acceso para los animales (Barberis et al., 2002).

En general se puede observar que los ajustes de las rectas de las respuestas de los índices de heterogeneidad de la vegetación y los proxies funcionales a la heterogeneidad topográfica fueron bajos (Figura 4.11). Posiblemente si se incrementara el número de muestras analizadas (sitios), los ajustes de las respuestas podrían hacerse más precisos. Aun así, se obtuvieron asociaciones significativas entre las variables. La heterogeneidad horizontal y vertical de la vegetación mostró una relación positiva con la heterogeneidad topográfica

(Figuras 4.11 a, b). Estudios previos realizados en quebrachales manejados, pero poco degradados, encontraron una clara distribución espacial de las comunidades vegetales asociadas a la variabilidad del micro-relieve. En las zonas más altas, las características físicas y químicas del suelo son mejores y se encuentran bien drenadas. En ellas se ubican la mayor diversidad y abundancia de especies leñosas formando densos parches. En las zonas más bajas, en cambio, el drenaje suele ser deficiente y en algunos casos permanecen inundadas durante los meses lluviosos. En ellas la cobertura leñosa disminuye notablemente y es reemplazada por una gran abundancia y riqueza de especies herbáceas (Barberis et al., 1998, 2002, 2005; Marino y Pensiero 2003). La alternancia de zonas altas y bajas genera una matriz topográfica muy heterogénea con variaciones en los factores abióticos del suelo que se traducen en heterogeneidad horizontal y vertical de la vegetación que crece sobre ella. Este proceso también explicaría la relación positiva entre el área basal medida y el aumento de la heterogeneidad micro-topográfica (Figura 4.11 e). Trabajos similares encontraron que el área basal promedio fue mayor en áreas convexas o más altas del micro-relieve, resaltando la importancia de sostener la heterogeneidad topográfica en ecosistemas boscosos (Enoki, 2003; Van Do et al., 2015). La homogeneización antrópica del micro-relieve mencionada anteriormente, entonces, impide la alternancia de parches e inter-parches de vegetación y por lo tanto se asocia a una disminución en la complejidad estructural de los quebrachales.

El NDVI promedio aumentó con la heterogeneidad topográfica, mientras que su coeficiente de variación mostró una tendencia decreciente no significativa (Figuras 4.11 c, d). Existen pocos estudios que hayan medido esta relación y mucho menos en bosques. Stover y Henry (2018) encontraron una relación positiva entre la heterogeneidad micro-topográfica y la productividad (estrictamente midieron biomasa aérea) en pastizales. Otros trabajos, que midieron la micro-topografía, pero no la heterogeneidad *per se*, destacan que la misma es un factor que condiciona la productividad primaria neta aérea (Ghasemian et al., 2018; Glatthorn et al., 2018). Posiblemente la heterogeneidad topográfica aumente la productividad primaria, no directamente, sino a través de su influencia sobre otros factores como los nutrientes, la humedad del suelo o la diversidad de especies (Moeslund et al., 2013; Rodrigues et al., 2021).

La diversidad de especies mostró una respuesta de aumento significativa respecto al aumento de la heterogeneidad topográfica (Figura 4.11 f). Existe un consenso bastante amplio acerca de la relación positiva entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad de especies, para diversos taxones, incluidas las plantas. La mayoría de los autores atribuyen esta relación positiva fundamentalmente a la disponibilidad de condiciones microambientales variadas (e.g. nutrientes, humedad, radiación) originadas por la heterogeneidad topográfica, que son utilizadas diferencialmente por una amplia diversidad de especies y que permiten la

coexistencia de las mismas (Vivian-Smith, 1997; Lundholm y Larson, 2003; Lundholm, 2009; Stein et al., 2014; Hjort et al., 2015; Stover y Henry, 2018). Además, algunos autores destacan el rol de la variabilidad topográfica como oportunidad de refugio de especies amenazadas frente a disturbios y al cambio climático (Schmalholz y Hylander, 2011; Tukiainen et al., 2017). Sin embargo, la relación entre heterogeneidad ambiental y diversidad no siempre es positiva y depende en gran medida de la escala espacial que se considere, de hecho, a pequeñas escalas es común que esta relación sea negativa (Tamme et al., 2010). Además, existe un compromiso entre la heterogeneidad ambiental y la cantidad de área disponible por especie. Esto implica que, para una superficie determinada, en la medida que aumenta su heterogeneidad ambiental y con ella la riqueza de especies, la cantidad de área efectiva disponible para cada una disminuye, permitiendo tamaños poblacionales más pequeños y mayor probabilidad de extinción (Allouche et al., 2012; Heidrich et al., 2020). De todas formas, actualmente pocos estudios han encontrado relaciones negativas entre la heterogeneidad topográfica y la riqueza de especies, y atribuyen este resultado a un problema de escalas de muestreo (Rose y Malanson, 2012).

El carbono orgánico del suelo mostró una tendencia positiva, no significativa, respecto al aumento de heterogeneidad topográfica (Figura 4.11 g). En las zonas altas de parches boscosos, la descomposición de la hojarasca proveniente de las plantas leñosas sería un gran aporte de carbono, mientras que en los inter-parches de zonas bajas, sería más importante la alta densidad de raíces de las plantas herbáceas. En conjunto, debido a la influencia del micro-relieve en las propiedades del suelo y la vegetación, se esperaba una respuesta del carbono más marcada. De hecho, trabajos realizados en ecosistemas de turberas, resaltan la importancia de la heterogeneidad del micro-relieve como factor que regula las condiciones hidrológicas y físicoquímicas del suelo que influyen en la actividad de microorganismos descomponedores y en el stock de COS (Minick et al., 2019; Wang et al., 2021a, 2021b; Graham et al., 2022). En bosques templados también se encontró una gran influencia de la variabilidad micro-topográfica en el carbono del suelo (Han et al., 2022; Sabatini et al., 2015). Estos trabajos mencionados fueron realizados en climas más fríos que los quebrachales, por lo tanto, la descomposición es más lenta y el carbono tiende a acumularse con el tiempo. En los bosques de quebracho las condiciones son más favorables para la descomposición que ocurre principalmente en los meses estivales (Carnevale y Lewis, 2001).

4.4.3 Conclusiones

La baja pendiente macro-topográfica sobre la que se desarrollan estos bosques, los suelos arcillosos, salinos y poco permeables que poseen, la influencia de elementos bióticos como los hormigueros y las raíces de los árboles, sumado a las precipitaciones que se concentran en primavera y verano, determinan que la dinámica del agua tenga una fuerte influencia como modeladora del ambiente. En condiciones naturales, el resultado es una gran heterogeneidad micro-topográfica. Ésta es una propiedad clave de los quebrachales ya que tiene una gran influencia sobre la distribución y dinámica de la vegetación. La variabilidad de microambientes permite la coexistencia de diferentes especies vegetales y se traduce en una gran heterogeneidad espacial de la vegetación. Además, en este capítulo se pudo observar que se asocia positivamente con aumentos en variables estructurales y funcionales de la vegetación. Sin embargo, la degradación antrópica afectó negativamente la micro-topografía. Posiblemente la incorporación de maquinaria para desmontar e implantar cultivos o pasturas es la actividad que mayor influye en la homogenización del micro-relieve, aunque otros factores como la eliminación de la vegetación, el pisoteo del ganado, el movimiento del agua o la combinación de muchas de estas actividades contribuyen en gran medida a la erosión del suelo. La pérdida o disminución de una variable de respuesta lenta como ésta alteraría negativamente la composición específica, la estructura espacial de la vegetación y la disminución del proceso de reclutamiento de especies arbóreas, conduciendo en última instancia a una pérdida de resiliencia del ecosistema boscoso.

Sobre la base de estos resultados y los antecedentes mencionados, se pueden aceptar las hipótesis planteadas. Sin embargo, deben considerarse algunos aspectos que no pudieron ser abordados en esta tesis. En primer lugar, las alturas de las transectas son independientes entre sí ya que no pudieron llevarse a una altura de referencia (i.e. mismo nivel altitudinal). Esto no se pudo realizar ya que resulta muy difícil desplazarse con nivel óptico y trasladar las distancias en grandes extensiones de bosque. En segundo lugar, al restringir el área de estudio al Centro Operativo Experimental "Aldo Emilio Tessio" y campos aledaños no pudimos encontrar un sitio de referencia, aunque si quebrachales en buen estado de conservación, pero bajo uso antrópico. En este sentido, sería interesante que futuras investigaciones expandieran el área de estudio, se aumentara el número de sitios relevados y se tomara uno de ellos como referencia (cómo el del capítulo 2 de esta tesis) para medir y comparar su heterogeneidad micro-topográfica respecto a los demás.



CAPÍTULO V: SÍNTESIS Y DISCUSIÓN GENERAL

La resiliencia se ha convertido en un aspecto focal para la conservación y el manejo sustentable de los ecosistemas en general (Walker, 2020). Abordar el estudio de la resiliencia y el manejo de los bosques no es una tarea sencilla, ya que son ecosistemas muy complejos y, muchas veces, poseen tiempos lentos de respuesta a los cambios, en comparación a las rápidas y drásticas transformaciones que producen los disturbios antrópicos sobre los mismos (Seidl y Turner, 2022). En los quebrachales, esta dinámica de cambios es aún más lenta ya que son bosques de madera dura que se desarrollan bajo condiciones abióticas generalmente estresantes (clima marcadamente estacional, xerofítico y suelos halo-hidromórficos; Moretti et al., 2019). Es por ello que, para “agilizar” los tiempos de estudio y de respuesta, se siguió un enfoque indirecto, seleccionando sitios de quebrachal espacialmente distanciados, que tuvieran distinto nivel de degradación estructural, a fin de construir un gradiente de degradación estructural.

El Modelo de Estados y Transiciones (MET) brinda un marco teórico y metodológico para abordar la resiliencia. Particularmente la aproximación estructural-funcional de estados y transiciones (MEFET) considera las variaciones funcionales de los ecosistemas (e.g.

procesos) en relación a cambios estructurales (e.g. vegetación y suelo) (López et al., 2011, 2013), para identificar estados alternativos y umbrales entre ellos, y determinar las transiciones entre los mismos. Este enfoque MEFET se complementó con el uso de variables de cambio 'rápidas' y 'lentas'. Mientras que las primeras suelen ser más fáciles de medir debido a su respuesta a corto plazo, las segundas son indicadores de cambio de estado, ya que cambian lentamente en respuesta a procesos de largo plazo (i.e. tienen una lenta y/o difícil recuperación) y, además, afectan o condicionan a las variables rápidas (Walker et al., 2012). También se profundizó en estudios sobre la relación entre la degradación estructural y la biodiversidad, ya que la diversidad taxonómica y la composición de especies son atributos asociados a la diversidad y respuesta funcional (e.g. redundancia funcional) (Lipoma et al., 2021). En conjunto, constituyen un enfoque que permite abordar diferentes aspectos de la resiliencia de un ecosistema. Para su aplicación en esta tesis, se relevaron numerosas características estructurales (bióticas y abióticas) y funcionales de la vegetación y del suelo en cada uno de los sitios del gradiente. Las funciones ecosistémicas fueron inferidas a partir de proxies funcionales, es decir, variables que medidas en un momento dado, dan cuenta de procesos previos, como la capacidad de regeneración (i.e. reproducción, dispersión), NDVI promedio (i.e. productividad primaria neta aérea), área basal (i.e. variable lenta; stock de carbono en biomasa aérea y provisión de madera), entre otros. Sin embargo, para entender la resiliencia de los ecosistemas no basta con sólo analizar los cambios en la vegetación (e.g. estructurales y funcionales), sino que también es importante considerar aquellas variables abióticas que tienen una marcada influencia sobre la vegetación y los procesos ecosistémicos (i.e. variables de cambio lentas). En los quebrachales, una característica clave es la heterogeneidad del micro-relieve (Barberis et al., 1998, 2002; Marino y Pensiero, 2003). Por ello, en esta tesis también se abordó la influencia de la degradación sobre la variabilidad micro-topográfica y cómo ésta, a su vez, se asocia con la estructura y función de la vegetación.

El desarrollo de METs para los ecosistemas es un proceso complejo que abarca principalmente disciplinas relacionadas con la ecología, pero también incluye aspectos socio-productivos (i.e. socio-ecosistemas) (Bestelmeyer et al., 2009). Un primer paso para la construcción de los METs conceptuales es la sistematización del uso histórico del ecosistema bajo estudio y las posibles transiciones entre las comunidades vegetales (i.e. potenciales estados alternativos), asociadas a un Sitio Ecológico, mediante la realización de talleres con expertos y productores (Bestelmeyer et al., 2010, 2017). Si bien en este trabajo se pudo recabar información general sobre la historia de uso de los sitios relevados, no se realizaron entrevistas formales y detalladas con los productores, que permitan abarcar toda la complejidad socio-productiva de estos bosques, ni sistematizar el uso histórico para sacar

conclusiones basadas en evidencia. En cambio, se buscó trabajar y profundizar en la ecología de bosques de quebrachales bajo uso antrópico y su influencia sobre características bióticas y abióticas, buscando puntos de inflexión que determinaran umbrales entre posibles estados de degradación (Briske et al., 2006; Sasaki et al., 2015). En este sentido, se logró establecer una diferencia clara entre dos grupos de sitios y sumado a la aplicación de modelos segmentados y polinómicos se logró determinar la existencia de respuestas no lineales a la degradación para variables bióticas (NDVI, área basal, regeneración por clases de tamaño) y abióticas (COS superficial, micro-topografía a escala gruesa), algunas de las cuales mostraron puntos de quiebre. Su identificación es clave para realizar un manejo sustentable de estos ecosistemas, por eso muchos estudios han reportado la ocurrencia de umbrales en características de la vegetación boscosa a diferentes factores de disturbio: herbivoría (Augustine et al., 1998; Hester et al., 2000; Tremblay et al., 2006), deforestación y fragmentación (Bodin et al., 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2008, 2009; Digiovinazzo et al., 2010), extracción selectiva de madera (Furukawa et al., 2011) e invasión de especies exóticas (Gooden et al., 2009).

Las respuestas y los puntos de quiebre identificados en este trabajo sugieren un comportamiento diferente de las variables en relación a la degradación estructural, aunque con características en común. Por un lado, el NDVI promedio y el área basal mostraron una pendiente negativa inicial marcada hasta el punto de quiebre (Figuras 2.6 c, f). El mismo patrón se observó para la composición de especies (Eje 1 de PCoA) y la concordancia de especies (Figuras 3.3 a, 3.5 f). El coeficiente de variación del NDVI y la diversidad beta mostraron la respuesta opuesta, con una pendiente positiva inicial marcada hasta el punto de quiebre. Estas respuestas indicarían pérdidas abruptas en la primera parte del gradiente de degradación estructural. Sin embargo, el valor de punto de quiebre fue diferente para las variables, ubicándose cercano al 30% en el área basal y 50% (o mayor) en el NDVI (promedio y cv), la composición de especies y la diversidad beta. Por otro lado, el COS mostró una respuesta diferente, permaneciendo estable al inicio del gradiente de degradación y decreciendo abruptamente luego del punto de quiebre (Figura 2.6 g). En último fue cercano al 30% de degradación, muy similar al del área basal (ambas variables lentas indicadoras de cambio de estado). En todos los casos, se pudo observar que los puntos de quiebre ocurren en el mismo rango de degradación donde se separan claramente a los Grupos estructurales I y II. Las variables que decrecieron linealmente con la degradación reforzaron las diferencias entre los grupos y la ausencia de puntos de quiebre en las respuestas no implica que éstos no existan. En suma, estos resultados sugieren que los Grupos I y II corresponderían a estados de degradación diferentes, asociados a un umbral estructural funcional de

degradación IDE cercano al 30% (Figura 5.1 a). El mismo estaría mediado por transiciones con pérdidas en la complejidad de la vegetación, en los proxies de funciones y en la composición de especies, que desencadenarían la pérdida (o disminución significativa) de resiliencia. Además, dentro de cada grupo estructural, se pudo observar cierta variabilidad entre sitios (i.e. subgrupos de puntos) que podría indicar la presencia de distintas fases de un mismo estado o incluso estados diferentes (concepto de estados y fases *sensu* Bestelmeyer et al., 2009; 2017). A partir de la existencia de fases dentro de los estados de quebrachal, se podrían inferir las vías de cambios entre ellas en el Grupo I y II (i.e. dinámica entre fases, Bestelmeyer et al., 2017) (Figura 5.1 a). En el primer Grupo (e.g. Estado I), estas vías estarían asociadas a disturbios poco intensivos como la ganadería de cría extensiva con baja carga animal y/o asociadas a extracción selectiva de madera de algunas especies, con descansos para la recuperación del bosque. Ambas actividades deberían estar reguladas por planes de manejo prediales, apropiados para cada sitio (i.e. fase o comunidad bajo manejo) y sin grandes modificaciones de la estructura vegetal (Simón et al., 2003) (Figuras 5.1 a). Posiblemente, aquellos sitios de quebrachal del Grupo I más cercanos al umbral biótico establecido en el capítulo 2 representan fases de riesgo del estado de referencia y no se han recuperado por el constante uso ganadero-forestal, y/o porque poseen dinámicas de recuperación muy lenta (E1.F2; e.g. quebrachales en fase de fustal o reorganización en vía de recuperación a bosque maduro, *sensu* López et al., 2021). La transición (o las transiciones) entre estados, es decir hacia el Grupo II, implicarían disturbios de mayor intensidad o sus combinaciones. Por ejemplo, un estudio realizado en quebrachales demostró que, con una alta carga animal por hectárea (tres vacas por hectárea), las plántulas de quebracho colorado fueron altamente seleccionadas por el ganado incluso cuando la biomasa herbácea disponible también era alta (Simón et al., 1997). Ese trabajo demuestra el impacto del pastoreo sobre una de las principales especies del quebrachal. Una práctica común asociada al pastoreo es la remoción del sotobosque o del bosque completo y la implantación de especies herbáceas forrajeras, dejando únicamente los árboles grandes distantes o ninguno de ellos. Esta transición abrupta implica el pasaje de un bosque (posiblemente E1.F2) a un sitio con fisonomía de sabana o pastizal (Figura 5.1 a, E2.F2). Estas nuevas comunidades son sostenidas por el productor, quien controla periódicamente el establecimiento de arbustos y elimina las hormigas que compiten con el ganado por el forraje (Leal et al., 2014; obs. personales y charlas informales con productores). Como consecuencia, estas comunidades manejadas antrópicamente son estructuralmente homogéneas (i.e. sin o con un único estrato leñoso alto, con una matriz herbácea predominante y sin presencia de hormigueros) y composicionalmente simples (mayor al 60% degradación). Cuánto más tiempo se sostengan

estas actividades antrópicas y mayor sea el aislamiento respecto a otros sitios de bosque, más se verá afectado el banco de semillas. Cuando las comunidades de “sabana” o “pastizal” antrópicas son abandonadas, o al menos se descuida el mantenimiento antes mencionado (i.e. disminuye la presión antrópica), el banco de semillas reducido y la falta de propágulos impide que la comunidad original se regenere a su estado de bosque original (i.e. pérdida de resiliencia hacia el bosque). En cambio, rápidamente son colonizadas por árboles de bajo porte o arbustos, generalmente de especies endozoócoras (e.g. dispersadas por el ganado) y heliófilas, como *V. caven* o *V. aroma*, y también se establecen hormigueros (Cabral et al., 2003; D’Odorico et al., 2011; Eldridge et al., 2011; Sala y Maestre, 2014). Esta comunidad degradada difiere de las anteriores tanto en la estructura vegetal (típicamente árboles dispersos y arbustos achaparrados por el ramoneo constante) como en su composición específica (Figura 5.1. a, E2.F1). En cualquiera de las comunidades mencionadas, además de los disturbios antrópicos, pueden ocurrir disturbios naturales (e.g. sequías prolongadas) que agraven las consecuencias producidas por los primeros. Estos eventos en conjunto implican la pérdida parcial o total de la estructura del bosque y la eliminación de poblaciones enteras de determinadas especies (extinción local de especies), que luego la actividad ganadera retroalimenta sosteniendo al ecosistema en un estado degradado. Esta nueva composición de especies del estado degradado (i.e. Grupo II) establecería un umbral asociado a la pérdida de especies, la falta de propágulos (o banco de semillas) y a cambios en las interacciones bióticas, como, por ejemplo, la dominancia de especies herbáceas (como gramíneas) que compiten con los renovales de especies arbóreas (Davis et al., 1998; Briske et al., 2006; Vandenberghe et al., 2006). Entonces, por un lado, las comunidades antrópicas de pastizal, sabana y arbustal mencionadas podrían indicar la presencia de al menos dos fases diferentes dentro del Grupo II (estado 2), mutuamente transicionales según la intervención antrópica. Mientras que las dos primeras son poco resilientes ya que precisan un manejo adecuado y constante (E2.F2), el arbustal es una fase más estable hacia la que tienden las anteriores (E2.F1). Por otro lado, los cambios estructurales y de composición de especies entre ambos estados (i.e. Grupos I y II) implican que las transiciones entre ellos sean difícilmente reversibles (o irreversibles) naturalmente. Para que ocurriera una eventual recuperación del bosque (i.e. transición positiva o de restauración, ver más en Glosario en Anexo I), sería necesario un manejo activo que implique la clausura y exclusión del ganado de determinadas áreas por largos períodos de tiempo, con la reimplantación de especies vegetales (herbáceas y leñosas) para los sitios más degradados, o un manejo de baja intensidad ganadera y forestal en los sitios no tan degradados (Simón et al., 2003).

El estudio de la micro-topografía de los quebrachales a lo largo de un gradiente de degradación constituye un aporte novedoso en el abordaje de su resiliencia. En este sentido, en la tesis se pudo registrar una disminución marcada de la heterogeneidad del micro-relieve con el aumento de la degradación estructural del quebrachal. Particularmente, se pudo observar un punto de quiebre en la respuesta de la escala gruesa de la topografía cercano al 30% (Figura 4.6). El mismo coincide con el de las otras dos variables lentas analizadas (COS y área basal) y refuerza la presencia del umbral estructural-funcional observado en los capítulos 2 y 3. La pérdida de esta característica por disturbios antrópicos de alta intensidad constituye un grave problema para el funcionamiento del quebrachal ya que la distribución y coexistencia de numerosas especies vegetales depende de los ambientes que ésta genera (Barberis et al., 1998, 2002; Marino y Pensiero, 2003). Además, en este trabajo se observó que un aumento en la heterogeneidad micro-topográfica está relacionado positivamente con el aumento en la heterogeneidad horizontal y vertical de la vegetación y con aumentos de algunos proxies funcionales (Figuras 4.11). Los mecanismos a partir de los cuales se produce la homogeneización de la micro-topografía pueden ser directos o indirectos. Algunas actividades productivas que se realizan en estos bosques eliminan completa o parcialmente la vegetación (e.g. fuego, deforestación), dando lugar a una mayor erosión hídrica del suelo (i.e. mecanismo indirecto). Otras actividades directamente remueven u homogenizan el suelo con maquinaria para la implantación de cultivos (forestales, pasturas o de grano). Incluso la eliminación de las hormigas (y de los hormigueros) del sistema también aportaría a este proceso. De cualquier modo, la homogeneización de la micro-topografía desencadenaría la pérdida de heterogeneidad vegetal y funcional de estos bosques y en última instancia una pérdida de resiliencia respecto al estado original o de referencia.

Con la intención de integrar los 12 sitios relevados en el segundo muestreo a los primeros 25, se realizó un re-ordenamiento (PCA) y re-agrupamiento (Kmeans) de todos los sitios, teniendo en cuenta las mismas variables estructurales utilizadas previamente (proporción de suelo desnudo, cobertura herbácea, cobertura de bromeliáceas, densidad, cobertura, riqueza y altura de especies leñosas) (Figura 5.1 b). Estos análisis sugieren que sería posible encontrar un tercer grupo estructural (E3), separado por un segundo umbral estructural-funcional de degradación. Para confirmar la existencia de este umbral deberían incorporarse mayor cantidad de sitios al análisis, aunque la hipótesis de su existencia estaría apoyada en la presencia de sitios muy diferentes de aquellos encontrados en el Grupo II. Los tres sitios que conforman este grupo han tenido una historia de uso muy intensiva (Tabla A.2) y se han degradados de tal forma que son completamente homogéneos en su micro-topografía, poseen una complejidad estructural altamente simplificada, con vegetación

predominantemente herbácea (i.e. fisonomía de pastizal o parque), mucho suelo desnudo y funcionalmente muy pobres. La estabilidad de estos sitios radica en los bajos valores alcanzados para todas las variables analizadas. Una eventual recuperación implicaría un manejo de restauración activo y con un gran aporte de energía.

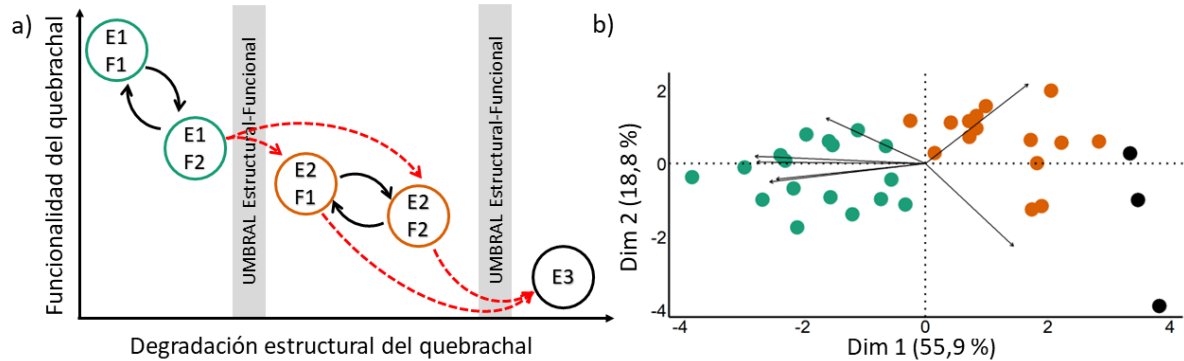


Figura 5.1. a) Modelo Estructural - Funcional de Estados y Transiciones hipotético para el Sitio Ecológico de quebrachal como síntesis del conocimiento actual. En el mismo se ubican los estados y sus fases a lo largo del gradiente de degradación estructural y la funcionalidad ecosistémica, separados por umbrales estructurales-funcionales. b) Re-Ordenamiento (PCA) y re-clasificación (kmeans) de los todos los sitios (evaluados en los capítulos 2, 3 y 4) según variables estructurales y densidad de especies características del quebrachal. Se reporta el porcentaje de variación explicado por las dos primeras dimensiones del ordenamiento. Los puntos verdes corresponden a los sitios de las fases del estado 1 (E1.F1 y E1.F2), los puntos anaranjados corresponden a los sitios de las fases del estado 2 (E2.F1 y E2.F2) y los puntos negros corresponderían a un tercer estado hipotético. En (a) los colores de las fases y/o estados se corresponden con los de (b). Las flechas negras entre las fases del estado I y las del estado II, indican transiciones reversibles y las flechas rojas punteadas entre estados indican transiciones negativas difícilmente reversibles (o irreversibles).

Muy pocos estudios han analizado la influencia de los disturbios antrópicos sobre las comunidades vegetales del Chaco Húmedo, mucho menos en quebrachales, a pesar de ser ampliamente utilizados para la extracción de materia prima y producción agropecuaria. En cambio, los estudios realizados en esta temática en el Chaco Seco son muchos. Por eso, esta tesis representa una significativa contribución de evidencia al conocimiento de la influencia de la degradación antrópica sobre los bosques del Chaco húmedo, particularmente de los quebrachales (Barberis et al., 2021). La misma, además, permitió comprender con mayor profundidad los procesos de degradación de bosques de quebracho colorado chaqueño, lo cual es fundamental para plantear posibles estrategias de manejo diferenciales para cada

estado, ya sea manejos que mantengan la resiliencia de un estado, y/o restauraciones que permitan recuperar los ecosistemas boscosos degradados y los servicios ecosistémicos que brindan. En un contexto de cambio climático y rápidas alteraciones antrópicas, abordar la resiliencia de ecosistemas boscosos desde una perspectiva estructural y funcional es un enfoque novedoso para el manejo sustentable a mediano y largo plazo. A pesar de que los trabajos a largo plazo son muy importantes y necesarios; los trabajos como el realizado en esta tesis permiten elaborar una buena aproximación de la realidad e implementar herramientas de manejo en la actualidad, mientras se profundizan en los otros estudios de largo plazo. En este sentido, el MEFET complementado con el uso de variables lentas, una caracterización de la composición de especies y un análisis detallado de la heterogeneidad del micro-relieve permitió poner a prueba las hipótesis y dar respuesta a los objetivos planteados en la tesis. Por ello, para continuar con esta línea de investigación, futuros estudios deberían poner a prueba las hipótesis de las fases y los estados alternativos planteados en esta discusión final. Para ello sería muy útil relevar mayor cantidad de sitios, y llevar adelante talleres con expertos y productores locales para intentar reconstruir las posibles vías de degradación de estos bosques. Con una mayor cantidad de sitios y teniendo en cuenta los diferentes mecanismos de transición y vías de degradación, se deberían ajustar más de una regresión segmentada para obtener un panorama más completo del modelo de estados y transiciones del quebrachal (López et al., 2011; Standish et al., 2014; Peri et al., 2017). Asimismo, sería importante instalar clausuras al uso antrópico y parcelas permanentes en los sitios del gradiente de degradación, para su seguimiento en el tiempo a través de monitoreos regulares, y observar la dirección de los cambios de la vegetación y del suelo a largo plazo. También sería interesante realizar trabajos similares al de esta tesis en otros tipos de bosque del Chaco Húmedo y estudiar las interacciones a nivel de paisaje, así como en otras ecorregiones menos estudiadas del país.

BIBLIOGRAFÍA

- Abril, A., Bucher, E.H., 2001. Overgrazing and soil carbon dynamics in the western Chaco of Argentina. *Appl. Soil Ecol.* 16, 243–249. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00122-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00122-0)
- Adamoli, J., Sennhauser, E., Acero, J.M., Rescia, A., 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the Dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.* 17, 491. <https://doi.org/10.2307/2845381>
- Aguilar, R., Calviño, A., Ashworth, L., Aguirre-Acosta, N., Carbone, L.M., Albrieu-Llinás, G., Nolasco, M., Ghilardi, A., Cagnolo, L., 2018. Unprecedented plant species loss after a decade in fragmented subtropical Chaco Serrano forests. *PLoS ONE* 13(11), e0206738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206738>
- Alaggia, F., Cabello, M.J., Carranza, C.A., Cavallero, L., Daniele, G., Erro, M., Ledesma, M., López, D.R., Mussat, E., Navall, M., Peri, P.L., Rusch, V., Sabatini, Á., Saravia, J.J., Uribe Echevarría, J., Volante, J., 2020. Manual de indicadores para monitoreo de planes prediales MBGI. Región Parque Chaqueño. INTA. pp. 84
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., Kadmon, R., 2012. Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 17495–17500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239. <https://doi.org/doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Alzugaray, C., Barberis, I., Carnevale, N.J., Di Leo, N., Lewis, J.P., López, R.D., 2006. Estado actual de las comunidades vegetales de la Cuña Boscosa de Santa Fe. En Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J. (Eds.), *La situación ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre, Argentina, Buenos Aires. pp. 113-116.
- Amat Rodrigo, J., 2020. GAMLSS: modelos aditivos generalizados para posición, escala y forma. Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) en https://www.cienciadedatos.net/documentos/63_gamlss.html. Fecha de ingreso: 26/09/2023
- Amiro, B.D., Chen, J.M., Liu, J., 2000. Net primary productivity following forest fire for Canadian ecoregions. *Can. J. For. Res.* 30, 939–947. <https://doi.org/10.1139/x00-025>
- Andersen, T., Carstensen, J., Hernández-García, E., Duarte, C.M., 2009. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends Ecol. Evol.* 24, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.014>

- Anderson, D. W., Coleman, D. C., 1985. The dynamics of organic matter in grassland soils. *Journal of Soil and Water Conservation*, 40(2), 211-216.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G., 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist: Roadmap for beta diversity. *Ecol. Lett.* 14, 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23, 729–739. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2008. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23, 729–739. <https://doi.org/DOI:10.1111/j.15231739.2008.01120.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F.P.L., Santos, B.A., Tabarelli, M., Chazdon, R., 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J. Ecol.* 101, 1449–1458. <https://doi.org/doi:10.1111/1365-2745.12153>
- Astrada, E., 2013. Transformación de la matriz de bosques nativos por sistemas agrícola-ganaderos: Modelo de estados y transiciones. *Rev. Asoc. Argent. Ecol. Paisaje* 4, 11–45.
- Astrada, E., y Adámoli, J.M., 2004. Ecología y manejo de vinalares. En Arturi, M.F., Frangi J., Goya J.F. (Eds.), *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. La Plata: Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. pp. 23
- Augustine, D.J., Frelich, L.E., Jordan, P.A., 1998. Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. *Ecol. Appl.* 8, 1260–1269. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[1260:EFTASS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[1260:EFTASS]2.0.CO;2)
- Bachmaier, M., Backes, M., 2011. Variogram or semivariogram? variance or semivariance? Allan Variance or Introducing a New Term? *Math. Geosci.* 43, 735–740. <https://doi.org/10.1007/s11004-011-9348-3>
- Baiser, B., Olden, J.D., Record, S., Lockwood, J.L., McKinney, M.L., 2012. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 4772–4777. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1651>
- Baldassini, P., Paruelo, J.M., 2020. Deforestation and current management practices reduce soil organic carbon in the semi-arid Chaco, Argentina. *Agric. Syst.* 178, 102749. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2019.102749>

- Barberis, I. M., Alvarez Arnesi, E., Oakley, L. J., Prado, D. E., 2021. ¿Cómo afectan los cambios en el uso de la tierra a las comunidades vegetales? En: XXIX Reunión Argentina de Ecología. Tucumán.
- Barberis, I.M., Batista, W.B., Pire, E.F., Lewis, J.P., León, R.J., 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *J. Veg. Sci.* 13, 607–614.
- Barberis, I.M., Boccanelli, S.I., Alzugaray, C., 2011. Terrestrial bromeliads as seed accumulation microsites in a xerophytic forest of Southern Chaco, Argentina. *Bosque Vald.* 32, 57–63. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000100007>
- Barberis, I.M., Lewis, J.P., Batista, William B., 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales, En: La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León. En Oesterheld M, Aguiar M, Ghera C, Paruelo J. (Eds), Facultad de Agronomía, UBA, pp. 47–62.
- 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. *Rev. Biol. Trop.* 46, 515–524.
- Barberis, I.M., Torres, P.S., Batista, W.B., Magra, G., Galetti, L., Lewis, J.P., 2014. Two bromeliad species with contrasting functional traits partition the understory space in a Southamerican xerophytic forest: correlative evidence of environmental control and limited dispersal. *Plant Ecol.*, 215(2), 143-153.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity: Partitioning beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Basuki, I., Kauffman, J.B., Peterson, J., Anshari, G., Murdiyarso, D., 2019. Land cover changes reduce net primary production in tropical coastal peatlands of West Kalimantan, Indonesia. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change* 24, 557–573. <https://doi.org/10.1007/s11027-018-9811-2>
- Bailey, V.L., Bond-Lamberty, B., DeAngelis, K., Grandy, A.S., Hawkes, C.V., Heckman, K., Lajtha, K., Phillips, R.P., Sulman, B.N., Todd-Brown, K.E.O., Wallenstein, M.D., 2017. Soil carbon cycling proxies: Understanding their critical role in predicting climate change feedbacks. *Glob. Change Biol.* 24, 895–905. <https://doi.org/10.1111/gcb.13926>
- Beatty, S.W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65, 1406–1419. <https://doi.org/10.2307/1939121>

- Beckage, B., Clark, J.S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84, 1849–1861. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1849:SSAGOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1849:SSAGOT]2.0.CO;2)
- Benscoter, B.W., Greenacre, D., Turetsky, M.R., 2015. Wildfire as a key determinant of peatland microtopography. *Can. J. For. Res.* 45, 1132–1136. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0028>
- Bestelmeyer, B.T., 2006. Threshold concepts and their use in rangeland management and restoration: the good, the bad, and the insidious. *Restor. Ecol.* 14, 325–329. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00140.x>
- Bestelmeyer, B.T., Ash, A., Brown, J.R., Densambuu, B., Fernández-Giménez, M., Johanson, J., Levi, M., Lopez, D., Peinetti, R., Rumpff, L., Shaver, P., 2017. State and Transition Models: theory, applications, and challenges, En: Briske, D.D. (Ed.), *Rangeland Systems*, Springer Series on Environmental Management. Springer International Publishing, Cham, pp. 303–345. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46709-2_9
- Bestelmeyer, B.T., Moseley, K., Shaver, P.L., Sanchez, H., Briske, D.D., Fernandez, M.E., 2010. Practical guidance for developing State-and-Transition Models. *Rangelands* 32, 23–30.
- Bestelmeyer, B.T., Tugel, A.J., Peacock, G.L., 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. *Rangel. Ecol. Manag.* 62, 1–15. <https://doi.org/10.2111/08-146>
- Bigerna, M., Bazylenko, A., Torrella, S., 2022. Vegetation phenology in the Argentinean Wet Chaco: assessing seasonality and precipitation dependence through NDVI MODIS time series (2000–2018). *Austral Ecol.* 47, 629–640. <https://doi.org/10.1111/aec.13146>
- Bitlloch, E., Sormani, H.A., 1997. Los enclaves forestales de la región chaqueña – misionera. *Ciencia Hoy* 37(7), 41 – 52.
- Bodin, Ö., Tengö, M., Norman, A., Lundberg, J., Elmqvist, T., 2006. The value of small size: loss of forest patches and ecological thresholds in southern Madagascar. *Ecol. Appl.* 16, 440–451. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[0440:TVOSSL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[0440:TVOSSL]2.0.CO;2)
- Bonino, E.E., Araujo, P., 2005. Structural differences between a primary and a secondary forest in the Argentine Dry Chaco and management implications. *For. Ecol. Manag.* 206, 407–412. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.009>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2018. *Numerical ecology with R*. Springer International Publishing AG. pp. 431. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>

- 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. *Rangel. Ecol. Manag.* 58, 1-10.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E., 2006. A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Range. Ecol. Manage.* 59, 225-236. <https://doi.org/10.2111/05-115R.1>
- Briske, D.D., Washington-Allen, R.A., Johnson, C.R., Lockwood, J.A., Lockwood, D.R., Stringham, T.K., Shugart, H.H., 2010. Catastrophic thresholds: a synthesis of concepts, perspectives, and applications. *Ecol. Soc.* 15, art37. <https://doi.org/10.5751/ES-03681-150337>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug H. J., Mächler M., Bolker, B. M., 2017. GlimmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R journal*, 9(2), 378-400. <https://doi.org/10.3929/ethz-b-000240890>
- Bullo, J.M., Candiotti, M., Cardozo, F., 2016. Recuperación, actualización y valorización de los procesos de investigación forestal. Centro Operativo Santa Felicia, Santa Fe. 1st. ed. Ministerio de la Producción, Gobierno de la Provincia de Santa Fe. Pp. 124
- Cabido, M., Manzur, A., Carranza, M.L., Gonzalez Albarracin, C., 1994. Vegetation and physical environment in Arid Chaco province of Cordoba, central Argentina. *Phytocoenologia* 24, 423–460.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schmitz, M.F., Pineda, F.D., 2003. Shrub encroachment in Argentinean savannas. *J. Veg. Sci.* 14, 145–152. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02139.x>
- Capdevila, P., Stott, I., Oliveras Menor, I., Stouffer, D.B., Raimundo, R.L.G., White, H., Barbour, M., Salguero-Gómez, R., 2021. Reconciling resilience across ecological systems, species and subdisciplines. *J. Ecol.* 109, 3102–3113. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13775>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carnevale, N.J., Alzugaray, C., Di Leo, N., 2007. Estudio de la deforestación en la Cuña Boscosa santafesina mediante teledetección espacial. *Quebracho* 14, 47-56.
- Carnevale, N.J., Lewis, J.P., 2001. Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of the eastern Chaco (Argentina). *Rev. Biol. Trop.*, 49(1), 203-212.

http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S00347744200100010001&lng=en&nrm=iso>

- Carpenter, S.R., Turner M.G., 2001. Hares and tortoises: interactions of fast and slow variables in ecosystems. *Ecosystems*, 3(6), 495-497. <https://doi.org/10.1007/s100210000043>
- Carpenter, S.R, Walker, B., Anderies, J.M., Abel, N., 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4, 765–781. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0045-9>
- Cavallero, L., Carranza, C.A., Ledesma, M., López, D.R., 2018. Dinámica de reclutamiento de algarrobo en bosques del Chaco Árido: relación entre etapas de regeneración y resiliencia ecológica. En: IV Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles: una oportunidad para el desarrollo sostenible. Ediciones INTA, San Carlos de Bariloche, pp. 494–507.
- Cavallero, L., Ledesma, M., López, D.R., Carranza, C.A., 2019. Retention and redistribution of biological legacies generate resource sinks in silvopastoral systems of Arid Chaco forests. *Ecol Process* 8, 27. <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0180-x>
- 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. *Ecol. Indic.* 52, 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.11.019>
- Chapin, F.S., Folke, C., Kofinas, G.P., 2009. A framework for understanding change, in: *Principles of Ecosystem Stewardship*. Springer, New York, pp. 3–28. https://doi.org/10.1007/978-0-387-73033-2_1
- Chazdon, R.L., Brancalion, P.H.S., Laestadius, L., Bennett-Curry, A., Buckingham, K., Kumar, C., Moll-Rocek, J., Vieira, I.C.G., Wilson, S.J., 2016. When is a forest a forest? Forest concepts and definitions in the era of forest and landscape restoration. *Ambio* 45, 538–550. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0772-y>
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Finegan, B., 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 362, 273–289. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>
- Chiarulli, C., Castro, G., 2021. Los bosques de Santa Fe: aproximación a una tipología Forestal. REDAF (ed), Santa Fe, Argentina. pp 71

- Clark, J.A., Covey, K.R., 2012. Tree species richness and the logging of natural forests: A meta-analysis. *For. Ecol. Manag.* 276, 146–153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.001>
- Clements, W.H., Vieira, N.K.M., Sonderegger, D.L., 2010. Use of ecological thresholds to assess recovery in lotic ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29, 1017–1023. <https://doi.org/10.1899/09-133.1>
- Collins, B.S., Pickett, S.T.A., 1982. Vegetation composition and relation to environment in an Allegheny hardwoods forest. *Am. Midl. Nat.* 108, 117. <https://doi.org/10.2307/2425300>
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199, 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Contreras, S., Santoni, C.S., Jobbágy, E.G., 2013. Abrupt watercourse formation in a semiarid sedimentary landscape of central Argentina: the roles of forest clearing, rainfall variability and seismic activity. *Ecohydrology* 6, 794–805. <https://doi.org/10.1002/eco.1302>
- Crawley, M.J., 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Chichester, England. pp. 942
- D’Odorico, P., Okin, G.S., Bestelmeyer, B.T., 2011. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology* 5, 520–530. <https://doi.org/10.1002/eco.259>
- Davis, M. A., Wrage, K. J., & Reich, P. B., 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: Support for a theory of resource supply and demand. *J. Ecol.*, 86(4), 652-661. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00087.x>
- De Araujo Barbosa, C.C., Atkinson, P.M., Dearing, J.A., 2015. Remote sensing of ecosystem services: A systematic review. *Ecol. Ind.* 52, 430–443. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.01.007>
- De Cáceres M., Legendre P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90, 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- De Falco, N., Tal-Berger, R., Hjazin, A., Yizhaq, H., Stavi, I., Rachmilevitch, S., 2021. Geodiversity impacts plant community structure in a semi-arid region. *Sci. Rep.* 11, 15259. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-94698-0>
- De Maesschalck, R., Jouan-Rimbaud, D., Massart, D.L., 2000. The Mahalanobis distance. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 50, 1–18. [https://doi.org/10.1016/S0169-7439\(99\)00047-7](https://doi.org/10.1016/S0169-7439(99)00047-7)

- DeArmond, D., Emmert, F., Pinto, A.C.M., Lima, A.J.N., Higuchi, N., 2023. A systematic review of logging impacts in the Amazon biome. *Forests* 14, 19. <https://doi.org/10.3390/f14010081>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P.W., Van Oudenhoven, A.P.E., Van Der Plaats, F., Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C.A., Hewitt, C.L., Keune, H., Lindley, S., Shirayama, Y., 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* 359, 270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Díaz, E.L., Sabattini, J.A., Hernández, J.P., Sabattini, I.A., Cian, J.C., Sabattini, R.A., 2016. Efecto de los nidos de la hormiga cortadora de hojas *Atta vollenweideri* sobre las propiedades físicas del suelo en un bosque nativo. *Ecol. Austral* 26, 229-235. <https://doi.org/10.25260/EA.16.26.3.0.303>
- Digiovino, P., Ficetola, G.F., Bottoni, L., Andreis, C., Padoa-Schioppa, E., 2010. Ecological thresholds in herb communities for the management of suburban fragmented forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 343–349. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.027>
- Don, A., Schumacher, J., Freibauer, A., 2011. Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks - a meta-analysis. *Glob. Change Biol.* 17, 1658–1670. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02336.x>
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366.
- Echeverría, C., Newton, A.C., Lara, A., Benayas, J.M.R., Coomes, D.A., 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 426–439. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00311.x>
- Ehrenfeld, J.G., 1995. Microtopography and vegetation in Atlantic white cedar swamps: the effects of natural disturbances. *Can. J. Bot.* 73, 474–484. <https://doi.org/10.1139/b95-048>
- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., Whitford, W.G., 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecol. Lett.* 14, 709–722. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01630.x>
- Elgar, A.T., Freebody, K., Pohlman, C.L., Shoo, L.P., Catterall, C.P., 2014. Overcoming barriers to seedling regeneration during forest restoration on tropical pasture land and

- the potential value of woody weeds. *Front. Plant Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00200>
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B., Webster, J.R., 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 3, 479–486. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0479:LOFSCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0479:LOFSCF]2.0.CO;2)
- Enoki, T., 2003. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan: Tree distribution and topography. *Ecol. Res.* 18, 103–113. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2003.00549.x>
- Eze, S., Magilton, M., Magnone, D., Varga, S., Gould, I., Mercer, T.G., Goddard, M.R., 2023. Meta-analysis of global soil data identifies robust indicators for short-term changes in soil organic carbon stock following land use change. *Sci. Total Environ.* 860, 160484. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160484>
- Falk, D.A., Van Mantgem, P.J., Keeley, J.E., Gregg, R.M., Guiterman, C.H., Tepley, A.J., Jn Young, D., Marshall, L.A., 2022. Mechanisms of forest resilience. *For. Ecol. Manag.* 512, 23. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120129>
- Farji-Brener, A., Pirk, G., Lescano, M.N., Elizalde, L., Werenkraut, V., Buteler, M., Alma A.M., Ortiz D., Devegili, A.M., 2022. Act locally, think globally: ant studies in Argentina in the context of ecological theory. *Ecol. Austral* 32(2bis), 601-619. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.1.1799>
- FAO, 2020. Global Forest Resources Assessment 2020. FAO, Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9825en>
- Ficetola, G.F., Denoël, M., 2009. Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species–habitat relationships. *Ecography* 32, 1075–1084. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05571.x>
- Folke, C., 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social–ecological systems analyses. *Glob. Environ. Change* 16, 253–267. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.04.002>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>

- Franklin, J.F., Spies, T.A., Pelt, R.V., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *For. Ecol. Manag.* 155, 399–423. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Franklin, J.F., Van Pelt, R., 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. *J. For.* 102(3), 22–28. <https://doi.org/10.1093/jof/102.3.22>
- Fridley, J.D., Grime, J.P., Askew, A.P., Moser, B., Stevens, C.J., 2011. Soil heterogeneity buffers community response to climate change in species-rich grassland: vegetation response to substrate and climate. *Glob. Change Biol.* 17, 2002–2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02347.x>
- Funes, G., Venier, P., Galetto, L., Urcelay, C., 2007. *Acacia aroma* Gillies ex Hook. & Arn. *Kurtziana* 33, 55–65.
- Furukawa, T., Fujiwara, K., Kiboi, S.K., Mutiso, P.B.C., 2011. Threshold change in forest understory vegetation as a result of selective fuelwood extraction in Nairobi, Kenya. *For. Ecol. Manag.* 262, 962–969. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.030>
- Ghasemian, S., Kastens, J., Billings, S.A., 2018. The relative sensitivity of forest productivity to landscape position vs. microtopography. American Geophysical Union 2018 Fall Meeting, Washington, DC, 10-14.
- Ghazoul, J., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., King, L.A., 2015. Conceptualizing forest degradation. *Trends Ecol. Evol.* 30, 622–632. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.001>
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Sodhi, N.S., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Gurvich, D.E., Tecco, P.A., Chiapella, J., Chiarini, F., Cabido, M., 2017. Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 20, 558–571. <https://doi.org/10.1111/avsc.12324>
- Glatthorn, J., Feldmann, E., Pichler, V., Hauck, M., Leuschner, C., 2018. Biomass stock and productivity of primeval and production beech forests: greater canopy structural diversity promotes productivity. *Ecosystems* 21, 704–722. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0179-z>
- Global Forest Watch 2020. <https://www.globalforestwatch.org/>

- Gobbi, B., Van Rompaey, A., Gasparri, N.I., Vanacker, V., 2022. Forest degradation in the Dry Chaco: a detection based on 3D canopy reconstruction from UAV-SfM techniques. *For. Ecol. Manag.* 526, 120554. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120554>
- Gooden, B., French, K., Turner, P.J., Downey, P.O., 2009. Impact threshold for an alien plant invader, *Lantana camara* L., on native plant communities. *Biol. Conserv.* 142, 2631–2641. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.012>
- Graham, J.D., Ricciuto, D.M., Glenn, N.F., Hanson, P.J., 2022. Incorporating microtopography in a land surface model and quantifying the effect on the carbon cycle. *J. Adv. Model. Earth Syst.* 14. <https://doi.org/10.1029/2021MS002721>
- Grime J. P., 1973. Competitive exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242: 344-247. London, United Kingdom. <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Grime, J.P., Pierce, S., 2012. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK ; Hoboken, NJ. pp. 244
- Gunderson, L., Holling, C.S., 2002. Panarchy: understanding transformations in human and natural systems. Island Press, Washington, London. pp. 533
- Gunderson, L.H., 2000. Ecological resilience—In theory and application. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 425–439. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.425>
- Guo, L.B., Gifford, R.M., 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Glob. Change Biol.* 8, 345–360. <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2002.00486.x>
- Halpern, C.B., Spies, T.A., 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol. Appl.* 5, 913–934. <https://doi.org/10.2307/2269343>
- Han, Z., Haiyan, W., Peng, L., Xue, D., Jiahe, Z., Liyong, F., Xiangdong, L., 2022. Effects of micro-topography on soil organic carbon and total nitrogen in mixed spruce-fir-broadleaf forest. *J. Beijing For. Univ.* 44, 88–97.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342, 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Heidrich, L., Bae, S., Levick, S., Seibold, S., Weisser, W., Krzystek, P., Magdon, P., Naus, T., Schall, P., Serebryanyk, A., Wöllauer, S., Ammer, C., Bässler, C., Doerfler, I., Fischer, M., Gossner, M.M., Heurich, M., Hothorn, T., Jung, K., Kreft, H., Schulze, E.-D., Simons, N., Thorn, S., Müller, J., 2020. Heterogeneity—diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 1204–1212. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1245-z>

- Hester, A.J., Edenius, L., Buttenschøn, R.M., Kuiters, A.T., 2000. Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73, 381–391. <https://doi.org/10.1093/forestry/73.4.381>
- Hicke, J.A., Asner, G.P., Kasischke, E.S., French, N.H.F., Randerson, J.T., James Collatz, G., Stocks, B.J., Tucker, C.J., Los, S.O., Field, C.B., 2003. Postfire response of North American boreal forest net primary productivity analyzed with satellite observations. *Glob. Change Biol.* 9, 1145–1157. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00658.x>
- Hilgert, N.I., Pensiero, J.F., Marino, G., Lewis, J.P., D'Angelo, C., 2003. Vegetation of the Saladillo area (province of Santa Fe) in the south of the Chaco, Argentina. *Interciencia* 28, 512-520.
- Hjort, J., Gordon, J.E., Gray, M., Hunter, M.L., 2015. Why geodiversity matters in valuing nature's stage: Why Geodiversity Matters. *Conserv. Biol.* 29, 630–639. <https://doi.org/10.1111/cobi.12510>
- Hodgson, D., McDonald, J.L., Hosken, D.J., 2015. What do you mean, 'resilient'? *Trends Ecol. Evol.* 30, 503–506. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010>
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1–23.
- Hosonuma, N., Herold, M., De Sy, V., De Fries, R.S., Brockhaus, M., Verchot, L., Angelsen, A., Romijn, E., 2012. An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environ. Res. Lett.* 7, 044009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044009>.
- Hothorn, T., Hornik, K., van de Wiel, M.A., Zeileis, A., 2006. A Lego system for conditional inference. *The American Statistician* 60(3), 257–263. <https://doi.org/10.1198/000313006X118430>.
- Htun, N.Z., Mizoue, N., Yoshida, S., 2011. Tree species composition and diversity at different levels of disturbance in Popa Mountain Park, Myanmar: vegetation at different levels of disturbance. *Biotropica* 43, 597–603. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00753.x>
- Jackson, R.B., Lajtha, K., Crow, S.E., Hugelius, G., Kramer, M.G., Piñeiro, G., 2017. The Ecology of soil carbon: pools, vulnerabilities, and biotic and abiotic controls. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48, 419–445. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054234>
- Jennings, M.D., Faber-Langendoen, D., Loucks, O.L., Peet, R.K., Roberts, D., 2009. Standards for associations and alliances of the U.S. National Vegetation Classification. *Ecol. Monogr.* 79, 173–199. <https://doi.org/10.1890/07-1804.1>

- Johns, A.D., 1988. Effects of “selective” timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20, 31. <https://doi.org/10.2307/2388423>
- Jonkman, J.C.M., 1978. Nests of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Z. Ange. Entomol.* 86, 25-34.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L., García-Fayos, P., 2008. Procesos de limitación demográfica. En: Valladares F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (segunda edición). Madrid, España. pp. 231-250
- Jurasinski, G., Retzer, V., Beierkuhnlein, C., 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* 159, 15–26. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1190-z>
- Kassambara, A., Mundt, F., 2020. Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Klanderud, K., Mbolatiana, H.Z.H., Vololomboahangy, M.N., Radimbison, M.A., Roger, E., Totland, Ø., Rajeriarison, C., 2010. Recovery of plant species richness and composition after slash-and-burn agriculture in a tropical rainforest in Madagascar. *Biodivers. Conserv.* 19, 187–204. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9714-3>
- Klekailo G., 2019. Regeneración de leñosas en un quebrachal de la Cuña Boscosa santafesina: efectos del sotobosque de bromeliáceas terrestres. Tesis doctoral. pp. 159.
- Kuuluvainen, T., 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fenn.* 31, 35–51.
- Kuuluvainen, T., Penttinen, A., Leinonen, K., Nygren, M., 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from Boreal Spruce forest in Southern Finland. *Silva Fenn.* 30, 315–328.
- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A., Mayfield, M.M., 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* 13, 76–86. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x>
- Landi, M.A., Di Bella, C.M., Bravo, S.J., Bellis, L.M., 2021. Structural resistance and functional resilience of the Chaco forest to wildland fires: an approach with MODIS time series. *Austral Ecol.* 46, 277–289. <https://doi.org/10.1111/aec.12977>

- Larking, D., Vivian-Smith, G., Zedler, J.B., 2006. Topographic heterogeneity theory and ecological restoration, En: Foundations of Restoration Ecology, Island Press, Washington, London, pp. 142–164.
- LaRue, E.A., Knott, J.A., Domke, G.M., Chen, H.Y., Guo, Q., Hisano, M., Oswald, C., Oswald, S., Kong, N., Potter, K.M., Fei S., 2023. Front. Ecol. Environ. 21(1): 33–39. <https://doi.org/10.1002/fee.2586>
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luizão, R.C.C., Ribeiro, J.E., 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. PLoS ONE 2, e1017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001017>
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: a package for multivariate analysis. J. Stat. Soft., 25(1), 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leal, I.R., Wirth, R., Tabarelli, M., 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. Biotropica 46(5), 516-528. <https://doi.org/10.1111/btp.12126>
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Multidimensional semiquantitative data, En: Dev. Environ. Model. Elsevier, pp. 195–218. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53868-0.50005-8>
- Lewis, J.P., 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. J. Veg. Sci. 2, 125–130. <https://doi.org/10.2307/3235905>
- Lewis, J.P., Pire, E.F., 1981. Reseña sobre la vegetación del chaco santafesino. Serie Fitosociológica N°18, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina. pp 42
- Lewis, J.P., Pire, E.F., Barberis, I.M., 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. Rev. Biol. Trop. 45, 1013–1020.
- Lewis, J.P., Pire, E.F., Vesprini, J.L., 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VIII. Candollea 49, 159–168.
- Li, H., Reynolds, J.F., 1995. On definition and quantification of heterogeneity. Oikos 73, 280. <https://doi.org/10.2307/3545921>
- Liira, J., Sepp, T., Kohv, K., 2011. The ecology of tree regeneration in mature and old forests: combined knowledge for sustainable forest management. J. For. Res. 16, 184–193. <https://doi.org/10.1007/s10310-011-0257-6>

- 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. *J. Ecol.* 109, 3246–3259. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13622>
- Loiseau, P., Louault, F., Le Roux, X., Bardy, M., 2005. Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic Appl. Ecol.* 6, 275–287. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.07.006>
- 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. *Ecol. Indic.* 24, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.05.014>
- López, D.R., Cavallero, L., Alaggia, F., Carranza, C., 2021. Síntesis de los conceptos clave sobre Sitios Ecológicos y Modelo de Estado y Transición. En: *Silvicultura de Bosques Nativos de Argentina*, Peri, P.L., Martínez Pastur, G., Schlichter, T., (Eds.). Ediciones INTA/Ministerio Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable. Disponible en: https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/uso_sostenible_del_bosque_web.pdf
- López, D.R., Cavallero, L., Brizuela, M.A., Aguiar, M.R., 2011. Ecosystemic structural-functional approach of the state and transition model: Framework for rangeland research and management. *Appl. Veg. Sci.* 14, 6–16. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01095.x>
- 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. *Appl. Veg. Sci.* 25, e12670. <https://doi.org/10.1111/avsc.12670>
- Loto, D., Bravo, S., 2020. Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecol. Indic.* 113, 9. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106232>
- Lundholm, J.T., 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *J. Veg. Sci.* 20, 377–391. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05577.x>
- Lundholm, J.T., Larson, D.W., 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography* 26, 715–722. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2003.03604.x>
- Luo, J., Zheng, Z., Li, T., He, S., 2018. Assessing the impacts of microtopography on soil erosion under simulated rainfall, using a multifractal approach. *Hydrol. Process.* 32, 2543–2556. <https://doi.org/10.1002/hyp.13170>
- Magnano, A.L., Meglioli, P.A., Vazquez Novoa, E., Chillo V., Alvarez, J.A., Alvarez, L.M., Sartor, C.E., Vázquez, D.P., Vega Riveros, C.C., Villagra P.E., 2023. Relationships

- between land-use intensity, woody species diversity, and carbon storage in an arid woodland ecosystem. *For. Ecol. Manag.* 529, 120747. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120747>
- Marino, G.D., Pensiero, J.F., 2003. Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana* 41 (1-4), 17-28. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.411-4.203>
- Marquez, V., Carbone, L.M., Aguilar, R., Ashworth, L., 2019. Frequent fires do not affect sexual expression and reproduction in *Vachellia caven*. *Austral Ecol.* 44, 725–733. <https://doi.org/10.1111/aec.12721>
- Martinez, N.C., 2018. Producción de carbón en la Cuña Boscosa santafesina. La situación en el distrito Intiyaco, departamento Vera. (Trabajo final). Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Martínez Pastur, G., Amoroso, M. M., Baldi, G., Barrera, M. D., Brown, A. D., Chauchard, L. M., Galetto, L., Garibaldi, L. A., Gasparri, I., Kees, S. M., Matteucci, S. D., Politi, N., Roig, F. A., & Peri, P. L., 2023. ¿Qué es un bosque nativo en la Argentina? Marco conceptual para una correcta definición de acuerdo con las políticas institucionales nacionales y el conocimiento científico disponible. *Ecol. Austral* 33(1), 152–169. <https://doi.org/10.25260/EA.23.33.1.0.2040>
- May, R.M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269, 471–477.
- Mills, M.B., Malhi, Y., Ewers, R.M., Kho, L.K., Teh, Y.A., Both, S., Burslem, D.F.R.P., Majalap, N., Nilus, R., Huaraca Huasco, W., Cruz, R., Pillco, M.M., Turner, E.C., Reynolds, G., Riutta, T., 2023. Tropical forests post-logging are a persistent net carbon source to the atmosphere. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 120, 7. <https://doi.org/10.1073/pnas.2214462120>
- Minick, K.J., Kelley, A.M., Miao, G., Li, X., Noormets, A., Mitra, B., King, J.S., 2019. Microtopography alters hydrology, Phenol Oxidase activity and nutrient availability in organic soils of a coastal freshwater forested wetland. *Wetlands* 39, 263–273. <https://doi.org/10.1007/s13157-018-1107-5>
- Moeslund, J.E., Arge, L., Bøcher, P.K., Dalgaard, T., Odgaard, M.V., Nygaard, B., Svenning, J.-C., 2013. Topographically controlled soil moisture is the primary driver of local vegetation patterns across a lowland region. *Ecosphere* 4(7), 91. <https://doi.org/10.1890/ES13-00134.1>
- Mora, J.L., Lázaro, R., 2013. Evidence of a threshold in soil erodibility generating differences in vegetation development and resilience between two semiarid grasslands. *J. Arid Environ.* 89, 57–66. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.10.005>

- Morales-Barquero, L., Skutsch, M., Jardel-Peláez, E., Ghilardi, A., Kleinn, C., Healey, J., 2014. Operationalizing the definition of forest degradation for REDD+, with application to Mexico. *Forests* 5, 1653–1681. <https://doi.org/10.3390/f5071653>
- Morello, J., Adámoli J., 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica N° 13. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina. pp. 129
- Morello, J., Crudelli, N.E., Saraceno, M., 1971. Los vinalares de Formosa (República Argentina). La colonizadora leñosa *Prosopis ruscifolia* Gris. Serie Fitogeográfica 11. Instituto de Botánica Agrícola, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina.
- Morello, J., Matteucci, S.D., Rodríguez, A.F., Silva, M.E., 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos, Primera edición. En: Orientación Gráfica Editora (Eds.). Buenos Aires, Argentina. pp. 752.
- Moretti, L.M., Morrás, H.J.M., Pereyra, F.X., Schulz, G.A., 2019. Soils of the Chaco region. En: Rubio G., Lavado R.S., Pereyra F.X. (Eds), *The soils of Argentina*. Springer International Publishing, University of Wisconsin, Madison, USA. pp. 149-160.
- Morrás, H.J.M., 2017. Una interpretación geopedológica sobre los sedimentos superficiales y suelos actuales de la Cuña Boscosa santafesina, Chaco Austral, provincia de Santa Fe. En: XX Congreso Geológico Argentino, Tucumán, Argentina. pp. 38-43.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H., 1974. Community Sampling: the relevé method. En: Aims and methods in vegetation ecology, John Wiley & Sons (Eds.), New York, United States of America, pp. 45-66.
- Muggeo, V.M., 2008. segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news* 8(1), 20–25. <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>
- Nash, M.S., Jackson, E., Whitford, W.G., 2004. Effects of intense, short-duration grazing on microtopography in a Chihuahuan Desert grassland. *J. Arid Environ.* 56, 383–393. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(03\)00062-4](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(03)00062-4)
- Neiff, J.J., 1986. Sinopsis ecológica y estado actual del Chaco Oriental. *Ambiente Subtrop.* 1, 5–35.
- Nikinmaa, L., Lindner, M., Cantarello, E., Jump, A.S., Seidl, R., Winkel, G., Muys, B., 2020. Reviewing the use of resilience concepts in forest sciences. *Curr. For. Rep.* 6, 61–80. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00110-x>

- Nosetto, M.D., Jobbágy, E.G., Brizuela, A.B., Jackson, R.B., 2012. The hydrologic consequences of land cover change in central Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* 154, 2–11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.01.008>
- Ocampo, E., Castro, C.G., Obregón, J.H., 2017. Manejo sustentable de bosque nativo con ganadería en la Cuña Boscosa santafesina. *Voces Ecos* 43–47.
- Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M., Lahti L., McGlenn D., Ouellette M., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A., Ter Braak C., Weedon J., 2022. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Osazuwa-Peters, O.L., Chapman, C.A., Zanne, A.E., 2015. Selective logging: does the imprint remain on tree structure and composition after 45 years? *Conserv. Physiol.* 3, 12. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov012>
- Osinaga, N.A., Álvarez, C.R., Taboada, M.A., 2018. Effect of deforestation and subsequent land use management on soil carbon stocks in the South American Chaco. *Soil* 4, 251–257. <https://doi.org/10.5194/soil-4-251-2018>
- Palacio, F.X., Apodaca, M.J., Crisci Jorge V., 2020. Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Vazquez Mazzini (Eds.), Primera edición. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara. pp. 268.
- Paradis E., Schliep K., 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526-528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Patterson, B.D., Atmar, W., 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 28, 65–82. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>
- Pebesma, E.J., 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Comp. & Geos.* 30(7), 683-691. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2004.03.012>
- Peri, P.L., Gaitán, J., Mastrangelo, M., Nosetto, M., Villagra, P.E., Balducci, E., Pinazo, M., Ecclesia, R.P., Von Wallis, A., Villarino, S., Alaggia, F., Polo, M.G., Manrique, S., Meglioli, P.A., Rodríguez-Souilla, J., Mónaco, M., Chaves, J.E., Medina, A., Gasparri, I., Arnesi, E.A., Barral, M.P., Von Müller, A., Pahr, N.M., Echevarria, J.U., Fernández, P., Morsucci, M., López, D., Cellini, J.M., Alvarez, L., Barberis, I., Colomb, H., La

- Manna, L., Barbaro, S., Blundo, C., Sirimarco, X., Cavallero, L., Zalazar, G., Pastur, G.M., 2024. Soil organic carbon stocks in native forest of Argentina: a useful surrogate for mitigation and conservation planning under climate variability. *Ecol. Process* 13, 1. <https://doi.org/10.1186/s13717-023-00474-5>
- Peri, P.; Maradei, D.; Lupi, A.; Vazquez, C.; Gyenge, J.; Gatica, M.; Sandoval, M.; Gaute, M., 2022. Estimación de las reservas de carbono orgánico del suelo con plantaciones forestales y otros usos de la tierra en distintas regiones de Argentina; INTA-Dirección Nacional de Desarrollo Foresto-Industrial del Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca: Buenos Aires, Argentina. Pp. 97.
- Peri, P.L., Banegas, N., Gasparri, I., Carranza, C.H., Rossner, B., Pastur, G.M., Cavallero, L., López, D.R., Loto, D., Fernández, P., Powel, P., Ledesma, M., Pedraza, R., Albanesi, A., Bahamonde, H., Iglesia, R.P., Piñeiro, G., 2017. Carbon sequestration in temperate silvopastoral systems, Argentina, En: Montagnini, F. (Ed.), *Integrating landscapes: agroforestry for biodiversity conservation and food sovereignty*, *Advances in Agroforestry*. Springer International Publishing, Cham, pp. 453–478. https://doi.org/10.1007/978-3-319-69371-2_19
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J., Stenseth, N.Ch., 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* 20, 503–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011>
- Pickett, S.T.A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies, En: Likens, G.E. (Ed.), *Long-term studies in ecology*. Springer New York, New York, NY, pp. 110–135. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_5
- Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321–326.
- Plotkin, J.B., Muller-Landau, H.C., 2002. Sampling the species composition of a landscape. *Ecology* 83(12), 3344-3356.
- Podani, J., Ricotta, C., Schmera, D., 2013. A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecol. Complex.* 15, 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.03.002>
- Podani, J., Schmera, D., 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. *Oikos* 120, 1625–1638. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>
- Prado, D.E., 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: a review. contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *V. Candollea* 48, 145–172.

- Putz, F.E., Redford, K.H., 2010. The importance of defining ‘forest’: tropical forest degradation, deforestation, long-term phase shifts, and further transitions. *Biotropica* 42, 10–20. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00567.x>
- R Core Team, 2023. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.3.0. The R. Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ragonese, A.E., Covas, G., 1940. La distribución geográfica de los quebrachales en la provincia de Santa Fe. *Rev. Argent. Agron.* 7, 176–184.
- Ravi, S., D’Odorico, P., Wang, L., White, C.S., Okin, G.S., Macko, S.A., Collins, S.L., 2009. Post-fire resource redistribution in desert grasslands: a possible negative feedback on land degradation. *Ecosystems* 12, 434–444. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9233-9>
- Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J., Hérault, B., 2017. BIOMASS: an R package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. *Methods Ecol. Evol.* 8, 1163–1167. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>
- Riutta, T., Malhi, Y., Kho, L.K., Marthens, T.R., Huaraca Huasco, W., Khoo, M., Tan, S., Turner, E., Reynolds, G., Both, S., Burslem, D.F.R.P., Teh, Y.A., Vairappan, C.S., Majalap, N., Ewers, R.M., 2018. Logging disturbance shifts net primary productivity and its allocation in Bornean tropical forests. *Glob. Change Biol.* 24, 2913–2928. <https://doi.org/10.1111/gcb.14068>
- Rodrigues, A.C., Villa, P.M., Ferreira-Júnior, W.G., Schaefer, C.E.R.G., Neri, A.V., 2021. Effects of topographic variability and forest attributes on fine-scale soil fertility in late-secondary succession of Atlantic Forest. *Ecol. Process.* 10, 62. <https://doi.org/10.1186/s13717-021-00333-1>
- Rose, J.P., Malanson, G.P., 2012. Microtopographic heterogeneity constrains alpine plant diversity, Glacier National Park, MT. *Plant Ecol.* 213, 955–965. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0056-y>
- Royo, A.A., Carson, W.P., 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Can. J. For. Res.* 36, 1345–1362. <https://doi.org/10.1139/x06-025>
- Sabatini, F.M., Zanini, M., Dowgiallo, G., Burrascano, S., 2015. Multiscale heterogeneity of topsoil properties in southern European old-growth forests. *Eur. J. For. Res.* 134, 911–925. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0899-6>
- Sagar, R., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S., 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *For. Ecol. Manag.* 186, 61–71. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00235-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00235-4)

- Sala, O.E., Maestre, F.T., 2014. Grass–woodland transitions: determinants and consequences for ecosystem functioning and provisioning of services. *J. Ecol.* 102, 1357–1362. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12326>
- Sankey, J.B., Ravi, S., Wallace, C.S.A., Webb, R.H., Huxman, T.E., 2012. Quantifying soil surface change in degraded drylands: Shrub encroachment and effects of fire and vegetation removal in a desert grassland: shrub encroachment, fire and soil change. *J. Geophys. Res.* 117, G02025. <https://doi.org/10.1029/2012JG002002>
- Sasaki, N., Putz, F.E., 2009. Critical need for new definitions of “forest” and “forest degradation” in global climate change agreements. *Conserv. Lett.* 2, 226–232. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00067.x>
- Sasaki, T., Furukawa, T., Iwasaki, Y., Seto, M., Mori, A.S., 2015. Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. *Ecol. Indic.* 57, 395–408. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.019>
- Sass, E.M., D’Amato, A.W., Foster, D.R., Barker Plotkin, A., Fraver, S., Schoonmaker, P.K., Orwig, D.A., 2018. Long-term influence of disturbance-generated microsites on forest structural and compositional development. *Can. J. For. Res.* 48, 958–965. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0097>
- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Small, T.W., Johnson, D.L., 1990. Tree uprooting: review of types and patterns of soil disturbance. *Phys. Geogr.* 11, 277–291. <https://doi.org/10.1080/02723646.1990.10642407>
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., Dakos, V., Van Nes, E.H., 2015. Generic indicators of ecological resilience: inferring the chance of a critical transition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 145–167. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054242>
- Schmalholz, M., Hylander, K., 2011. Microtopography creates small-scale refugia for boreal forest floor bryophytes during clear-cut logging. *Ecography* 34, 637–648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06652.x>
- Schulte, L.A., Mladenoff, D.J., Crow, T.R., Merrick, L.C., Cleland, D.T., 2007. Homogenization of northern U.S. Great Lakes forests due to land use. *Landsc. Ecol.* 22, 1089–1103. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9095-5>
- Sebbenn, A.M., Degen, B., Azevedo, V.C.R., Silva, M.B., De Lacerda, A.E.B., Ciampi, A.Y., Kanashiro, M., Carneiro, F.D.S., Thompson, I., Loveless, M.D., 2008. Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest. *For. Ecol. Manag.* 254, 335–349. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.009>

- Seidl, R., Spies, T.A., Peterson, D.L., Stephens, S.L., Hicke, J.A., 2016. Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 53, 120–129. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12511>
- Seidl, R., Turner, M.G., 2022. Post-disturbance reorganization of forest ecosystems in a changing world. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 119, e2202190119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2202190119>
- Sellers, P.J., Berry, J.A., Collatz, G.J., Field, C.B., Hall, F.G., 1992. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sens. Env.* 42, 187–216. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(92\)90102-P](https://doi.org/10.1016/0034-4257(92)90102-P)
- Senf, C., Mori, A.S., Müller, J., Seidl, R., 2020. The response of canopy height diversity to natural disturbances in two temperate forest landscapes. *Landsc. Ecol.* 35, 2101–2112. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01085-7>
- Shukla, T., Tang, W., Trettin, C.C., Chen, G., Chen, S., Allan, C., 2023. Quantification of microtopography in natural ecosystems using close-range remote sensing. *Remote Sens.* 15, 2387. <https://doi.org/10.3390/rs15092387>
- Simón, M., 2011. Sistemas silvopastoriles. Prácticas de manejo del monte chaqueño. De las parcelas experimentales a los planes de manejo predial. Guía práctica para la formulación y aplicación de planes de manejo del bosque. pp 40
- Simón, M.P., Muhammad, I., Finegan, B., Pezo, D., 1997. Efectos del pastoreo bovino sobre la regeneración de tres especies arbóreas comerciales del Chaco Argentino: un método de protección. *Av. Investig.* 5, 4.
- Simón, M.P., Roldán, S., Cassino, W., 2003. Áreas bajo manejo en el chaco argentino: de las parcelas experimentales a los planes prediales., 1st ed. Fundapaz, Buenos Aires, Argentina. pp 107.
- Solar, R.R. de C., Barlow, J., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., Thomson, J.R., Louzada, J., Maués, M., Moura, N.G., Oliveira, V.H.F., Chaul, J.C.M., Schoereder, J.H., Vieira, I.C.G., Mac Nally, R., Gardner, T.A., 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.* 18, 1108–1118. <https://doi.org/10.1111/ele.12494>
- Standish, R.J., Hobbs, R.J., Mayfield, M.M., Bestelmeyer, B.T., Suding, K.N., Battaglia, L.L., Eviner, V., Hawkes, C.V., Temperton, V.M., Cramer, V.A., Harris, J.A., Funk, J.L., Thomas, P.A., 2014. Resilience in ecology: abstraction, distraction, or where the action is? *Biol. Conserv.* 177, 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.06.008>

- Stasinopoulos, M., Rigby, B., Voudouris, V., Akantziliotou, C., Enea, M., & Kiose, D., 2023. Package 'gamlss'. <https://www.gamlss.com/>
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17, 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stockmann, U., Adams, M.A., Crawford, J.W., Field, D.J., Henakaarchchi, N., Jenkins, M., Minasny, B., McBratney, A.B., Courcelles, V.D.R.D., Singh, K., Wheeler, I., Abbott, L., Angers, D.A., Baldock, J., Bird, M., Brookes, P.C., Chenu, C., Jastrow, J.D., Lal, R., Lehmann, J., O'Donnell, A.G., Parton, W.J., Whitehead, D., Zimmermann, M., 2013. The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agr. Ecos. Env.* 164, 80–99. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
- Stover, H.J., Henry, H.A.L., 2018. Soil homogenization and microedges: perspectives on soil-based drivers of plant diversity and ecosystem processes. *Ecosphere* 9, e02289. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2289>
- Stover, H.J., Henry, H.A.L., 2020. Soil homogenization modifies productivity, nitrogen retention and recomposition in restored grassland. *Ecosystems* 23, 264–277. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00401-w>
- Suding, K.N., Hobbs, R.J., 2009a. Models of ecosystem dynamics as frameworks for restoration ecology. En: *New models for ecosystem dynamics and restoration*. Society for ecological restoration international, Island Press, Washington DC, 3-21.
- Suding, K.N., Hobbs, R.J., 2009b. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends Ecol. Evol.* 24, 271–279. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.012>
- Táلامo, A., Caziani, S.M., 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *For. Ecol. Manag.* 184, 79–92. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00150-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00150-6)
- Táلامo, A., De Casenave, J.L., Caziani, S.M., 2012. Components of woody plant diversity in semi-arid Chaco forests with heterogeneous land use and disturbance histories. *J. Arid Environ.* 85, 79–85. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.05.008>
- Tallei, E., Rivera, L., Schaaf, A., Vivanco, C., Politi, N., 2023. Post-logging changes in a neotropical dry forest composition and structure modify the ecosystem functioning. *For. Ecol. Manag.* 537, 120944. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120944>
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *J. Veg. Sci.* <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x>

- Tateno, R., Takeda, H., 2003. Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor: Resource and forest structure along the slope. *Ecol. Res.* 18, 559–571. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2003.00578.x>
- Thompson, I.D., Guariguata, M.R., Okabe, K., Bahamondez, C., Nasi, R., Heymell, V., Sabogal, C., 2013. An operational framework for defining and monitoring forest degradation. *Ecol. Soc.* 18, art20. <https://doi.org/10.5751/ES-05443-180220>
- Tremblay, J.-P., Huot, J., Potvin, F., 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia* 150, 78–88. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0504-2>
- Tukiainen, H., Bailey, J.J., Field, R., Kangas, K., Hjort, J., 2017. Combining geodiversity with climate and topography to account for threatened species richness: Geodiversity and Threatened Species. *Conserv. Biol.* 31, 364–375. <https://doi.org/10.1111/cobi.12799>
- Tuomisto, H., 2010a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33, 2–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>
- Tuomisto, H., 2010b. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography* 33, 23–45. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06148.x>
- UNFCCC, 2002. Report of the Conference of the Parties on its seventh session, held at Marrakesh from 29 October to 10 November 2001 (FCCC/CP/2001/13/Add.1, UNFCCC, Marrakesh, Morocco, 2001). <http://unfccc.int/resource/docs/cop7/13a01.pdf>
- Van Do, T., Sato, T., Saito, S., Kozan, O., Yamagawa, H., Nagamatsu, D., Nishimura, N., Manabe, T., 2015. Effects of micro-topographies on stand structure and tree species diversity in an old-growth evergreen broad-leaved forest, southwestern Japan. *Glob. Ecol. Conserv.* 4, 185–196. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.06.010>
- Van Meerbeek, K., Jucker, T., Svenning, J., 2021. Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *J. Ecol.* 109, 3114–3132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13651>
- Vandenbergh, C., Freléchoux, F., Gadallah, F., Buttler, A., 2006. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: does gap size matter? *J. Veg. Sci.* 17(4), 481–488. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02469.x>
- Vásquez-Grandón, A., Donoso, P., Gerding, V., 2018. Forest degradation: when is a forest degraded? *Forests* 9, 726. <https://doi.org/10.3390/f9110726>

- Vernham, G., Bailey, J.J., Chase, J.M., Hjort, J., Field, R., Schrodt, F., 2023. Understanding trait diversity: the role of geodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 38, 736–748. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.02.010>
- Villarino, S.H., Studdert, G.A., Baldassini, P., Cendoya, M.G., Ciuffoli, L., Mastrángelo, M., Piñeiro, G., 2016. Deforestation impacts on soil organic carbon stocks in the Semiarid Chaco Region, Argentina. *Sci. Total Environ.* 575, 1056–1065. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.175>
- Virah-Sawmy, M., Gillson, L., Willis, K.J., 2009. How does spatial heterogeneity influence resilience to climatic changes? Ecological dynamics in southeast Madagascar. *Ecol. Monogr.* 79, 557–574. <https://doi.org/10.1890/08-1210.1>
- Vivian-Smith, G., 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *J. Ecol.* 85, 71. <https://doi.org/10.2307/2960628>
- Volante, J.N., Alcaraz-Segura, D., Mosciaro, M.J., Viglizzo, E.F., Paruelo, J.M., 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* 154, 12–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.08.012>
- Walker, B.H., 2020. Resilience: what it is and is not. *Ecol. Soc.* 25, art11. <https://doi.org/10.5751/ES-11647-250211>
- Walker B.H., Carpenter S.R., Rockstrom J., Crépin, A., Peterson, G.D., 2012. Drivers, "slow" variables, "fast" variables, shocks, and resilience. *Ecol. Soc.* 17(3), 1-30. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-05063-170330>
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Clarkson, B.D., 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *J. Ecol.* 98, 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>
- Wang, M., Han, Y., Xu, Z., Wang, S., Jiang, M., Wang, G., 2021a. Hummock-hollow microtopography affects soil enzyme activity by creating environmental heterogeneity in the sedge-dominated peatlands of the Changbai Mountains, China. *Ecol. Indic.* 121, 107187. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107187>
- Wang, M., Wang, S., Cao, Y., Jiang, M., Wang, G., Dong, Y., 2021b. The effects of hummock-hollow microtopography on soil organic carbon stocks and soil labile organic carbon fractions in a sedge peatland in Changbai Mountain, China. *Catena* 201, 105204. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105204>
- Washington-Allen, R.A., Ramsey, R.D., West, N.E., Norton, B.E., 2008. Quantification of the Ecological Resilience of Drylands Using Digital Remote Sensing. *Ecol. Soc.* 13, art33. <https://doi.org/10.5751/ES-02489-130133>

- Watson, J.E.M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J.C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J.G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W.F., Houghton, R.A., Maxwell, S., Grantham, H., Samper, C., Wang, S., Laestadius, L., Runting, R.K., Silva-Chávez, G.A., Ervin, J., Lindenmayer, D., 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 599–610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manag.* 42, 266. <https://doi.org/10.2307/3899492>
- White, C. S., 2011. Homogenization of the soil surface following fire in semiarid grasslands. *Rangel. Ecol. Manag.* 64, 414–418. <https://doi.org/10.2111/REM-D-11-00003.1>
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Soc. Am.* 30, 279–338.
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., Von Lützw, M., Marin-Spiotta, E., Van Wesemael, B., Rabot, E., Ließ, M., Garcia-Franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H.-J., Kögel-Knabner, I., 2019. Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma* 333, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Wright, D.H., Reeves, J.H., 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92, 416–428. <https://doi.org/10.1007/BF00317469>
- Zak, M.R., Cabido, M., 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Appl. Veg. Sci.* 5, 213–226. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00551.x>
- Zampieri, M., 2021. Reconciling the ecological and engineering definitions of resilience. *Ecosphere* 12. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3375>
- Zarrilli, A.G., 2018 El bosque perdido. Una historia ambiental del norte santafesino (1890-2010). En Consejo Federal de Inversiones (Ed.). *El norte forestal: estudios sobre el territorio santafesino*. Buenos Aires, Argentina. pp. 17-35.
- Zarrilli, A.G., 2008. El oro rojo. La industria del tanino en la Argentina (1890-1950). *Silva Lusit.* 16, 239–259.
- Zeileis, A., Grothendieck, G., 2005. zoo: S3 Infrastructure for Regular and Irregular Time Series. *J. Stat. Soft.*, 14(6), 1–27. <https://doi.org/10.18637/jss.v014.i06> .

ANEXO I

Tabla A.1. Sitios de muestreos utilizados en la tesis. Se detalla el orden en que fueron relevados, el nombre de referencia, el capítulo en el que fue utilizado y las coordenadas geográficas del inicio y final de la transecta de cada parcela.

Nº de transecta	Capítulo de tesis	Nombre de Sitios	Fecha de muestreo	Coordenadas transectas	
				Latitud	Longitud
1	II y III	Lote7b1	5/1/2019	29°20'56.67"S	60°14'55.32"O
2	II y III	ReservaSF	6/1/2019	29°23'12.07"S	60°14'25.64"O
3	II y III	LobosPD	8/1/2019	29°17'25.21"S	60°10'43.95"O
4	II y III	LobosD	8/1/2019	29°17'24.67"S	60°10'46.96"O
5	II y III	Lote7b2	9/1/2019	29°20'57.57"S	60°15'3.84"O
6	II y III	Agripita	10/1/2019	9°26'32.43"S	60° 9'8.57"O
7	II y III	Lote35LG	5/1/2020	29°27'3.50"S	60°23'36.80"O
8	II y III	PistaLG	7/1/2020	29°26'2.00"S	60°21'47.10"O
9	II y III	FUNDAPAZ	3/3/2020	29°27'7.30"S	60°18'14.30"O
10	II y III	EucaliptalLG	4/3/2020	9°25'44.90"S	60°21'31.60"O
11	II y III	BanaderoLG	5/03/2020	9°24'36.90"S	60°23'3.10"O
12	II y III	Buyatti	6/3/2020	9°27'44.70"S	60°24'50.20"O
13	II y III	MoreiraV1	5/12/2020	29°22'5.40"S	60°23'7.70"O
14	II y III	MoreiraV2	6/12/2020	9°21'52.00"S	60°24'9.60"O
15	II y III	MoralE	7/12/2020	9°23'13.09"S	60°21'27.60"O
16	II y III	MoreiraA	8/12/2020	9°21'32.60"S	60°22'45.00"O
17	II y III	Carrizo1	9/12/2020	29°22'54.30"S	60°26'36.60"O
18	II y III	Carrizo2	10/12/2020	9°23'19.80"S	60°26'16.20"O
19	II y III	R98LG	11/12/2020	29°24'43.40"S	60°22'46.90"O
20	II y III	VirginiaNorte	17/3/2020	9°25'42.50"S	60°17'12.70"O
21	II y III	RobertoD	18/3/2020	29°23'9.80"S	60°27'31.10"O
22	II y III	VirginiaSur	19/3/2020	9°27'13.50"S	60°18'45.10"O
23	II y III	Ferrero	21/3/2020	9°28'10.80"S	60°18'10.70"O
24	II y III	Senn	22/03/2020	9°22'17.60"S	60°25'52.60"O
25	II y III	Granich	23/3/2020	9°29'15.80"S	60°21'25.70"O
26	IV	P1	12/11/2019	9°25'24.80"S	60°23'19.10"O
27	IV	P2	14/11/2019	9°26'33.70"S	60°23'15.20"O
28	IV	P3	15/11/2019	9°25'28.10"S	60°23'40.40"O

29	IV	P4	17/11/2019	9°25'49.40"S	60°23'58.70"O
30	IV	P5	18/11/2019	9°25'51.90"S	60°21'22.80"O
31	IV	P6	19/11/2019	29°26'53.20"S	60°23'5.10"O
32	IV	P7	20/11/2019	9°26'44.10"S	60°21'49.60"O
33	IV	P8	5/1/2020	29°26'2.00"S	60°21'47.10"O
34	IV	P9	7/1/2020	29°24'37.60"S	60°23'2.70"O
35	IV	P10	8/1/2020	29°27'3.50"S	60°23'36.80"O
36	IV	P11	9/1/2020	29°26'4.20"S	60°23'27.60"O
37	IV	P12	10/1/2020	29°25'41.70"S	60°24'11.70"O

Los bosques de quebracho de la Cuña Boscosa santafesina tienen una historia de extracción de madera dura que se remonta a mediados del siglo XIX. Esta actividad se intensificó a principios del siglo XX, con la llegada de "The Forestal Land, Timber and Railways Company Limited", más conocida como "La Forestal". Esta y otras empresas extraían taninos del quebracho colorado y utilizaban otras especies de madera dura para construir ferrocarriles, edificar y producir un importante volumen de carbón vegetal (Zarrilli 2018). En la actualidad, estas tierras se utilizan principalmente para la producción ganadera extensiva dentro del bosque, a menudo acompañada por la explotación forestal. La intensidad de las actividades de manejo pasadas y presentes, incluyendo la carga ganadera por hectárea, la extracción de madera y la ocurrencia de incendios, varía entre los establecimientos, lo que resulta en sitios con diferentes condiciones de degradación (Tabla A.2).

Tabla A.2. Breve historia de uso de cada sitio muestreado, ordenados según el Índice de Degradación Estructural. Los sitios 1 a 16 corresponden al Grupo I, mientras que los sitios 17 a 25 corresponden al Grupo II, clasificados en el capítulo 2. Los sitios 26 al 37 se ubicaron en el Centro Operativo Experimental 'Gobernador Aldo Emilio Tessio', excepto 3 de ellos que se ubicaron en un campo vecino.

Sitios	IDE	Historia de uso
Sitio 2 – de referencia	0	Reserva natural. Área de bosque maduro establecida por 'La Forestal' en el 1900. Desde su creación no hubo explotación forestal ni ganadera.
Sitio 14 – Grupo 1	2,65	Producción ganadera sin extracción de madera.
Sitio 18 – Grupo 1	6,50	Producción de carbón histórica, luego abandonado. Actualmente con producción ganadera.
Sitio 3 – Grupo 1	8,62	Producción ganadera y extracción de madera selectiva.
Sitio 20 – Grupo 1	10,07	Lote experimental abandonado con extracción de madera y producción ganadera.
Sitio 22 – Grupo 1	10,17	Producción ganadera.
Sitio 9 – Grupo 1	13,82	Producción ganadera y extracción de madera selectiva.
Sitio 16 – Grupo 1	14,97	Producción ganadera
Sitio 15 – Grupo 1	15,78	Reserva natural con producción ganadera pasada.
Sitio 6 – Grupo 1	17,44	Producción ganadera y extracción de madera no selectiva
Sitio 5 – Grupo 1	20,46	Producción ganadera y extracción de madera no selectiva

Sitio 24 – Grupo 1	21,40	Reserva natural con producción ganadera pasada, cercana al sitio 9
Sitio 11 – Grupo 1	22,55	Producción ganadera y extracción selectiva de los árboles grandes
Sitio 7 – Grupo 1	24,82	Producción ganadera y extracción de madera selectiva
Sitio 13 – Grupo 1	26,00	Producción ganadera y extracción selectiva de madera pasada.
Sitio 1 – Grupo 1	29,79	Producción ganadera y extracción selectiva de madera.
Sitio 23– Grupo 2	46,22	Producción ganadera y extracción de madera no selectiva. Quemado accidentalmente en el pasado.
Sitio 21 – Grupo 2	51,65	Producción ganadera y extracción de madera no selectiva.
Sitio 25 – Grupo 2	56,91	Desforestación parcial y producción ganadera.
Sitio 17 – Grupo 2	67,71	Desforestación, fuego y producción ganadera.
Sitio 12 – Grupo 2	72,40	Desforestación con producción ganadera pasada.
Sitio 19 – Grupo 2	73,61	Desforestación y producción ganadera
Sitio 4 – Grupo 2	76,18	Producción ganadera y extracción de madera no selectiva.
Sitio 10 – Grupo 2	91,58	Plantación de <i>Eucalyptus</i> abandonada con producción ganadera.
Sitio 8 – Group 2	100	Pista de aterrizaje abandonada con producción ganadera.
Sitio 36	18,55	Producción ganadera y extracción selectiva de madera.
Sitio 31	21,12	Producción ganadera y extracción selectiva de madera.
Sitio 27	22,60	Producción ganadera y extracción selectiva de madera.
Sitio 35	26,41	Producción ganadera y extracción selectiva de madera.
Sitio 32	31,44	Producción ganadera y extracción selectiva de madera.
Sitio 28	34,56	Deforestación parcial. Arbustizado. Con producción ganadera.
Sitio 34	36,67	Deforestación selectiva de árboles más grandes. Sin estrato alto o algún árbol aislado. Con producción ganadera.
Sitio 30	51,31	Similar sitio 24. Plantación de <i>Eucalyptus</i> abandonada con producción ganadera y más arbustizado que el sitio 24.
Sitio 37	52,08	Deforestación y producción ganadera. Sólo dejaron los árboles más grandes y aislados como sombra para el ganado (<i>S. balansae</i> , <i>S. obtusifolium</i> , <i>Prosopis</i> spp.). Control activo de hormigueros y arbustos.
Sitio 33	82,95	Pista de aterrizaje abandonada con producción ganadera.

Sitio 29	85,51	Similar a sitio 37. Deforestación y producción ganadera. Con árboles grandes muy aislados. Control activo de hormigueros y arbustos.
Sitio 26	100	Deforestación total. Anteriormente cultivado con algodón y otros cultivos. Actualmente de producción ganadera.

Tabla A.3. Resumen de las variables proxies funcionales utilizadas en el trabajo. Para cada una se indica en que capítulo se utilizaron, el rol funcional que representan y el enfoque metodológico utilizado.

Capítulos	Variable medida (proxy)	Rol funcional	Enfoque ecológico
2	NDVI promedio	Productividad	MEFET (López et al., 2011, 2013).
2	NDVI (coeficiente de variación)	Variación temporal de la productividad	MEFET (López et al., 2011, 2013).
2	Plántulas y renovales leñosos	Regeneración leñosa	MEFET (López et al., 2011, 2013).
2	Área basal leñosa	Provisión de madera / Fijación de carbono	Variable de cambio lenta - Indica cambio de estado (Chapin et al., 2009; Briske et al., 2017)
2	Carbono Orgánico del Suelo	Almacenamiento de carbono - Fertilidad	Variable de cambio lenta - Indica cambio de estado (Chapin et al., 2009; Briske et al., 2017))
2	Diversidad de especies leñosas	Diversidad funcional	Redundancia funcional (Lipoma et al., 2021)
3	Composición de especies leñosas	Diversidad funcional	Beta diversidad, anidamiento y concordancia (Podani et al., 2013)
4	Heterogeneidad microtopográfica	Disponibilidad de hábitat	Variable de cambio lenta - Indica cambio de estado (Chapin et al., 2009; Briske et al., 2017))

Tabla A.4. Listado de especies leñosas encontradas en los 25 sitios de quebrachal relevados (62,5 ha). Para cada especie se reportan, la forma de crecimiento, la familia taxonómica, la abundancia de individuos adultos (> 10 DAP) contabilizados en toda el área de la parcela de cada sitio y el área basal promedio. Para las especies arbóreas además se contabilizó, en toda el área de la parcela, la abundancia de sus renovales (< 10 DAP). Las especies marcadas con un asterisco (*) no fueron consideradas en el Análisis de Coordenadas Principales (sección 3.2.2.1). Todos los nombres científicos fueron obtenidos de la página web <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm>.

Forma de crecimiento	Especies	Familia	Nº de adultos	Area basal (m ² .ha ⁻¹)	Nº de renovales
	<i>Acanthosyris falcata</i> Griseb.	Cervantesiaceae	1	0,051	22
	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Sapindaceae	2	0,003	41
	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltldl.	Apocynaceae	84	0,925	420
	<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart	Fabaceae	202	1,106	1406
	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.	Fabaceae	25	0,146	45
	<i>Libidibia paraguariensis</i> (D. Parodi) G.P. Lewis	Fabaceae	19	0,324	53
	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	101	0,857	1439
	<i>Patagonula americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.	Boraginaceae	1	0,011	0
Árboles	<i>Neltuma</i> spp.	Fabaceae	292	4,579	783
	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae	10	0,079	478
	<i>Sarcomphalus mistol</i> (Griseb.) Hauenschild	Rhamnaceae	41	0,349	93
	<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	Anacardiaceae	588	9,292	1594
	<i>Senegalia praecox</i> (Griseb.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	481	5,478	3056
	<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.) T.D. Penn.	Sapotaceae	47	0,548	203
	<i>Tabebuia nodosa</i> (Griseb.) Griseb.	Bignoniaceae	13	0,138	72
	<i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	1	0,016	60
	<i>Vachellia caven</i> (Molina) Seigler & Ebinger	Fabaceae	35	0,298	211
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Rutaceae	1	0,005	57

	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Rutaceae	0	0,000	1
	<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	Achatocarpaceae	1760	0,445	
	<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.	Verbenaceae	608	0,000	
	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Asteraceae	24	0,000	
	<i>Banara umbraticola</i> Arechav.	Salicaceae	63	0,000	
	<i>Berberis ruscifolia</i> Lam.	Berberidaceae	263	0,000	
	<i>Capparicordis tweediana</i> (Eichler) H.H. Iltis & X. Cornejo	Capparaceae	30	0,000	
	<i>Celtis pallida</i> Torr.	Cannabaceae	1404	0,000	
	<i>Cestrum parqui</i> L'Hér.	Solanaceae	42	0,000	
	<i>Coccoloba argentinensis</i> Speg.	Polygonaceae	555	0,020	
Arbustos	<i>Cynophalla retusa</i> (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis	Capparaceae	441	0,037	
	<i>Erythroxyllum microphyllum</i> A. St.-Hil.	Erythroxyllaceae	690	0,000	
	<i>Holmbergia tweedii</i> (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae	2	0,000	
	<i>Lycium boerhaviaefolium</i> L. f.	Solanaceae	202	0,000	
	<i>Lycium cuneatum</i> Dammer	Solanaceae	424	0,000	
	<i>Maytenus vitis-idaea</i> Griseb.	Celastraceae	370	0,073	
	<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	Anacardiaceae	761	0,160	
	<i>Scutia buxiflora</i> Reissek	Rhamnaceae	262	0,044	
	<i>Senna pendula</i> (Willd.) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae	58	0,000	

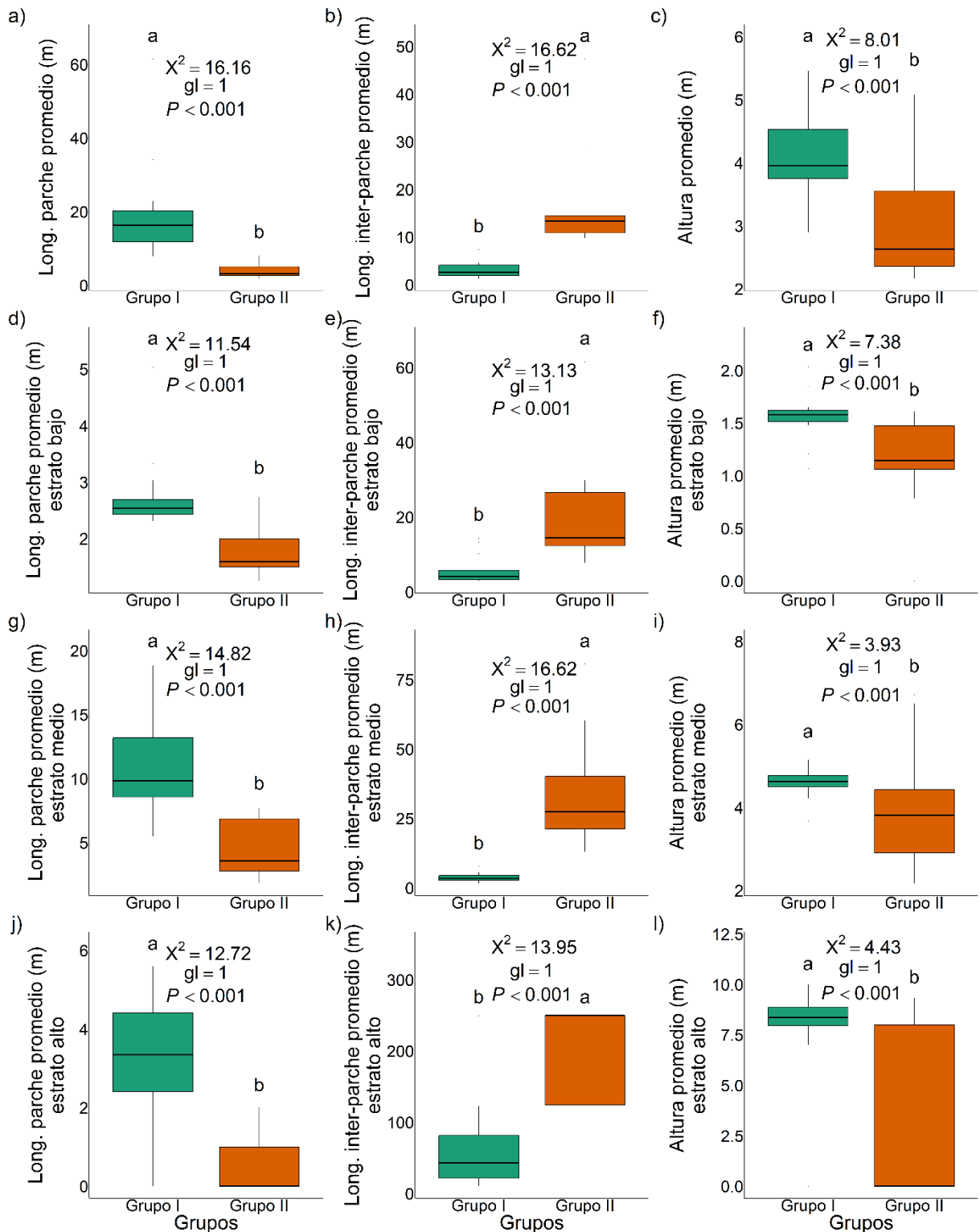


Figura A.1. Gráficos de caja que muestran las diferencias entre grupos estructurales para el largo promedio de parches (a, d, g, j), inter-parches (b, e, h, k) y la altura (c, f, i, l) total y por estratos. Para cada gráfico se reportan el valor de chi cuadrado (χ^2), los grados de libertad (gl) y el valor de significancia P de la prueba de Mann-Whitney.

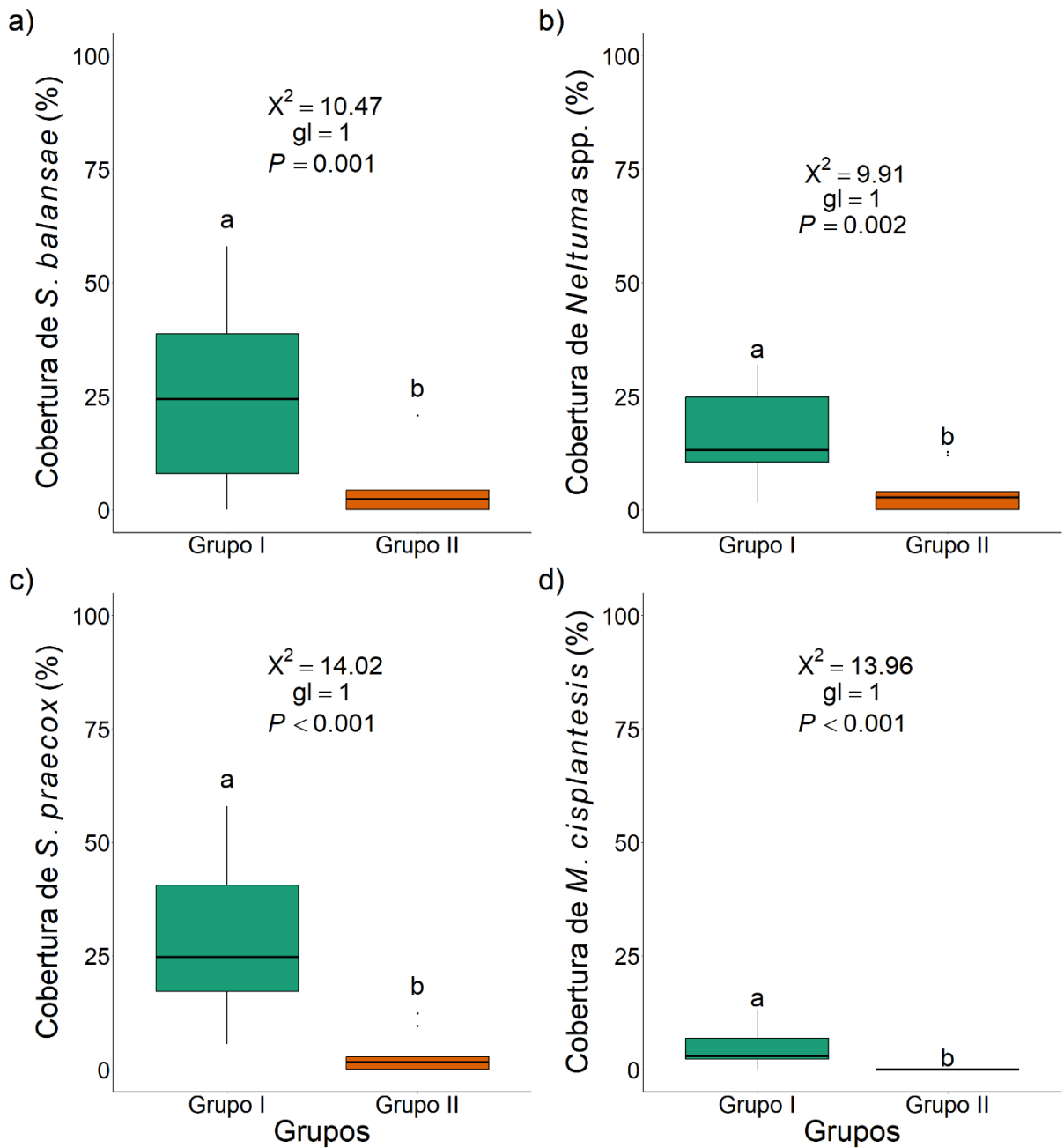


Figura A.2. Gráficos de caja que muestran las diferencias de cobertura entre los grupos estructurales para las cuatro especies arbóreas representativas del quebrachal. Para cada gráfico se reportan el valor de chi cuadrado (χ^2), los grados de libertad (gl) y el valor de significancia P de la prueba de Mann-Whitney.

ANEXO II

GLOSARIO

Síntesis de los conceptos claves mencionados en la tesis, relacionados al marco teórico y metodológico de los Modelos de Estados y Transiciones (MET) tomado de López et al. (2022).

Sitio ecológico

Unidades o elementos del paisaje con características similares de suelo, topografía, formaciones geológicas y régimen climático que difieren de otras clases en: (1) El crecimiento y la composición de las especies vegetales potenciales, bajo un régimen de perturbación con condiciones de referencia que están asociadas a las propiedades del suelo, la dinámica natural de la comunidad vegetal y la capacidad de proporcionar servicios ambientales. (2) Respuestas a los procesos de gestión, degradación y restauración. Las clases del mismo sitio ecológico se repiten en componentes similares de unidades terrestres, dentro de la misma ecorregión o de otra zona. Cada lugar ecológico tiene un estado de referencia y un modelo específico con transición entre uno o más estados alternativos (e.g. quebrachales de *Schinopsis balansae*)

Resiliencia ecológica

Capacidad del ecosistema para absorber un factor de disturbio y/o reorganizarse tras el mismo, manteniendo la integridad estructural-funcional. Este enfoque de la resiliencia asume que los ecosistemas pueden tener dos o más estados estables alternativos y que se producen transiciones entre estados. Estas transiciones de estado están asociadas a cambios en atributos clave de su estructura y procesos de autorregulación (es decir, a mecanismos de retroalimentación negativa). Cada estado tiene una resiliencia específica frente a distintos factores de disturbio. Entonces, la resiliencia original del ecosistema se asocia con la capacidad de mantener y/o recuperar los atributos estructurales-funcionales del estado de referencia (i.e. la identidad del ecosistema).

Mecanismos de retroalimentación

La dinámica de cada estado de un ecosistema está regulada por mecanismos de retroalimentación. Esta retroalimentación representa procesos ecológicos que refuerzan (i.e. negativos) o disminuyen (i.e. positivos) la resiliencia de los estados del ecosistema. Un mecanismo de retroalimentación positiva mantiene el sentido de los procesos que se producen en el bucle de retroalimentación, lo que refuerza o amplifica el cambio que este bucle genera en el sistema, empujándolo hacia un cambio más pronunciado. Una retroalimentación negativa contrarresta el cambio, tendiendo a mantener el sistema en su estado actual. La aparición de retroalimentaciones negativas es clave para mantener la estabilidad a largo plazo en cada estado. En cambio, los factores que amplifican el cambio

(retroalimentaciones positivas) pueden ser beneficiosos (por ejemplo, la restauración) o perjudiciales (por ejemplo, la degradación) (véase más información en Briske et al., 2006).

Estados

Conjunto de comunidades vegetales asociadas a una dinámica temporal que se dan en una unidad de paisaje con determinadas propiedades (i.e. Sitio ecológico), rangos de factores y procesos a nivel de suelo. Estos factores y procesos producen atributos persistentes en el tiempo con características y con dinámicas estructurales y funcionales particulares de este estado del ecosistema.

Estado de referencia

Es el estado a partir del cual se pueden identificar y derivar todos los demás estados (y fases) del mismo Sitio ecológico. Representa un rango de fluctuación estructural-funcional asociado a la variabilidad histórica o natural (i.e. el estado original o prístino antes del uso antrópico intensivo). Es el estado que tiene el potencial de proporcionar la mayor variedad o diversidad de servicios ambientales, en comparación con el resto de los estados del ecosistema.

Fases o comunidades dentro de estados

Diferentes comunidades vegetales que pueden asociarse a distintos niveles de suelo (por ejemplo, disponibilidad de agua) y variables climáticas (por ejemplo, precipitaciones medias anuales) que fluctúan anualmente, pero caracterizan la dinámica de un estado. El cambio de fase podría ocurrir en respuesta al uso antrópico (por ejemplo, pastoreo rotativo), aunque no implica el cruce de umbrales. Cada estado se caracteriza por una resiliencia ecológica específica a diferentes factores de disturbio, y la dinámica entre fases dentro de un estado se asocia con la resiliencia de ingenieril.

Fase de referencia

Representa la comunidad vegetal (o fase potencial) del estado de referencia, que es la comunidad con mayor resiliencia dentro de ese estado. Es la comunidad vegetal que tiene valores estructurales-funcionales "más alejados" del umbral y es la fase a la que el sistema tiende a volver en ausencia de factores de disturbio. Asimismo, cada estado alternativo puede tener una fase potencial, que es la comunidad vegetal hacia la que tiende cada estado del ecosistema en ausencia de factores de disturbio.

Fase de riesgo

Es la comunidad vegetal más susceptible de experimentar una transición negativa a un estado alternativo (i.e. un estado con un nivel inferior de integridad estructural-funcional en comparación con el estado de referencia). Esta fase representa la comunidad vegetal menos resistente dentro de un estado (i.e. la comunidad pre-umbral) y por lo tanto más susceptible de ser degradada.

Transiciones positivas y negativas

Las transiciones positivas son aquellas que desencadenan procesos de recuperación. Las transiciones de restauración son prácticas de gestión o intervenciones (y tiempos requeridos) llevadas a cabo en un estado degradado concreto, necesarias para recuperar las condiciones estructurales-funcionales de un estado anterior o del estado de referencia. Además, puede haber transiciones de rehabilitación que tengan por objeto mejorar las condiciones estructurales-funcionales de estados muy degradados, desencadenando transiciones de recuperación a nuevos estados (i.e. aumento de los niveles estructurales-funcionales, ecosistemas nuevos *sensu* Hobbs y Suding, 2009b).

Las transiciones negativas son los mecanismos por los que un estado se modifica hacia un estado más degradado (con menores niveles de integridad estructural-funcional en comparación con el estado de referencia). Una transición negativa se produce (o se desencadena) en respuesta a un uso excesivo y/o a la interacción con factores medioambientales (e.g. sequías extremas, incendios). Una transición negativa se define en función de: (i) los desencadenantes (factores de disturbios naturales y/o antrópicos) que producen un proceso de cambio en un momento determinado; (ii) el umbral; y (iii) el tiempo que tarda el sistema en cruzar ese umbral.

Desencadenantes

Factores, procesos y/o impulsores que inician una transición entre estados alternativos. Los desencadenantes pueden ser uno (o más) factor(es) de disturbio (por ejemplo, sobrepastoreo y/o sequías extremas), que causan cambios estructurales-funcionales significativos en el ecosistema. Si el cambio causa degradación, el factor desencadenante provoca una transición negativa (por ejemplo, un cambio determinado por la interacción entre la sequía extrema y el uso de los bosques). Por el contrario, si el cambio causa la recuperación a un estado con un nivel más alto de integridad estructural-funcional del sistema, el desencadenante causa una transición positiva o de restauración (por ejemplo, un cambio desencadenado por un año muy húmedo en ausencia de pastoreo y/o reforestación).

Umbrales

Factores y procesos abióticos y/o bióticos claves que se modifican durante una transición negativa y que limitan (o disminuyen significativamente) la capacidad intrínseca de recuperación (sin intervención o aporte externo del ecosistema) al estado anterior o de referencia. Los umbrales representan los límites estructurales-funcionales más allá de los cuales la resiliencia del ecosistema al estado anterior (o de referencia) se ha reducido o perdido significativamente.