



VALORACIÓN Y CORRELACIÓN DE FACTORES BIOFÍSICOS EN ESTADOS SUCESIONALES DEL CHACO ÁRIDO ORIENTAL (ARGENTINA)

ASSESSMENT AND CORRELATION OF BIOPHYSICAL FACTORS IN SUCCESSIONAL STAGES OF THE EASTERN ARID CHACO (ARGENTINA)

Sofía Sánchez¹, Javier Frassoni¹, Rubén Coirini¹, Joaquín Herrero¹ & Marcos Karlin^{1*}

1. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

*mkarlin@agro.unc.edu.ar

Citar este artículo

SÁNCHEZ, S., J. FRASSONI, R. COIRINI, J. HERRERO & M. KARLIN. 2025. Valoración y correlación de factores biofísicos en estados sucesionales del Chaco Árido oriental (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 331-349.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n4.48617>

SUMMARY

Background and aims: Forest ecosystems in arid and semi-arid regions regulate energy, water, and biogeochemical flows differently depending on the successional stage of each plant community. In the eastern Arid Chaco, various successional stages can be found because of different disturbance intensities. The hypothesis posits that infiltration capacity, air humidity, and litter decrease along regressive successions, while soil and air temperature and light intensity increase, due to disturbance intensity and qualitative-quantitative changes in tree and shrub canopy cover. The study's objective was to evaluate changes and relationships between these biophysical factors in four plant communities associated with secondary successions in the eastern Arid Chaco.

M&M: The described biophysical factors were measured under the canopy of nurse plants during winter and summer in four plant communities (quebrachales, latales, jarillales, and breales), identified according to their degree of disturbance. Analysis of variance, linear mixed models, generalised linear mixed models and correlation networks between variables were performed for each successional stage.

Results: The basic infiltrability was 109 % higher in jarillales compared to quebrachales, the latter representing the dynamic equilibrium stage within the succession. Quebrachales and latales produced the highest amount of litter, reduced temperature and light intensity, and increased air humidity in the understory. Breales showed a lower capacity to regulate micro-climatic variables.

Conclusions: The canopy generated by the dominant vegetation regulated biophysical factors, depending on its volume and deciduousness.

KEY WORDS

Canopy, infiltrability, litter, micro-climate variables, regressive succession.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los ecosistemas forestales en zonas áridas y semiáridas regulan los flujos energéticos, hídricos y biogeoquímicos diferencialmente en función al estado sucesional de cada comunidad vegetal. En el Chaco Árido oriental se observan diversos estados sucesionales debido a diferentes intensidades de disturbios. La hipótesis plantea que la capacidad de infiltración, humedad del aire y mantillo disminuyen a lo largo de sucesiones regresivas, mientras que la temperatura del suelo, del aire y la intensidad lumínica aumentan, debido a la intensidad de disturbio y a cambios cualitativos en la cobertura de copas de árboles y arbustos. El objetivo del estudio fue evaluar cambios y relaciones entre dichos factores biofísicos en cuatro comunidades vegetales, asociados a sucesiones secundarias en el Chaco Árido oriental.

M&M: Los factores biofísicos descritos fueron medidos bajo el dosel de plantas nodrizas en invierno y verano en cuatro comunidades vegetales (quebrachales, latales, jarillales y breales), definidas según su grado de disturbio. Se realizaron análisis de varianza, modelos lineales generales y mixtos, generalizados mixtos y redes de correlaciones entre variables para cada estado sucesional.

Resultados: La infiltración básica fue 109 % superior en jarillales respecto a los quebrachales, estos últimos representando el estado de equilibrio dinámico dentro de la sucesión. Quebrachales y latales produjeron las mayores cantidades de mantillo, redujeron la temperatura e intensidad lumínica y aumentaron la humedad del aire bajo dosel. Los breales demostraron menor capacidad de regulación de variables micro-climáticas.

Conclusiones: El dosel generado por la vegetación dominante reguló los factores biofísicos, dependiendo de su volumen y deciduidad.

PALABRAS CLAVE

Capacidad de infiltración, dosel, mantillo, sucesión regresiva, variables micro-climáticas.

Recibido: 12 Abr 2025

Aceptado: 3 Nov 2025

Publicado en línea: 12 Dic 2025

Publicado impreso: 31 Dic 2025

Editora: Andrea Elisa Izquierdo

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

Las sucesiones secundarias asociadas a gradientes de disturbios no sólo provocan cambios en la estructura de la vegetación, sino también en las características biofísicas del entorno, alterando la dinámica de variables biológicas, geomorfológicas y físico-químicas bajo la influencia de diferentes formaciones vegetales.

La estructura de la vegetación modula las características micro-ambientales, influyendo sobre las condiciones bajo el dosel de árboles y arbustos, y sobre el crecimiento de especies herbáceas o arbustivas. Esto desencadena una serie de interacciones entre las plantas y las variables ambientales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), capaces de regular la funcionalidad del ecosistema. Sin embargo, cuando ciertos umbrales ambientales se sobrepasan, la estructura original puede no recuperarse, lo que lleva a trayectorias sucesionales alternativas (Karlin *et al.*, 2021a). Estos umbrales ecológicos representan puntos críticos en dichas trayectorias, donde disturbios como el desmonte, los incendios o el sobrepastoreo pueden desencadenar cambios significativos en la estructura y composición de las comunidades, condicionando su capacidad de restauración o rehabilitación.

Cambios en los ecosistemas pueden alterar la capacidad de proveer productos y servicios ecosistémicos, aunque dicha alteración dependerá de la magnitud del cambio, del contexto ambiental y de la posición a lo largo de dichas trayectorias sucesionales (Brockhoff *et al.*, 2017). Cambios hacia otros estados sucesionales pueden producir modificaciones en la biodiversidad, en la productividad, en el ciclado de nutrientes y agua, en la capacidad de regulación del micro-clima, entre otras modificaciones de los servicios ecosistémicos (Brockhoff *et al.*, 2017; Cortés-Calderón *et al.*, 2021).

La productividad de los ecosistemas depende principalmente de tres factores: energía, agua y nutrientes. Los servicios ecosistémicos más importantes que ofrecen los sistemas forestales son la capacidad de regular los flujos energéticos tales como la luz y la temperatura; de captar, almacenar y regular agua, y de almacenar y proveer nutrientes a organismos biológicos bajo su influencia. Las especies vegetales dominantes juegan un rol crítico en la regulación de dichos factores, condicionando la oferta de bienes y servicios

ecosistémicos (Ellison *et al.*, 2017). En zonas áridas y semiáridas la energía solar es abundante y puede provocar variaciones diarias y estacionales importantes, afectando procesos tales como la evapotranspiración, mineralización de la materia orgánica o la ocurrencia de heladas. El agua es el factor más limitante ya que las lluvias, su fuente principal, son escasas y erráticas, provocando pulsos hidrológicos breves y estrés hídrico sobre los organismos vivos. Adicionalmente, los nutrientes suelen estar concentrados espacialmente, principalmente limitados por la distribución y calidad de la vegetación local. Es por ello que la vegetación, su calidad y abundancia, suelen regular los tres factores y, en consecuencia, la oferta de bienes y servicios ecosistémicos (Li *et al.*, 2021).

En el distrito del Chaco Árido las formaciones vegetales originales corresponden a comunidades maduras de *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl. o “quebrachales”, representando el estado de equilibrio dinámico (“steady-state”). Estas formaciones, modificadas por disturbios naturales o antrópicos tales como deforestación, explotación ganadera, explotación agrícola o incendios forestales (Karlin *et al.*, 2013b), han sido transformadas frecuentemente a estados alternativos que podrían o no ser restaurados a las situaciones originales. Estos estados y cambios han sido caracterizados en modelos de sucesiones por Karlin *et al.* (2013a) y Zeballos *et al.* (2023).

En este contexto, los árboles y arbustos desempeñan un rol fundamental en la regulación de los factores biofísicos y, en consecuencia, en la provisión de los servicios ecosistémicos. Estos árboles y arbustos condicionan las características del mantillo aportado, contenidos de carbono del suelo (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2022), capacidad de infiltración, temperatura y humedad del suelo y el aire, o luminosidad bajo copa (Karlin *et al.*, 2021b).

El presente estudio analiza el comportamiento de diferentes variables biofísicas que representan a los factores energía, agua y nutrientes en distintos estados asociados a sucesiones regresivas, entendiendo por regresiva a aquella sucesión natural que se revierte como consecuencia de disturbios (Alados *et al.*, 2003). Se correlacionan y califican las variables de capacidad de infiltración, temperatura del suelo y del aire, humedad del aire, intensidad lumínica y peso seco de mantillo para los estados de vegetación representados por comunidades

prístinas de quebracho blanco; comunidades de *Mimozgyanthus carinatus* (Griseb.) Burkart, o “latales”, originados por la extracción selectiva de árboles; comunidades de *Larrea divaricata* Cav., o “jarillales”, producto del sobrepastoreo, tala rasa e incendios, y comunidades de *Parkinsonia praecox* (Ruiz & Pav.) Hawkins, o “breales”, resultantes de la actividad agrícola.

De acuerdo a lo anteriormente expresado, la hipótesis planteada es que factores biofísicos tales como la capacidad de infiltración, humedad del aire y biomasa del mantillo disminuyen a lo largo de sucesiones regresivas, mientras que la temperatura del suelo, del aire y la luminosidad bajo copa aumentan. Esto ocurre en función al grado e intensidad de disturbio, asociados a los diferentes estados de vegetación identificados, como consecuencia de los cambios cuali-cuantitativos en la cobertura de las copas de los árboles y arbustos. De esta forma, la oferta de servicios ecosistémicos, principalmente los de regulación y soporte, se

altera como consecuencia de la regresión en dichas sucesiones. Como sub-hipótesis se plantea que existen diferencias entre valores de las variables biofísicas analizadas en relación a la orientación cardinal de las muestras.

El objetivo del presente trabajo es evaluar cambios y relaciones entre los factores biofísicos mencionados en la hipótesis en cuatro comunidades vegetales asociadas a sucesiones secundarias en el Chaco Árido oriental, Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio está ubicada en el sector más oriental del Chaco Árido, en el pie de sierra de las sierras de Pocho, en la provincia de Córdoba, Argentina. Específicamente, comprendió la Reserva Natural Chancaní (RNCh), por debajo de la isocota de 400 m s.n.m. (Fig. 1).

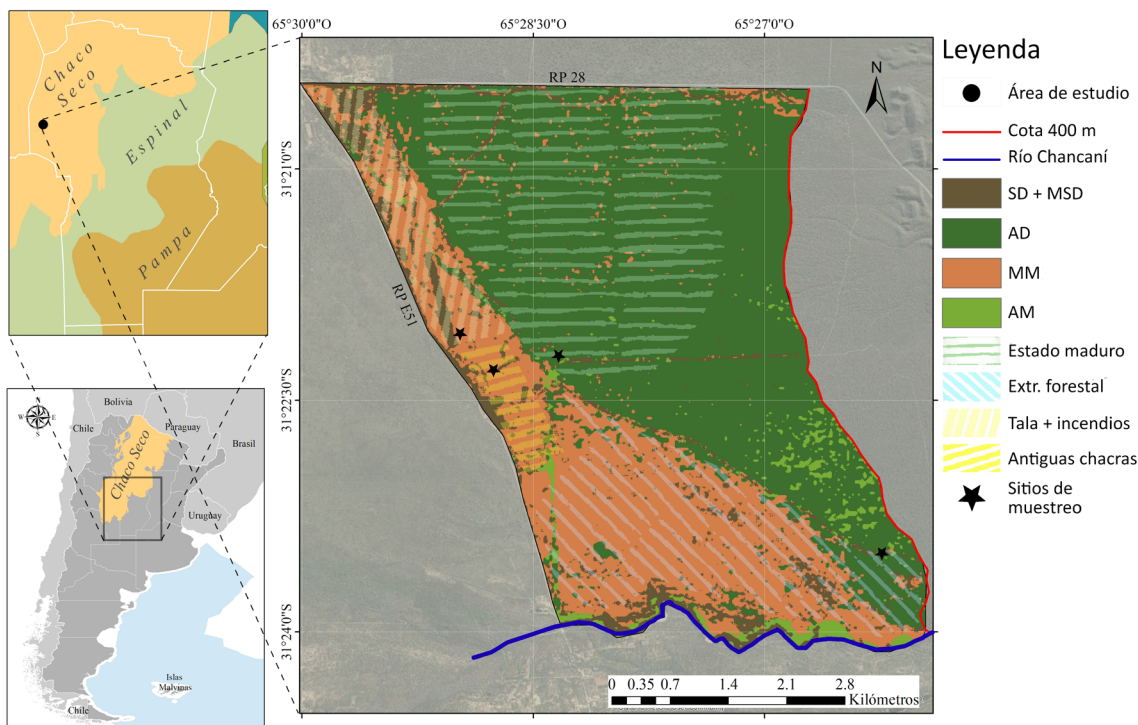


Fig. 1. Mapa de coberturas del área de estudio en base a imágenes LANDSAT 8 ETM, Junio 2018 a Junio 2023, procesadas en Google Earth Engine. Abreviaturas: SD+MSD: suelo desnudo + matorral con suelo desnudo; AD: arbóreo denso; MM: matorral mixto; AM: arbóreo mixto. Elaboración propia.

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen-Geiger (Beck *et al.*, 2018) el clima predominante de la subregión del Chaco Árido oriental es subtropical seco (BSH). Las precipitaciones anuales oscilan entre los 300 y 600 mm, considerando los registros pluviométricos de las localidades aledañas de Chepes y Villa Dolores (Karlin *et al.*, 2013b).

Los suelos asociados a la vegetación relevada corresponden a Torriortentes típicos o a Regosoles ócricos, según la clasificación propuesta por Soil Taxonomy (Soil Survey Staff, 2022) y WRB (IUSS Working Group WRB, 2022), respectivamente. Son suelos azonales franco-arenosos, bien a algo excesivamente drenados, poco desarrollados, con contenidos de materia orgánica variable (Karlin *et al.*, 2013b). Algunos suelos han sufrido transformaciones antrópicas por efecto de la agricultura, convirtiéndose en suelos intrazonales de baja permeabilidad por la formación de costras superficiales impermeables, producto de la acumulación de partículas más finas (Regosoles yémicos).

La vegetación corresponde a tierras forestales subtropicales o xéricas del Chaco Meridional, caracterizadas por especies dispuestas en bosques de *A. quebracho-blanco* y matorrales xerofíticos de *M. carinatus*, *L. divaricata* y *P. praecox* (Zeballos *et al.*, 2023).

Clasificación supervisada

Se realizó una clasificación supervisada de coberturas en el área de estudio a partir de imágenes satelitales Landsat 8 (2018-2023). Primero, se delimitaron las áreas de muestreo de las distintas coberturas de interés (arbóreo denso, arbóreo mixto, matorral mixto y suelo desnudo + matorral con suelo desnudo), a partir de polígonos de referencia generados en campo y literatura previa (Karlin *et al.*, 2013a). Para cada punto de entrenamiento se aplicó un buffer de 10 m con el fin de ampliar las áreas de entrenamiento.

Posteriormente, se seleccionaron imágenes Landsat 8 TOA (*Top of Atmosphere Reflectance*) filtradas por: cobertura nubosa < 2 % y fechas entre junio 2018 y julio 2023. Se calcularon índices espectrales como el NDVI medio para el período de estudio, y se construyó una imagen compuesta (*stack*) que incluyó las bandas espectrales (B2, B3, B4, B5, B6, B8 y B11) y el NDVI.

La clasificación se entrenó con un algoritmo *Random Forest* (50 árboles) empleando el 80 %

de las muestras para entrenamiento y el 20 % para validación. Los resultados se evaluaron mediante matriz de confusión y precisión global. Para reducir el ruido espacial, la clasificación final se suavizó con un filtro de mayoría (ventana Manhattan 3×3). Finalmente, el mapa de coberturas fue exportado con resolución espacial de 10 m y visualizado mediante una paleta de colores diferenciada por clases.

Diseño experimental y caracterización de las comunidades relevadas

Se seleccionaron tres de las cuatro comunidades vegetales citadas por Karlin *et al.* (2013a) asociadas a suelos azonales: “quebrachal”, “latal” y “jarillal”. A estas comunidades se sumó la comunidad “breal”, asociada a suelos intrazonales, producto de la intensa transformación antrópica. En cada comunidad, definida como un tratamiento diferente, se realizaron censos florísticos a través del método fitosociológico (Braun-Blanquet, 1979) en época estival (marzo 2023) sobre un área de aproximadamente 200 m², permitiendo caracterizar su vegetación (Tabla 1). Estas se ordenan por grado creciente de intensidad de disturbio:

Comunidad de *A. quebracho-blanco* o “quebrachal”: estado maduro que no ha tenido disturbios antrópicos importantes, aunque ocasionalmente pueden sufrir disturbios naturales, especialmente caída de individuos sobremaduros frente a la ocurrencia de temporales, generando el efecto “*gap*” que permite el crecimiento de renuevos que potencialmente pueden cubrir el espacio liberado (Bertuzzi *et al.*, 2022). Esta comunidad es considerada como el estado de equilibrio dinámico (Zeballos *et al.*, 2023). Posee ejemplares de quebrachos de gran tamaño y edad, con co-dominancia de otras especies arbustivas (Fig. 2A). Dicha comunidad está asociada a la clase “arbóreo denso” (Fig. 1).

Comunidad de *M. carinatus* o “latal”: estado resultante de la extracción de madera y leña antes de la declaración de la Reserva. Posee especies arbustivas co-dominantes y un tapiz herbáceo dominado por gramíneas y líquenes (Fig. 2B). Asociada a la clase “matorral mixto” (Fig. 1).

Comunidad de *L. divaricata* o “jarillal”: estado muy degradado por efecto del sobrepastoreo, tala rasa previa a la declaración como Reserva, e incendios, con eliminación de especies arbóreas. Posee un estrato herbáceo dominado por gramíneas (Fig. 2C). Asociada a la clase “matorral mixto” (Fig. 1).

Tabla 1. Cuadro fitosociológico de los sitios relevados. +: individuos raros de cobertura despreciable; 1: individuos abundantes de cobertura despreciable; 2: individuos cubriendo una superficie de hasta 1/4 del suelo; 3: individuos cubriendo entre 1/4 y 1/2 del suelo; 4: individuos cubriendo entre 1/2 y 3/4 del suelo; 5: individuos cubriendo más de 3/4 del suelo. Los remarcados indican las especies más abundantes por comunidad. Abreviaturas= FV: Formas de vida; De: deciduidad; A: árbol; Ar: arbusto; HD: herbácea dicotiledónea; L: líquen; G: gramínea; E: epífita; C: cactóide; P: perennifolia; D: decidua; SD: semi-decidua; Af: áfila.

Comunidades		Quebrachal	Latal	Jarillal	Breal
Altitud (m s.n.m.)		361	398	350	347
Coordenadas geográficas		31° 22' 14" S, 65° 28' 18" O	31° 23' 30" S, 65° 26' 14" O	31° 22' 07" S, 65° 28' 59" O	31° 22' 19" S, 65° 28' 46" O
Riqueza		22	23	16	11
Diversidad (Shannon-Weaver)		2,13	2,15	1,46	1,49
Especies		FV/De			
		Abundancia-dominancia			
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schldl.	A/P	4	1	1	+
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Ar/D	3	+	+	1
<i>Cordobia argentea</i> Nied.	HD/P	2	1	+	
<i>Atamisquea emarginata</i> Miers ex Hook. & Arn.	Ar/P	2			
<i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart	A-Ar/D	2	4	+	
<i>Selaginella sellowii</i> Hieron.	L/P		3		
<i>Tricomaria usillo</i> Hook. & Arn.	HD/P	1	2		
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelén	G/P	1	2	1	
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	Ar/P	1	2	5	
<i>Leptochloa crinita</i> (Lag.) P. M. Peterson & N. Snow	G/P	1	2	4	1
<i>Gouinia paraguariensis</i> Parodi	G/P			2	
<i>Tillandsia pedicellata</i> (Mez) A. Cast.	E/P	1	1		
<i>Deinacanthon urbanianum</i> Mez	HD/P	1	1		
<i>Monteverdia spinosa</i> (Griseb.) Biral	Ar/SD	1	+		

Species	FV/De	Abundancia-dominancia	
<i>Tillandsia capilaris</i> Ruiz & Pav.	E/P	1	+
<i>Tillandsia duratii</i> Vis.	E/P	1	
<i>Ephedra triandra</i> Tul.	HD/D	1	
<i>Pseudobutylon virgatum</i> (Cav.) Fryxell	HD/P	1	
<i>Senegalia gilliesii</i> (Steud.) Seigler & Ebinger	A - Ar / SD	1	1
<i>Lycium elongatum</i> Miers	HD/D	+	1
<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart	A-Ar/D	+	+
<i>Pappophorum caespitosum</i> R. E. Fr.	G/P	+	1
<i>Condalia microphylla</i> Cav.	Ar/P	+	+
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav.) Hawkins	A-Ar/D	+	1
<i>Neobouteloua lophostachya</i> (Griseb.) Gould	G/P		
<i>Neltuma flexuosa</i> (DC.) C. E. Hughes & G. P. Lewis	A/SD	1	1
<i>Setaria lachnea</i> Kunth	G/P	1	1
<i>Tillandsia aizoides</i> Mez	E/P	1	
<i>Sphaeralcea bonariensis</i> Griseb.	HD/P	1	
<i>Chloris ciliata</i> Sw.	G/P		1
<i>Opuntia sulphurea</i> var. <i>pampeana</i> (Speg.) Backeb.	C/Af	+	
<i>Echinopsis leucantha</i> Walp.	C/Af	+	
<i>Cenchrus myosuroides</i> Kunth	G/P		+
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze	HD/P		+
<i>Schinus fasciculata</i> (Griseb.) J. M. Johnst.	A-Ar/P		+

Comunidades de *P. praecox* o “breal”: estado resultante de su historia agrícola (chacras de cultivo, previo a la declaración como Reserva), posteriormente colonizadas por brea. Presentan una gran proporción de superficie descubierta, donde se han acumulado partículas de limo que han generado una capa superficial impermeable de suelo, producto de la acción antrópica. (Fig. 2D). Asociada a la clase “suelo desnudo + matorral con suelo desnudo” (Fig. 1).

En la Tabla 1 se presentan las especies relevadas, las cuales fueron categorizadas por forma de vida y por grado de deciduidad (perennifolia: especies con menos del 50 % de las ramas sin hojas a lo largo del año; decidua: especies que pierden el 100 % de sus hojas por al menos un mes al año; semi-decidua: especies que muestran ramas sin hojas en más del 50 % por al menos un mes al año; de Camargo *et al.*, 2018).

En cada comunidad se seleccionaron tres plantas nodrizas dominantes (unidad de muestreo)

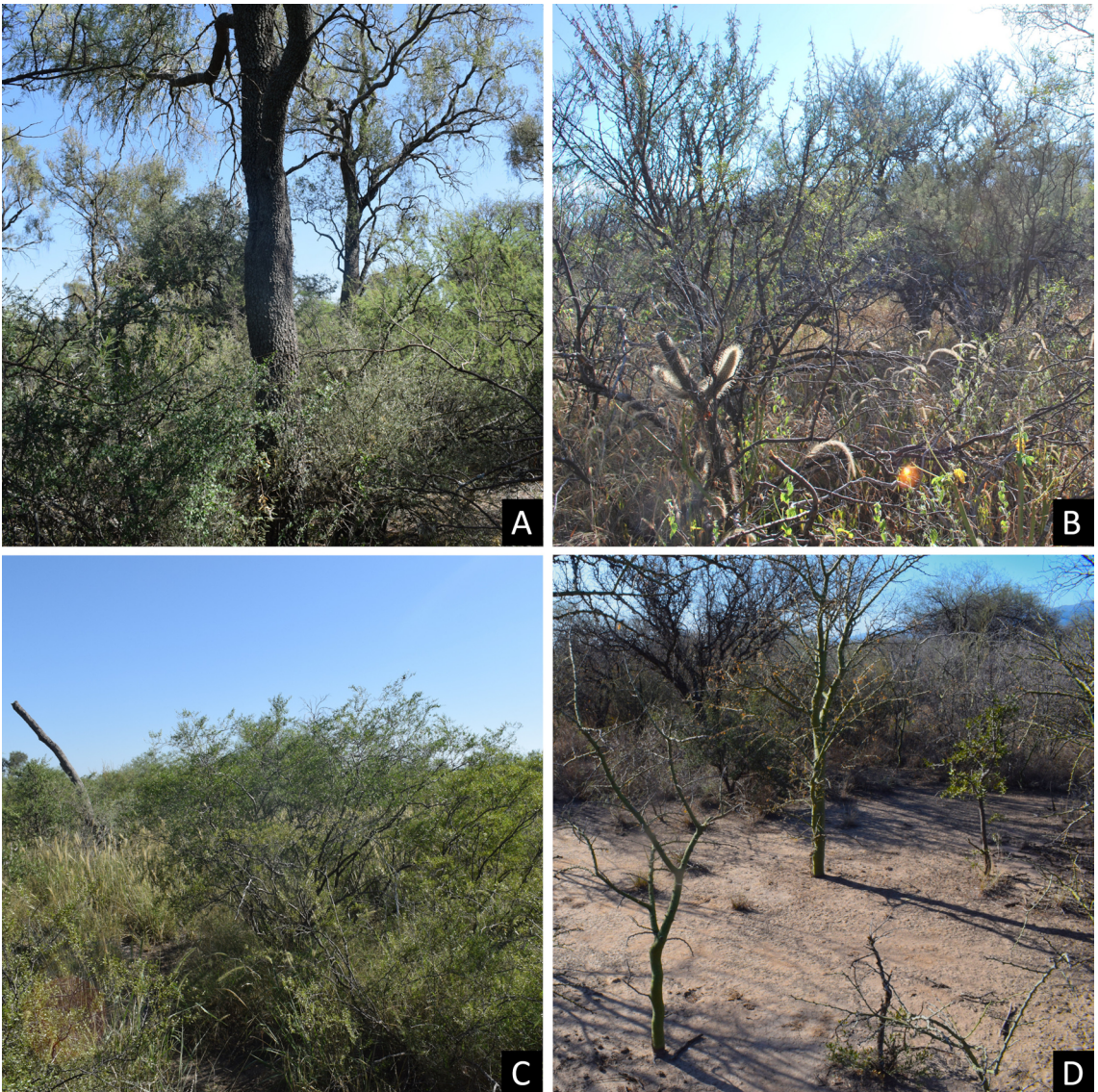


Fig. 2. Detalle de las comunidades vegetales relevadas. **A:** Quebrachal. **B:** Latal. **C:** Jarillal. **D:** Breal.

separadas entre sí a una distancia superior al contacto de sus copas y a no más de 30 m, dentro de los 200 m² en los que se realizaron los censos florísticos. En dichos ejemplares se midieron todas las variables biofísicas, considerando para cada planta cuatro puntos de muestreo coincidentes con los puntos cardinales, a 10 cm de distancia respecto al fuste o corona de la especie nodriza y a una distancia entre muestras tomadas en cada punto cardinal de entre 40 y 70 cm, dependiendo del diámetro del fuste o corona de la planta nodriza. Esta disposición cardinal, y su posterior análisis estadístico, se planteó en el diseño considerando que podrían encontrarse algunas diferencias en la intensidad lumínica por efecto en el ángulo de incidencia, alterando en forma indirecta otras variables micro-ambientales, o bien en el efecto del viento sobre la deposición de mantillo en el suelo. Puesto que no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los puntos cardinales en ninguna de las variables, los valores de las variables analizadas fueron analizadas como réplicas anidadas, en relación a cada árbol tomado como repetición en cada comunidad (Schmid *et al.*, 2017). En cada punto de muestreo (orientación cardinal) se tomó un único valor para cada variable.

Determinación de la capacidad de infiltración

Las mediciones de capacidad de infiltración (CI) se efectuaron en marzo de 2023. El método utilizado fue el de anillo simple (Godagnone *et al.*, 2012). Se utilizó un cilindro de acero de 0,105 m de radio, 0,12 m de alto y 0,0032 m de espesor clavado hasta una profundidad de 0,06 m. Se aplicaron cargas hidráulicas de 15 mm, cronometrando el tiempo que tardaba en infiltrar completamente el agua y, realizando inmediatamente después una nueva recarga. El procedimiento se repitió hasta alcanzar la infiltración básica (IB) del suelo.

A fin de corregir el movimiento lateral, se consideraron los volúmenes de dos paraboloides: uno interno de radio r_i (igual al radio del cilindro) y otro externo de radio r_e (igual a r_i más el movimiento lateral del agua). La diferencia de ambos volúmenes ($\Delta V = (\frac{1}{2}\pi r_e^2)h - (\frac{1}{2}\pi r_i^2)h$) representa el volumen de agua que se perdió por movimiento lateral. La relación entre este volumen (ΔV) y el volumen del paraboloide interno representa una fracción que se utilizó para corregir los valores de infiltración. Puesto que ambos paraboloides tienen la misma

profundidad (h), ambos valores se anulan. Esto da como resultado un factor de corrección entre uno y cero (cm³ cm⁻³), siendo cero cuando no existe movimiento lateral de agua (Karlin *et al.*, 2021b).

Los valores de IB se calcularon como el valor promedio de los datos en el sector asintótico de la curva de CI, seleccionando aquellos que en conjunto no superaran el 20 % de la desviación estándar (DE).

Determinación de la temperatura del suelo

Se registraron valores de temperatura de suelo durante las estaciones de verano (TSver; 17 de marzo de 2023) e invierno (TSinv; 10 de agosto de 2023). Esta fue determinada con un termómetro de suelo (TFA 19.1006, Alemania) clavado a una profundidad de 0,05 m.

Determinación de las variables micro-climáticas

Se registraron valores de temperatura del aire (TA), humedad del aire (HA) e intensidad lumínica (IL) durante las mismas fechas que para TS. La TA y HA fueron medidos al nivel del suelo con un termo-higrómetro digital (UNI-T UT333S, China). La IL fue registrada también a nivel del suelo con un luxómetro digital (UNI-T UT383, Hong Kong). Durante los momentos de las determinaciones el cielo estaba completamente despejado.

Determinación de peso seco de mantillo (PSM)

En agosto de 2023, sobre un cuadrado de 0,5 x 0,5 m se recogió el mantillo y madera muerta de diámetro menor a 2 cm, para luego ser remitida a gabinete (Karlin *et al.*, 2021c). Las muestras fueron secadas en estufa durante dos días a 60 °C a fin de luego pesarlas como materia seca. Los valores fueron expresados en gramos (g) y extrapolados a una superficie de 1 m².

Análisis matemático y estadístico

Con los datos de CI se construyeron funciones exponenciales a partir de la combinación de los datos obtenidos para cada planta nodriza y orientación cardinal, discriminado por cada una de las comunidades vegetales.

Los datos de TS, TA, HA e IL fueron normalizados aplicando regresiones lineales. Para esto se usó como variable independiente el tiempo de muestreo registrado. Las determinaciones se realizaron entre las 9 y las 12 h, tanto para invierno como verano. La normalización de los datos fue

el resultado de la resta de cada dato respecto a los puntos de referencia sobre cada función lineal resultante en cada momento de muestreo (invierno y verano) y para cada variable analizada, obteniendo de esta forma valores positivos y negativos respecto a los valores de las regresiones (Karlin *et al.*, 2021b).

De acuerdo a los resultados obtenidos en pruebas de normalidad (Q-Qplot), se aplicaron análisis de varianza (ANOVA) y modelos lineales generales y mixtos (LMM; prueba LSD Fisher; estimación REML) en las variables TS, TA, HA e IL ($r > 0,95$). Las variables IB y PSM no mostraron distribuciones normales ($r < 0,95$), por lo que se aplicaron análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMM; distribución Gamma Log; prueba LSD Fisher). Los análisis de varianza se aplicaron para determinar diferencias estadísticamente significativas según orientación cardinal de las muestras.

Para representar gráficamente las diferencias entre comunidades, se confeccionaron *box-plots* a partir de las predicciones ajustadas de los LMM y GLMM, según la distribución de la variable respuesta. En ambos tipos de modelo, las comunidades se consideraron como efecto fijo, mientras que los árboles y las orientaciones cardinales anidadas (~1|Orientacion.cardinal Dentro árbol) se modelaron como efectos aleatorios, respetando la estructura jerárquica del diseño. Las predicciones utilizadas para los *box-plots* corresponden a estimaciones marginales de los efectos fijos, controlando por la variabilidad introducida por los efectos aleatorios. Esta estrategia permitió visualizar diferencias entre comunidades en función de tendencias ajustadas por modelo, incorporando el efecto de *shrinkage* en los niveles jerárquicos inferiores. Dado que el diseño fue balanceado, las estimaciones no se vieron afectadas por sesgos de representación, lo que refuerza la robustez inferencial y la claridad interpretativa de las visualizaciones (Bates *et al.*, 2015; Kuznetsova *et al.*, 2017; Lüdecke, 2018).

A fin de evaluar la proporcionalidad entre variables, a partir de LMM (en variables dependientes con distribución normal) y GLMM (en variables dependientes con distribución no normal) se obtuvieron coeficientes de correlación aproximados (r de efecto) aplicando los valores de t y los grados de libertad (gl ; considerando el

tratamiento orientación cardinal anidado) a partir de la ecuación de Rosenthal & Rosnow (2008):

$$r = \frac{t}{\sqrt{t^2 + df}}$$

Estos coeficientes fueron sintetizados en redes de correlaciones.

A fin de valorar los factores energía, agua y nutrientes, se construyeron gráficos radiales, discriminados por estación. Para esto, los valores de las variables analizadas fueron ponderados en una escala entre cero y uno considerando la relación entre los valores de cada muestra con el valor máximo para cada variable. Las relaciones entre los valores originales y los valores ponderados para las variables (Var) IB, HA, ILinv, TSinv, TAinv y PSM fueron directas ($Var_{i,n} / Var_{i,max}$; “mayor es mejor”), mientras que las relaciones para ILver, TSver y TAver fueron inversas ($1 - [Var_{i,n} / Var_{i,max}]$; “menor es mejor”). Estas valoraciones han sido justificadas en la discusión mediante citas bibliográficas que valoran los servicios ecosistémicos en base a relaciones ecológicas a partir de datos cuantitativos. Estas valoraciones han sido ampliamente utilizadas en estudios de dinámica de servicios de regulación en paisajes degradados, calidad de suelo y sucesiones vegetales (Andrews *et al.*, 2004; Bandyopadhyay & Maiti, 2019; Séré *et al.*, 2024), facilitando la comparación objetiva entre estados sucesionales.

Todos los análisis estadísticos fueron efectuados con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2020) y R 4.5.1 (R Core Team, 2025).

RESULTADOS

La orientación cardinal de los puntos de muestreo no mostró diferencias estadísticamente significativas en ninguna de las variables analizadas ($\alpha = 0,1$; IB: $P = 0,9243$; TSinv: $P = 0,8925$; TSver: $P = 0,9271$; TAinv: $P = 0,7273$; TAver: $P = 0,9719$; HAinv: $P = 0,7030$; HAver: $P = 0,7808$; ILinv: $P = 0,7034$; ILver: $P = 0,4452$; PSM: $P = 0,9904$).

En la Fig. 3 se observan las curvas de CI (A) e IB (B) de los suelos de cada comunidad. Las curvas muestran, en todos los tratamientos, tendencias exponenciales negativas de la capacidad de infiltración en el tiempo, alcanzando un nivel de infiltración constante definido como infiltración básica (IB) al momento en que el suelo se satura. Cada punto en la Fig. 3A representa el tiempo transcurrido desde la

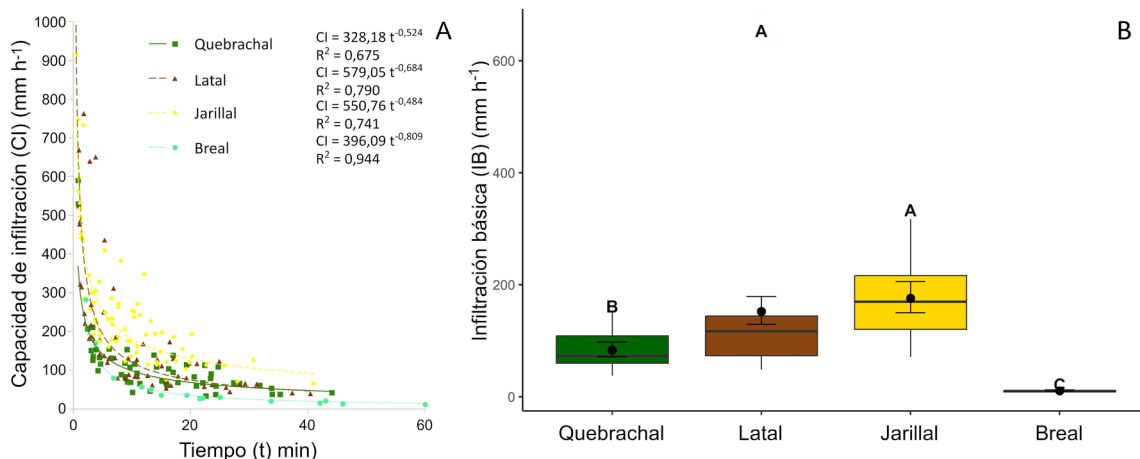


Fig. 3. A: Curvas de Capacidad de Infiltración (CI) con línea de tendencia para cada comunidad. **B:** Distribución de la Infiltración Básica IB por comunidad (efecto fijo), ajustada mediante un GLMM con distribución Gamma y enlace log. Orientación cardinal anidada en cada árbol como estructura de efectos aleatorios. Puntos negros indican las medias marginales ajustadas del modelo en escala original. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre comunidades ($\alpha = 0,05$; LSD Fisher).

aplicación de una lámina de 15 mm en cada muestreo hasta que se insumió completamente, momento en el cual se volvió a incorporar una nueva lámina de igual magnitud. Para establecer diferencias entre las CI, se tomó como variable *proxy* a la IB a fin de poder realizar análisis estadísticos. Las IB del jarillal ($175,9 \pm 27,6 \text{ mm h}^{-1}$) y latal ($152,4 \pm 24,8 \text{ mm h}^{-1}$) superaron significativamente los del quebrachal ($83,5 \pm 13,1 \text{ mm h}^{-1}$). Las IB en el breal fueron las más reducidas ($10,6 \pm 1,67 \text{ mm h}^{-1}$) ($P < 0,0001$).

En la Fig. 4 se muestran los resultados del PSM por comunidad vegetal. Los valores para el quebrachal ($2625,3 \pm 867,4 \text{ g m}^{-2}$), latal ($1150,0 \pm 379,35 \text{ g m}^{-2}$), jarillal ($269,7 \pm 91,0 \text{ g m}^{-2}$) y breal ($14,3 \pm 4,85 \text{ g m}^{-2}$) fueron todos estadísticamente diferentes entre sí ($P < 0,0001$).

Las TS se muestran en la Fig. 5A. En invierno el breal (*intercept*; $P = 0,0836$) difirió significativamente de quebrachal ($P = 0,0001$), latal ($P = 0,0091$) y jarillal ($P = 0,0366$), considerando la variabilidad estructural entre árboles, con las orientaciones cardinales anidadas en ellos. Asimismo, el quebrachal difirió significativamente del jarillal. El efecto fijo (comunidad; R^2_0) explicó el 25 % de la variabilidad, mientras que el modelo completo (efecto fijo + aleatorios; R^2_2) explicó el 49 %. En verano se observaron diferencias significativas entre todas las

comunidades, creciendo los valores en relación a la intensidad de disturbio ($P < 0,0001$). El efecto fijo explicó el 94 % de la variabilidad.

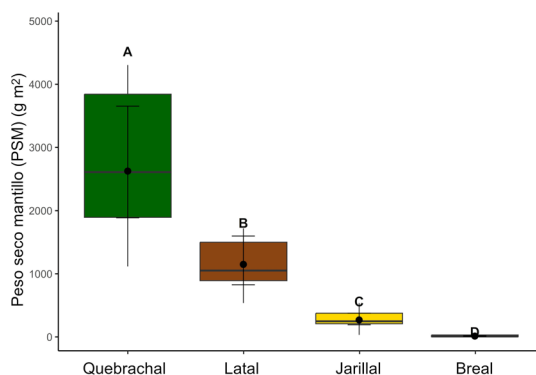


Fig. 4. Distribución del Peso Seco de Mantillo (PSM) por comunidad (efecto fijo), ajustada mediante un GLMM con distribución Gamma y enlace log. Orientación cardinal anidada en cada árbol como estructura de efectos aleatorios. Puntos negros indican las medias marginales ajustadas del modelo en escala original. Letras diferentes indican diferencias significativas entre comunidades ($\alpha = 0,05$, LSD Fisher).

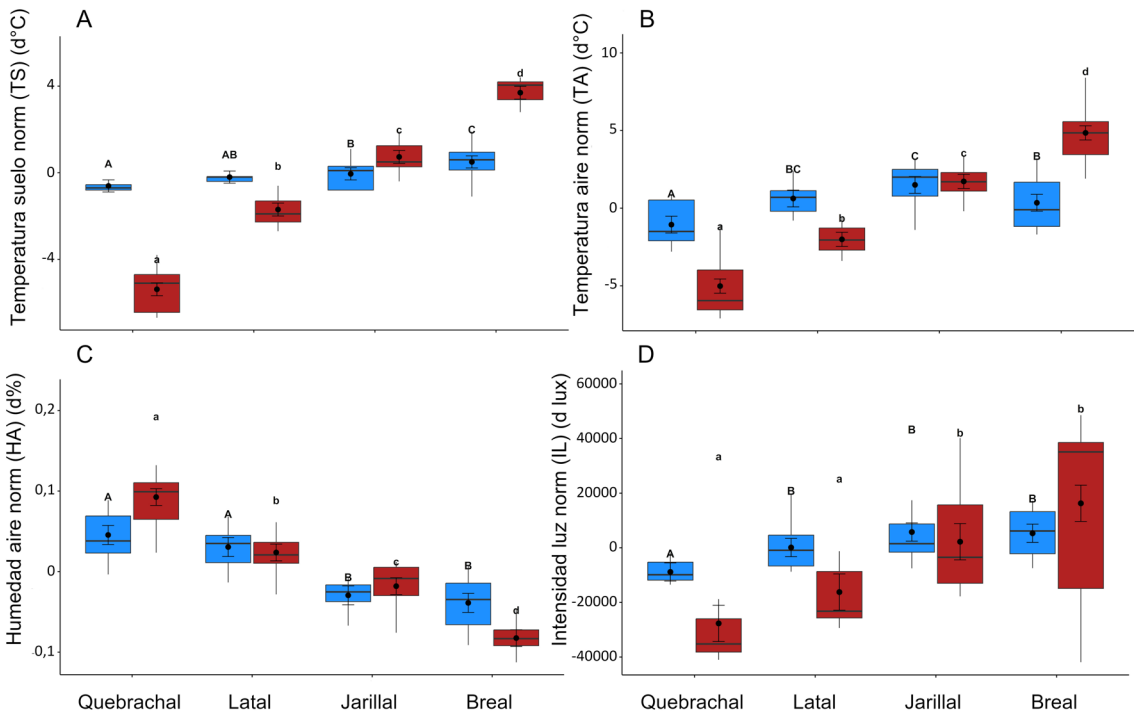


Fig. 5. **A:** Distribución de la temperatura del suelo (TS), **B:** temperatura del aire (TA), **C:** humedad del aire (HA) y **D:** intensidad de luz (IL) normalizados, para invierno (azul) y verano (rojo) por comunidad (efecto fijo), ajustada mediante LMMs, estimación REML. Orientación cardinal anidada en cada árbol como estructura de efectos aleatorios. Puntos negros indican las medias marginales ajustadas del modelo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre comunidades ($\alpha = 0,05$, LSD Fisher; mayúsculas para invierno, minúsculas para verano).

Las TA (Fig. 5B) bajo dosel siguieron tendencias parecidas a las de TS, especialmente en verano ($P < 0,0001$) donde el efecto fijo explicó el 86 % de la variabilidad. En invierno el quebrachal se diferenció significativamente del resto ($P = 0,0137$) mientras que el jarillal ($P = 0,0410$) se diferenció del breal; el efecto fijo explicó el 30 % mientras que el modelo completo explicó el 45 %.

Los quebrachales mostraron una mayor conservación de HA bajo dosel (Fig. 5C), siendo este fenómeno más marcado en verano ($P < 0,0001$; $R^2_0 = 0,81$; $R^2_2 = 0,83$). En invierno, quebrachales y latales se distinguieron significativamente de jarillales y breales ($P < 0,0001$; $R^2_0 = 0,66$; $R^2_2 = 0,80$).

La IL (Fig. 5D) siguió tendencias similares a las de TS y TA, aunque con una mayor variabilidad. En invierno el efecto de dosel en el quebrachal fue más importante que en el resto de las

comunidades vegetales ($P = 0,0002$; $R^2_0 = 0,30$; $R^2_2 = 0,48$), mientras que en verano el quebrachal y el latal mostraron comportamientos diferentes y significativos respecto al jarillal y al breal ($P < 0,0001$ y $P = 0,0010$, respectivamente; $R^2_0 = 0,39$; $R^2_2 = 0,41$).

La Fig. 6 muestra las redes de correlación entre las variables analizadas. El quebrachal (A) presentó 12 correlaciones significativas ($P < 0,1$), latal (B) seis, jarillal (C) 11 y breal (D) ocho. Las correlaciones más frecuentes correspondieron a las relaciones micro-climáticas entre TS, TA, HA e IL. El efecto de la radiación fue particularmente significativo sobre TSver ($P < 0,05$) en estados de vegetación más degradados.

Interpretando la variable IL como *proxy* de la densidad de dosel, reguladora de la energía incidente, se han encontrado correlaciones significativas sobre algunas variables representativas de los

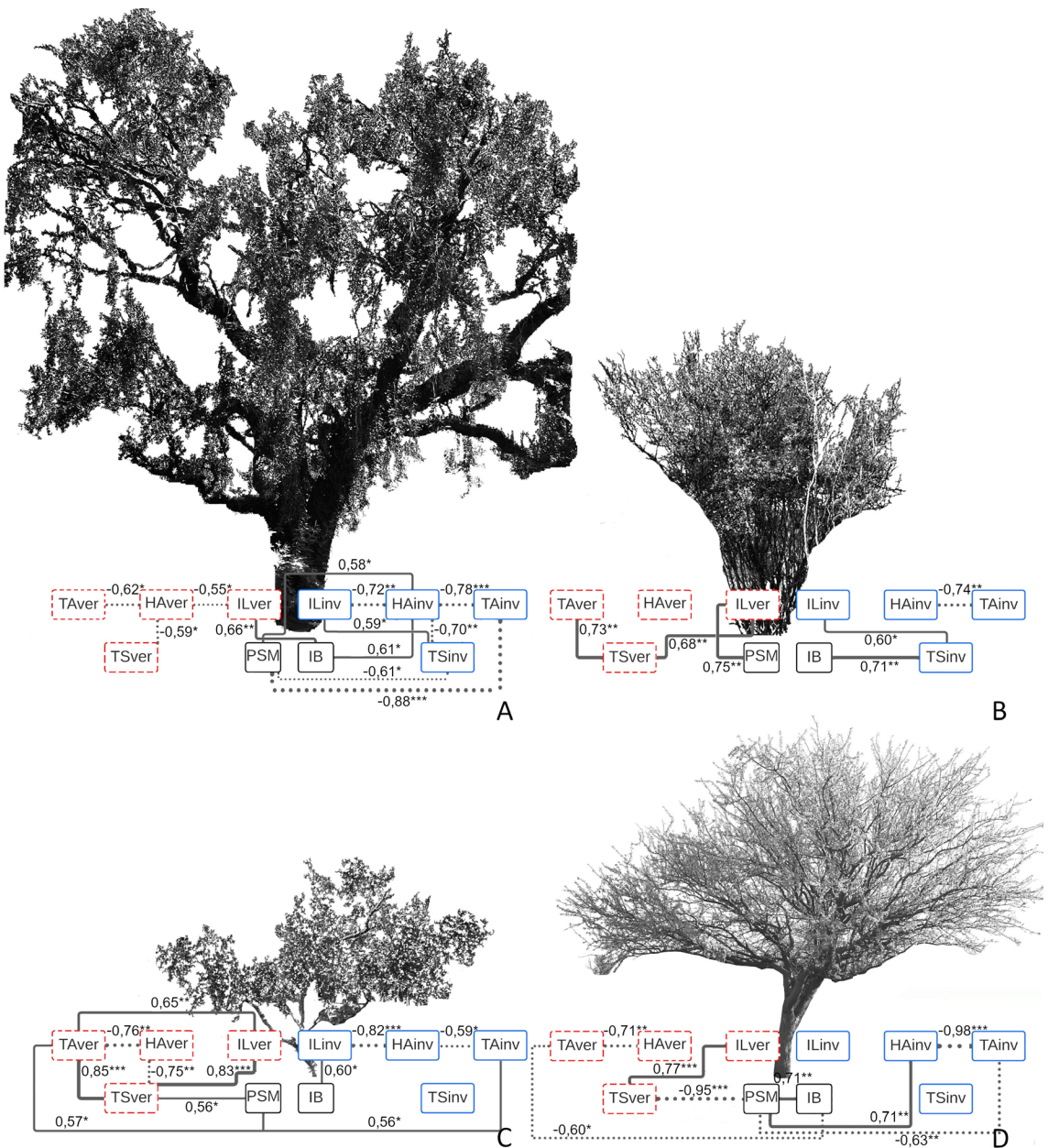


Fig. 6. Redes de asociación entre variables biofísicas para cada estado sucesional (**A**: Quebrachal; **B**: Latal; **C**: Jarillal; **D**: Breál), construidas a partir de coeficientes de correlación efecto-tamaño (r de efecto) derivados de modelos lineales mixtos (LMM) y generalizados (GLMM), según estructura jerárquica de datos (orientación cardinal anidada en árbol nodriza). En cuadros de líneas cortadas, época estival; en cuadros de líneas continuas, época invernal. Conectores de línea continua, correlaciones directas; conectores punteados, correlaciones inversas; el grosor de los conectores se relaciona con el grado de significancia. *: significancia al $0,05 < P < 0,1$; **: $0,01 < P < 0,05$; ***: $P < 0,01$. Abreviaturas= HA: Humedad del aire; IB: Infiltración básica; IL: Intensidad de luz; inv: invierno; PSM: Peso seco de mantillo; TA: Temperatura del aire; TS: Temperatura de suelo; ver: verano.

factores agua o nutrientes en todos los estados de vegetación, con excepción de los breales. En los quebrachales, IL se correlacionó inversamente con HA ($P = 0,0195$) y directamente con TS ($P = 0,0844$) en invierno, mientras que se correlacionó inversamente con HA ($P = 0,0999$) y directamente con IB ($P = 0,0367$) en verano. En los latales, IL se correlacionó con TS ($P = 0,0638$) en invierno y con PSM ($P = 0,0128$) en verano, ambos de forma directa. En los jarillales, IL se correlacionó inversamente con HA ($P = 0,0035$) y directamente con IB ($P = 0,0693$) en invierno, mientras que se correlacionó directamente con TA ($P = 0,0448$) y TS ($P = 0,0025$) en verano. En los breales, IL sólo se correlacionó directamente con TS ($P = 0,0087$) en verano. La regresión lineal obtenida de un LMM entre ILver (variable independiente, efecto fijo) y PSM (variable dependiente), analizando en conjunto todos los casos, fue inversa ($PSM = 928,63 - 0,02 * ILver$; $P < 0,0027$; DE árbol = 62,01; DE orientación cardinal dentro de árbol = 0,22).

Se pudo apreciar una relación directa entre TAver o TAINV y PSM en el jarillal ($P = 0,0899$ y $P = 0,0969$), e indirecta entre TAINV y PSM en quebrachal y breal ($P = 0,0007$ y $P = 0,0495$). TS y PSM se correlacionaron inversamente ($P = 0,0607$) en quebrachales en invierno y breales ($P < 0,0001$) en verano, y directamente en jarillales ($P = 0,0942$) en verano. Hubo una correlación directa entre

HAinv y PSM en quebrachales ($P = 0,0832$). La regresión lineal obtenida a partir de un LMM entre TAver (variable independiente, efecto fijo) y PSM (variable dependiente), analizando en conjunto todos los estados, fue inversa ($PSM = 1027,18 - 213,05 * TAver$; $P < 0,0001$; DE árbol = 387,58; DE orientación cardinal dentro de árbol = 0,04).

Respecto a IB, las correlaciones con otras variables fueron más débiles. Se destaca su correlación directa con PSM ($P = 0,0017$) e inversa con TAver ($P = 0,0630$) en breales. Se encontró también una correlación directa con TSinv ($P = 0,0207$) en latales y con HAINV ($P = 0,0600$) en quebrachales.

En la Fig. 7 pueden observarse diferencias en las variables ponderadas entre comunidades vegetales, por estación. Los valores surgieron suponiendo que es deseable, desde el punto de vista de la maximización de la productividad de los ecosistemas, que las variables IB, TSinv, TAINV, ILinv, HA, y PSM sean elevadas; y que las variables TSver, TAver e ILver, sean bajas.

El quebrachal sobresale en el aporte de mantillo (*proxy* del aporte de carbono y nutrientes del suelo; Karlin *et al.*, 2021c) y en la conservación de HA bajo dosel en ambas estaciones. Por otro lado, IB se expresó mejor en el jarillal.

Suponiendo que en invierno (Fig. 7A) es deseable contar con mayores temperaturas y mayor IL, el quebrachal es el que presenta valores más

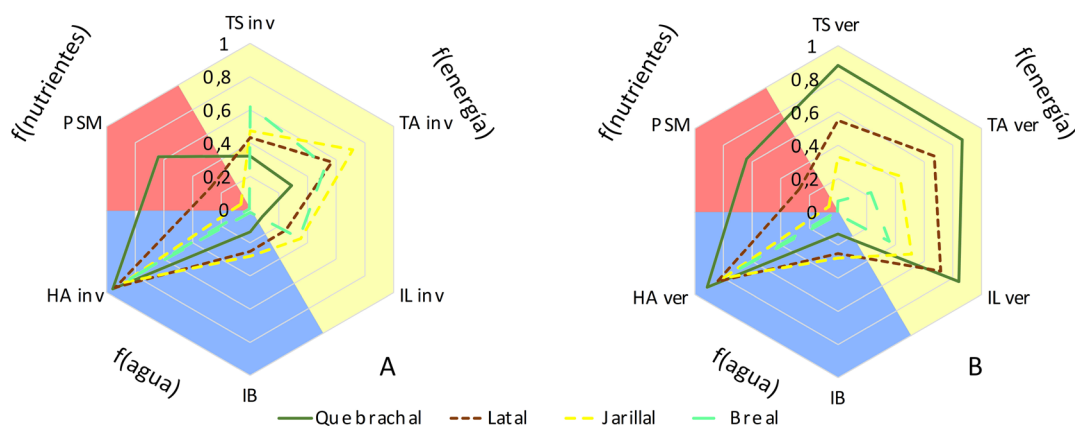


Fig. 7. Gráfico radial para las variables ponderadas analizadas, para cada comunidad vegetal analizada. **A:** Invierno. **B:** Verano. Abreviaturas= HA: Humedad del aire; IB: Infiltración básica; IL: Intensidad de luz; inv: invierno; PSM: Peso seco de mantillo; TA: Temperatura del aire; TS: Temperatura de suelo; ver: verano.

bajos por efecto del sombreo. En contrapartida, el breal, de follaje deciduo y suelo desnudo, mostró mayores TS e IL. El jarillal promovió mayores TA_{inv}. En verano (Fig. 7B), suponiendo que el efecto de morigeración de la energía incidente es deseable, dicho efecto fue mayor en el quebrachal, disminuyendo a través de la sucesión regresiva.

DISCUSIÓN

La falta de significancia entre orientaciones cardinales para las variables analizadas puede deberse a que la vegetación circundante a los puntos de muestreo amortigua los efectos de borde ya que la vegetación se estructura como un continuo, quizá con excepción del breal donde la vegetación es menos densa. Sin embargo, en esta última tampoco se encontraron diferencias significativas entre distintas orientaciones en ninguna de las variables analizadas. Esto contrasta con situaciones de islas de fertilidad donde suelen encontrarse diferencias en distintos factores biofísicos de acuerdo a distintas orientaciones cardinales (Rossi & Villagra, 2003).

Los valores de CI muestran valores esperados para el breal debido a la estructura laminar del suelo, reduciendo la conductividad hidráulica (Karlin *et al.*, 2013b). Valores similares fueron observados por Calella & Corzo (2006) para barreales del Chaco Árido occidental (IB = 8,8 mm h⁻¹; en Haplargides típicos). En contrapartida, sorprende encontrar valores de infiltración superiores en jarillales y latales respecto a los quebrachales, lo que indica que CI no depende directamente de los aportes de mantillo que pudieran mejorar los contenidos de carbono de suelo a nivel superficial y, consecuentemente, de la macroporosidad del suelo. Valores similares fueron encontrados por Calella y Corzo (2006) en jarillales sobre Torriortentes típicos del Chaco Árido occidental (IB = 148,9 mm h⁻¹). Respuestas similares fueron encontradas por Karlin *et al.* (2021b) en islas de fertilidad de *L. divaricata*, con historia de pastoreo. Elevados valores de infiltración en pedestales de *L. divaricata* se atribuyen a la formación de cavidades y macroporos promovidos por la fauna local. Leite *et al.* (2020) además atribuyen a los pedestales mayores tasas de infiltración debido a texturas más gruesas, menor erosión y menor compactación respecto al área fuera de la influencia del dosel. Es posible también que las diferencias entre los quebrachales y jarillales se deban

a la menor dominancia de gramíneas bajo dosel en el primero respecto al segundo (véase Tabla 1).

Los valores de PSM decrecen según la intensidad de disturbio. Torres & Abril (1996) y Conti *et al.* (2016) obtuvieron valores de mantillo de alrededor de 1500 g m⁻² en quebrachales cercanos al área de estudio, valor que se aproxima a los valores promedio encontrados en este estudio. Los últimos autores mencionan valores cercanos a 500 g m⁻² en arbustales cerrados, posiblemente análogos a los latales o jarillales densos relevados en este estudio (con valores entre 1154 y 274 g m⁻², en promedio).

TS, TA, HA e IL responden a cambios estructurales (densidad del dosel, altura y arquitectura de las plantas nodrizas) a lo largo de los gradientes sucesionales definidos por Karlin *et al.* (2013a). Estados sucesionales con mayor intensidad de disturbio amortiguan menos la radiación, aumentando TS y TA, disminuyendo HA. Ambientes con menor densidad de plantas y con especies nodrizas deciduas (e.g., breales) poseen menor capacidad de regulación de temperatura y humedad bajo dosel, asimismo que permiten una mayor IL bajo copa (Moro *et al.*, 1997). Mayores coberturas arbóreas suelen reducir el crecimiento de vegetación bajo dosel por bajos índices de luminosidad, aunque menor TS y TA, y mayor HA contribuirían a mejorar la calidad forrajera de gramíneas (Díaz, 2003). Estos efectos están condicionados por otros factores bióticos como por ejemplo la compactación del suelo (ver breales en Fig. 2D), disponibilidad de nutrientes o alelopatía (Díaz, 2003; Karlin *et al.*, 2021b; Louw *et al.*, 2021).

¿Cómo se relacionan las variables entre sí según la influencia del dosel?

Las redes de correlación más densas se encontraron en el quebrachal y jarillal. En el primer caso, el volumen de copa es responsable de reducir la energía incidente en el sotobosque disminuyendo TS y TA, y aumentando la HA (Moro *et al.*, 1997). Copas abiertas o bajas de jarillales o breales poseen menor capacidad de regulación de TS, influenciada por la radiación incidente. Los jarillales podrían fomentar la graminización con especies C4 (Feltrin *et al.*, 2016), mientras que en los breales, el suelo encostrado podría favorecer los procesos de arbustización (Geissler *et al.*, 2019).

La relación inversa generalizada entre PSM y TA_{ver} podría deberse a la ley de Van't Hoff; incrementos en las temperaturas podrían aumentar la

velocidad de las reacciones químicas responsables de la descomposición del mantillo (Sierra *et al.*, 2011). Es esperable que los contenidos de mantillo acumulados en el suelo se deban principalmente al volumen y deciduidad del dosel. En este sentido, considerando la variable ILver como *proxy* de estas propiedades (menores valores de ILver implicarían mayor densidad y volumen de canopia), se encontró una relación altamente significativa e inversa entre dicho *proxy* y la producción de mantillo. Wang *et al.* (2022) sugieren que la incidencia de radiación UV-B podría tener un efecto importante en la fotodegradación del mantillo en superficie, lo que podría contribuir a reducir los volúmenes de mantillo en breales o jarillales.

La relación directa entre PSM y TA en jarillales podría deberse a un efecto sitio específico. Altas TA en jarillales podrían promover una mayor productividad de biomasa de vegetación herbácea (especialmente de especies C4) (McKinney *et al.*, 2023) que potencialmente podrían aportar mayores contenidos de mantillo.

Si bien IB posee poca influencia de otros factores, se destaca su relación directa con PSM en los breales; el reducido aporte de mantillo impide mejorar la esponjosidad del suelo y, consecuentemente, la CI (Magliano *et al.*, 2017). La reducida conductividad hidráulica se debe a la estructura laminar del suelo, producto de la ausencia de vegetación herbácea, fomentando procesos de depositación de partículas finas, como ocurre en barreales del Chaco Árido occidental (Sayago, 1981). La falta de gramíneas no permite mejorar la porosidad del suelo por efecto de sus raíces.

La CI está directamente relacionada con la capacidad de almacenar agua en el suelo. El agua edáfica podría actuar como amortiguador térmico y esto podría explicar las relaciones directas de IB con TSinv en latales (Morecroft *et al.*, 1998). Sin embargo, no se ha medido la humedad del suelo en este estudio, por lo que podría plantearse en futuros relevamientos.

¿Cómo valorar la capacidad de regulación de servicios ecosistémicos a través de diferentes estados sucesionales?

A través de la Fig. 7, es posible aventurar valoraciones de los servicios ecosistémicos para cada estado sucesional. Es sabido que elevados valores de CI (y su *proxy* IB) reducen los riesgos de escorrentía e inundación, permitiendo mejor captación de agua en el perfil de suelo incrementando la productividad

y la diversidad biológica (Eldridge *et al.*, 2015). Los jarillales y latales cumplirían un rol muy importante en este sentido; sin embargo, elevados valores de CI se muestran localizados en los pedestales asociados a las plantas nodrizas, reduciéndose dicha capacidad fuera de copa (Karlin *et al.*, 2021b), por lo que debería evaluarse su efecto integrando ambos espacios. Es posible que en la medida que la vegetación sea más densa y haya menor efecto de pisoteo por parte de los animales domésticos, el servicio ofrecido por estos estados sucesionales sea más efectivo. Esta cualidad podría favorecer y acelerar procesos de rehabilitación ambiental en ambientes degradados, pero es necesario evaluar otros indicadores en su conjunto, ya que la rehabilitación, especialmente en zonas áridas y semiáridas, es una actividad sitio-específica que está condicionada por múltiples dimensiones (Costantini *et al.*, 2016).

Mayores HA bajo dosel reducen la evaporación del suelo, morigeran el impacto de las temperaturas, favoreciendo la elongación del follaje, mayor acumulación de carbono, mayor calidad forrajera y palatabilidad de especies herbáceas (Leuschner, 2002), especialmente umbrófilas.

La IL ejerce diferentes efectos bajo el dosel. Especies C4 poseen mecanismos capaces de reducir la fotorrespiración en comparación con especies C3. Elevadas IL pueden ser favorables para las primeras en términos de productividad y fijación de carbono (Ehleringer, 2005). Asimismo, mayores IL contribuyen a incrementar la TS y TA. Los quebrachales densos serían poco aptos para fomentar el crecimiento de especies herbáceas gramíneas, por lo que su potencial como sistemas silvopastoriles dependerá de umbrales críticos de luminosidad bajo copa.

Elevadas TS y TA en verano pueden condicionar el crecimiento de especies bajo dosel (Bennett *et al.*, 2021), acelerando la evapotranspiración y la mineralización de la materia orgánica, pero en invierno pueden reducir los efectos de las heladas y favorecer el rebrote y germinación de especies vegetales dependiendo de la especie bajo copa o tipo de semilla (Kos & Poschlod, 2007).

La acumulación de mantillo bajo el dosel en zonas áridas y semiáridas está íntimamente relacionada con los contenidos de carbono en el suelo (Karlin *et al.*, 2021c), responsables de mejorar la fertilidad física y química del suelo. Los aportes de mantillo dependen principalmente del tipo de dosel, es decir, volumen y deciduidad. En relación a las sucesiones regresivas,

Bonino (2006) encontró que el carbono del suelo se reduce, asociado a los aportes de mantillo por parte de la vegetación dominante, acelerado por el consumo de la hojarasca por parte del ganado doméstico. Este efecto podría retrasar potenciales procesos de rehabilitación a lo largo de sucesiones secundarias en el Chaco Árido.

Los resultados muestran de forma integrada la contribución relativa de los factores energía, agua y nutrientes para cada uno de los estados sucesionales y estaciones del año, revelando patrones funcionales que no surgen de manera aislada en los análisis univariados. Se observa que la capacidad de regulación de las especies nodrizas se magnifica en los estados con mayor volumen de dosel durante el verano, mientras que en invierno los efectos de la energía en el sotobosque tienden a invertirse.

Las variables representadas no operan de forma independiente, sino que ejercen influencia simultánea sobre múltiples procesos. Por ejemplo, la intensidad lumínica (IL), como *proxy* del volumen y densidad de canopia, no solo incide en la dinámica térmica, sino que también se asocia a variables como la capacidad de infiltración (IB) o la acumulación de mantillo (PSM). Nuestro análisis permite sintetizar la relevancia funcional del dosel en relación con las particularidades de estos sistemas y su comparación con otros ecosistemas.

CONCLUSIONES

En general, los postulados definidos en la hipótesis se han cumplido, con excepción de las respuestas obtenidas para CI, para la cual se observaron mayores valores en estados sucesionales intermedios (latales y jarillales), posiblemente por efecto de la fauna local o la mayor presencia de gramíneas bajo el dosel. Estos dos aspectos podrían ser estudiados en detalle en el futuro. Si bien los factores micro-climáticos (temperatura, humedad y luz incidente) siguieron las tendencias planteadas en la hipótesis, estas se magnificaron durante la estación estival. Por otro lado, se rechazan los postulados de la sub-hipótesis al no encontrar diferencias entre valores asociados a diferentes orientaciones cardinales.

En resumen, estados menos disturbados mantienen la capacidad de regulación de variables biofísicas que pueden garantizar la provisión de

servicios ecosistémicos de regulación y soporte asociados a la fertilidad, la regulación hídrica y energética, aunque esto depende del tipo de servicio esperado y de la estación. La cobertura de copa generada por la vegetación dominante bajo estudio, arbórea o arbustiva, fue en gran medida responsable de regular los factores energía (asociada a TS, TA e IL), agua (CI, IB y HA) y nutrientes (PSM), dependiendo de su volumen y deciduidad.

Algunas características biofísicas como CI en jarillales o latales podrían ser aprovechadas con el fin de aplicar técnicas de rehabilitación ambiental, fomentando la instalación de especies herbáceas que reduzcan la erosión del suelo o aceleren procesos de sucesión secundaria. En otros casos, la incidencia lumínica en breales, por ejemplo, podría ser aprovechada para favorecer prácticas de remediación tales como resiembra de especies gramíneas o arbóreas, aunque considerando otros factores como TS, TA, HA y CI, este último asociado a la costra superficial impermeable, cuyo manejo debe ser considerado en función a otros factores biofísicos no evaluados en este trabajo.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

SS, JF, RC, JH y MK diseñaron y ajustaron el diseño experimental, realizaron los muestreos y mediciones de campo. SS y JF realizaron las determinaciones en gabinete y confeccionaron el mapa de coberturas. SS, JF y MK realizaron los análisis matemáticos y estadísticos. SS, JF y MK realizaron la búsqueda bibliográfica, diagramaron y escribieron el manuscrito original. RC y JH revisaron y validaron los resultados y el manuscrito. SS, JF, RC, JH y MK aprobaron la versión final del manuscrito original. MK desarrolló la conceptualización del trabajo y dirigió el proyecto marco.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por SECyT, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, Proyecto No. 33620180101410CB. Agradecemos a la Secretaría de Ambiente de la Provincia de Córdoba y sus guardaparques por autorizar el acceso a la Reserva Natural Chancaní.

BIBLIOGRAFÍA

- ALADOS, C. L., Y. PUEYO, M. L. GINER, T. NAVARRO, ... & J. M. EMLÉN. 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecol. Modell.* 163: 1-17. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00294-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00294-6)
- ANDREWS, S. S., D. L. KARLEN, & C. A. CAMBARDELLA. 2004. The soil management assessment framework: a quantitative soil quality evaluation method. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68: 1945-1962. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1945>
- BANDYOPADHYAY, S. & S. K. MAITI. 2019. Evaluation of ecological restoration success in mining-degraded lands. *Environ. Qual. Manage.* 29: 89-100. <https://doi.org/10.1002/tqem.21641>
- BATES, D., M. MÄCHLER, B. BOLKER & S. WALKER. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67: 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- BECK, H. E., N. E. ZIMMERMANN, T. R. MCVICAR, N. VERGOPOLAN, ... & E. F. WOOD. 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Sci. Data* 5: 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00616-w>
- BENNETT, A. C., S. K. ARNDT, L. T. BENNETT, J. KNAUER, ... & V. HAVERD. 2021. Thermal optima of gross primary productivity are closely aligned with mean air temperatures across Australian wooded ecosystems. *Glob. Change Biol.* 27: 4727-4744. <https://doi.org/10.1111/gcb.15760>
- BERTUZZI, T., V. PASTRANA-IGNES, R. N. CURTI, D. BATLLA, ... & G. GALÍNDEZ. 2022. Variation in thermal and hydrotime requirements for seed germination of Chaco seasonally dry forest species in relation to population environmental conditions and seed mass. *Austral Ecol.* 47: 1232-1247. <https://doi.org/10.1111/aec.13209>
- BONINO, E. E. 2006. Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *For. Ecol. and Manage.* 223: 183-189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.069>
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Blume Ediciones, Madrid.
- BROCKERHOFF, E. G., L. BARBARO, B. CASTAGNEYROL, D. I. FORRESTER, ... & H. JACTEL. 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodivers. Conserv.* 26: 3005-3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- CALELLA, H. F. & R. R. F. CORZO. 2006. *El Chaco Árido de La Rioja. Vegetación y Suelos. Pastizales Naturales*. Ed. INTA, Buenos Aires.
- CONTI, G., E. KOWALJOW, F. BAPTIST, C. RUMPEL, A. CUCHIETTI, N. PÉREZ HARGUINDEGUY & S. DÍAZ. 2016. Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant Soil* 403: 375-387. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2816-2>
- COSTANTINI, E. A., C. BRANQUINHO, A. NUNES, G. SCHWILCH, ... & C. ZUCCA. 2016. Soil indicators to assess the effectiveness of restoration strategies in dryland ecosystems. *Solid Earth* 7: 397-414. <https://doi.org/10.5194/se-7-397-2016>
- CORTÉS-CALDERÓN, S., F. MORA, F. ARREOLA-VILLA & P. BALVANERA. 2021. Ecosystem services supply and interactions along secondary tropical dry forests succession. *For. Ecol. Manag.* 482: 118858. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118858>
- DE CAMARGO, M. G. G., G. H. DE CARVALHO, B. D. C. ALBERTON, P. REYS & L. P. C. MORELLATO. 2018. Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community. *Biotropica* 50: 442-454. <https://doi.org/10.1111/btp.12552>
- DIRIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, ... & C. W. ROBLEDO. 2020. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>
- DÍAZ, R. O. 2003. Efectos de diferentes niveles de cobertura arbórea sobre la producción acumulada, digestibilidad y composición botánica del pastizal natural del Chaco Árido (Argentina). *AgriScientia* 20: 61-68. <https://doi.org/10.31047/1668.298x.v20.n0.2832>
- EHRLINGER, J. R. 2005. The influence of atmospheric CO₂, temperature, and water on the abundance of C3/C4 taxa. En: BALDWIN, I. T., M. M. CALDWELL, G. HELDMAIER, R. B. JACKSON, ... & T. E. CERLING (eds.), *A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems*, pp. 214-231. Springer, Nueva York.
- ELDRIDGE, D. J., L. WANG & M. RUIZ-COLMENERO. 2015. Shrub encroachment alters the spatial patterns of infiltration. *Ecohydrology* 8: 83-93. <https://doi.org/10.1002/eco.1490>

- ELLISON, D., C. E. MORRIS, B. LOCATELLI, D. SHEIL, ... & C. A. SULLIVAN. 2017. Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Global Environ. Change* 43: 51-61.
<https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.01.002>
- FELTRIN, R. P., R. E. WILL, C. R. MEEK, R. E. MASTERS, ... & D. S. WILSON. 2016. Relationship between photosynthetically active radiation and understory productivity across a forest-savanna continuum. *For. Ecol. Manag.* 374: 51-60.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.049>
- GEISSLER, K., C. HAHN, D. JOUBERT & N. BLAUM. 2019. Functional responses of the herbaceous plant community explain ecohydrological impacts of savanna shrub encroachment. *Perspect. Plant Ecol.* 39: 125458.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125458>
- GODAGNONE, R., C. IRURTIA, R. HOLZMANN & M. CUENCA. 2012. Pérdidas de agua por flujo lateral en un infiltrometro de anillo simple. En: *Actas resúmenes XIX Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo - XXIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo*. Asociación Argentina de Ciencias del Suelo, Mar del Plata.
- IUSS WORKING GROUP WRB. 2022. *World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. 4th ed. International Union of Soil Sciences, Vienna.
- KARLIN, M. S., R. GALÁN, A. M. CONTRERAS, R. M. ZAPATA, R. O. ... & E. RUIZ POSSE. 2013a. Exergetic model of secondary successions for plant communities in Arid Chaco (Argentina). *ISRN Biodivers.* 2013.
<https://doi.org/10.1155/2013/945190>
- KARLIN, M. S., U. O. KARLIN, R. O. COIRINI, G. J. REATI & R. M. ZAPATA. 2013b. *El Chaco Árido*. Ed. Encuentro, Córdoba.
- KARLIN, M. S., S. A. ARNULPHI & J. R. BERNASCONI SALAZAR. 2021a. Mid-term changes in the physiognomy of plant communities and functional plant groups define successional pathways of mountain vegetation in the province of Córdoba (Argentina). *Folia Oecol.* 48: 9-24. <https://doi.org/10.2478/foecol-2021-0002>
- KARLIN, M. S., R. O. COIRINI, A. RINGUELET, J. R. BERNASCONI SALAZAR, ... & E. BUFFA. 2021b. Biophysical evaluation of fertility islands in the Arid Chaco (Argentina). *AgriScientia* 38: 1-13.
<https://doi.org/10.31047/1668.298x.v38.n1.30529>
- KARLIN, M. S., R. M. ZAPATA & R. O. COIRINI. 2021c. Soil organic carbon and dead biomass pools in woodlands from Monte region (Argentina). *Bosque* 42: 67-79.
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002021000100067>
- KOS, M. & P. POSCHLOD. 2007. Seeds use temperature cues to ensure germination under nurse-plant shade in xeric Kalahari savannah. *Ann. Bot.* 99: 667-675.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl293>
- KUZNETSOVA, A., P. B. BROCKHOFF, & R. H. B. CHRISTENSEN. 2017. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *J. Stat. Softw.* 82: 1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- LEBRIJA-TREJOS, E., E. A. PÉREZ-GARCÍA, J. A. MEAVE, L. POORTER & F. BONGERS. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 27: 477-489.
<https://doi.org/10.1017/S0266467411000253>
- LEITE, P. A., B. P. WILCOX & K. J. MCINNES. 2020. Woody plant encroachment enhances soil infiltrability of a semiarid karst savanna. *Environ. Res. Commun.* 2: 115005.
<https://doi.org/10.1088/2515-7620/abc92f>
- LEUSCHNER, C. 2002. Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *FLORA* 197: 262-274.
<https://doi.org/10.1078/0367-2530-00040>
- LI, C., B. FU, S. WANG, L. C. STRINGER, ... & W. ZHOU. 2021. Drivers and impacts of changes in China's drylands. *Nat. Rev. Earth Environ.* 2: 858-873.
<https://doi.org/10.1038/s43017-021-00226-z>
- LOUW, M. A., N. S. HAUSSMANN & P. C. LE ROUX. 2021. Disentangling the effects of two co-occurring biotic modifiers on vegetation properties in a semi-arid savannah ecosystem. *J. Arid Environ.* 189: 104504.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104504>
- LÜDECKE, D. 2018. ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *J. Open Source Softw.* 3: 772.
<https://doi.org/10.21105/joss.00772>
- MAGLIANO, P. N., R. GIMÉNEZ, J. HOUSPANOSSIAN, R. A. PÁEZ, ... & E. G. JOBBÁGY. 2017. Litter is more effective than forest canopy reducing soil evaporation in Dry Chaco rangelands. *Ecohydrology* 10: e1879. <https://doi.org/10.1002/eco.1879>

- MCKINNEY, C. M., R. E. MASTERS, A. ADHIKARI, B. MISHRA, ... & R. E. WILL. 2023. Forage quantity and protein concentration changes across a forest-savanna gradient with management implications for white-tailed deer. *For. Ecol. Manag.* 538: 120987. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120987>
- MORECROFT, M. D., M. E. TAYLOR & H. R. OLIVER. 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agric. For. Meteorol.* 90: 141-156. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(97\)00070-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(97)00070-1)
- MORO, M. J., F. I. PUGNAIRE, P. HAASE & J. PUIGDEFÁBREGAS. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Funct. Ecol.* 11: 425-431. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00106.x>
- PÉREZ HARGUINDEGUY, N., A. M. CINGOLANI, L. ENRICO, M. V. VAIERETTI, ... & M. R. CABIDO. 2022. How human-induced transitions from forest to treeless ecosystems affect litter decomposition. *Ecol. Austral* 32: 716-733. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.1.1887>
- R CORE TEAM. 2025. R: A language and environment for statistical computing (Version 4.5.1). R Foundation for Statistical Computing. Disponible en <https://www.r-project.org/>
- ROSENTHAL, R., & R. L. ROSNOW. 2008. *Essentials of behavioral research: Methods and data analysis (3rd ed.)*. McGraw-Hill, Nueva York. <http://doi.org/10.34944/dspace/66>
- ROSSI, B. E. & P. E. VILLAGRA. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *J. Veg. Sci.* 14: 543-550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02181.x>
- SAYAGO, J. M. 1981. Morfogénesis de los “barreales” y su relación con el deterioro del paisaje en el Valle de Catamarca. *Acta Geol. Lilloana* 15: 75-85.
- SCHMID, B., M. BARUFFOL, Z. WANG, & P. A. NIKLAUS. 2017. A guide to analyzing biodiversity experiments. *J. Plant Ecol.* 10: 91-110. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw107>
- SÉRÉ, G., M. LOTHODE, A. BLANCHART, C. CHIROL, ... & C. SCHWARTZ. 2024. Destisol: A decision-support tool to assess the ecosystem services provided by urban soils for better urban planning. *Eur. J. Soil Sci.* 75: e13557. <https://doi.org/10.1111/ejss.13557>
- SIERRA, C. A., M. E. HARMON, E. THOMANN, S. S. PERAKIS & H. W. LOESCHER. 2011. Amplification and dampening of soil respiration by changes in temperature variability. *BG* 8: 951-961. <https://doi.org/10.5194/bg-8-951-2011>
- SOIL SURVEY STAFF. 2022. *Keys to Soil Taxonomy*. 13th ed. USDA Natural Resources Conservation Service, Washington DC.
- TORRES, P. & A. ABRIL. 1996. Dinámica microbiana del suelo en un desmonte selectivo del Chaco Árido Argentino. *Cienc. del Suelo* 14: 30-36.
- WANG, Q. W., T. M. ROBSON, M. PIERISTÈ, T. KENTA, ... & H. KUOKAWA. 2022. Canopy structure and phenology modulate the impacts of solar radiation on C and N dynamics during litter decomposition in a temperate forest. *Sci. Total Environ.* 820: 153185. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153185>
- ZEBALLOS, S., A. ACOSTA, W. D. AGÜERO, R. J. AHUMADA, ... & M. R. CABIDO. 2023. Vegetation types of the Arid Chaco in Central-Western Argentina. *Veg. Classif. Surv.* 4: 167-188. <https://doi.org/10.3897/VCS.100532>

