UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO
Facultad de Ciencias Forestales

Influencia del ambiente edáfico sobre la distribución de especies leñosas en ecosistemas salinos del Chaco semiárido

TESIS
PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS FORESTALES

POR

María Eugenia Figueroa

Lic. Ecología y Conservación del Ambiente – Universidad Nacional de Santiago del Estero –
2009

Director de tesis: **Dra. Ana María Giménez**

Codirector: **Dr. Guido Lórenz**

Santiago del Estero, Argentina.
Año 2015

UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO
Facultad de Ciencias Forestales

Título:

Influencia del ambiente edáfico sobre la distribución de especies leñosas en ecosistemas salinos del Chaco semiárido

Fecha de aceptación:

Fecha de la defensa de tesis:

Director de tesis: Dra. Ana María Giménez

Codirector: Dr. Guido Lórenz

Firma

Ing. Hugo Acosta

Decano
Facultad de Ciencias Forestales
UNSE

Firma

Dra. Ana María Giménez

Directora del Programa de Posgrado
Facultad de Ciencias Forestales
UNSE

UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO
Facultad de Ciencias Forestales

Título:

Influencia del ambiente edáfico sobre la distribución de especies leñosas en ecosistemas salinos del Chaco semiárido

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de posgrado (Univ.)

Director de tesis

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de posgrado (Univ.)

Codirector

Comité de tesis:

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de posgrado (Univ.)

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de posgrado (Univ.)

Jurado de tesis:

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de
posgrado (Univ.)

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de
posgrado (Univ.)

Firma

Nombre y apellido

Título de grado (Univ.) - Título de
posgrado (Univ.)

Lugar y fecha de defensa de tesis:
Santiago del Estero.de 2015

ÍNDICE GENERAL

	Página
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 Ecosistemas salinos.....	3
2.2 Interacciones suelo-planta e inter-específicas en ecosistemas salinos.....	7
2.3 Distribución de la vegetación leñosa en ambientes salinos.....	12
2.4 Composición, riqueza y diversidad de especies leñosas en ambientes salinos.....	15
2.5 Empleo de técnicas de ecología espacial en el estudio de interacciones ecológicas.....	16
3 MATERIAL Y MÉTODOS	25
3.1 Sitio de estudio.....	25
3.1.1 Clima.....	26
3.1.2 Geomorfología e hidrología.....	27
3.1.3 Geología y suelo.....	32
3.1.4 Vegetación.....	37
3.1.5 Ocupación del territorio.....	39
3.2 Metodología.....	40
3.2.1 Descripción y comparación de las características de la vegetación halófila en diferentes condiciones de hábitat.....	43
3.2.2 Determinación del patrón espacial de las leñosas halófilas y de la salinidad del suelo y de la correlación entre ambos patrones.....	46
3.2.2.1 Diseño del muestreo de vegetación y suelo	46
3.2.2.2 Análisis estadísticos.....	50
3.2.3 Determinación de la estructura, diversidad, composición de especies.....	54
4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	58
4.1 Clasificación de la vegetación por tipo de hábitat.....	58
4.2 Patrón espacial de las leñosas halófilas en el arbustal.....	76
4.3 Heterogeneidad espacial de la salinidad del suelo en el arbustal.....	82
4.4 Estructura espacial de la salinidad en micro-hábitat.....	93
4.5 Relación entre patrones de vegetación y salinidad en el arbustal.....	99
4.6 Patrón espacial de las leñosas halófilas en el bosque.....	104
4.7 Heterogeneidad espacial de la salinidad del suelo en el bosque.....	109
4.8 Relación entre patrones de vegetación y salinidad en el bosque.....	116
4.9 Estructura, diversidad y composición de especies y factores.....	118
4.10 Discusión integral.....	126
5 CONCLUSIONES	130
6 RECOMENDACIONES.....	132

BIBLIOGRAFÍA.....	134
ANEXO 1-Metodología para la obtención y procesamiento de las imágenes aéreas.....	141
ANEXO 2-Procedimiento de muestreo de suelo en micro-escala.....	156
ANEXO 3-Fotografías.....	159

LISTA DE CUADROS**Página**

Cuadro 1. Descripción de los análisis espaciales realizados.

Cuadro 2. Listado de especies leñosas relevadas por hábitat.

Cuadro 3. Resumen de las características analizadas para las especies leñosas por tipo de hábitat.

LISTA DE FIGURAS**Página**

- Figura 1. Máximo nivel de percepción del balance de sales y agua en un suelo salino.
- Figura 2. Localización de las áreas áridas y semiáridas del planeta.
- Figura 3. Parámetros del semivariograma: rango, meseta (Sill) y nugget.
- Figura 4. Ubicación geográfica del sitio de estudio.
- Figura 5. Isohietas (A) e isotermas (B) para la provincia de Santiago del Estero.
- Figura 6. Geomorfología.
- Figura 7. Río Mailín.
- Figura 8. Puntos de muestreo de suelo en el sitio de estudio. Fotos del ambiente y calicata para el perfil 3: antigua llanura aluvial del río Mailín.
- Figura 9. Vista aérea panorámica de la vegetación del sitio de estudio capturada desde un multicoptero con cámara GOPRO 3 black plus.
- Figura 10. Mapa con la ubicación de las unidades de hábitat identificadas.
- Figura 11. Ubicación de los cuadrados de muestreo.
- Figura 12. Cuadrado y subcuadrados de muestreo en el arbustal halófilo.
- Figura 13. A: Imagen del área de muestreo en el arbustal halófilo: estructura de parches y suelo desnudo. B: muestreo a nivel de micro-hábitat dentro de un parche.
- Figura 14. Curva de acumulación de especies por parcela de muestreo.
- Figura 15. Distribución del número de individuos (en Log10) y de especies por hábitat.
- Figura 16. Conductividad eléctrica a lo largo de la transecta en dirección oeste (W)-este (E) en el sitio de estudio.
- Figura 17. Box plot de los valores de CE ponderada (mS/cm) por hábitat.
- Figura 18. Distribución de las especies con mayor densidad total de individuos en el sitio de estudio. Los hábitats están ordenados en dirección oeste (W)-este (E).
- Figura 19. Distribución de especies con mayor densidad de individuos por hábitat (densidad > 1 Ind/100m²).
- Figura 20. Biplot de las especies arbustivas (triángulos) y las parcelas (círculos) de muestreo con los dos primeros ejes del análisis de correspondencia.
- Figura 21. Distribución de la densidad de individuos por especie arbórea.
- Figura 22. Distribución de las especies arbóreas entre los hábitats ordenados en dirección oeste (W)-este (E).
- Figura 23. Biplot de las especies arbóreas (triángulos) y las parcelas (círculos) de muestreo con los dos primeros ejes del análisis de correspondencia.
- Figura 24. Densidad y riqueza de especies halófilas entre los hábitats de planicie inundable y no inundable.
- Figura 25. Conglomerado de las especies leñosas en suelos fuertemente salinos.

Figura 26. Cobertura de parches del arbustal halófilo.

Figura 27. Distribución de frecuencias de tamaños de parches en el arbustal halófilo.

Figura 28. Mapas del índice de agrupación (v) de la abundancia de individuos (A) y área de parche (B) para el arbustal halófilo.

Figura 29. Semivariogramas direccionados para índice de Shannon-Wiener por subcuadrado.

Figura 30. Semivariograma empírico y teórico para el área (m²) de los 89 parches analizados.

Figura 31. Valores de medias ajustadas de CE y pH por tratamiento (estrato) y profundidad según el modelo mixto utilizado.

Figura 32. Diagrama de dispersion entre la CE y el pH.

Figura 33. Mapas del índice de agrupación (v) de la CE del suelo de los parches (A) y del suelo desnudo (B) a en 20cm y 50cm de profundidad.

Figura 34. Semivariogramas empíricos (puntos) de la CE ajustados a un modelo lineal (línea continua) para el suelo del parche en 0-20 cm (A) y en 20-50 cm (B) de profundidad, y del suelo entre parches en 0-20cm (C) y en 20-50cm (D) de profundidad.

Figura 35. Mapas de la distribución espacial de la CE estimada (universal kriging pred) y mapas de errores de estimación (universal kriging var) obtenidos con el método universal block kriging.

Figura 36. Semivariogramas calculados para CE y pH para los parches.

Figura 37. Perfil de la topografía del parche y la variación de la CE sobre el eje WE (A) y eje SN (B) dentro de un parche

Figura 38. Regresión entre la CE (dS/m) del suelo y la altura (cm) del parche.

Figura 39. Patrón de variación espacial de la salinidad del suelo de los primeros 20cm de profundidad.

Figura 40. Relación entre la CE (0-20cm) y la presencia de parches.

Figura 41. Distribución espacial de la salinidad del suelo de los parches (CE 0-20cm) y del suelo entre parches de los primeros 20cm (A) y de 20 a 50cm (B).

Figura 42. Mapas del índice de agrupación (v) local para abundancia de árboles y renovales, cobertura y abundancia de arbustos halófilos del bosque.

Figura 43. Mapa de asociación local entre la cobertura de arbustos halófitos y la abundancia de renovales de árboles del bosque.

Figura 44. Semivariogramas direccionados y medios para la cobertura de arbustos halófilos y para el índice de diversidad de leñosas Shannon_H en el bosque.

Figura 45. Modelo esférico ajustado (línea) a los semivariogramas medios empíricos (puntos) para la cobertura de arbustos halófilos (A) y para el índice de diversidad de leñosas Shannon_H (B).

Figura 46. Mapas del índice de agrupación (v) de la CE del suelo para la profundidad 0-20cm (A) y 20-50cm (B).

Figura 47. Semivariogramas empíricos direccionados y medios calculados para CE (dS/m) y

pH en dos profundidades (0-20cm y 20-50cm).

Figura 48. Modelo esférico ajustado (línea) a los semivariogramas medios empíricos (puntos) para la CE 0-20cm (A) y CE 20-50cm (B).

Figura 49. Áreas de asociación local entre la abundancia de arbustos halófilos y la CE 0-20cm (A) y la CE 20-50 cm (B).

Figura 50. Correlogramas de Mantel para la abundancia de arbustos halófilos (A), CE 0-20 cm (B), índice de disimilitud de Jaccard (C), y CE 20-50 cm (D).

Figura 51. Cobertura de las formas de vida típicas encontradas en los parches del arbustal halófilo.

Figura 52. Distribución vertical de las especies leñosas dentro de un parche.

Figura 53. Distribución horizontal de las especies leñosas en el parche.

Figura 54. Curva Rango-abundancia de especies leñosas muestreadas

Figura 55. Curva de acumulación de especies

Figura 56. Biplot resultado del análisis RDA para la matriz de composición de especies y las variables de hábitat: salinidad (CE), reacción del suelo (pH) y abundancia de la especie dominante (*Allenrolfea vaginata*).

Figura 57. Agrupación de las especies del arbustal en función de los dos ejes extraídos del análisis RDA.

Figura 58. Biplot resultado del análisis RDA para la matriz de composición de especies y las variables de hábitat: salinidad (CE) y reacción del suelo (pH).

Figura 59. Agrupación de las especies del bosque en función de los dos ejes extraídos del análisis RDA.

LISTA DE TABLAS**Página**

- Tabla 1. Escalas de medición de coberturas y alturas por biotipo.
- Tabla 2. Índices de estimación del número de especies esperadas.
- Tabla 3. Índices de agrupación global y local para densidad de individuos y área de parche.
- Tabla 4. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para el área de parche y la densidad de individuos.
- Tabla 5. Comparación de modelos. Prueba de cociente de máxima verosimilitud. Modelo de correlación: correlación espacial exponencial. Estimación REML.
- Tabla 6. Comparación entre medias ajustadas. Medias ajustadas y errores estándares para la CE y pH. Comparación LSD Fisher (alfa=0.05).
- Tabla 7. Resultado del análisis de patrones espaciales para la CE y pH por profundidad y suelo de parche y entre parche.
- Tabla 8. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para la CEC (dS/m) por profundidad y suelo de parche y entre parche.
- Tabla 9. Coeficientes de los modelos de correlación entre CEC (dS/m) y coordenadas x-y de los subcuadrados.
- Tabla 10. Parámetros de los semivariogramas calculados para la CE del suelo por profundidad dentro de parches y entre parches.
- Tabla 11. Medias ajustadas y errores estándares para el tratamiento parches para CE (dS/m) y pH.
- Tabla 12. Comparación entre modelos homocedásticos y heterocedásticos para la CE (dS/m) y el pH.
- Tabla 13. Coeficientes de los modelos de correlación entre CEC (dS/m) y las direcciones nort-sur (y) y este-oeste (x) de los parches.
- Tabla 14. Resultado de la regresión logística, con los valores de CEC a 20cm, considerando como variable dependiente la presencia o no de parches vegetados (1= éxito= presencia de parches vegetados).
- Tabla 15. Resultado del análisis de patrones espaciales mediante índices de distancia (SADIE) para las leñosas del bosque.
- Tabla 16. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para la abundancia y cobertura de arbustos halófitos en el bosque.
- Tabla 17. Resultado del análisis de patrones espaciales mediante índices de distancia (SADIE).
- Tabla 18. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para la CEC (dS/m) y pH por profundidad en el bosque.
- Tabla 19. Coeficientes de los modelos de correlación entre CEC (dS/m) y coordenadas x-y de los subcuadrados.
- Tabla 20. Índices de estimación del número de especies esperadas

LISTA DE ABREVIATURAS

- CE - Conductividad eléctrica
- MOS - Materia orgánica del suelo
- RDA - Análisis de redundancia
- RSV - Relative structural variability
- SADIE - Análisis espacial por índices de distancia
- SSGC - Soil Science Glossary Terms Committee

Declaración

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo, y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución”.

Resumen

Los ecosistemas salinos usualmente ocurren en climas semiáridos. La variabilidad espacial y temporal de la salinidad del suelo resulta en un mosaico de condiciones en pequeña superficie que afecta la distribución de las especies vegetales. El objetivo de la tesis fue evaluar la influencia del ambiente edáfico sobre la distribución de especies en un ecosistema salino del Interfluvio Salado-Dulce, Santiago del Estero, Argentina. La vegetación corresponde a un bosque con influencia salina del Chaco Semiárido. Para evaluar la respuesta de la comunidad en diferentes condiciones se comparó la diversidad, composición y riqueza de especies en 4 hábitats. Para determinar los procesos que actúan sobre la distribución las especies se describieron los patrones espaciales de las leñosas halófilas y de la salinidad del suelo en un diseño basado en unidades discretas. Se realizaron análisis estadísticos univariados descriptivos y técnicas de análisis espacial. Para evaluar los factores que determinan la diversidad y composición de especies se realizaron técnicas de ordenación. En el hábitat con suelos fuertemente salinos y con escasa o nula influencia de inundaciones, la diversidad no varió significativamente, la composición de especies presentó segregación de xerófilas y xerohalófitas, y la riqueza disminuyó. Los patrones espaciales de la salinidad y de las leñosas estuvieron condicionados por una combinación de procesos exógenos y endógenos. En el arbustal halófilo la vegetación se estructuró en parches multiespecíficos con estratificación de especies. El nivel de salinidad determinó la presencia de parches vegetados. La microtopografía influyó en el patrón espacial de la salinidad del suelo en pequeña escala. En posiciones más elevadas la salinidad disminuyó por lo cual los microsítios más elevados serían propicios para la instalación de la vegetación leñosa. La especie dominante del arbustal influyó positivamente en la riqueza de especies halófitas. En el bosque xerófilo la salinidad superficial del suelo indujo dependencia espacial en la diversidad y composición de especies y en la segregación de nichos entre las leñosas. Los parches vegetados son unidades que funcionan como núcleos de diversidad en ambientes salinos. Los procesos que ocurren en nivel de parche determinan la estructura general de la comunidad. Futuras investigaciones serán necesarias para dilucidar el origen de los parches y la función de las especies que lo componen en la iniciación de la sucesión natural.

Palabras clave: ecosistema salino, leñosas halófitas, parches, Chaco semiárido.

Abstract

Saline ecosystems usually occur in semi-arid climates. The spatial and temporal variability of soil salinity resulting in a patchwork of small surface conditions affecting the distribution of plant species. The aim of the thesis was to evaluate the influence of soil characteristics on the distribution of species in an ecosystem saline Interfluvio Salado-Dulce, Santiago del Estero, Argentina. The vegetation is a forest with saline influence of the semi-arid Chaco. To evaluate the response of the community in different conditions diversity, composition and species richness was compared in 4 habitats. To determine the processes acting on the spatial distribution patterns species of woody halophilic and soil salinity on a design based on discrete units is described. Spatial analysis techniques descriptive and univariate statistical analyzes were performed. To evaluate the factors that determine the diversity and composition of species management techniques were performed. Habitat with strongly saline soils and with little or no influence of floods, diversity did not vary significantly, species composition and introduced segregation xerófilas xerohalófitas, and richness declined. Spatial patterns of salinity and woody were conditioned by a combination of exogenous and endogenous processes. In the shrub vegetation woody halophilic it was structured multispecies patches stratification species. The salinity level determined the presence of vegetated patches. Microtopography influenced the spatial pattern of soil salinity on a small scale. In higher positions the salinity decreases. The highest microsities are favorable for the installation of woody vegetation. The dominant species of shrub positively influenced the richness of halophytes. In the dry woodland soil surface salinity induced spatial dependence in diversity and species composition and segregation of niches between woody. Vegetated patches are units that function as centers of diversity in saline environments. The processes occurring in patch level determine the overall structure of the community. Future research is necessary to elucidate the origin of the patches and the function of the component species in the initiation of natural succession.

Keywords: saline ecosystem, halophytes wood plants, patches, semi-arid Chaco.

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas salinos o áreas naturalmente afectadas por una acumulación excesiva de sales en el suelo usualmente ocurren en climas áridos y semiáridos. Desde el punto de vista económico estos sitios suelen ser una seria limitante para la producción agrícola, y desde el punto de vista ecológico son sistemas con características especiales que los hacen únicos, donde ocurren procesos que aún no son completamente comprendidos. Existe un interés cada vez mayor por estudiar estos procesos y aplicar los resultados en mejoras en la producción agrícola y en la incorporación productiva de estos sitios, ya que los procesos de salinización y desertificación están incrementando mundialmente. Una de las particularidades es la variabilidad espacial y temporal de la salinidad del suelo lo cual resulta en un mosaico de condiciones en pequeña superficie que afecta la distribución de las especies vegetales. Poder caracterizar y cuantificar el patrón de estas variaciones permitiría predecir las condiciones de hábitat para la instalación de las leñosas.

En el Chaco semiárido existen estepas halófilas compuestas por un bajo número de especies, con alto grado de endemismos y adaptaciones. Muchas especies son colonizadoras y facilitadoras de la sucesión natural. Las comunidades halófilas han sido ampliamente descritas en relación a gradientes de salinidad pero aún son escasos los estudios en escalas locales de hábitat que demuestren el grado de influencia de la salinidad en la distribución de las leñosas.

Para abordar el problema planteado sobre la particularidad de los ecosistemas salinos y comprender su funcionamiento en esta tesis se propone el estudio de la influencia del ambiente edáfico sobre la distribución de especies leñosas describiendo los patrones espaciales de las leñosas halófilas y de la salinidad del suelo. Este abordaje se basa en que los componentes bióticos y abióticos de un ecosistema presentan generalmente marcados

patrones espaciales, por lo cual el estudio de los mismos es clave para poder entender los procesos de distribución de las especies. Concretamente se busca responder estas preguntas:

¿La composición, riqueza y diversidad de la vegetación halófila varían en diferentes hábitats?

¿Los patrones espaciales de las leñosas halófilas y de la salinidad dependen de procesos endógenos o exógenos? ¿Varían en diferentes hábitats?

A nivel de hábitat ¿Qué determina la composición de especies? ¿La especie dominante de la comunidad posee el rol de especie nodriza?

Hipótesis

Los patrones espaciales de la salinidad del suelo y de la composición, riqueza y diversidad de las especies leñosas halófilas están correlacionados de manera tal que permiten predecir procesos de sucesión y sustitución de especies y nichos.

Objetivo general

Conocer y evaluar el funcionamiento del ecosistema salino a partir de la descripción de patrones espaciales.

Objetivos específicos

1. Evaluar la respuesta de la comunidad de leñosas halófilas en diferentes condiciones de hábitat.
2. Determinar los procesos que actúan sobre la distribución de las leñosas halófilas.
3. Evaluar los factores que determinan la diversidad y composición de especies en el ambiente salino.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Ecosistemas salinos

Los conceptos de hábitat salino, salinidad, sal, ambiente salino, aún no están claramente definidos (Grigore *et al.*, 2010; Bui, 2013). En general se trata de aquellos ecosistemas cuyos suelos contienen un alto porcentaje de sales solubles (Grigore *et al.*, 2010; Bui, 2013). Se considera que un suelo es salino cuando la conductividad eléctrica del extracto de saturación es mayor a 4 dS/m, umbral a partir del cual se producirían daños en las plantas, $\text{pH} < 8.5$, y $\text{Na} < 15\%$ del total de cationes intercambiables; un suelo es sódico cuando presenta un exceso de Na^+ en la solución del suelo o en los sitios de intercambio catiónico, y es alcalino cuando el $\text{pH} > 8.5$ (Soil Science Glossary Terms Committee, 2008).

El proceso de salinización ocurre por la presencia de una fuente de sales y porque los procesos de acumulación o aportes prevalecen sobre los de eliminación (Cisneros *et al.*, 2008). El balance entre ambos procesos se puede percibir desde escalas macroregionales hasta el nivel de microrelieve que comprende el régimen de agua y sales entre sectores desnudos y cubiertos de un mismo suelo salino (*ibídem*) (Fig. 1)

ALM = almacenaje de agua en el suelo ; PP = precipitación; VI = remoción de sales por viento, ESi = escurrimiento superficial que ingresa; ESo = escurrimiento que sale del área; EH_i = ingreso de agua de la zona no saturada (escurrimiento hipodérmico); EH_o = agua que sale de la zona no saturada; EF_i = flujo freático que ingresa; EF_o = flujo freático que sale del área; E = evaporación; T = transpiración, I = infiltración-lavado de sales, PE = percolación (infiltración que llega a la freática), AC = ascenso capilar de agua y sales desde la freática, ABS = absorción de agua por las raíces, ANF, DNF = ascenso y descenso del nivel freático.

Figura 1. Máximo nivel de percepción del balance de sales y agua en un suelo salino.

Fuente: Cisneros *et al.*, 2008.

El origen de los suelos salinos puede ser primario, cuando las causas son naturales, o secundario, cuando se originan por causas antrópicas (Rogers *et al.*, 2005; Taleisnik & López Launestein, 2011).

El principal requerimiento para la ocurrencia de los sistemas salinos primarios es que la evaporación exceda a la precipitación, tal como ocurre en las áreas áridas y semiáridas del planeta, donde no existe suficiente lixiviación para eliminar el exceso de sales del suelo acumulándose en las partes bajas del relieve (Fig. 2) (Yechieli & Wood, 2002; Lavado, 2008; Coirini *et al.*, 2010). Además el ascenso de agua y solutos desde la capa freática superficial por la fuerza de capilaridad hacia la superficie donde el agua es evaporada deja eflorescencias salinas (Yechieli & Wood, 2002). Por otro lado los hábitats salinos continentales suelen estar asociados a llanuras aluviales, donde las depresiones del terreno y la impermeabilidad del suelo dan lugar a encharcamientos salinos (Martín Herrero *et al.*,

2004). El origen de la sal se asocia a los océanos que ocupan el 71% del planeta y contienen el 97% del agua, y cuya concentración de sal es de 35gr/l, normalmente medido en concentración de cloruros (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986). Por lo tanto los iones más importantes en los suelos afectados por sal son aquellos que dominan en el agua de mar, sodio (480mM) y cloro (560mM) (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986). La salinidad del suelo puede implicar, además de los cloruros, la presencia de sulfatos, nitratos y bicarbonatos de sodio calcio, magnesio, y potasio; un elevado nivel de carbonatos se refleja por un $\text{pH} > 8.3$ (Bui, 2013).

Figura 2. Localización de las áreas áridas y semiáridas del planeta. Leyenda: Negro: áreas semiáridas- Rayado: áreas áridas. Fuente: Yechieli & Wood (2002).

La salinidad secundaria es producida por un cambio en el balance de agua que causa el aumento de las napas freáticas por un inadecuado cambio de uso del suelo y mal manejo de la irrigación (Rogers *et al.*, 2005). Según FAO 2000 el área total de suelos afectados por salinidad en el mundo es de 831 millones de has, donde 397 son suelos salinos y 434 son sódicos (*ibídem*). Rusia, Australia y Argentina son los países más afectados por la salinidad (Lavado, 2008). En el Sureste de Australia 5.7 millones de has de tierras agrícolas están afectadas y en los próximos 50 años se incrementará en 17 millones de has. (Rogers *et al.*, 2005). En Brasil los suelos afectados son comunes en el Nordeste (Rodrigues de Souza *et al.*, 2012).

En Argentina, además de las áreas con salinidad natural, el 30% de área irrigada presenta esta condición (Taleisnik & López Launestein, 2011). En el Chaco semiárido argentino la provincia de Santiago del Estero, posee el 7% del territorio (923.437 has) con problemas de salinidad/sodicidad (Torres Bruchman, 1975).

Los ambientes salinos de las áreas agrícolas tienen en común la baja fertilidad, deficiencia de nitrógeno, improductividad por una deficiencia de especies adecuadamente adaptadas (Rogers *et al.*, 2005). Taleisnik & López Launestein (2011) destacan que la incorporación productiva de suelos afectados por salinidad requiere la integración de técnicas de ingeniería conjuntamente con la implantación de especies tolerantes a la salinidad. Koyro *et al.*, (2006) propone mecanismos para el cultivo comercial de halófitas para mantener los rendimientos y reivindicar los suelos salinos en zonas áridas y en este sentido reconoce que son necesarios tanto los estudios de importancia local (micro-heterogeneidad) como los de validez universal.

Schofield & Kirkby (2003) modelaron el escenario global de salinización bajo cambio climático y encontraron que las áreas de riesgo se incrementarían mundialmente, tanto por la expansión de las ya existentes como por la aparición de nuevas áreas salinizadas.

A pesar de este escenario futuro y de que actualmente la salinización del suelo es un problema global que afecta a 100 países y cubre aproximadamente el 10% de la superficie terrestre (Schofield & Kirkby, 2003; Grigori *et al* 2010), Bui (2013) considera que actualmente se ha descuidado su rol como factor en la ecología vegetal y en biogeografía.

Uno de los aspectos más importantes de estos ambientes salinos es la variabilidad de la salinidad (Larcher, 1977; Rogers *et al* 2005; Yang *et al.*, 2011). El contenido de sal del suelo puede variar dramáticamente con la estación, la profundidad y a través de un sitio (Rogers *et al* 2005; Bazihizina, Barrett-Lennard & Colmer, 2012). En la heterogeneidad de la salinidad influye la textura del suelo (Zhang *et al.*, 2014), la micro-topografía y los cambios en la cobertura vegetal que modifican la química e hidrología del suelo (Carter, 1975; Larcher, 1977; Coirini *et al.* 2010; Yang *et al.*, 2011; Marasas & Sogo 2011; Bui, 2013; Zhang *et al.*, 2014).

La variabilidad en la salinidad del suelo que ocurre en pequeña escala puede ser influenciada por la relación individual suelo-planta. Al respecto Li, Li, & Ma (2011) encontraron una fuerte estructura espacial en la conductividad eléctrica (CE) y pH del suelo en escala fina de rizofera, sistema radical y planta individual, con valores mucho más bajos

en el centro del tallo que lejos de la raíz principal. En escalas aún más finas la costra biológica del suelo influye en las propiedades edáficas en ambientes áridos y semiáridos, sobre todo indican la salud de un ecosistema salino (Belnap, Büdel & Lange, 2003).

La asociación simbiótica entre algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos en diferente grado de complejidad y evolución, favorece la germinación de las semillas, retiene humedad, produce suelos e inicia de la sucesión (Belnap, Büdel & Lange, 2003).

La micro-heterogeneidad de la salinidad vertical y horizontal (incluso dentro de un metro cuadrado) genera un mosaico de condiciones que alternativamente distribuye en el espacio especies no halófilas, tolerantes a la sal y halófilas altamente tolerantes (Igartua, 1995; Rogers *et al* 2005; Li, Li, & Ma 2011; Bazihizina, Barrett-Lennard & Colmer, 2012). Dada la complejidad y heterogeneidad ambiental que presentan los ecosistemas salinos Benito & Onaindia (1991) reconocen la necesidad de realizar estudios con mayor nivel de detalle.

2.2 Interacciones suelo-planta e inter específicas en ecosistemas salinos

El estrés salino involucra tanto estrés osmótico como iónico para las plantas afectando los principales procesos de crecimiento, fotosíntesis, síntesis de proteínas y el metabolismo de energía y lípidos (Parida & Das, 2005; Koyro *et al.*, 2006).

La supresión del crecimiento está directamente relacionada con concentración total de sales solubles o potencial osmótico de agua en el suelo (Parida & Das, 2005). El estrés osmótico es debido a que la salinidad genera potenciales osmóticos muy negativos en el suelo, comportándose como un suelo fisiológicamente seco (Larcher, 1977). Otro efecto es el tóxico, ya que las altas concentraciones iónicas, principalmente de sodio, producen desajustes en los procesos fisiológicos ligados al desarrollo de la planta (Larcher, 1977).

La tolerancia a la sal es la capacidad de las plantas para crecer y completar su ciclo de vida en un sustrato que contiene altas concentraciones de sal soluble (Parida & Das, 2005). Las plantas que pueden sobrevivir en altas concentraciones de sal en la rizosfera y crecer así se llaman halófitas (Parida & Das, 2005). La definición de halófita aún es ambigua y son múltiples ya que fueron evolucionando desde la primera publicación científica (por Schimper en 1891) hasta el presente (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986; Grigore, Toma, & Boşcaiu, 2010; Huchzermeyer & Flowers, 2013).

Grigore, Toma, & Boşcaiu (2010) realizaron una revisión de las definiciones entre los años 1892 y 2009 (117 años) y en general concluyen que la percepción de la verdadera naturaleza de las halófitas no puede ser simplificada y muchas de las definiciones han sido reduccionistas, por ello destacan la necesidad de nuevas investigaciones interdisciplinarias y holísticas en la biología de halófitas que podrían ayudar a comprender las relaciones entre estas plantas y los factores ecológicos.

Una definición holística según estos autores (*ibídem*) sería la propuesta por Khan & Duke 2001: "*Plantas tolerantes a la sal (halófitas, incluyendo las marismas y plantas de manglares) son organismos altamente evolucionados y especializados con características morfológicas y fisiológicas bien adaptadas que les permiten proliferar en suelos que poseen altas concentraciones de sal*".

Tradicionalmente se ha dividido a las plantas en glicófitas (sensibles) y halófitas (tolerantes) según su capacidad de crecer en medios salinos pero esta división arbitraria sólo significa los extremos de un continuum de salinidad (Cheeseman, 2013; Huchzermeyer & Flowers, 2013).

Según la clasificación de Braun-Blanquet (1931), las halófitas pueden ser, dependiendo de su tolerancia a la salinidad, obligadas o eu-halófitas (depende de la salinidad), meso halófitas o semi obligadas (mejora su tasa de crecimiento en presencia de sal) y oligo halófitas (mejoran su rendimiento en ausencia de sal pero sobreviven bajo concentraciones tóxicas para la mayoría de las plantas). Le Houérou (1993) clasifica las halófitas según sus requerimientos climáticos en xerohalófitas, mesohalófitas e hidrohalófitas; según los requerimientos de suelo psammohalófilas, pelohalófitas, petrohalófitas y chas-mohalófilas, y en términos de tolerancia a la sal, hipohalófitas, euhalófitas e hiperhalófitas.

Las halófitas obligadas se caracterizan por una baja diversidad morfológica y taxonómica y las facultativas, poseen una diversidad fisiológica más amplia que les permite responder tanto a condiciones salinas como no salinas (Parida & Das, 2005). En general los arbustos halófitos poseen mayores niveles de sal-tolerancia que muchos pastos (Rogers *et al.*, 2005).

Se han realizado una multiplicidad de estudios y revisiones sobre halófitas y ambientes salinos pero el abordaje de las investigaciones en general muestra sólo un escaso enfoque holístico y eco sistémico. La principal aplicación de estos conocimientos está dirigida en mejorar el rendimiento productivo de los cultivos (Türkan & Demiral, 2009; Ruan *et al.*, 2010).

El éxito de la supervivencia de las halófilas o halófilas implica flexibilidad de respuestas desde genéticas hasta ciclos de vida (Cheeseman, 2013). Los estudios abarcan casi todos aspectos de la relación suelo-planta centrándose en el efecto de la salinidad del suelo sobre la planta y en cómo ésta responde a dicho efecto: mecanismos bioquímicos y moleculares del estrés salino, adaptaciones morfo-anatómicas en todos los órganos vegetales, efecto de la salinidad en diferentes etapas del ciclo de vida de la planta, entre otros. Se ha estudiado, además, el efecto de las plantas sobre la salinidad del suelo y las relaciones planta-planta en gradientes de estrés.

Se debe considerar también que la salinidad no es el único factor ambiental que influye en el desarrollo de las plantas, y que por lo tanto se trata de un sistema integrado y complejo (Grigore, Toma, & Boşcaiu, 2010).

Las plantas poseen mecanismos bioquímicos y moleculares de tolerancia a la sal. (Parida & Das, 2005). Las estrategias bioquímicas son: acumulación selectiva o exclusión de iones; control de la absorción de iones por las raíces y el transporte en las hojas; compartimentalización de iones en el nivel celular y en todos los niveles de la planta; síntesis de solutos compatibles (ej prolina); cambios en la vía fotosintética (C3 por C4); alteración en la estructura de membrana; inducción de enzimas antioxidantes; inducción de hormonas vegetales. La fisiología de las plantas terrestres altamente tolerantes a la sal ha sido ampliamente estudiado (Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986; Ashraf, 2004).

Por otra parte la tolerancia a la sal es un rasgo multigénico (Parida & Das, 2005; Bui, 2013). Al respecto Xiong & Zhu (2002) revisan los progresos en biología molecular del estrés salino en plantas. Cheeseman (2013) propone una visión integrada sobre metabolismo y desarrollo de las plantas y los aspectos principales que deben integrarse en la función de una planta para tener éxito en un ambiente salino: reproducción, crecimiento y desarrollo, manejo de nutrientes, carbono y agua, integridad citosólica, estrés secundario.

Wahid (2003) reconoce que en el nivel morfo-anatómico las características más importantes de las halófitas son las glándulas de sal y los tricomas secretores de sal. Entre las características morfológicas se destacan: pequeñas hojas, pocos estomas, succulencia incrementada, cutícula gruesa y depósito de cera; anatómicamente: tricomas y glándulas secretoras a nivel de hoja, epidermis gruesa y multiestratificada, tejidos almacenadores de agua bien desarrollados en la corteza del tallo, reducida área cortical, ampliación de la banda de Caspari y mayor desarrollo de la endodermis de la raíz (Wahid, 2003).

La succulencia debida a las sales es una característica muy difundida entre las halófitas de zonas húmedas y secas (xerohalófitos) donde es además una adaptación a la sequía (Larcher, 1977). El desprendimiento de partes del vegetal es también otra estrategia por la cual algunos halófitos acumulan grandes cantidades de sales en los vástagos y luego las hojas adultas con gran cantidad de sales se desprenden (Larcher, 1977).

En cuanto al ciclo de vida de la planta, la germinación y el establecimiento son las etapas más críticas afectadas por la salinidad (Ungar, 1978; Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986). Muchas especies evitan el estrés de estas etapas mediante el escape fenológico, desarrollándolas durante el período favorable (Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986). Sin embargo las semillas de las halófilas pueden sobrevivir largos periodos expuestas a condiciones salinas (Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986). Incluso algunos experimentos han demostrado que la germinación es promovida en soluciones salinas en interacción con bajas temperaturas (Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986).

En algunas especies del Chaco árido salino, la floración y la fructificación se retardan cuando aumenta la concentración salina (Coirini *et al.*, 2010). En cambio *Suaeda monoica* florece cuando la salinidad del suelo es más alta (Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986). La salinidad puede retrasar o estimular la floración, por lo que el comportamiento de las halófilas no puede ser generalizado ya que depende de las condiciones particulares donde se desarrolla naturalmente la planta (Flowers, Hajibagheri & Clipson, 1986).

La mayoría de las especies son perennes y muchas poseen reproducción vegetativa con lo cual aseguran su reproducción por varias décadas evitando depender solamente de las etapas iniciales más críticas (Elmqvist & Cox, 1996; Grigore, Toma, & Boşcaiu, 2010). El pseudo viviparismo es común en los hábitats terrestres que se caracterizan por una gran heterogeneidad espacial y temporal (Elmqvist & Cox, 1996). Esta forma de propagación genera patrones espaciales agregados o contagiosos (Shimizu, Ando, & Sakai, 2002).

Existen evidencias de que la propagación vegetativa no significa una disminución en la variabilidad genética de la población sino que muchas especies presentan valores de heterocigosis mayores que los esperados si se reprodujese sólo por algunas de las formas de reproducción sexual (Lacadena, 1970; Shimizu, Ando, & Sakai, 2002). En *Prosopis strombulífera*, arbusto endémico de Argentina, esta elevada variabilidad genética le posibilitaría la adaptación a los ambientes extremos y la colonización de nuevas áreas gracias a su sistema radicular gemífero (Vega Socha 1996).

Las plantas adaptadas a condiciones semiáridas poseen estrategias para extraer agua del suelo con potenciales muy elevados como las presiones osmóticas observadas en especies arbóreas del Chaco que varían entre 40 y 75 bar (Mitlöhner, 1990).

Los árboles que generalmente crecen en suelos con excesos de sales poseen un sistema radical muy extendido con el cual penetran profundamente en suelos salinos como *Tabebuia nodosa* y *Geoffroea decorticans* que además se regenera bien por semillas, tallos y raíces, al igual que *Prosopis ruscifolia* (Roth & Giménez, 1997).

En el otro sentido de la relación suelo-planta la vegetación halófila influye en la dinámica de sales en el perfil del suelo, modificando eficientemente el movimiento de agua y sales en el suelo (Chaudhri *et al.*, 1964; Cisneros *et al.*, 2008; Li, Li, & Ma, 2011). Bajo la cobertura vegetal existe un menor ascenso capilar, mayor infiltración y menor tasa de evaporación, lo cual tiende al lavado de sales en superficie (Cisneros *et al.*, 2008).

Las plantas pueden inducir heterogeneidad espacial de las propiedades químicas del suelo en finas escalas como en la rizosfera, donde una sola raíz o el sistema radical pueden ejercer un gran efecto sobre el pH y salinidad del suelo creando islas de fertilidad que favorecen el crecimiento de las plantas (Li, Li, & Ma, 2011). Sin embargo, la salinidad puede incrementar en las capas superficiales del suelo debajo de arbustos cuyas hojas excretan sales por medio de glándulas, como se encontró en *Atriplex sp.* (Sharma & Tongway, 1973). Rostagno, Del Valle, & Videla, (1991) encontraron un efecto semejante debajo de los arbustos en el noreste patagónico donde la conductividad eléctrica fue significativamente mayor que en los inter-espacios de suelo entre arbustos.

Las interacciones planta-planta que ocurren bajo condiciones ambientales adversas están sujetas a complejos procesos de nucleación, facilitación y competencia interespecífica (Yarranton & Morrison, 1974; Catellanos, Figueroa & Davy, 1994). En los procesos de nucleación las áreas abiertas son colonizadas por constructores de montículos, sitios protectores que favorecen el establecimiento de plántulas de diferentes arbustos leñosos que eventualmente compiten y reemplazan a los colonizadores (Catellanos, Figueroa, Davy, 1994; Bochet *et al.*, 1999; Aguiar & Sala, 1999; Bertiller *et al.*, 2004). Estos sitios son denominados islas fértiles en ambientes áridos y semiáridos (Aguiar & Sala 1999; Bochet *et al.* 1999; Maestre & Cortina, 2002; Maestre, 2003; Escudero *et al.*, 2004; Bertiller *et al.*, 2004; Moffett *et al.*, 2010; García-Palacios *et al.*, 2013).

En las primeras etapas de la sucesión la facilitación suele predominar sobre la competencia (Catellanos, Figueroa & Davy, 1994). La facilitación parece explicar el agrupamiento de individuos y/o especies que muy frecuentemente se encuentra en ambientes estresantes (Tirado & Pugnaire, 2003; Callaway & Pennings, 2000). Las interacciones de facilitación que ocurren dentro de parches de vegetación mejoran localmente las condiciones microclimáticas y las propiedades físicas y químicas del suelo, e influyen en la morfología y fisiología de las plantas vasculares vecinas (Bertness & Hacker, 1994; Hacker & Bertness 1995; Bertiller *et al.* 2004).

Sin embargo, las especies facilitadas pueden poseer mayor habilidad competitiva y cuando logran establecerse operar mecanismos de inhibición que producen cambios degenerativos en los colonizadores (Catellanos, Figueroa & Davy, 1994). Las especies altamente tolerantes al estrés generalmente presentan baja capacidad competitiva en relación a las glicofitas en suelos no salinos (Pendleton, Nelson & Rodriguez, 2010). Los efectos de la competición inter-específica son más marcados en bajas salinidades (Barbour, 1978).

Además del interés ecológico de las halófitas muchas de ellas poseen varias utilidades económicas y podrían ser cultivadas como alimentos (ej aceite comestible), forraje, combustible (bioetanol y biodiesel) y medicinas (propiedades antioxidantes, anti-microbianas y anti-cancerígenas) en suelos salinos con irrigación de agua salada (Koyro *et al.*, 2006; Qasim *et al.*, 2010; Hameed & Khan, 2011; Qasim, Gulzar, & Khan, 2011; Taleisnik & López Launestein, 2011).

En Argentina existen implantaciones de arbustos tolerantes a la salinidad como la jojoba (*Simmondsia chinensis*) y la jatropha (*Jatropha curcas*) que producen aceites de uso industrial (Taleisnik & López Launestein, 2011). Además existe un uso ecológico como la restauración de sitios degradados, desalinización del suelo, fijación de dunas, y secuestro de CO₂, que aún se encuentra poco desarrollado (Koyro *et al.*, 2006). Taleisnik & López Launestein (2011) realizaron una detallada revisión sobre la tolerancia a la salinidad en leñosas y la forestación en suelos afectados por salinidad con especies de leguminosas como *Acacia* y *Prosopis* en Argentina.

2.3 Distribución de la vegetación leñosa en ambientes salinos

La salinidad posee un rol en la ecología y biogeografía, en diferentes escalas de tiempo. En escalas de tiempos geológicos, dirige en parte la fitogeografía y la especiación, con evidencias de su influencia en los patrones actuales de distribución de las plantas en escala regional en Europa central, Medio oriente, África, América y Australia (Bui, 2013). En escalas de tiempo más recientes influye en los patrones actuales de la biodiversidad y en la definición de nichos para especies invasivas tolerantes a la sal, como malezas y leñosas (ej *Acacia sp.* en pastizales de Australia) (Bui, 2013).

La vegetación de ambientes salinos generalmente se distribuye según gradientes de salinidad y humedad (profundidad del agua subterránea) (Ragonese 1951; Cabido y Zak 1999; Ruiz Posse *et al.*, 2006; Vogt 2011). Las causas de la zonificación de la vegetación han sido ampliamente estudiadas y se deben tanto a la variabilidad en los factores edáficos como a relaciones interespecíficas de competencia (Moffett, Robinson, & Gorelick, 2010).

El establecimiento de la vegetación puede verse condicionado por la alta variabilidad espacio temporal de las sales del suelo (Rogers *et al.* 2005; Coirini *et al.* 2010). Sin embargo, las halófitas están adaptadas a un amplio rango de salinidad y suelen ser más sensibles a variaciones en otros factores menos aleatorios como la materia orgánica del suelo, pH, y humedad del suelo (Benito & Onaindia, 1991; Pan *et al.* 1998). Por ello el conocimiento y comparación de la distribución de las halófitas en diferentes áreas contribuye al entendimiento del nicho ecológico de estas especies (Onaindia & Amezaga, 1999).

Los efectos de los factores edáficos sobre la estructura espacial de la vegetación dependen de la escala en la cual actúen (Waisel 1972; Chapman 1974; Ungar 1974; Burchill & Kenkel 1991 (resumen), Pan *et al.* 1998). La profundidad del agua subterránea y la conductividad eléctrica generan un patrón de grano grueso, mientras que la composición iónica un patrón de grano fino (Cantero & Leon 1996; Cantero *et al.* 1998).

En pequeña escala la micro-heterogeneidad de la salinidad puede ser significativa para la instalación de la vegetación (Igartua, 1995; Aguiar & Sala 1999; Onaindia & Amezaga 1999; Maestre & Cortina 2002; Maestre 2003; Moffett *et al.* 2010). La distribución de las plantas está controlada por algunas variables del suelo que actúan en pequeñas escalas (Rubio & Escudero, 2000; Mancera *et al.*, 2005).

El patrón de vegetación comúnmente observado es en parches sobre una matriz de suelo desnudo (Montaña, 1992; Aguiar & Sala, 1999; Tirado & Pugnaire 2003, Escudero *et al.* 2004; Li, Li, & Ma, 2011). Dependiendo del factor dominante en la distribución de materiales

y propágulos, los parches pueden presentarse en bandas (agua) o machas (viento) (Aguiar & Sala, 1999). En algunos ecosistemas los parches pueden presentar una alta heterogeneidad horizontal y vertical según la diversidad arquitectural de las especies que los forman (Bertiller *et al.* 2004).

En Argentina alrededor de un 80% de las salinas de interior está formado por un mosaico de diferentes comunidades de plantas (Carretero, 2001; Hilgert *et al.*, 2003). El esquema sintaxonómico para la vegetación de salinas del país ha sido descrito por Carretero (2001).

La vegetación de la región Chaqueña típica o climática (Cabrera, 1976) se ve influenciada por la acción de los ríos, que modelan el relieve y modifican las condiciones edáficas locales. En estas condiciones particulares del suelo se originan comunidades vegetales azonales o edáficas, que en el caso de suelos con acumulación excesiva de sales solubles se desarrollan comunidades arbustivas halófilas (Ragonese, 1951; Cabrera, 1976).

En la fisonomía general de las áreas salinas del Chaco árido y semiárido, la vegetación (tipo y diversidad) experimenta variaciones significativas a medida que se incrementa el tenor salino (Karlín *et al.*, 1994; Cabido & Zak 1999; Ruiz Posse *et al.* 2006; Corini *et al.* 2010).

Ragonese & Castiglione (1970) describen tres distritos halofíticos para el Chaco semiárido: sub-distrito del Salado, dominado por *Allenrolfea vaginata* y *Prosopis ruscifolia*; de Mar Chiquita con *Salicornia ambigua*; y Salinas Grandes con *Allenrolfea patagónica*, *Heterostachys ritteriana* y *Stetsonia coryne*.

En las proximidades del río Salado hay importantes masas *Prosopis ruscifolia* en su forma biológica arbustiva y arbórea, en tanto que en las Salinas Grandes se asocia con *Prosopis vinalillo*, acompañado por cardonales (*Stetsonia coryne*) y quenopodiáceas (Giménez & Moglia, 2003). Ocupa un área de endemismo con dos nichos: pionero leñoso en el borde de ambientes pantanosos de aguas dulces; principal productor primario de arbustales que rodean depresiones con suelos solonchak; además es colonizador pionero en borde de salitrales; dominante o codominante en bosques incendiados; acompañante del piso alto en bosques bajos (Giménez & Moglia, 2003). *Prosopis ruscifolia* posee como centros de endemismo los tres sistemas fluviales del Chaco: Pilcomayo, Bermejo y Salado (Giménez & Moglia, 2003).

2.4 Composición, riqueza y diversidad de especies leñosas en ambientes salinos

Generalmente las halófilas son angiospermas (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986). Representan el 1% de la flora del mundo (Rodrigues de Souza *et al.* 2012), con alrededor de 2600 especies (Koyro *et al.*, 2006; Huchzermeyer & Flowers, 2013). Existe cerca de 129 familias con géneros halófitos, y 499 géneros halófitos (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986). La familia Chenopodiaceae posee el mayor número de géneros y especies halófilas: 44 (44%) y 312 especies, siendo *Atriplex*, *Suaeda*, y *Salicornia* los más frecuentes. Las halófilas ocupan desde ambientes marítimos, predominantemente marismas húmedas, hasta desiertos áridos salinos (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986). A menudo dominan las nanofanerófitas suculentas de Chenopodiaceae (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986). Cuando la salinidad comienza a disminuir la comunidad se enriquece (Ragonese, 1951; Coirini *et al.*, 2010).

Las áreas salinas primarias húmedas tienen una alta biodiversidad natural y alto valor de conservación, en cambio la diversidad natural en los sitios salinos secundarios es más baja inicialmente que la del paisaje circundante (Rogers *et al.* 2005).

La composición y la diversidad de especies en ambientes salinos áridos con frecuencia es similar aún en diferentes regiones geográficas ya que se trata de comunidades edáficas (Nebbia & Zalba, 2007). A pesar de que el número de especies suele ser bajo, presentan alto grado de endemismos y poseen un amplio rango de adaptaciones y especializaciones (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986; Cheeseman, 2013; Huchzermeyer & Flowers, 2013).

En las salinas de la región central y del Chaco húmedo- sub-húmedo de Argentina se ha determinado que la flora halófila es pobre en especies (Lewis *et al.* 1990; Pire & Lewis 1994; Cantero *et al.* 1998a, Cantero *et al.* 1998b, Cantero *et al.* 1996; Cantero & Leon 1996; Hilgert *et al.* 2003).

En la región Chaqueña seca, Ragonese (1951) desarrolló un estudio fitosociológico en la gran depresión de Salinas Grandes, que describe una halosere arbustiva que se inicia en la playa salina y culmina en el bosque de *Aspidosperma-quebracho blanco*. El autor (*ibídem*) indica que esta vegetación puede hacerse extensiva a la flora halófila de la mayor parte de los desiertos salinos de las provincias fitogeográficas Chaqueña y Monte. Sin embargo, aclara que cada región fitogeográfica tiene una comunidad halófila característica y especies exclusivas.

En ambientes de la depresión salina de Catamarca se determinó que el índice de diversidad de Shannon disminuye al aumentar la salinidad del suelo (Coirini *et al.* 2010). Resultados semejantes se encontraron en la llanura deprimida salina semiárida de Tucumán, donde el tenor salino fue un condicionante de la diversidad y cobertura de especies (Martín *et al.* 2009). En la estructura de la vegetación dominan especies de porte arbustivo, los árboles son escasos y el estrato herbáceo pobre, con importantes superficies de suelo desnudo (Martín *et al.* 2009). Galizzi *et al.* (2000) encontraron tanto en depresiones cerradas como en ambientes fluviales de la llanura pampeana semiárida un cambio de vegetación notable acompañando las variaciones en los suelos.

Teniendo en cuenta que las variaciones ambientales juegan un rol primordial en la riqueza de especies de plantas, Mancera *et al.* (2005) estudiaron el grado de variación espacial en escala fina en la riqueza de especies y su relación con variaciones en escala fina de factores bióticos y abióticos, encontrando autocorrelación espacial significativa en la riqueza de especies pero no autocorrelación espacial para los factores ambientales. Los autores sugieren considerar las variaciones en escala fina de las condiciones ambientales para comprender los patrones de riqueza de especies.

2.5 Empleo de técnicas de ecología espacial en el estudio de interacciones ecológicas

Las comunidades están espacialmente estructuradas en muchas escalas y estas estructuras son el resultado de diferentes procesos (Borcard, Gillet, & Legendre, 2011). La mayoría de los datos biológicos y ecológicos tienen una representación espacial por lo cual el análisis de datos espacialmente explícitos permite comprender las relaciones ecosistémicas y el origen de los patrones espaciales (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

La ecología espacial comprende un conjunto de técnicas encaminadas a analizar cuantitativamente datos espacialmente explícitos que partiendo en general de una hipótesis nula de aleatoriedad espacial evalúan el grado de agregabilidad espacial (Legendre & Fortin, 1989). El objetivo último del análisis espacial es la descripción de un patrón para inferir los procesos ecológicos que lo pudieron originar (Legendre, 1998; Camarero & Rozas, 2006). Describir la forma de los patrones ecológicos significa representar la variabilidad de un objeto o proceso ecológico con respecto a una dimensión (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Las técnicas de análisis espacial cuantitativas han adquirido gran importancia en ecología vegetal ya que mejoran la comprensión de la componente espacial de la distribución de las especies (Dale *et al.*, 2002). Los análisis espaciales en pequeña escala se han aplicado en zonas áridas, semiáridas y en sistemas salinos, donde cambios de escasa magnitud en las variables abióticas modifican el patrón de vegetación y éste a su vez también induce cambios en la distribución de dichas variables (Onaindia & Amezaga, 1999; Maestre & Cortina, 2002; Maestre, 2003; Moffett *et al.*, 2010).

El patrón espacial es la relación o dependencia espacial existente entre los valores que toma una variable en distintas localidades (Maestre, Escudero & Bonet, 2008). La heterogeneidad espacial suele emplearse como sinónimo de variabilidad o de patrón espacial (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

El patrón espacial puede ser agregado, uniforme, en gradiente o aleatorio (Quero, 2006; Maestre, Escudero & Bonet, 2008). No obstante, un patrón determinado puede ser consecuencia de distintos procesos ecológicos, así como un mismo proceso ecológico puede dar lugar a distintos patrones si la matriz ambiental los modifica (Legendre, 1998; Camarero & Rozas, 2006).

Los patrones pueden ser generados por una mezcla de procesos exógenos (inducidos) o endógenos (inherentes) (Fortin & Dale, 2005). Cuando actúan procesos exógenos o externos los patrones son generados por factores independientes a la variable de interés, la cual puede presentar diferentes patrones en respuesta a los procesos exógenos (por ejemplo las propiedades edáficas que actúan sobre la distribución de las plantas) (Fortin & Dale, 2005).

La respuesta de las especies a la estructura espacial de procesos exógenos se denomina dependencia espacial inducida (o falsa autocorrelación espacial), así por ejemplo la estructura espacial de las plantas podría ser debida a la estructura espacial de las variables edáficas (Fortin & Dale, 2005).

En cambio cuando actúan procesos endógenos los patrones identificados son inherentes a la variable de interés, por ejemplo procesos de facilitación, competencia o inhibición espacial entre plantas (Fortin & Dale, 2005). La respuesta de las especies a procesos endógenos se denomina autocorrelación espacial inherente (o verdadera).

La autocorrelación espacial es positiva cuando el grado de correlación de una variable consigo misma es mayor (valores más similares) que lo esperado por el azar y suele ocurrir

en distancias cortas, y es negativa cuando el grado de correlación es menor (valores menos similares) de lo esperado y generalmente ocurre en distancias largas (Maestre, Escudero & Bonet, 2008). Una variable que posee autocorrelación espacial es una variable “regionalizada” y presenta estructura espacial, sus valores se pueden predecir en el espacio a partir de valores conocidos en otros puntos de muestreo cuyas posiciones espaciales son conocidas (Maestre, Escudero & Bonet, 2008; Camarero & Rozas, 2006).

Esta es una característica intrínseca de los datos ecológicos, sin embargo su análisis representa un problema para las pruebas estadísticas tradicionales ya que la mayoría requiere independencia de las observaciones (Legendre, 1993). Por lo tanto se requiere de técnicas de análisis espacial las cuales asumen que los procesos son estacionarios (homogéneos), es decir sus parámetros de media y variancia deben ser los mismos en todas las direcciones y localizaciones (Fortin & Dale, 2005).

Los tres principales tipos de datos espacialmente explícitos que se suelen obtener en los estudios ecológicos son: datos en forma de puntos, representa la posición de objetos discretos mediante sus coordenadas; datos de unidades muestrales discretas, en cuadrados/subcuadrados y sus coordenadas donde se cuantifica la variable de interés; datos de variables continuas obtenidas en puntos, no en unidades discretas (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Las técnicas de estadística espacial se clasifican en dos tipos: análisis de patrón de puntos, para el primer tipo de datos, y análisis de patrón de superficie para los otros dos tipos de datos (Fortin & Dale, 2005).

En el primer caso el objetivo es analizar procesos que actúan sobre la localización actual de organismos individuales, en tanto que en el patrón de superficie permite analizar procesos continuos en el espacio (Fortin & Dale 2005).

El patrón de superficie asume que la distribución de la variable de interés es continua en el espacio cuando en realidad reside en la posición discreta de una serie de puntos (ej.: árboles o puntos de muestreo en el caso de las variables ambientales) (Camarero & Rozas, 2006). El término continuo no significa que la variable de interés sea continua, sino simplemente que la variable se puede medir en cualquier lugar en el área de estudio (Saveliev *et al.*, 2007).

El análisis de patrón de superficies es más eficaz para analizar al mismo tiempo la distribución espacial de una o varias poblaciones de organismos sésiles y su medio,

asumiendo que la variable biótica de interés, por ejemplo la riqueza de especies halófitas, está determinada por otras variables abióticas cuya distribución puede considerarse continua, por ejemplo la salinidad del suelo (Camarero & Rozas, 2006). Existen diferentes herramientas para el análisis de patrón de superficies, a continuación se realiza una breve referencia a los análisis más importantes.

2.5.1 Análisis espacial por índices de distancia

Para estimar si el patrón espacial de la variable bajo estudio difiere significativamente de la aleatoriedad y se dispone de datos en forma de conteos, son muy recomendables las técnicas basadas en índices de distancia (SADIE) (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

SADIE es una herramienta de análisis espacial basada en índices de distancias, de fácil manejo, sencilla base matemática y estadística que cuantifica el patrón espacial de la variable estudiada cuya naturaleza (binaria, discreta o continua) no altera los resultados (Perry *et al.*, 1999; Quero, 2006; Maestre, Escudero & Bonet, 2008). Genera estadísticos continuos para cada punto de muestreo con lo cual se pueden generar diferentes mapas (Quero, 2006).

A pesar de su versatilidad también existen limitaciones metodológicas por lo cual sugiere la utilización combinada de varias técnicas de análisis espacial (Quero, 2006). Esta técnica calcula índices de agregación local y global para una variable; e índices de asociación global y local entre dos grupos de variables.

Diferentes estudios demuestran la aplicación de la técnica Sadie para detectar patrones espaciales globales y locales de variables individuales (Perry *et al.*, 1999), y la co-variación espacial (asociaciones) global y local entre dos variables tomadas en las mismas coordenadas (Perry & Dixon, 2002; Maestre, Escudero & Bonet, 2008). A continuación se citan algunas aplicaciones de Sadie con resultados satisfactorios en casos de estudio en ambientes áridos y semiáridos.

Maestre & Cortina (2002) evaluaron los patrones espaciales de las propiedades del suelo y de la vegetación mediante la técnica SADIE utilizando un plot de 50m x 50m en una estepa semiárida mediterránea. Maestre *et al.* (2003a) evaluaron la heterogeneidad ambiental en pequeña escala de la supervivencia de las plántulas de un arbusto en un ecosistema degradado del Mediterráneo, en un plot de 50m x 50m subdividido en cuadros de 3 tamaños para evaluar el efecto de diferentes escalas.

En un estudio de la heterogeneidad ambiental en pequeña escala de la humedad del suelo y su efecto en la supervivencia de plántulas de especies arbóreas, y la co-variación de ambos tipos de variables en el espacio, se estableció una parcela de 30m x 30m en tres rodales diferentes con nodos dispuestos cada metro de distancia y analizaron los datos mediante sadie (Quero, 2006).

González-Rodríguez *et al.* (2011) evaluaron los patrones espaciales de establecimiento de plántulas de especies de *Quercus* y su relación con luz, humedad del suelo y producción herbácea, utilizando 2 plot de 40m x 40m y el análisis sadie. Anaya & Rubio (2010) estudiaron los patrones espaciales con Sadie, de una importante cactacea y su relación al grado de perturbación local en un matorral desértico mexicano.

Zúñiga *et al.* (2005) utilizaron Sadie para estudiar interacciones planta-nodrizas entre *Lophophora diffusa* (Cactaceae) y especies arbustivas de un matorral xerófilo de México. Maestre *et al.* (2003b) emplearon la técnica para estudiar interacciones facilitativas en la vegetación de un espantal semiárido.

2.5.2 Coefficientes de autocorrelación y correlogramas

Para evaluar la escala o distancia concreta en la cual el patrón espacial de una variable continua difiere significativamente de la aleatoriedad, la medida de autocorrelación espacial más usada es el **coeficiente I de Moran global** (Maestre, Escudero & Bonet, 2008):

$$I(d) = n \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}(d)(y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y})}{W(d) \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}$$

Donde,

n : número de unidades muestrales consideradas

y : valor que adopta la variable en los puntos i y j , siendo siempre $i \neq j$

$w_{ij}(d)$: elemento de matriz de pesos entre los puntos i y j comprendidos dentro de la clase de distancia d

$W(d)$: sumatorio de los valores de los elementos de la matriz de pesos

$w_{ij}(d)$; se corresponde con el número de pares de puntos i y j comprendidos dentro de la clase de distancia d

Los valores del coeficiente de Moran oscilan entre -1 y 1, de manera que los valores positivos indican la existencia de autocorrelación positiva mientras que los valores negativos la presencia de autocorrelación negativa (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Los valores de estos coeficientes en función de clases de distancia se grafican en un correlograma, se representa similitud (correlación). La significación se mide en dos niveles: global y local (para cada clase de distancia) (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

2.5.3 Análisis geoestadístico

Para caracterizar atributos del patrón espacial de variables continuas y realizar interpolaciones para obtener mapas de su distribución espacial en lugares no muestreados, se emplean las técnicas geoestadísticas (Maestre, Escudero & Bonet, 2008; Journel & Huijbregts, 1978).

La función básica que describe la variabilidad espacial de un fenómeno de interés se conoce como semivariograma (Maestre, Escudero & Bonet, 2008; Journel & Huijbregts, 1978). La representación grafica descompone la variabilidad espacial de la variable (eje y) observada entre clases de distancias (eje x); se representan diferencias (semivarianzas). El estimador de la semivarianza es (Maestre, Escudero & Bonet, 2008):

$$\hat{\gamma}(\mathbf{h}) = \frac{1}{2N(\mathbf{h})} \sum_{i=1}^{N(\mathbf{h})} \{z(\mathbf{x}_i) - z(\mathbf{x}_i + \mathbf{h})\}^2$$

Dónde:

$\gamma(\mathbf{h})$: semivarianza para todas las muestras localizadas en el espacio separado por el intervalo de distancia h

$z(x_i)$ y $z(x_i + h)$: son los valores de la variable observados en los puntos de muestreo x_i y $x_i + h$ respectivamente

h : es la separación entre puntos de muestreo

$N(h)$: es el número total de pares de muestras separados por un intervalo de distancia h .

Para cuantificar el grado y escala de la variación espacial observada se debe ajustar una función al semivariograma empírico y de esta manera estimar el semivariograma teórico o modelado. Los modelos más utilizados son: esférico, exponencial, gaussiano y el modelo

lineal (Maestre, Escudero & Bonet, 2008). La forma del semivariograma indica la estructura del patrón espacial.

El ajuste a una función permite extraer los parámetros que definen el grado y la escala de la variación espacial (Fig. 3) (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Estos parámetros se utilizan para la interpolación geostadística (kriging) que permite el mapeo de valores desconocidos en puntos no muestreados. El “kriging” es una técnica de interpolación que proporciona el mejor estimador lineal imparcial, y además brinda un error de estimación que depende del modelo de variograma obtenido y de las localizaciones de los datos originales, lo cual permite analizar la calidad de las estimaciones (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Figura 3. Parámetros del semivariograma: rango, meseta (Sill) y nugget. Fuente: Maestre, Escudero & Bonet, 2008.

- Rango: distancia en la cual los niveles de semivarianza se estabilizan, indica el tamaño del área de influencia, tamaño de grano o mancha o zona de autocorrelación positiva. Indica la distancia a partir de la cual las muestras son espacialmente independientes unas de otras.

- Meseta o sill: umbral donde se estabiliza la curva, es igual a la variancia de la variable. Describe la cantidad total de variancia de los datos o la intensidad del patrón espacial. Es la máxima semivarianza encontrada entre pares de puntos.

- Nugget o efecto pepita: discontinuidad en el origen (no tiene intersección con el cero) valor de semivariancia donde comienza la dependencia espacial, normalmente indica que la autocorrelación empieza en escalas más finas que las

detectadas con el muestreo. Mide el grado de error analítico o de muestreo. Este parámetro es la varianza no explicada por el modelo.

- La varianza estructural (C): suma la meseta más el efecto pepita.

- variabilidad estructural relativa (RSV) o proporción de la varianza explicada por el espacio $((C/C_0)+Cx100\%)$: indica la parte de la varianza que se encuentra estructurada espacialmente, el grado de estructura espacial, y por tanto el grado de incertidumbre a la hora de interpolar puntos en el espacio. Un alto cociente nos indica una variable espacialmente muy predecible. El grado de dependencia en función del RSV entre muestras es clasificado como: $\leq 25\%$ bajo, entre 25% y 75% medio y de $\geq 75\%$ alto.

2.5.4 Análisis de datos multivariantes y estructura espacial

Estos análisis permiten evaluar la relación entre variables bióticas (ej.: composición de especies halófitas) y abióticas (ej.: salinidad del suelo) y el patrón espacial de dicha relación. Los métodos comprenden dos familias complementarias de técnicas, según los describe Maestre, Escudero & Bonet (2008):

A-Técnicas que trabajan con los datos brutos. Se basan en ordenaciones e incluyen:

- Análisis canónicos: extraen toda la varianza de una matriz respuesta (Y= composición de especies) que está relacionada con una matriz explicativa (X= descriptores ambientales) que incluye además las coordenadas geográficas. La hipótesis nula es que no existe relación entre ambos tipos de matrices. Las técnicas canónicas más empleadas son más empleadas son el Análisis de Componentes Principales (PCA, usado para una espacio euclídeo con respuestas lineares) o en el Análisis de Correspondencia (CA, espacio basado en la distancia chi-cuadrado y respuestas unimodales).

- Análisis canónicos parciales: consiste en utilizar dos matrices de variables explicativas una compuesta por variables ambientales (Y) y otra por las coordenadas geográficas de los puntos de muestreo (Z).

- Análisis de co-correspondencias: permiten relacionar entre sí, de un modo directo, dos comunidades diferentes muestreadas en los mismos puntos y comprobar la dependencia de esta relación frente a diferentes factores ambientales y espaciales.

-Técnicas geoestadísticas aplicadas sobre ordenaciones: utilizan directamente los valores de los ejes de una ordenación basada en distancias euclídeas (PCA) y su posición en el espacio físico, para construir un variograma.

B-Técnicas que trabajan con matrices de similitud/distancias a partir de los datos brutos. El análisis se realiza entre distancias ecológicas (calculadas a partir de los datos multivariantes) y las distancias geográficas, generalmente euclídeas (calculadas a partir de las coordenadas de los datos).

-Test de Mantel: La hipótesis nula postula que las distancias/similitudes entre las variables de la matriz respuesta Y no están linealmente correlacionadas con las correspondientes distancias/similitudes en la matriz modelo X. Varía entre -1 y +1.

-Test de Mantel parcial: permite controlar la correlación entre la matriz Y y la matriz ambiental/espacial X mientras se controla el efecto de una tercera matriz (Z). Realiza el análisis simultáneo de tres matrices como máximo. Evalúa cuánta variabilidad de la matriz biótica es explicada por la matriz abiótica, y si existe variabilidad residual espacialmente estructurada en la matriz biótica después de extraer los efectos de las variables ambientales.

-Correlograma de Mantel: es un gráfico que permite detectar patrones de parches; se representan los valores del estadístico normalizado de Mantel (r_M) en la ordenada respecto a clases de distancias entre sitios en la abscisa. Muestra valores de autocorrelación relativos respecto al conjunto de datos.

-Regresiones múltiples sobre matrices de similitud: incluye más de tres grupos de variables simultáneamente mediante la técnica MRM ("Multiple Regression on Resemblance").

-Análisis de redundancia basado en distancias (db- RDA): es una técnica híbrida entre las ordenaciones y los análisis basados en distancias, que consiste en someter a la matriz de distancias/similitudes a una ordenación basada en la técnica de ordenación Análisis de Coordenadas Principales (PCoA).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio

El objeto de estudio de la tesis es una comunidad de leñosas de un ecosistema salino de la región semiárida del Chaco Argentino. El origen de esta comunidad se debe a una combinación de factores climáticos, topográficos, edáficos e hidrológicos como se describe en los siguientes apartados.

El sitio determinado para realizar el estudio se ubica en la provincia Argentina de Santiago del Estero, centro norte del país, en una localidad ubicada a 230km de la ciudad capital de dicha provincia (Quimili Paso, Departamento Salavina, coordenadas 28°49'1,76"S, 63° 9'41,06"O) (Fig. 4).

Figura 4. Ubicación geográfica del sitio de estudio. a- Santiago del Estero, Capital.

3.1.1 Clima

El clima en esta porción de la región chaqueña es semiárido mesotermal, con nulo o pequeño exceso de agua, estacional, con veranos calientes y lluviosos, e inviernos secos y fríos (Boletta *et al.*, 2006). A finales del invierno los vientos predominantes son cálidos y secos en dirección norte-sur, y la humedad del aire desciende por debajo de 20%, todo lo cual favorece la ocurrencia de incendios (Kunst & Bravo, 2003).

Las temperaturas máximas absolutas para la provincia superan los 45° C, quedando incluida en el polo de calor de América del Sur (Boletta *et al.*, 1992) con fuertes heladas invernales, con mínimos de -7,2 ° C (Prado 1993, Pennington *et al.* 2000). La temperatura media anual es de 20,8° C, la temperatura media del mes más cálido llega a 26,9°C y la del mes más frío es de 12,6°C, el período medio libre de heladas alcanza los 265/280 días anuales (Boletta *et al.*, 1992).

Gonzales & Flores (2010) reseñan que la región ha experimentado cambios en el uso del suelo, como los producidos por la deforestación (Boletta *et al.*, 2006; Torrella *et al.*, 2013), que probablemente afectaron el clima de manera significativa.

La precipitación media anual para el sitio de estudio es de 650mm, la evapotranspiración media anual es de 1450mm y el déficit climático medio anual es de 800mm (datos para la localidad de Colonia Dora, a 30km del área de estudio, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Santiago del Estero- Sistema de Información Geográfica de Santiago del Estero SigSE 2.0., INTA) (Fig. 5).

Figura 5. Isohietas (A) e isotermas (B) para la provincia de Santiago del Estero. Fuente: Angueira, C; D. Prieto, J. López y G. Barraza. SIG Santiago del Estero. INTA (2007)

3.1.2. Geomorfología e hidrología

Una de las características de la región chaqueña es su complejidad hidrológica originada por la acción de los grandes ríos (Pilcomayo, Bermejo, Salado y Dulce) que al atravesar la llanura de escasa pendiente y transportar una gran carga sedimentaria, cambian su curso con frecuencia formando amplias planicies aluviales (Naumann, 2006). En el oeste los humedales poseen mayor magnitud y complejidad, en tanto que en el suroeste, debido a

la menor superficie de las cuencas y a las bajas precipitaciones, son más frecuentes las salinas y bajos salinos (Naumann, 2006).

El sitio de estudio pertenece a la zona ecológica del Interfluvio Juramento-Dulce y sur del Río Dulce (Red Agroforestal, 1999). Los cambios de cauce de los ríos han modelado el paisaje creando un ambiente de viejos médanos fluviales suavemente ondulado. En particular el río Salado da origen a una capa freática subsuperficial que crea extensos ambientes salinos (Red Agroforestal, 1999).

Los ríos y arroyos de la región tienen la particularidad de presentar en sus márgenes albardones de forma alargada y semicircular en la dirección de los cauces, cuya posición topográfica es ligeramente más alta que los interfluvios, dando un aspecto muy particular al terreno (Programa para el estudio integral del río Dulce, 1979). La dinámica fluvial genera así un paisaje heterogéneo con diferentes condiciones ambientales y micro-ambientales que a su vez condicionan la distribución espacial de la vegetación.

El sitio de estudio se encuentra sobre la unidad geomorfológica denominada antigua llanura aluvial del río Mailín (Fig. 6). Las unidades geomorfológicas contiguas son: paleoplanicie aluvial del Río Salado, al este; sistema de avenamiento impedido (bañados) del valle fluvial del río Dulce, al sur; paleointerfluvios del río Dulce, al oeste; planicie loéssica, al norte.

Figura 6. Geomorfología. A: Unidades geomorfológicas de la provincia de Santiago del Estero (Angueira, C., D. Prieto, J. López y G. Barraza. SIG Santiago del Estero. INTA, 2007). B: Detalle de las subunidades geomorfológicas del área de influencia de la zona de estudio: a- paleoplanicie aluvial del río Salado; b- sistema de avenamiento impedido (bañados) del valle fluvial del río Dulce; c- paleointerfluvios del río Dulce; d- planicie loésica (Programa para el estudio integral del río Dulce, 1979).

El río Mailín (Fig. 7), actualmente seco, se formó por los desbordes del río Salado, que antiguamente ocurrían en cada creciente creando brazos que lo unían al Dulce (Grosso, 2008; Carta geomorfológica escala 1: 2.000.000: Programa para el estudio integral del río Dulce, 1979). Su cauce muestra una alternancia de bosquecillos de quebracho colorado, algarrobo, mistol, tala, y jumeales de jume blanco y colorado con cardón. No forma planicie de desborde, debido a un gradiente topográfico energético, incluso más que el Río Dulce y sus brazos (Herrera y Orueta, 1980) (Programa para el estudio integral del río Dulce, 1979).

El río Mailín es un brazo del río Seco, cuyas nacientes se encuentran a 4 km al norte de la ciudad de La Banda y que al llegar 13km al sur de la ruta provincial 164 (Garza-Brea Pozo, localidad de Chacras) se divide en dos brazos, manteniendo el rumbo general sur sureste, el cual en la localidad de Villa Mailín se orienta al sur recibiendo por la margen izquierda un derrame del río Salado denominado Alejito. A partir de este punto se lo conoce como río Mailín, el que a 15km al sur de la ruta provincial 92 (Colonia Dora-Los Telares) en la localidad de Rubia Paso se une al río Utis, donde toma esta denominación.

Figura 7. Río Mailín. A: mapa de los cursos de agua en el interfluvio Dulce-Salado, río Mailín- Turugún, en los años 1901-1974 (Grosso, 2008). B: imagen aérea del sitio de estudio sobre la llanura aluvial del río Mailín. C y D: barrancas y lecho del cauce en el sitio de estudio. E: Imagen panorámica del lecho actual del río cubierto por vegetación leñosa.

3.1.3. Geología y suelo

La llanura chaqueña no posee relieve marcado, presenta una pendiente gradual hacia el este (0,04% de desnivel). Geológicamente, la llanura del Chaco es una depresión tectónica rellena con 3.000 m de sedimentos del Paleozoico, Mesozoico y Terciario, cubierta por finos depósitos cuaternarios no consolidados de origen fluvial y eólico (loess). La topografía se ve influenciada por el agua y el viento (FAO & UNESCO, 1971; FAO & UNEP, 1985).

Los suelos evolucionados a partir de un sedimento loésico, se caracterizan por un escaso desarrollo, debido al clima semiárido, representándose con un perfil de tipo A-AC-C, destacándose por la acumulación profunda de materia orgánica (A, AC), la presencia de carbonatos secundarios y la carencia de horizontes con fuerte alteración química (Lorenz, 1995).

Debido al clima semiárido de la región, son abundantes los minerales primarios y las sales solubles y resultan en áreas con suelos salinos (FAO & UNESCO 1971). Por otra parte, las últimas intrusiones oceánicas a través de la llanura Chaco-Pampeana resultaron en la predominancia de suelos salinos, a veces con horizontes altamente alcalinos (Pennington *et al.* 2000).

En el interfluvio Dulce-Salado los suelos poseen textura franco-limosos, aluviales, en fase salino y/o alcalino. En general tienen mediana capacidad de retención de agua, bien a moderadamente drenados, bien provistos de materia orgánica y nutrientes minerales, el pH es neutro a ligeramente alcalino (Chaco Red Agroforestal, 1999). El balance hídrico del suelo muestra déficit de agua en varios meses sobre todo a principios de la primavera (Ledesma & Boletta, 1972; Boletta, 1988).

En el sitio de estudio el 70 % suelo corresponde al orden de los Molisoles, suborden Aplustoles salortidicos en las partes más altas, y el 30% restante corresponde al orden Alfisoles, suborden Natracuafes típicos en las zonas más bajas (Bonelli, 2012).

Los Aplustoles salortidicos están caracterizados por una secuencia de horizontes integrada por: A1-B2-B3-C. El A1 corresponde a un epipedón mólico claro y el B2 corresponde a un horizonte cámbico. En el perfil se manifiestan sales solubles en la base del solum. Estos suelos se encuentran en un paisaje de llanura estabilizada ocupando la situación de plano cóncavo.

Los Natracualfes típicos están constituidos por una secuencia de horizontes A1-B2t-B3. El horizonte A1 corresponde a un epipedon ocrítico claro y el B2t es un horizonte nítrico oscuro de estructura columnar incipiente; el perfil tiene gran espesor y es rico en arcilla. La permeabilidad del suelo es muy lenta y retiene una gran cantidad de agua por encontrarse en un paisaje de explanada o planos cóncavos expuesta a frecuentes anegamiento (Bonelli, 2012).

A continuación se detallan las características de los suelos en base a estudios previos realizados en el sitio de estudio con perfiles ubicados en las unidades geomorfológicas llanura aluvial del río Dulce (perfil 1 y 4) y del Salado (perfil 2 y 3) (Bonelli, 2012- Fig. 8).

El suelo sobre la llanura aluvial del río Dulce presenta textura franco limosa, con un grado de estructuración de moderado a fuerte. En el perfil 1 los carbonatos aparecen a partir de los 38cm, con una concentración entre 2 y 5%, en tanto que en el perfil 4 aparecen desde los 45cm en nódulos con el 2%, en ambos casos se presentan escasas raíces finas, y en el perfil 4 estas desaparecen a partir de los 73cm de profundidad. Según el contenido de materia orgánica (MOS) para ambos perfiles, corresponde a un suelo escasamente humoso (1-2%, Lorenz, 2004).

Los valores de reacción del suelo (pH) en el perfil 1 indican un suelo entre ligero y moderadamente alcalino, en tanto que para el perfil 4 es de fuerte a moderadamente alcalino (según la clasificación de Arens & Etchevehere 1966). La salinidad del suelo estimada en base a un análisis rápido de la conductividad eléctrica (CE [mS/cm]) en un extracto suelo:agua 1:2.5, tomando como referencia el volumen de agua de capacidad de campo, para una textura franco limoso (0.39) y una densidad aparente baja (Lorenz, 2004) indica un suelo de moderadamente salino a fuertemente salino en profundidad en el perfil 1, y de no salino a fuertemente salino en profundidad en el perfil 4.

En la llanura aluvial del río Salado, los perfiles analizados muestran diferencias relacionadas a su posición en el paisaje. El perfil 2, que corresponde a un albardón del río Mailín, ubicado en una posición ligeramente más elevada que la llanura aluvial, muestra en los primeros 15 cm del suelo textura franco limosa, con moderado grado de estructuración, y abundante raíces finas. Luego la textura cambia a franco limoso arenoso y aparecen los carbonatos con 5-10% de concentración, las raíces finas son poco abundantes. La MOS indica un suelo humoso y escasamente humoso.

El pH indica un suelo ligeramente alcalino. La salinidad (estimada como se indicó anteriormente) indica un suelo moderadamente salino a fuertemente salino en profundidad. En el perfil 3, ubicado sobre la antigua llanura aluvial del río Mailín, la textura también es franco limoso, con un moderado a débil grado de estructuración y abundante raíces finas hasta los 18cm de profundidad, a partir de allí la textura cambia a franco arenoso limoso y franco arenoso, sin estructura, con material suelto. Los carbonatos (5-10%) a diferencia del albardón, recién aparecen a partir de los 80cm de profundidad, la textura vuelve a cambiar a franco limoso arcilloso, con moderado a fuerte grado de estructuración, con material suelto y sin raíces finas. También es un suelo humoso a escasamente humoso, y ligero a moderadamente alcalino, en cambio la salinidad indica un suelo no salino a ligeramente salino en profundidad.

En resumen se puede observar que los suelos presentan textura franco limosa en el primer horizonte, luego en el caso del albardón y la llanura aluvial la textura cambia siendo un poco más gruesa. Las texturas observadas indican el origen eólico del material de origen y la influencia de la actividad fluvial, que se debe a su ubicación en el paisaje (Lorenz, 1995).

La estructura en general es moderada, lo cual no significa un impedimento para la penetración de las raíces. Los carbonatos pueden aparecer entre los 15 cm y 80 cm de profundidad, lo cual indica el escaso nivel de infiltración de agua durante las lluvias.

En general son pobres en MOS, siendo humosos y escasamente humosos ya que la aridez del clima es tan alta, que la producción de biomasa y por ello la incorporación de materia orgánica en el suelo es muy escasa (Lorenz, 1995). Como es común en los suelos de la región la escasez de agentes agregantes (arcilla y humus) y la textura predominantemente limosa resultan en una escasa estabilidad estructural y por lo tanto una alta susceptibilidad a procesos erosivos (Lorenz, 1995).

Otra característica es que tienden a ser entre ligero a moderadamente alcalinos y a acumular sales en el perfil aumentando su concentración a partir del primer horizonte, ya que por la aridez del clima existe una falta de lixiviación de sales fuera del espacio de enraizamiento y pérdidas de agua relativamente altas por evaporación (Lorenz, 1995).

Se considera a los horizontes A y AC como el espacio de mayor enraizamiento, debido a la mayor oferta de elementos en estos horizontes para la nutrición de las plantas (Lorenz, 1995).

El perfil con menor salinidad es el ubicado sobre la llanura aluvial del río, el cual presenta también una textura más gruesa, en cambio en el perfil ubicado sobre el albardón la salinidad es mayor variando desde moderadamente salino en el primer horizonte a fuertemente salino en los siguientes. Se observa que la salinidad disminuye cuando la textura es más gruesa y en cambio una textura más fina, con mayor ascenso capilar, estaría asociada a suelos más salinos (Romney & Wallace, 1980).

Figura 8. Puntos de muestreo de suelo en el sitio de estudio. Fotos del ambiente y calicata para el perfil 3: antigua llanura aluvial del río Mailín (Fuente: Bonelli, 2012).

3.1.4. Vegetación

La vegetación pertenece a la ecoregión del Chaco Semiárido (Burkart *et al.*, 1999). La región ha sido clasificada como una nueva unidad fitogeográfica para Sud América denominada Región de Bosques Tropicales Estacionales en base a la hipótesis del Arco del Pleistoceno.

El arco fue originado a partir del cambio climático en Sud América durante el Pleistoceno, que une la formación de Caatingas (noreste de Brasil) atravesando el sud este de Brasil hacia la confluencia de los ríos Paraguay y Paraná, el sudoeste de Bolivia y noroeste de Argentina, y se extiende esporádicamente en los valles secos de los Andes de Perú o la costa oeste de Ecuador (Prado, 2000).

Las comunidades de plantas de esta nueva unidad son únicas en su composición natural y florística, cuando se las compara con otras áreas florísticas del continente mediante clasificaciones fitosociológicas y análisis numéricos, así mismo esta región está caracterizada por un considerable número de plantas endémicas a nivel genérico y específico (Prado, 2000). Se trata de un bosque xerófilo subtropical dominado por *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho blanco*, y formado por ambientes de bosques ribereños, palmares, sabanas, estepas arbustivas halófilas, estepas cubiertas de hierba y humedales (Cabrera 1976).

Los bosques chaqueños se encuentran en el límite de sus posibilidades de existencia debido a la rigurosidad climática y en la actualidad se encuentran afectados en diferente grado debido a la intervención humana muchas veces inadecuada (Giménez & Moglia, 2003).

Las especies arbóreas que componen el bosque chaqueño semiárido poseen diferentes adaptaciones xeromórficas como se detalla en Roth & Giménez, (1997): madera usualmente dura, muy resistente, soportan la sequía y los suelos pobres, tienen un profundo sistema radical, en general no superan los 10 m de altura siendo esta forma biológica característica de regiones áridas y semiáridas, donde el crecimiento es reducido debido a largos periodos de sequía.

Los tallos son cortos, y a menudo retorcidos, posiblemente debido a la acción del viento, la forma de la copa generalmente es en abanico o sobrilla, como los árboles que crecen en sabanas abiertas ya que no sufren la falta de espacio, tallos y ramas espinescentes, la mayoría de las especies espinosas son leguminosas, DPA (diámetro a la

altura de 1.3m) es bajo (<70cm) ya que el crecimiento en espesor es reducido por el clima seco (anillos de crecimiento pequeño), hojas compuestas (Roth & Giménez, 1997).

La mayoría de los árboles son deciduos, la floración ocurre generalmente durante la primavera (septiembre a noviembre) fructifican en el comienzo de la estación lluviosa y las semillas germinan después de las lluvias cuando el suelo tiene suficiente humedad; el medio de dispersión es variado, aunque proporcionalmente pocas especies son dispersadas por animales, las dos especies más importantes del dosel arbóreo *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho blanco* son dispersadas por el viento (Roth & Giménez, 1997).

En las regiones de interfluvio se desarrollan bosques de *Aspidosperma quebracho-blanco* junto a especies de los géneros *Lycium sp.*, *Schinopsis sp.*, *Larrea sp.* y *Prosopis sp* en las porciones elevadas del terreno, y vegetación halófila en las depresiones (Red Agroforestal, 1999).

En el sitio de estudio la vegetación del cauce del río Mailín muestra una alternancia de bosquesillos de quebracho colorado, algarrobo, mistol, tala, y jumeales de jume blanco y colorado con cardón, tal como lo describe el informe del Programa para el estudio integral del río Dulce (1979).

Los jumeales corresponden a una comunidad de leñosas halófilas compuesta principalmente por *Allenrolfea vaginata* y otras quenopodiáceas, *Prosopis ruscifolia* y la cactácea *Stetsonia coryne*. Predominan sobre la antigua llanura aluvial del río Mailín y alternan con algunos sectores donde las especies arbóreas cobran mayor importancia en la estructura de la vegetación formando un bosque xerófilo (Fig. 9).

Figura 9. Vista aérea panorámica de la vegetación del sitio de estudio capturada desde un multicóptero con cámara GOPRO 3 black plus.

3.1.5. Ocupación del territorio

En el sitio de estudio habitan alrededor de 33 familias y aproximadamente 135 personas. La propiedad de la tierra (aproximadamente 2000has.) pertenece a la Asociación Civil ADOBE, cuyo objetivo es preservar el bosque nativo evitando su depredación irracional, la caza furtiva, mediante acciones de recuperación como la clausura de sectores de bosque para permitir su regeneración natural y la creación de una reserva forestal destinada al ecoturismo (ADOBE, 2015).

La localidad de Quimili Paso cuenta con una comisión y centro vecinal, una unidad de primeros auxilios, un vivero forestal de nativas y cactáceas, una huerta comunitaria. Se realiza la cría de cabras en mayor medida (50%) y aves de granja, ganado ovino y vacuno en menor medida. Una gran parte del ganado se cría la mayor parte del año en zona de bañados del Río Saladillo, fuera del paraje a 15km.

La superficie destinada a agricultura es muy limitada (7 has) con cultivos de zapallo y maíz. La principal limitante para el desarrollo de la población local es el acceso al agua

potable, la cual es transportada desde el río Saladillo (brazo del río Dulce) ubicado a 13 km hacia el oeste. El agua subterránea no es apta debido a la gran cantidad de sales. El agua de lluvia se utiliza en un 30%. Cerca del 50% de la población no potabiliza el agua.

La fuente de energía para los diferentes usos domésticos es la leña. La población extrae diferentes productos del bosque: postes para la construcción de potreros y casas, madera para artesanías, frutos del monte, hiervas medicinales, y acopio de forraje. También se realiza la producción de miel. La gran cantidad de ganado mayor y menor en el monte es un factor que contribuye a la degradación del monte por el pisoteo y ramoneo de las especies principales (densidad es de aproximadamente 1.25 cab/ha.).

La comunidad, en su mayoría, cuenta con subsidios otorgados por el gobierno, además de la cría de animales domésticos (vacas, cabras, gallinas, cerdos, etc.) y venta de productos artesanales, todas ellas, actividades productivas de subsistencia.

3.2. Metodología

La comunidad de leñosas objeto de estudio es un arbustal halófito compuesto principalmente por *Allenrolfea vaginata*, que se desarrolla en la antigua llanura aluvial del río Mailín. Es un arbusto erecto que en el sitio de estudio mide en promedio 1.5 m (0.4-3 m de alto), con una cobertura de copa promedio de 1.5 m² (0.2- 3.5 m²) y un dap a la base promedio de 12,5 cm (datos personales no publicados). Esta especie suele formar matas o parches (Pire & Lewis, 2005). En la tesis se definen las siguientes terminologías:

- Montículo: acumulación de tierra. Puede estar vegetado o no, tener bordes suaves o abruptos.
- Mata: cobertura vegetal de una especie de crecimiento arbustivo, ramificado desde la base.
- Parche o unidad homogénea de hábitat para leñosas: superficie continua de suelo con predominancia de cobertura vegetal superior (leñosa arbustiva, gramínea, crasa, cactácea y otras evidencias de vida o formación de suelo (costra) formado por varias matas de diferentes especies o de una misma especie. Posee un límite marcado generalmente por bordes que puede ser suaves o abruptos. Los parches pueden ser simples (una mata sola con otras especies) o compuestos (varias matas de la misma o diferentes especies). Es una unidad de hábitat disponible para las especies leñosas.

- Límites del parche: está definido por los bordes marcados físicamente con corte notorio en el terreno, o borde marcado con costra biológica.

- Criterios para definir un parche o mínima unidad funcional de hábitat para la vegetación leñosa: 2 o más especies, bordes definidos suaves o abruptos, elevación de terreno o formación de montículo, superficie de suelo continuo y homogéneo. Bordes abruptos indican mayor posibilidad de aislamiento del parche vegetado y de los individuos presentantes, menor viabilidad, puede ser signo de pérdida de suelo por erosión, mayor cantidad de bordes abruptos indicaría mayor degradación o acción de factores externos, mayor fragmentación.

- Interespacio: espacio que rodea a un parche, con posibilidades de ser colonizado, generalmente sin o con muy escasa cobertura vegetal vascular, donde predomina la cobertura de suelo desnudo.

Para la clasificación de la vegetación se consideraron criterios fisonómicos y estructurales según las clasificaciones de Raunkiaer modificadas según Ragonese (1951) y de Dansereau 1957.

La denominación de las especies se realizó siguiendo el Catálogo de las Plantas Vasculares de Flora de la República Argentina (<http://www.floraargentina.edu.ar/>), consulta a expertos del Museo Botánico Córdoba y la descripción de especies citadas en Ragonese (1951).

Las variables consideradas para la vegetación fueron:

- Abundancia: conteo de todos los individuos leñosos mayores a 20cm por especie por parcela, subcuadrado o por superficie de parche.

- Índice de riqueza específica (Moreno, 2001): número de especies leñosas registradas por parcela, subcuadrado o superficie del parche.

- Índice de diversidad de Shannon-Wiener según Mostacedo & Fredericksen (2000) y Moreno (2001).

- Densidad de individuos: número de individuos/área de parche por subcuadrado.

- Densidad de especies: número de especies por superficie de parche vegetado por subcuadrado de muestreo.

- Composición relativa de especies o índice de diversidad Beta: grado de cambio en la composición de especies por subcuadrado. Coeficiente de similitud de Jaccard para datos cualitativos (presencia-ausencia) (Moreno, 2001).

Los parámetros edáficos utilizados fueron salinidad y reacción del suelo de los primeros 50cm considerando esta profundidad como el espacio de mayor concentración de raíces dadas las condiciones climáticas y de relieve de la región.

Por otro lado la presencia de una capa freática salina relativamente profunda (4-8 metros) posee poca influencia en la salinización superficial del suelo.

Para detectar gradientes dentro del perfil del suelo, en todos los casos, los muestreos se realizaron considerando dos profundidades: 0-20cm y 20-50cm.

Para la caracterización de la salinidad, se determinó la conductividad eléctrica (CE (dS/m)), por el método rápido en suspensión suelo: agua de 1:2.5 citado en Lorenz (2005).

La CE se registró a una temperatura de referencia de 25° C, mediante un conductímetro con temperatura y compensación automática. Dada la dilución de la solución de suelo en la suspensión, la CE medida en la suspensión, se corrigió según la siguiente fórmula (CEc) usando el volumen de agua en capacidad de campo (CC) como referencia, estimado en función de la textura y densidad aparente según los valores citados en Lorenz (2004), considerando para estos suelos una textura franco limosa y una densidad aparente baja, el factor de conversión usado fue de 0.39. Los análisis estadísticos se realizaron con los datos de CE corregidos.

La fórmula de corrección de la conductividad eléctrica (CEc) estimada en capacidad de campo es la siguiente:

$$\hat{C}^{E_{cc}} = \frac{CE_{2.5} \cdot rel(ag:suelo) \cdot D_{ap}}{CC}$$

$\hat{C}^{E_{cc}}$: conductividad eléctrica estimada para la solución del suelo a capacidad de campo (dS•m-1)

CE2.5: conductividad eléctrica en el extracto 1:2.5 (dS•m-1)

rel (ag:suelo): relación agua: suelo (cm³•g-1)

Dap: densidad aparente del suelo (g•cm-3)

CC: capacidad de campo.

Para determinar la reacción del suelo, se midió el pH en agua para cada muestra. Para la descripción del suelo se siguió la clasificación de World referente Base for Soil Resources 2006, first update, FAO (IUSS WRB 2007).

Se empleó el software Past versión 2.17c para la determinación de los índices de diversidad y riqueza. En los análisis estadísticos generales se empleó el software InfoStat Profesional 2012. Para los análisis espaciales se utilizaron: SADIE Shell 1.22; Na_Shell; Surfer 8.Ink; "R" 2.15.2, GRASS 7.0 bajo Linux. Para los análisis multivariados se utilizó CANOCO (Lepš & Šmilauer, 2003).

3.2.1. Descripción y comparación de las características de la vegetación halófila en diferentes condiciones de hábitat

Se definieron diferentes condiciones de hábitat para la vegetación leñosa en base a mapas geomorfológicos de la zona de estudio (carta CFI escala 1: 2.000.000: Programa para el estudio integral del río Dulce, 1979), mapas de clasificación de la vegetación (Nodo Regional Parque Chaqueño, no publicado, ver Anexo 3 Fotos), a la fotointerpretación realizada sobre imágenes aéreas (GoogleEarth, 2/2012) y a recorridos de campo, abarcando la mayor variabilidad de condiciones en el sitio de estudio.

Los hábitats delimitados fueron 4 (cuatro): cauce del río, antigua llanura de inundación, planicie estabilizada, y planicie inundable (Fig 10).

Figura 10. Mapa con la ubicación de las unidades de hábitat identificadas.

En cada tipo de hábitat se realizó el muestreo de la vegetación en parcelas rectangulares de diferentes tamaños (4m x 50m, 10m x 50m y 10m x 100m) dependiendo de la unidad muestreada, y se distribuyeron según las posibilidades de acceso al terreno y considerando los sectores menos perturbados de cada unidad, alejados en lo posible de las vecindades de las casas.

El tamaño y forma de las parcelas es el sugerido para estudios de biodiversidad de leñosas e inventarios forestales (Ragonese, 1951; Giménez *et al*, 2011).

En cada parcela se censaron todos los individuos arbustivos y arbóreos identificando la especie. Para las especies arbóreas se consideraron los individuos con dap > 10cm. Se recolectó material de herbario para su posterior identificación. Se registró además la presencia de todas las especies que se encontraron durante los recorridos aunque no pertenecían a la parcela.

El muestreo de la vegetación del cauce, al ser una estructura lineal del paisaje, se realizó a lo largo del mismo, en 10 parcelas de 10m x 100m, distantes 500m una de otra, sobre la línea central del antiguo curso de agua siguiendo su pendiente natural. El muestreo

se realizó en los meses de marzo y mayo del 2012. La superficie total muestreada fue de 1 ha.

En la antigua llanura de inundación se colocaron 3 parcelas de 4m x 50m. El muestreo se realizó en marzo del 2014. La superficie total muestreada fue de 0.06has.

En la planicie estabilizada se colocaron 2 parcelas de 4m x 50m y 1 de 10m x 50m. El muestreo se realizó en marzo 2014 y abril del 2013. La superficie total muestreada fue de 0.09has.

En la planicie inundable se realizó el muestreo en 2 parcelas de 4m x 50m y 1 de 10m x 50m, en junio del 2010 y 2011 y marzo del 2014. La superficie total muestreada fue de 0.09 has.

Para comparar estadísticamente la respuesta de comunidad de leñosas halófilas en diferentes condiciones de hábitat se compararon los índices de riqueza, diversidad y composición de especies entre los 4 hábitats.

Los datos de abundancia se llevaron a densidad expresada en número de individuos/100 m², para comprarlos entre hábitats. Con los datos de individuos por especie se calculó la curva rango-abundancia, se estimó el número de especies con los índices, Chao 1, Chao 2 y ACE, con el software EstimateS 9.1.0.

Para explicar la distribución de las especies por tipo de hábitat se realizó un Análisis de Correspondencias con el software CANOCO. Para detectar posibles agrupaciones entre especies se realizó un análisis cluster con el software Past v 2.17 c.

Para caracterizar la salinidad del suelo de cada tipo de hábitat se realizó un muestreo de suelo a lo largo de una transecta en sentido transversal al cauce.

Se tomaron muestras en 10 puntos, separados 200m aproximadamente uno de otro.

En cada punto se extrajeron tres barrenadas al azar para formar una muestra compuesta por profundidad.

La toma de las muestras se realizó en períodos alejados de las lluvias para captar el estado del suelo con mayor concentración de sales, siendo este el periodo más crítico para la vegetación. Los meses de muestreo (septiembre 2012 y mayo 2013), coincidieron con un periodo de sequía, que según el Índice de Sequía de Palmer (PDI) en la zona de estudio fue una sequía severa para septiembre del 2012 (PDI: -2 a -3- CREAN, 2015) y sequía extrema para mayo del 2013 (PDI: -3.00 o inferior- CREAN, 2015).

Para determinar diferencias entre hábitats para las variables de diversidad, riqueza y salinidad se realizó un ANOVA con el software InfoStat v 2014.

3.2.2. Determinación del patrón espacial de las leñosas halófilas y de la salinidad del suelo y de la correlación entre ambos patrones

3.2.2.1 Diseño del muestreo de vegetación y suelo

Para describir el patrón espacial de las leñosas halófilas y de la salinidad del suelo se diseñó un muestreo basado en unidades discretas (Maestre, Escudero & Bonet, 2008). Se planificó un estudio comparativo de los patrones espaciales en dos condiciones de hábitat: la llanura con un arbustal halófilo y la planicie estabilizada con un bosque xerófilo. Se consideró el bosque como un estadio de sucesión más avanzado. Se estableció en cada hábitat un cuadrado de 50m x 50m subdividido en unidades de muestreo contiguas (Fig. 11).

A **Figura 11.** Ubicación de los cuadrados de muestreo. A: arbustal halófilo. B: llanura aluvial del río Mailín. C: bosque xerófilo

El tamaño de grano de muestreo, que corresponde al tamaño del subcuadrado, fue de 10m x 10m en el arbustal halófilo y de 5m x 5m en el bosque xerófilo, debido a la mayor densidad de individuos (Fig. 12).

Figura 12. Cuadrado y subcuadrados de muestreo en el arbustal halófilo.

El muestreo en unidades contiguas permite una descripción más fina del patrón espacial debido a que no se pierde información por los espacios no muestreados, aunque esto no garantiza que los datos sean representativos de todo proceso ecológico en estudio, (población de inferencia en términos de las estadísticas paramétricas), sino más bien de la representación espacial de la extensión del proceso (Fortin & Dale 2005).

La elección del tamaño del grano de muestreo se basó en las dimensiones promedio medidas para la especie leñosa halófila dominante del área de estudio, *Allenrolfea vaginata*

La delimitación del cuadrado en campo se realizó con brújula, cinta métrica de 100m, y GPS y estacas que sirvieron de guía para la toma de datos. Se ubicó el cuadrado en sentido paralelo a la dirección del cauce (Fig.11). El muestreo de suelo y vegetación se realizó en septiembre del 2012 en el arbustal halófilo, y en mayo del 2013 en el bosque.

Para cada subcuadrado se registró su coordenada cartesiana (x, y) y se cuantificaron las variables de interés.

El muestreo en el arbustal se complementó con fotografías aéreas tomadas sobre el cuadrado desde una aeronave no tripulada multicóptero con cámara GOPRO 3 black plus a una altura máxima de 80 metros.

Dichas imágenes se corrigieron según parámetros de la lente con el software fotográfico Adobe Photoshop Lightroom 6, y se procesaron y geo referenciaron con la ayuda del software GRASS GIS 7.0. Las imágenes se clasificaron mediante los módulos *i.cluster*, *i.segment* y *r.mode*, de GRASS GIS 7.0, y mediante diferentes procedimientos, detallados en el Anexo 1, se obtuvo el mapa de cobertura de parches. Para cada parche se determinó el área (m²) y las coordenadas espaciales del centro de los mismos (m²).

El muestreo de suelo el arbustal se realizó en dos estratos: suelo debajo de la cubierta vegetal leñosa o parches (p) y suelo desnudo o entre parches (sd). Para cada estrato se tomaron muestras compuestas en dos profundidades 0-20cm, y 20-50cm. En total se analizaron 100 muestras de suelo (25 subcuadrados x 2 profundidades x 2 estratos).

Para determinar la variación en micro-escala de la salinidad del suelo y su estructura espacial se realizó un diseño destinado a aplicar técnicas geoestadísticas y el mapeo detallado de la salinidad del suelo. Se realizó un muestreo fino del suelo de los primeros 20cm solamente, en 4 parches de tamaño representativo del promedio de parches.

El diseño de muestreo (Fig. 13) fue sobre dos ejes perpendiculares dispuestos en sentido norte-sur (eje y) y este-oeste (eje x). La toma de muestra fue compuesta y equidistante cada 10cm y 20 cm. El detalle del diseño de muestreo se encuentra en el Anexo 2. En total se analizaron 170 muestras.

En el bosque el muestreo de suelo se realizó cada 5 metros. En cada punto se tomaron muestras compuestas en dos profundidades 0-20cm, y 20-50cm y registró el tipo de cubierta vegetal. En total se analizaron 220 muestras. Este diseño fue destinado a análisis geoestadísticos y al mapeo de la salinidad del suelo del bosque.

Figura 13. A: Imagen del área de muestreo en el arbustal halófilo: estructura de parches y suelo desnudo. B: muestreo a nivel de micro-hábitat dentro de un parche.

3.2.2.2. Análisis estadísticos

Para determinar si existen diferencias en la salinidad del suelo del arbustal entre los estratos (suelo desnudo y parche) y profundidades (0-20cm y 20-50 cm) se realizó un modelo mixto de dos factores (estrato y profundidad) contemplando la dependencia espacial de los datos originada por la *no aleatorización* de los niveles del factor profundidad. Se contempló esta dependencia mediante un modelo de correlación espacial exponencial para la CE. Para evaluar la validez de los supuestos del modelo (normalidad y homogeneidad de varianza de los residuos) se realizaron gráficos diagnósticos. Se empleó el software Infostat (versión 2012).

$$\gamma = \mu + \tau + \epsilon + \tau * \epsilon + \varepsilon$$

μ : media CE / pH

τ : estrato (parche y SD)

ϵ : profundidad (20 y 50)

$\tau * \epsilon$: interacción

ε : error

Repetición: 50 parches y 25 puntos suelo desnudo

Para estimar un valor global de la salinidad del suelo del arbustal por estrato (SD y parche) se calculó la media ponderada de la CE por la profundidad del horizonte (0-20cm; 20-50cm) según la fórmula: valor ponderado= ((valor_{0-20cm}x2) + (valor_{20-50cm}x3))/5). Para los valores ponderados de CE se emplearon los resultados de las medias ajustadas según el

modelo mixto utilizado y en el caso del pH, los valores ponderados se tomaron del promedio de los puntos medidos.

Para determinar el nivel de salinidad del suelo que permite la presencia de vegetación se realizó una regresión logística con los valores de C_{Ec} a 20cm del suelo de los parches y del suelo desnudo. Se consideró como éxito (1) la presencia de parches, y como fracaso (0) la ausencia de los mismos (Infostat y paquete glm de R). La aplicación del modelo de regresión logística se utilizó para estudiar en qué medida la probabilidad de ocurrencia de un parche se modifica por la CE.

En el análisis de la CE a escala de micro-hábitat se aplicó un modelo mixto para los 4 parches con el objetivo de determinar diferencias en la CE₂₀ entre parches. Para ello se realizó un diseño experimental de dos factores y dependencia espacial contemplando la dependencia espacial generada por el muestreo equidistante y la heterogeneidad de varianzas si fuera necesario. Como tratamiento se colocó solamente el parche, como repeticiones las dos direcciones, y como factor que genera la dependencia espacial la distancia en las que se tomaron las muestras tomando como criterio de agrupamiento la variable tratamiento por repetición que identifica a las unidades experimentales sobre las que se midieron las distancias

Para describir los patrones espaciales de la distribución de leñosas y de la salinidad del suelo se emplearon 4 técnicas de análisis espacial que se describen en el cuadro 1 (Fortin & Dale, 2005; Zuur, Ieno & Smith, 2007; Maestre, Escudero & Bonet, 2008; Borcard, Gillet & Legendre, 2011):

Cuadro 1. Descripción de los análisis espaciales realizados.

Características		Método							
		Análisis espacial por índices de distancia SADIE		Índice y correlograma Moran's I		Geoestadística-Semi variogramas		Test y Correlograma de Mantel	
Software		-Software SADIEShell v 2.0 (© 2008 Kelvin F. Conrad; disponible en: < http://home.cogeco.ca/~sadiespatial/SADIEShell.html >). -Software Na_Shell -Interpolación lineal con el software Surfer v 8.01 (Surface Mapping System© 1993-2002, Golden Software, Inc).		R 2.15.2 Paquete "ape" Comando Moran I.		R 2.15.2 en conexión con GRASS 7.0 bajo Linux Paquete <i>gstat</i> Comando variogram		R" 2.15.2 Paquete vegan y vegdist	
Objetivo		Detectar y mapear: -patrones espaciales globales y locales de la salinidad y la distribución de leñosas halófitas individualmente -co-variación espacial (asociaciones) global y local entre ambas variables tomadas en las mismas coordenadas		Determinar si la salinidad y distribución de las especies tienen autocorrelación (dependencia espacial inherente o por procesos endógenos).		-Describir la estructura espacial de la salinidad en pequeña y micro escala; y de la vegetación en pequeña escala. -Mapear la salinidad y la distribución de la vegetación		Determinar la correlación entre salinidad y distribución de especies.	
Variable	Suelo	Arbustal: -CE20sd -CE20p -CE50sd	Bosque: -CE20 -CE50 -pH20	Arbustal: -CE20sd -CE20p -CE50sd	Bosque: -CE20 -CE50	Arbustal: -CE20sd -CE20p -CE50sd	Bosque: -CE20 -CE50 -pH20	Matriz de distancia euclídea para la salinidad	

		-CE50p -pH20sd -pH20p -pH50sd -pH50p	-pH50	-CE50p		-CE50p -pH20sd -pH20p -pH50sd -pH50p	-pH50	
	Vegetación halófila	-Densidad de individuos (número de individuos/ superficie del parche por subcuadrado) -Densidad de especies (número de especies / superficie del parche de cada subcuadrado) -Índice de Shannon-Wiener por subcuadrado -Índice Beta de Jaccard por subcuadrado -Tamaño de parche		-Tamaño de parche -Densidad de individuos		-Índice de Shannon-Wiener por subcuadrado.		Matriz de composición de especies según método de Jaccard.(con abundancia) Matriz de distancia euclídea para tamaño de parche
	Espaciales	-Coordenadas del centroide del subcuadrado -Coordenadas del centroide del parche		-Coordenadas del centroide del subcuadrado -Coordenadas del centroide del parche		-Coordenadas del centroide del subcuadrado		-Matriz de distancia euclídea para las coordenadas del centroide del subcuadrado
Productos	Índices Índice de agregación I_a y probabilidad p agregado, $I_a > 1$, aleatorio $I_a = 1$ regular $I_a < 1$ Índice de agrupación local (v)		9 correlogramas e índices de Moran		Arbustal: 8 semivariogramas medios y direccionados para los valores de CE y pH por estrato (sd y parche) y profundidad (0-20cm y 20-50cm) por subcuadrado		Arbustal: Correlograma entre tamaño de parche y salinidad Correlograma entre composición de especies y salinidad Bosque:	

	<p>Mapas</p> <p>Arbustal:</p> <ul style="list-style-type: none"> -8 mapas de suelo. -5 mapas de vegetación -1 mapa de covariación entre 1 variable de suelo y 1 de vegetación significativas y que muestren fuerte agregación <p>Bosque:</p> <ul style="list-style-type: none"> -4 mapas de suelo -4 mapas de vegetación -1 mapa de covariación 		<p>4 mapas para salinidad originados por el método <i>Kriging</i></p> <p>2 mapas de CE20sd y CE50sd y cobertura de parches.</p> <p>4 semivariogramas medios y direccionados en microescala (sobre 4 parches)</p> <p>1 mapa de la CE20 sobre el parche</p> <p>Bosque:</p> <p>4 semivariogramas para CE20 y CE50, pH20 y pH50</p> <p>1 semivariograma para diversidad de especies (índice Shannon-Wiener)</p> <p>1 mapa para diversidad de especies (índice Shannon-Wiener)</p> <p>2 mapas de salinidad originados por el método <i>Kriging</i></p>	<p>Correlograma entre composición de especies y salinidad</p>
--	---	--	---	---

CE20sd y CE20p: CE en la profundidad 0-20cm en suelo desnudo (sd) y parche (p)

CE50sd y CE50p: CE en la profundidad 20-50cm en suelo desnudo (sd) y parche (p)

pH20sd y pH20p: pH en la profundidad 0-20cm en suelo desnudo (sd) y parche (p)

pH50sd y pH50p: pH en la profundidad 0-20cm en suelo desnudo (sd) y parche (p)

2.2.3 Determinación de la estructura, diversidad, y composición de especies

Se empleó el mismo cuadrado de muestreo del arbustal.

1. Para caracterizar la estructura de la vegetación en el arbustal se midieron 55 parches al azar. El muestreo se realizó en abril del 2013. En cada uno de los 55 parches se estimaron las siguientes variables según biotipo leñoso, hierba y suculenta:

- Cobertura por biotipo, para determinar el biotipo dominante
- Altura de las especies, para determinar estratos
- Frecuencia por especie, para determinar y el índice de valor de importancia ecológica por especie (IVI= Altura % + Cobertura % + Frecuencia %).
- Diámetro mayor y menor del parche, para determinar el área del hábitat o parche. La medida fue obtenida con distanciómetro.
- Relación entre riqueza y tamaño de parche.
- Proporción de especies por biotipo.

La cobertura y altura se midieron según las escalas que se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Escalas de medición de coberturas y alturas por biotipo.

Escala de cobertura (Braun Blanquet 1932)		
+	Especie rara	1 o 2 individuos
1	Especie presente	Abundantes pero escasa cobertura
2	Especie poco abundante	5-25% cobertura
3	Especie abundante	25-50%
4	Especie muy abundante	50-75%
5	Especie dominante	>75%
Escala de alturas por biotipo		
Árbol	alto	>12
	medio	8 a 12
	bajo	2 a 8
Arbusto	alto	>2

	medio	0.50 a 2
	bajo	0.15 a 0.50
Hierba y suculenta	alto	> 2m
	Medio	0.5-2m
	Bajo	<0.5m

2. Para caracterizar la diversidad y composición de especies leñosas por unidad de hábitat o parche se contabilizó el número de individuos por especie en 83 parches, se consideró para el estudio los parches mayores a 0.70m². El muestreo se realizó en septiembre del 2012. Se realizaron los siguientes cálculos para caracterizar la diversidad:

- Curva de rarefacción, curva rango-abundancia. Para describir la distribución de las especies del arbustal halófito se realizó la curva rango-abundancia y la curva de acumulación de especie con el software EstimateS. Para obtener el número esperado de especies según el muestreo realizado se calcularon los índices Chao 2 y Chao 1, y el ACE, teniendo en cuenta el tipo de muestra y los valores de abundancia.
- Promedio de especies por parche

3. Para determinar los factores que explican la composición de especies se utilizaron técnicas de ordenación con matriz de hábitat y matriz de composición. RDA o APC o regresión múltiple: Relación por parcela de 10*10: 25 parcelas con valores de hábitat y de composición de especies. Para evaluar los factores que explican la composición y diversidad de especies de la comunidad, se realizó un RDA considerando como variables dependientes: abundancias de las especies; y variables relacionadas al hábitat: CEC20cm, CEC50cm, pH20cm, tamaño del parche, densidad de individuos por parche, abundancia de la especie dominante. Se utilizó el software CANOCO para Windows v.4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002). Para decidir si aplicar un análisis de ordenación de respuesta unimodal (Análisis de Correspondencias Canónicas CCA) o lineal (Análisis de Redundancias DRA) se realizó un análisis de ordenación sin tendencia (DCCA) tal como lo propone Lepš & Šmilauer (2003). El DCCA realizado indicó que se debe aplicar un RDA.

- Abundancia por parcela
- valor real de riqueza por parcela
- Shannon por parcela

- CE del parche promedio por parcela
- Superficie de parche total real por parcela
- Abundancia de jume por parcela

Relación: riqueza o el enriquecimiento de la comunidad está relacionada a la superficie vegetada o superficie de parche--más riqueza mayor superficie con cobertura vegetal más riqueza menor CE

Relación riqueza y abundancia de la especie dominante (*Allenrolfea vaginata*): Para responder la pregunta de si la diversidad / composición de especies depende de la presencia de una especie nodriza y si la especie dominante de la comunidad posee este rol, lo cual estaría indicando la existencia de posibles asociaciones de facilitación entre las especies. Por lo cual se realizó una regresión múltiple entre la riqueza de especies, el tamaño de los parches y la abundancia de esta especie dominante, para evaluar su efecto sobre la riqueza de especies controlando el efecto del tamaño del parche.

También se realizó el RDA incorporando las coordenadas espaciales como covariable.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Clasificación de la vegetación por tipo de hábitat

Se relevaron 38 especies leñosas (13 árboles y 25 arbustos) en el sitio de estudio (ver Anexo 3- fotografías). El número de especies relevado se aproximó a la estimación del número medio de especies leñosas para el sitio de estudio según los índices ACE, Chao 1 y Chao 2 (Tabla 2 y Fig. 14).

Tabla 2. Índices de estimación del número de especies esperadas.

Índices	Mean	SD	95% CI Lower Bound	95% CI Upper Bound
ACE	38,48	((runs) 0)	-	-
Chao 1	38,17	0,54	38,01	41,53
Chao 2	40,96	3,49	38,48	56,43

Software: EstimateS (Version 9.1.0), Copyright R. K. Colwell.

<http://purl.oclc.org/estimates>

Figura 14. Curva de acumulación de especies por parcela de muestreo.

Las familias con mayor número de especies leñosas fueron Fabaceae (13 especies) y Solanaceae (6 especies). Coirini, Karlin, & Reati, (2010) encontraron una riqueza total de especies vegetales para salinas del chaco árido de 250 especies en 50 familias, destacándose Fabaceae y Cactaceae. La densidad de individuos de cada especie y el listado de especies relevadas por hábitat se muestra en el Cuadro 2.

Las especies presentes que no fueron contabilizadas en las parcelas de muestreo fueron: *Alternanthera nodífera*, (Amaranthaceae), *Schinus* sp. (Anacardiaceae), *Sapium haemospermum* (Euforbiaceae), *Mimosa farinosa* (Fabaceae), *Prosopis torcuata* (Fabaceae), *Talinum paniculatum* (Portulacaceae), *Atriplex* sp (Quenopodiaceae), *Heterostachys ritteriana* (Quenopodiaceae), *Suaeda divaricata* (Quenopodiaceae), *Condalia microphylla* (Ranunculaceae), *Jodina rhombifolia* (Santalaceae), *Castella coccinea* (Simaroubaceae), *Cestrum parqui* (Solanaceae).

La composición de especies es semejante a la citada para ambientes áridos salinos de la región (Karlin *et al*, 2012; Coirini *et al.*, 2010).

La halosere arbustiva que citan otros estudios para saladares (Ragonese, 1951) no fue observada, ya que no se identificó un gradiente continuo de salinidad. Aunque generalmente en los saladares dominan las especies de la familia Quenopodiaceae (Flowers, Hajibagheri, & Clipson, 1986), en el sitio de estudio estuvieron presentes *Atriplex* sp, *Heterostachys ritteriana*, *Suaeda divaricata* pero sólo *Allenrolfea vaginata* fue dominante. Esto puede

deberse al consumo del ganado, que deja solo las menos palatables o a que requieren condiciones de hábitat muy particulares que las restringe solo a determinadas zonas (Coirini, Karlin, & Reati, 2010).

Cuadro 2. Listado de especies leñosas relevadas por hábitat.

Familia	Nombre científico	Nombre común	Biotipo	Planicie inundable	Llanura	Cauce	Planicie estabilizada	Densidad total (N ind/100m ²)
Verbenaceae	<i>Lippia salsa</i>	Hierva de ciervo	Arbusto	0	170	0	0	170
Fabaceae	<i>Prosopis reptans</i>	Pata de cata	Arbusto	0	79,5	0,04	0	79,54
Solanaceae	<i>Lycium athium</i>	Espina colorada	Arbusto	6,33	54,5	0,07	0,16	61,07
Celtidaceae	<i>Celtis pallida</i>	Talilla	Arbusto	17,53	9,16	4,87	26,9	58,47
Quenopodiaceae	<i>Allenrolfea vaginata</i>	Jume negro	Arbusto	6,23	32,16	1,04	0	39,44
Boraginaceae	<i>Cortesia cuneifolia</i>		Arbusto	6,33	17,66	0	0	24
Caparaceae	<i>Capparis atamisquea</i>	Atamisqui	Arbusto	4,5	0,83	1,07	15,5	21,90
Portulacaceae	<i>Grahamia bracteata</i>	Vinagrillo	Arbusto	2,5	18,66	0,05	0,33	21,55
Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i>	Monedita	Arbusto	6	0	0	11,06	17,06
Solanaceae	<i>Lycium americanum</i>	Ichil	Arbusto	0	14	0,2	0,33	14,53
Solanaceae	<i>Lycium ciliatum Miers</i>	Ichil	Arbusto	2	8,16	0,05	0	10,21
Asteraceae	<i>Cyclolepis genistoides</i>	Palo azul	Arbusto	3,5	0	0	3	6,5
Solanaceae	<i>Lycium tenuispinosum var. friesii</i>	Ichil	Arbusto	0	4,5	0,39	0,26	5,15
Anacardiaceae	<i>Schinopsis lorentzii</i>	Quebracho colorado	Árbol	0,7	0	0	3,46	4,16
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i>	Palo ángel	Arbusto	0,33	3,16	0,03	0,16	3,69
Portulacaceae	<i>Talinum polygaloides</i>		Arbusto	0	2,66	0	0	2,66
Fabaceae	<i>Acacia praecox</i>	Garabato negro	Árbol	1,83	0	0,09	0,5	2,42
Apocinaceae	<i>Vallesia glabra</i>	Ancoche	Arbusto	0,06	0	1,63	0	1,69
Fabaceae	<i>Prosopis sericantha</i>	Retama	Arbusto	0,66	0,83	0,01	0,06	1,57
Apocinaceae	<i>Aspidosperma quebracho- blanco</i>	Quebracho blanco	Árbol	0,5	0	0	1,06	1,56
Celastraceae	<i>Moya spinosa ex Maytenus spinosa</i>		Arbusto	0	0	0	1,4	1,4
Fabaceae	<i>Mimosa detinens</i>	Garabato blanco	Arbusto	0	0	0,05	1,33	1,38
Solanaceae	<i>Lycium boerhaviifolium ex Grabowskia duplicata</i>	Burro micuná	Arbusto	0,46	0	0	0,33	0,8
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i>	Algarrobo negro	Árbol	0,43	0	0,12	0,16	0,72
Fabaceae	<i>Prosopis ruscifolia</i>	Vinal	Árbol	0,4	0,16	0,15	0	0,71
Fabaceae	<i>Prosopis vinalillo</i>	Vinalillo	Árbol	0,46	0,16	0,07	0	0,70
Anacardiaceae	<i>Schinus bumelioides</i>		Arbusto	0	0	0	0,66	0,66
Ramnaceae	<i>Ziziphus mistol</i>	Mistol	Árbol	0,16	0	0,2	0,13	0,5

Fabaceae	<i>Cercidium praecox</i>	Brea	Árbol	0,4	0	0,02	0	0,42
Fabaceae	<i>Geoffroea decorticans</i>	Chañar	Árbol	0,13	0	0,2	0	0,33
Bignoniaceae	<i>Tabebuia nodosa</i>	Huiñaj	Árbol	0,23	0	0,09	0	0,32
Fabaceae	<i>Senna aphylla</i>	Pichana	Arbusto	0,16	0	0	0	0,16
Olacaceae	<i>Ximenia americana</i>	Pata	Arbusto	0	0,16	0	0	0,16
Celtidaceae	<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Tala blanca	Árbol	0	0	0,07	0	0,07
Fabaceae	<i>Prosopis kuntzei</i>	Itín	Árbol	0,06	0	0	0	0,06
Fabaceae	<i>Prosopis alba</i>	Algarrobo blanco	Árbol	0	0	0,02	0	0,02
Solanaceae	<i>Solanum argentinum</i>	Afata	Arbusto	0	0	0,02	0	0,02
Fabaceae	<i>Acacia aroma</i>	Tusca	Arbusto	0	0	0,01	0	0,01

En el Cuadro 3 se resumen las características analizadas por tipo de hábitat ordenados en dirección oeste (planicie inundable)- este (planicie estabilizada).

Cuadro 3. Resumen de las características analizadas para las especies leñosas por tipo de hábitat.

Hábitat	Planicie inundable Sistema de avenamiento impedido de la llanura aluvial del río Dulce (valle fluvial del río Dulce)	Antigua llanura aluvial del Río Mallín (valle fluvial del río Salado)	Antiguo cauce del río Mallín	Planicie estabilizada Paleoplanicie aluvial del Río Salado (valle fluvial del río Salado)
Características				
Densidad de individuos N°ind/100m ²	61.96	416.3	10.56	66.86
Densidad de especies Nsp/100m ²	0.83	0.56	0.25	0.63
Riqueza (S)	25	17	25	19
Shannon_H/100m ²	2,398	1,847	1,908	1,769
Dominance_D/100m ²	0,133	0,232	0,259	0,249
Equitability_J	0,5927	0,6519	0,6007	0,7451
CE ponderada mS/cm	Media: 21,95 DE: 11,58 CV: 52,72	Media: 40,9** DE: 25,21 CV: 61,65	Media: 8,54* DE: 9,06 CV: 106,09	Media: 3,01* DE: 2,05 CV: 68,2
CE mS/cm a 20cm	Media: 13,01 DE: 9,43 CV: 72,45	Media: 33,64* DE: 26,3 CV: 78,18	Media: 2,93* DE: 2,41 CV: 82,29	Media: 2,44* DE: 1,08 CV: 44,27
CE mS/cm a 50cm	Media: 27,92 DE: 13,01 CV: 46,6	Media: 45,74* DE: 24,83 CV: 54,28	Media: 12,29* DE: 13,5 CV: 109,91	Media: 3,4* DE: 2,72 CV: 80,12
pH 20cm	7.72	8.67**	7.6**	6.61**
pH 50cm	8.09	8.55*	7.8*	7.15*

** p=0.038, * p>0.05.

En el antiguo cauce del río Mailin la densidad de individuos y de especies fue menor que en los otros hábitats. La mayor densidad de individuos se observó en la antigua llanura aluvial, en tanto que la densidad de especies fue mayor en la planicie inundable. La combinación de ambos parámetros (riqueza y abundancia) en los índices diversidad indicó que el hábitat mas diverso (Shannon_H: 2.39) y con la menor dominancia (D: 0.13) fue la planicie inundable. Sin embargo en la planicie estabilizada la equitatividad (J: 0.7) fue más alta.

Las curvas rango-abundancia mostraron un patrón semejante entre los hábitats (Fig. 15). En las curvas se observó un bajo número de especies (< 5 especies) que presentaron la mayor abundancia de individuos. Si bien el cauce y la llanura inundable presentaron el mismo número de especies, en el cauce la abundancia fue menor (Fig. 15). La llanura presentó la menor riqueza de especies.

Figura 15. Distribución del número de individuos (en Log10) y de especies por hábitat.

Los valores de CE (mS/cm) variaron a lo largo de la transecta indicando suelos desde fuertemente salinos a muy ligeramente salinos según la clasificación del SSDS (1993) (Fig. 16 y 17).

El patrón de variación de la CE observado puede responder a cambios en el relieve, a la dinámica hidrológica y a la textura del suelo (Lorenz, 1995; Yang *et al.*, 2011; Marasas & Sogo 2011; Bui, 2013; Zhang *et al.*, 2014).

En la planicie inundable y en la llanura los valores de la CE ponderada por la profundidad indicaron un suelo fuertemente salino. Los elevados valores de CE pueden deberse a que los puntos ubicados sobre la planicie inundable (W) están sujetos a inundaciones provenientes desde los bañados del Río Dulce. En los suelos de las salinas grandes del chaco arido descriptos por Coirini, Karlin, & Reati (2010), se encontraron valores semejantes de CE asociados a suelos inundables y con menor espesor del horizonte superficial arenoso.

En la llanura ubicada en ambos márgenes del cauce, sobre una posición mas elevada que la planicie inundable, la salinidad toma valores mas elevados posiblemente debido a un cambio en la textura del suelo. Las características de la llanura se asemejan a las descriptas para el denominado *bajo bueno vegetado* de las salinas grandes (Coirini, Karlin, & Reati, 2010).

En los puntos asociados al cauce y su entorno, los valores de CE indicaron un suelo moderadamente salino, lo cual condice con texturas más gruesas.

Sobre la planicie que no recibe inundaciones (E) los valores de CE indicaron un suelo muy ligeramente salino con tenores esperados para los suelos del bosque chaqueño típico (Lorenz, 1995).

Figura 16. Conductividad eléctrica (CE) a lo largo de la transecta en dirección oeste (W)-este (E) en el sitio de estudio.

Figura 17. Box plot de los valores de CE ponderada (mS/cm) por hábitat.

En la planicie estabilizada no inundable el pH indicó un suelo neutro, mientras que en el resto de los hábitats fue alcalino. La llanura tuvo la mayor CE ponderada y pH mayor a 8.5, indicando alcalinidad fuerte (Arens & Etchevehere, 1966). Relaciones semejantes entre CE y pH se encontraron en otros suelos salinos (Coirini, Karlin, & Reati, 2010). La mayor alcalinidad es característica del suelo de la región e indica una regulación del pH por sales solubles neutras, favorable para las especies de clima semiárido (Lorenz, 1995; Coirini, Karlin, & Reati, 2010).

La CE en el perfil del suelo de los 4 hábitats tendió a ser mayor en profundidad, aunque las diferencias por profundidad no fueron significativas. La tendencia del suelo a ser entre ligero a moderadamente alcalino y a acumular sales en el perfil aumentando su concentración a partir del primer horizonte, es una característica debida a la aridez del clima (Lorenz, 1995).

La densidad total de arbustos fue de 544 ind/100m² y de árboles fue de 12 ind/100m². Las especies que presentaron mayor densidad total de individuos en el sitio de estudio (>30 ind/100m²) fueron los arbustos *Lippia salsa*, *Prosopis reptans*, *Lycium athium*, *Celtis pallida* y *Allenrolfea vaginata* (Fig. 18).

Figura 18. Distribución de las especies con mayor densidad total de individuos en el sitio de estudio. Los hábitats están ordenados en dirección oeste (W)-este (E).

La distribución de las especies más abundantes varió entre los hábitats (Fig. 19). *Celtis pallida* fue la especie más abundante en la planicie estabilizada seguida por *Capparis atamisquea*; en la planicie inundable, estuvo acompañada por *Lycium athium*; y en el cauce, fue seguida por *Vallesia glabra*. *Celtis pallida* es un arbusto típico del bosque chaqueño poco frecuentemente reportado en ambientes con exceso de sales (Cabrera, 1976).

Lippia salsa, *Prosopis reptans*, *Lycium athium* y *Allenrolfea vaginata* fueron las más abundantes de la llanura aluvial, donde los suelos fueron fuertemente salinos (CE=40 mS/cm). Estas cuatro especies poseen características halofíticas reconocidas en la literatura (Ragonese, 1951; Coirini, Karlin & Reati, 2010; Taleisnik & López Launestein, 2011).

Figura 19. Distribución de especies con mayor densidad de individuos por hábitat (densidad > 1 Ind/100m²).

El análisis de correspondencia para las leñosas arbustivas mostró dos grandes grupos de especies en relación a las parcelas de muestreo: las asociadas a los hábitats de cauce, planicie inundable y estabilizada, ubicadas a la derecha del diagrama de ordenación, con 12 especies; y las que mostraron una alta probabilidad de ocurrir en el hábitat de la antigua llanura aluvial, a la izquierda del gráfico, con 13 especies (Fig. 20).

Figura 20. Biplot de las especies arbustivas (triángulos) y las parcelas (círculos) de muestreo con los dos primeros ejes del análisis de correspondencia. Las parcelas 11, 12 y 13 corresponden a la antigua llanura aluvial. Los puntos ubicados en el extremo inferior derecho del diagrama corresponden a los hábitats planicie inundable, planicie estabilizada y cauce, su proximidad indica que son más similares en su composición de especies.

Las especies del primer grupo son frecuentes en el estrato arbustivo del bosque chaqueño (Cabrera, 1976).

Las especies que formaron parte de este grupo fueron citadas en ambientes salinos (Coirini, Karlin & Reati, 2010). Dentro del segundo grupo las especies que mostraron una baja probabilidad de ocurrir juntas o con menor proximidad según la distancia Chi cuadrado en el diagrama, fueron *Lippia salsa* y *Allenrolfea vaginata*, a pesar de que fueron las más abundantes se presentaron aisladas del resto.

Las especies arbóreas con mayor densidad total de individuos fueron *Schinopsis lorentzii*, *Acacia praecox*, y *Aspidosperma quebracho- blanco* (Fig. 21).

Figura 21. Distribución de la densidad de individuos por especie arbórea.

Schinopsis lorentzii y *Aspidosperma quebracho- blanco* presentaron la mayor densidad en la planicie no inundable o estabilizada, donde se registraron 5 especies arbóreas en total (Fig. 22).

En la llanura las únicas especies presentes fueron *Prosopis ruscifolia* y *Prosopis vinalillo*, ambas son consideradas tolerantes a la salinidad elevada (Meloni, Gulotta & Martínez, 2008). La planicie inundable y el cauce presentaron la mayor riqueza de especies, 11 y 10 especies, respectivamente. *Acacia praecox* fue la especie con mayor densidad en la planicie inundable, en tanto que en el cauce las más densas fueron *Ziziphus mistol* y *Geoffroea decorticans*. A pesar de que la riqueza en el cauce fue mayor en el cauce la densidad de individuos arbóreos fue más baja que en la planicie inundable.

Figura 22. Distribución de las especies arbóreas entre los hábitats ordenados en dirección oeste (W)-este (E).

El análisis de correspondencia para las leñosas arbóreas mostró que las dos especies principales del dosel del bosque chaqueño, los dos quebrachos, se separaron del resto de especies arbóreas que conforman los estratos mas bajos (Fig. 23). Los quebrachos presentaron una alta probabilidad de ocurrencia en las parcelas 13, 14 y 15 que corresponden al hábitat de llanura estabilizada. *Prosopis ruscifolia* se presentó mas aislada del resto y asociada a los hábitats de cauce y planicie inundable, como es frecuente para esta especie (Giménez & Moglia, 2003; Taleisnik, & López Launestein, 2011). Los resultados encontrados fueron los esperados para los ambientes típicos de bosque chaqueño (Ragonese & Castiglione, 1970).

Figura 23. Biplot de las especies arbóreas (triángulos) y las parcelas (círculos) de muestreo con los dos primeros ejes del análisis de correspondencia. Las parcelas 13, 14 y 15 corresponden a la planicie estabilizada.

La complementariedad de especies entre los hábitats continuos, según el índice de complementariedad (Moreno, 2001), fue del 65% entre la planicie inundable y la llanura, entre la llanura y el cauce fue del 55%, y entre el cauce y la planicie no inundable fue del 63%.

El coeficiente de similitud de Sørensen fue bajo: entre la planicie inundable y la llanura fue de 0.14, entre llanura y cauce fue de 0.04, y 0.18 entre el cauce y la planicie no inundable. En todos los casos el grado de disimilitud en la composición de especies entre

pares de hábitats fue mayor del 50%, por lo cual las especies se complementaron entre los hábitats aumentando la diversidad beta o heterogeneidad de especies.

Las diferencias en la diversidad beta sugieren que los hábitats ofrecen diferentes condiciones para las especies (Moreno, 2001). Los índices de diversidad alfa y beta medidos a lo largo de gradientes de salinidad en las salinas grandes del chaco árido mostraron una tendencia semejante a la encontrada (Coirini, Karlin & Reati, 2010). El índice de diversidad de Shannon tiende a disminuir con el aumento de la salinidad del suelo (Coirini, Karlin & Reati, 2010).

En base al estudio de la distribución de las especies leñosas entre hábitats, el índice de diversidad beta, la densidad de individuos, la riqueza de especies y a las características de las especies presentes (xerofíticas / halofíticas), se clasificó la vegetación del sitio en dos tipos de arbustal y de bosque.

Entre ambos arbustales la similitud de especies fue baja ($Sørensen = 0.04$). Entre los dos tipos de bosque la complementariedad fue del 53%, fueron medianamente similares en composición de especies, el índice de diversidad beta de Cody (1993) fue bajo (0.35). A pesar de las escasas diferencias en los índices de diversidad beta, la densidad y riqueza de especies halófilas fue el parámetro que permitió diferenciar los tipos de bosque (Fig. 24).

Figura 24. Densidad y riqueza de especies halófilas entre los hábitats de planicie inundable y no inundable.

- *Arbustal asociado al cauce propiamente dicho.* Arbustal xerófilo cerrado con árboles dispersos. El estrato arbóreo presentó una altura máxima entre 6 y 13m y árboles emergentes escasos y dispersos de *Ziziphus mistol*, *Geoffroea decorticans* y *Prosopis ruscifolia*. El estrato arbustivo fue dominante, denso, de 3m de altura donde *Celtis pallida* fue la más abundante. Las especies características fueron las típicas xerófilas del bosque chaqueño semiárido (Cabrera, 1976). El suelo fue moderadamente salino. Las especies típicas halófilas *Prosopis reptans*, *Lycium athium*, *Allenrolfea vaginata*, *Grahamia bracteata*, *Prosopis ruscifolia* y *Prosopis vinalillo* presentaron densidades menores a 1ind/100m².

- *Arbustal asociado a la llanura aluvial.* Arbustal halófilo disperso en grupos con cactáceas arborescentes dispersas. La vegetación fue baja (<2.5m altura), con importante superficie de suelo desnudo. Estrato arbóreo ausente, solo con la presencia de *Prosopis ruscifolia* y *Prosopis vinalillo* con densidades menores a 1ind/100m². Estratos sub arbustivo y herbáceo escasos. Las

especies más abundantes fueron las consideradas indicadoras de concentraciones salinas *Lippia salsa*, *Prosopis reptans*, *Lycium athium* y *Allenrolfea vaginata*. El suelo fue fuertemente salino.

- *Bosque de la planicie no inundable o estabilizada*. Bosque xerófilo abierto discontinuo. La altura media del dosel fue de entre 7 y 10 metros y del estrato arbustivo entre 2 y 3 metros. Las principales especies del dosel *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho- blanco* fueron las más densas. Las especies del estrato secundario de árboles fueron *Prosopis nigra*, *Ziziphus mistol* y *Acacia praecox*. En el estrato arbustivo, *Celtis pallida* fue la más densa acompañada por *Capparis atamisquea* y *Maytenus vitis-idaea*. *Cyclolepis genistoides* fue la halófila más densa (3 ind/100m²), seguida por *Lycium boerhaviifolium ex Grabowskia duplicata*, *Grahamia bracteata* y *Lycium athium* con densidades menores a 1 ind/100m². La salinidad del suelo fue baja.

- *Bosque de la planicie inundable*. Bosque xerófilo abierto discontinuo con alta densidad de halófilas. En el dosel (hasta 10 metros de altura) las especies más densas fueron *Schinopsis lorentzii*, *Aspidosperma quebracho- blanco* y en el estrato inferior de árboles fue *Acacia praecox* la más densa. Entre los arbustos *Celtis pallida* fue la más densa, seguida por las halófilas *Lycium athium*, *Cortesia cuneifolia*, y *Allenrolfea vaginata*. Otras halófilas presentes fueron *Grahamia bracteata*, *Cyclolepis genistoides*, *Lycium boerhaviifolium ex Grabowskia duplicata*, *Prosopis ruscifolia* y *Prosopis vinalillo*. El suelo fue fuertemente salino.

El análisis cluster con el grupo de especies arbustivas y arbóreas que presentaron mayor densidad en hábitats salinos mostró tres grupos, en el primero *Prosopis reptans* y *Lycium athium*, luego un segundo grupo más diverso con *Allenrolfea vaginata* y el resto de las especies, y por último *Lippia salsa* aislada sin formar asociaciones (Fig. 25). En *Lippia salsa* se observó el mismo patrón que en el análisis de correspondencia.

La agrupación de especies podría estar asociada a condiciones muy particulares dentro del hábitat salino, donde otros factores además de la salinidad del suelo estarían influyendo en la segregación de las especies (Grigore, Toma, & Boşcaiu, 2010). Coirini, Karlin & Reati (2010) observaron que determinadas especies preferían condiciones

particulares de suelo (textura) y microrelieve, y el número y composición de especies dependía de la cantidad de ambientes.

Las halófitas ocupan diferentes nichos en un ambiente salino y pueden ser indicadoras de condiciones microambientales particulares (Carretero, 2001; Coirini, Karlin & Reati, 2010).

Figura 25. Conglomerado de las especies leñosas en suelos fuertemente salinos.

4.2 Patrón espacial de las leñosas halófilas en el arbustal

El arbustal de la llanura presentó dos hábitats diferentes: parches vegetados y suelo entre parches. La superficie con cobertura vegetal para el área estudiada fue de 675.2 m² (27%) y la superficie de suelo entre parches fue de 1824.8 m² (Fig. 26). La cobertura de parches fue la encontrada en otros ambientes áridos y semiáridos, como en la patagonia (40%) (Rostagno, Del Valle & Videla, 1991), y en la vegetación mediterránea (17-30 %) (Bochet, Rubio & Poesen, 1999; Maestre & Cortina, 2002).

Figura 26. Cobertura de parches del arbustal halófilo.

El área mínima y máxima de parche fue de 0.77 m^2 y 82.3 m^2 respectivamente, y el tamaño promedio fue de 7.6 m^2 para un total de 89 parches detectados en el análisis de la imagen aérea. La distribución de los tamaños de parches mostró una mayor frecuencia de parches pequeños (Figura 27). El diámetro promedio (considerando el diámetro de un círculo) fue de 2.4 m (min: 0.24; max: 26).

La forma general que mostraron los parches fue circular irregular. En matorrales de *Allenrolfea vaginata* de suelos hidrohalmórficos descritos por Pire & Lewis (1994) los parches presentaron forma oval o semilunar y un mayor diámetro (15-70 metros).

Figura 27. Distribución de frecuencias de tamaños de parches en el arbustal halófilo.

El análisis de patrones espaciales globales y locales con el SADIE, permitió detectar patrones de agregación significativos para la abundancia absoluta de individuos por subcuadrado, y la densidad de individuos por área de parche (Tabla 3). Resultados semejantes se obtuvieron en una estepa semiárida del Mediterráneo donde el análisis SADIE permitió detectar patrones de agrupamiento en bandas en la distribución de la vegetación (Maestre & Cortina, 2002).

El área de parche por parcela solamente presentó agregación global. Las variables relacionadas a riqueza y diversidad (densidad de especies; índice de Shannon-Wiener) no presentaron patrones de agregación global ni local, por lo tanto no presentaron heterogeneidad espacial.

Tabla 3. Índices de agrupación global y local para densidad de individuos y área de parche.

Variable	I sub a	P sub a	Mean v_j	P (mean v_j)	Mean v_i	P (mean v_i)	Media de los datos originales
Densidad de individuos (número de individuos/ superficie del parche por subcuadrado)	1.517	0.0087	-1.344	0.0345	1.454	0.0101	31
Abundancia de individuos por subcuadrado	1.688	0.0005	-1.553	0.0034	1.389	0.0156	69
Área de parche por subcuadrado (m^2)	1.346	0.0382	-1.263	0.0695	1.215	0.0920	27
Densidad de especies (número de especies / superficie del parche de cada subcuadrado)	1.285	0.0590	-1.174	0.1299	1.012	0.0518	0.34
Riqueza de especies	1.094	0.2410	-1.077	0.2720	0.675	0.4009	6.9
Índice de Shannon-Wiener por subcuadrado	1.089	0.2591	-1.093	0.2355	1.085	0.2510	1.17

En la Figura 28 se muestra la interpolación realizada con los índices de agregación local (v) para la abundancia de individuos (A) y para el área de parche (B). La abundancia de individuos fue baja hacia el norte de la parcela y mayor hacia el sur-oeste; en tanto que el área de parche fue mayor hacia el noreste de la parcela y menor hacia el oeste.

Figura 28. Mapas del índice de agrupación (v) de la abundancia de individuos (A) y área de parche (B) para el arbustal halófilo. Leyenda: aéreas de color claro valores del índice v por encima de 1.5 y muestran manchas de agregación (delimitadas por un línea discontinua). Áreas oscuras indican valores de v por debajo de -1.5 y muestran claros de agregación (línea continua).

La estructura espacial de los parches, su tamaño y forma mostraron relación con el tipo de patrón denominado “punteado o leopardo” comúnmente encontrado en ambientes áridos y semiáridos (Montaña, 1992; Aguiar & Sala, 1999; Tirado & Pugnaire 2003, Escudero *et al.* 2004; Li, Li, & Ma, 2011). En el tipo de patrón leopardo la vegetación presenta parches irregulares en forma, con diámetros entre 1 y 100m y coberturas del 18%, son frecuentes en Sud América (Aguiar & Sala, 1999). El principal agente implicado en la distribución de materiales y propágulos en el patrón leopardo es el viento (Aguiar & Sala, 1999). El tipo de estructura de parches punteado y su dinámica fue detalladamente estudiado para el monte chubutense en la región patagónica (Bertiller *et al.* 2004).

El área de parche por parcela (100m^2) y la densidad de individuos ($\text{ind}/100\text{m}^2$) presentaron autocorrelación espacial positiva y significativa (Tabla 4). El tamaño de los parches y la densidad de individuos leñosos presentan valores más similares que lo esperado por el azar en distancias cortas (Fortin & Dale, 2005; Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Tabla 4. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para el área de parche y la densidad de individuos.

Moran's I	Área de parche por parcela (m^2)	Densidad de individuos ($\text{N ind}/100\text{m}^2$)
observed	0.03766724	0.0971477
expected	-0.04166667	-0.04166667
sd	0.02818191	0.02788794
p.value	0.004876731	6.438513e-07

El índice de Shannon-Wiener por subcuadrado no mostró estructura espacial según los semivariogramas calculados (Fig. 29). El correlograma de Mantel para la matriz de disimilaridad de Jaccard presentó estructura de autocorrelación espacial significativa solo en la clase de distancia 12 metros (Mantel r: 0.12, p: 0.01).

Figura 29. Semivariogramas direccionados para índice de Shannon-Wiener por subcuadrado.

El grado de dependencia espacial para el tamaño de los 89 parches fue modelado hasta los 30 metros con un modelo exponencial. La variabilidad estructural relativa entre muestras fue media (RSV= 70%). La máxima semivarianza (psill= 133) estimada por el modelo exponencial ajustado al semivariograma empírico ocurrió en un rango de 13 metros (Fig. 30). A partir de los 13 metros los tamaños de los parches fueron espacialmente independientes unos de otros. Los parámetros fijados por el modelo fueron: sill= 133, nugget= 57, rango= 13.

Figura 30. Semivariograma empírico y teórico para el área (m²) de los 89 parches analizados. A- Semivariograma empírico obtenido para el área de parche. B- Modelo exponencial (línea continua) ajustado al semivariograma empírico (puntos) para una distancia de 30 metros.

4.3. Heterogeneidad espacial de la salinidad del suelo en el arbustal

Los tenores de salinidad y pH del suelo mostraron heterogeneidad entre estratos (parches vegetados, suelo desnudo) y profundidad (0-20cm y 20-50cm). El modelo estadístico utilizado para determinar las diferencias de CE y pH incluyó un modelo heteroscedástico (modelo de correlación exponencial) para la interacción estrato*profundidad (modelo con menor AIC y BIC y prueba del cociente de verosimilitud) (Tabla 5).

Tabla 5. Comparación de modelos. Prueba de cociente de máxima verosimilitud. Modelo de correlación: correlación espacial exponencial. Estimación REML.

CE	Model	df	AIC	BIC	logLik	Test	L.Ratio	p-value	Range
CE									
Modelo1.Homo.	1	6	1234.50	1252.40	-611.25				57.97
Modelo2.Hetero.	2	9	1210.30	1237.16	-596.15	1vs2	30.20	<0.0001	53.56
pH									
Modelo1.Homo.	1	6	282.21	300.11	-135.11				58.03
Modelo2.Hetero.	2	9	270.72	297.57	-126.36	1vs2	17.49	0.0006	75.80

El parámetro *range* para el modelo de correlación exponencial usado es 3 veces el valor estimado, e indica la distancia a partir de la cual la covarianza espacial se reduce al 5%, o equivalentemente, la distancia a la cual el semivariograma alcanza el 95% de su máximo (*practical range* o rango práctico: PR) (Tabla 5). Para la CE esta distancia ocurre a partir de los 160.68cm de profundidad del suelo (PR= 3x53.56cm), y para el pH a partir de los 227.4 cm de profundidad (PR=3x 75.8cm) (Tabla 5).

En el caso de la CE la interacción entre estrato*profundidad fue significativa ($p=0.05$) por lo cual se realizó una prueba de comparación de medias ajustadas LSD Fisher ($\alpha=0.05$) para la interacción (Tabla 6). En el caso del pH como la interacción no fue significativa ($p=0.094$), se compararon las medias por factor separadamente. Los resultados de las comparaciones se muestran en la Tabla 6 y Figura 31.

Tabla 6. Comparación entre medias ajustadas. Medias ajustadas y errores estándares para la CE y pH. Comparación LSD Fisher ($\alpha=0.05$). Procedimiento de corrección de p-valores: No. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Valor ponderado	CE				pH			
	SD							
			50.07				8.35	
	Parche		31.4				9.2	
Modelo mixto	Estrato	Profundidad	Medias	E.E.	Tratamiento	Medias	E.E.	
	SD	50	57.90 A	3.14	Estrato Parche	9.26 A	0.09	
	Parche	50	42.81 B	2.12	Estrato SD	8.39 B	0.09	
	SD	20	38.34 B	5.07	Profundidad 20	9.02 A	0.08	
	Parche	20	14.30 C	1.63	Profundidad 50	8.62 B	0.07

C

Figura 31. Valores de medias ajustadas de CE y pH por tratamiento (estrato) y profundidad según el modelo mixto utilizado. A-Comparación de medias de CE (dS/m) según tratamiento*profundidad. B-Comparación de medias de pH según profundidad y tratamiento (C).

El pH y CE presentaron gradientes verticales (profundidad) y horizontales (estrato parches vs suelo desnudo). La CE ponderada fue más elevada en el suelo desnudo que dentro de los parches. En cambio el pH presentó mayor alcalinidad en los parches (Tabla 7). La correlación entre la CE y pH fue significativa ($4.5E-11$) y negativa (-0.5) (Fig. 32).

El pH dentro de los primeros 20cm del suelo fue más elevado que entre los 20- 50cm. Resultados contrastantes encontraron Rostagno, Del Valle & Videla (1991) para un suelo árido del noreste patagónico. En dicho estudio los valores de pH fueron de moderados a fuertemente alcalinos ($\text{pH} > 8.5$), pero en el suelo desnudo fueron mas elevados y mostraron poca variación vertical, mientras que debajo de los arbustos incrementaron con la profundidad.

Figura 32. Diagrama de dispersion entre la CE y el pH.

La CE fue significativamente mayor a mayor profundidad dentro el perfil del suelo. Las diferencias encontradas en la CE entre parches y suelo desnudo, concuerdan con los resultados de Cisneros *et al.*, (2008) para suelos salinos pampeanos, e indican que la vegetación actúa modificando el movimiento de agua y sales en el suelo. La menor CE debajo de los parches se debe a que la infiltración es mayor, la tasa de evaporación y el ascenso capilar son menores, y el lavado de sales en superficie es mayor (Cisneros *et al.*, 2008). Similares resultados también se encontraron en las salinas grandes del chaco árido (Coririni, Karlin & Reati, 2010).

Sin embargo, un efecto opuesto se encontró en el suelo debajo de arbustos de *Atriplex* sp. (Sharma & Tongway, 1973), y en los suelos áridos de la Patagonia, donde la CE fue mayor debajo de los arbustos que en el suelo desnudo posiblemente producto de la descomposición de los arbustos halófilos (Rostagno, Del Valle & Videla, 1991).

No se encontraron diferencias entre la CE del parche a 50cm y la del suelo desnudo a 20cm. Probablemente el suelo del parche tendría un origen diferente del suelo entre parches, y por lo tanto la vegetación tendría sólo un efecto localizado en los primeros centímetros del suelo del parche y no modificaría las condiciones de salinidad en profundidad. Nuevos estudios son necesarios para corroborar esta hipótesis.

La CE presentó heterogeneidad espacial en profundidad y por estrato, según el análisis espacial por índices de distancia (SADIE) (Tabla 8). En todos los casos mostró un patrón global agregado y agrupación local, es decir manchas (zonas con valores elevados) y claros (zonas con valores bajos) significativos (Fig. 33).

El pH no mostró patrones de agregación significativos, salvo una leve agregación global dentro del parche entre los 20 y 50 cm de profundidad (Tabla 7).

Tabla 7. Resultado del análisis de patrones espaciales para la CE y pH por profundidad y suelo de parche y entre parche.

Variable	I sub a	P sub a	Mean v _j	P (mean v _j)	Mean v _i	P (mean v _i)	Media de los datos originales
CEc (dS/m) 20cm- parche	1.473	0.0094	-1.420	0.0471	1.353	0.0308	12.82
CEc (dS/m) 50cm- parche	1.655	0.0008	-1.582	0.0027	1.543	0.0042	3689
CEc (dS/m) 20cm- suelo desnudo	1.567	0.0050	-1.306	0.0471	1.361	0.0308	38.33
CEc (dS/m) 50cm- suelo desnudo	1.659	0.0015	-1.485	0.0072	1.430	0.0147	5789
pH 20cm-parche	1.035	0.3551	-1.160	0.1354	1.107	0.2247	9.66
pH 50cm-parche	1.310	0.0525	-1.249	0.0675	1.226	0.0850	9.25
pH 20cm-suelo desnudo	1.190	0.1352	-1.098	0.2217	1.116	0.2011	8.53
pH 50cm-suelo desnudo	1.039	0.3529	-1.011	0.3866	1.109	0.2081	8.23

p- valor < 0.05, significación estadística para cada índice.

Figura 33. Mapas del índice de agrupación (v) de la CE del suelo de los parches (A) y del suelo desnudo (B) a en 20cm y 50cm de profundidad.

Leyenda: áreas de color claro valores del índice v por encima de 1.5 y muestran manchas de agregación (delimitadas por un línea discontinua). Áreas oscuras indican valores de v por debajo de -1.5 y muestran claros de agregación (línea continua).

La CE presentó autocorrelación espacial positiva y significativa, según el coeficiente I de Moran (Tabla 8), es decir los valores de CE de puntos cercanos son mas similares que lo

esperado por el azar y presenta estructura espacial (Fortin & Dale, 2005; Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Tabla 8. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para la CEC (dS/m) por profundidad y suelo de parche y entre parche.

Moran's I CEc (dS/m)	Parche 20cm	Parche 50cm	Suelo desnudo 20cm	Suelo desnudo 50cm
observed	0.02181445	0.08266515	0.0371907	0.04140086
expected	-0.04166667	-0.04166667	-0.04166667	-0.04166667
sd	0.02567697	0.02967138	0.02797581	0.02908334
p.value	0.01342476	2.78593e-05	0.004820804	0.004287593

Los modelos lineales de tendencias entre CE y los ejes de coordenadas x-y de los centros de los subcuadrados fueron significativos para al menos una de las direcciones, y la fracción de la variancia total explicada por los cuatro modelos realizados varió entre el 33% y el 49%, aunque con pendientes muy bajas (Tabla 9).

Tabla 9. Coeficientes de los modelos de correlación entre CEC (dS/m) y coordenadas x-y de los subcuadrados.

Coeficientes de correlación	Parche 20cm	Parche 50cm	Suelo desnudo 20cm	Suelo desnudo 50cm
Intercept	2.545e+06 *	4.739e+06 ***	8.083e+06 **	5.358e+06 **
coor_xc	8.504e-02	-3.102e-01 *	-1.055e+00 **	-7.601e-01 ***
coor_yc	-4.296e-01 **	4.913e-01 ***	-4.920e-01	-2.862e-01
Multiple R-squared	0.3287	0.485	0.3579	0.4543

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

La variabilidad estructural (RSV) de la CE por estrato y profundidad fue alta, según los semivariogramas calculados por el análisis geoestadístico (Tabla 10). Yang *et al* (2011) también encontraron fuerte dependencia espacial para la CE medida en una profundidad de 10 cm.

Los variogramas experimentales de la CE no presentaron sill o meseta por lo cual se ajustó un modelo lineal. La falta de sill implica que los rangos son indeterminados, y que la extensión del área de estudio es menor que el rango espacial de la CE (Fortin & Dale, 2005).

Los parámetros ajustados por los modelos lineales indicaron que la máxima distancia en la cual la CE estuvo espacialmente autocorrelacionada superó los 40 metros en todos los casos (Tabla 11 y Figura 34). Sin embargo, sólo se consideraron válidas las estimaciones que no superaron los 40 metros de distancia ya que a partir de dicho rango el número de pares se reduce y por lo tanto la validez de las estimaciones.

Yang *et al* (2011) ajustaron modelos exponenciales para la CE. Encontraron rangos mayores, entre 124 y 211 metros para la CE de suelos salinos-sódicos del oeste de China. El efecto *nugget* presentó altos valores indicando que existe una variabilidad en escalas mas finas que no fueron captadas por el muestreo (Fortin & Dale, 2005).

Tabla 10. Parámetros de los semivariogramas calculados para la CE del suelo por profundidad dentro de parches y entre parches.

Parámetro del semivariograma	Parche 20cm	Parche 50cm	Suelo desnudo 20cm	Suelo desnudo 50cm
Modelo	Lineal	Lineal	Lineal	Lineal
Nugget	34	25.91924	269	185
P sill	103.8	215.89314	892	483
Rango	52.7	43.84268	59	70
RSV % (RSV > 75% -> alta)	75	89	76	72

A

B

C

D

Figura 34. Semivariogramas empíricos (puntos) de la CE ajustados a un modelo lineal (línea continua) para el suelo del parche en 0-20 cm (A) y en 20-50 cm (B) de profundidad, y del suelo entre parches en 0-20cm (C) y en 20-50cm (D) de profundidad.

Las tendencias observadas en los modelos lineales y las variaciones geoestadísticas calculadas a partir de los semivariogramas fueron incorporadas en las estimaciones de la CE en el cálculo del *universal block kriging*.

A partir de los semivariogramas calculados, se estimó de la salinidad del suelo del parche para una grilla fina de 0.5 m x 0.5 m, en tanto que la salinidad entre parches fue estimada para una grilla de 5 m x 5 m (Figura 35).

Los mapas resultantes de la interpolación de la CE con el método *universal block kriging* y el mapa de los errores de la estimación se presentan en la Figura 35.

D

Figura 35. Mapas de la distribución espacial de la CE estimada (universal kriging pred) y mapas de errores de estimación (universal kriging var) obtenidos con el método universal block kriging. A- CE del parche para una grilla de 0.5 m x 0.5 m en 0-20cm de profundidad. B- CE del parche para una grilla de 0.5 m x 0.5 m en 20-50cm de profundidad. C- CE del suelo entre parche para una grilla de 5 m x 5 m en 0-20cm de profundidad. D- CE del suelo entre parche para una grilla de 5 m x 5 m en 20-50cm de profundidad.

Los resultados de la comparación de medias del modelo mixto, del análisis geoestadístico, del análisis espacial por índices de distancias (sadie) y de autocorrelación espacial confirmaron la heterogeneidad y dependencia espacial de la salinidad del suelo.

En los mapas estimados a partir de análisis geoestadístico se observó un gradiente de salinidad del suelo entre parches (suelo desnudo) en ambas profundidades aumentando hacia el cuadrante sur-oeste. El gradiente observado podría deberse a la escorrentía superficial y a la pendiente natural del terreno, la cual disminuye hacia dicho cuadrante. Yang *et al* (2011) encontraron que la variación espacial de la salinidad del suelo estuvo afectada por factores estructurales como la micro topografía, y condiciones climáticas e hidrológicas.

El suelo de los parches en la profundidad 20-50cm siguió un patrón semejante al del suelo entre parches, lo cual condice con la falta de diferencias significativas entre la CE del suelo del parche entre 20-50cm y del suelo desnudo en 0-20cm.

La CE del suelo de los primeros 20cm dentro del parche vegetado presentó un patrón diferente al de la CE por debajo de los 20cm dentro del parche y del suelo desnudo. En este caso la tendencia fue a aumentar en sentido norte- sur. La presencia de parches vegetados podría introducir un cambio en el patrón espacial de la salinidad al menos en los primeros centímetros de profundidad.

4.4 Estructura espacial de la salinidad en micro-hábitat

La variación espacial de la CE y del pH de los primeros 20cm del suelo dentro del parche resultó significativa para el modelo mixto utilizado que contempló dependencia espacial y heterogeneidad de varianzas.

Los resultados con las medias ajustadas se muestran en la Tabla 11, y en la Tabla 12 se muestran los resultados de la comparación entre el modelo elegido y un modelo homocedástico.

Tabla 11. Medias ajustadas y errores estándares para el tratamiento parches para CE (dS/m) y pH.

	Tratamiento parches	Medias	E.E.
CE	D	33.55 A	3.73
	C	24.44 A B	5.98
	A	19.56 B	4.31
	B	10.10 B	4.14
pH	A	9.66 A	0.16
	C	9.64 A	0.12
	B	9.24 A B	0.23
	D	9.11 B	0.09

*Nota: Procedimiento de corrección de p-valores: No. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$). (alfa=0.05). LSD Fisher *.*

Tabla 12. Comparación entre modelos homocedásticos y heterocedásticos para la CE (dS/m) y el pH.

	Model	df	AIC	BIC	logLik	Test	L.Ratio	p-value	Range	
CE										
	Modelo1.Homo.	1	6	621.59	636.91	-304.79			146.51	
	Modelo2.Hetero.	2	9	619.84	642.82	-300.92	1 vs 2	7.75	0.051	84.79
pH										
	Modelo1.Homo.			84.67	99.99	-36.33				26.12
	Modelo2.Hetero			69.25	92.24	-25.63	1 vs 2	21.41	0.000	33.54

Se eligió el modelo de menor AIC, según el cual el rango práctico de la CE (PR= $84.79 \times 3 = 254.37$ cm) indicó que a partir de los 254.37cm de distancia la covarianza espacial se reduce al 5%. El rango práctico para el pH (PR= 3×33.54) indicó que a partir de los 100.62 cm la covarianza espacial se reduce al 5%.

El análisis geoestadístico para la CE y pH se realizó en conjunto para los parches cuyas medias de CE y pH no mostraron diferencias significativas en el modelo elegido (Fig. 36: A, B, E y F). El semivariograma direccionado y medio para el parche que resultó diferente de los otros mostró sólo leve estructura espacial (Fig. 36: C y D).

Se ajustó nuevamente una función lineal para el semivariograma medio de la CE de los 3 parches (Fig. 36: B). La dependencia espacial de la CE fue alta (RSV= 100%) en un rango estimado por el modelo de 140 cm dentro del parche. La semivarianza estimada para psill y nugget fueron 134 y 0 respectivamente.

El semivariograma del pH se ajustó a un modelo esférico el cual mostró fuerte estructura espacial (RSV= 88%). El rango fue menor que el de la CE, 63 cm, con semivarianza estimada para psill y nugget de 0.15 y 0.02 respectivamente. El modelo ajustado concuerda con el propuesto por Yang *et al.* (2011). Similares resultados demuestran que el pH posee una escala de variación local (Pan *et al.*, 1998; Yang *et al.*, 2011).

La RSV calculada indica un alto grado de precisión en las estimaciones de CE y pH en el rango indicado dentro del parche, y además el bajo valor de nugget estimado por los modelos indica que el muestreo contempló las escalas finas de variación (Maestre, Escudero, Bonet, 2008).

Figura 36. Semivariogramas calculados para CE y pH para los parches. A-Semivariograma direccionado (dirección norte= 0, dirección este=90) para la CE de los tres parches con medias semejantes. B- Semivariograma empírico (puntos) de la CE ajustado a un modelo lineal (línea continua) para el suelo de los tres parches con medias de CE semejantes. C- Semivariograma direccionado (dirección norte= 0, dirección este=90) y medio (D) para la CE del parche diferente. E- Semivariograma direccionado (dirección norte= 0, dirección este=90) y medio (F) para pH de los tres parches con medias semejantes.

Si bien la CE presentó una fuerte dependencia espacial sobre el parche, mostró un cambio abrupto a partir del borde hacia el espacio entre parches, en ambas direcciones (eje norte-sur y este-oeste) muestreadas. Para ejemplificar se muestra el perfil topográfico y de salinidad de uno de los parches en las dos direcciones (Fig. 37).

La diferencia entre la altura del parche y el suelo del entorno fue aproximadamente de 25 cm. En los matorrales de *Allenrolfea vaginata* descritos por Pire & Lewis (1994) se encontró un relieve sub convexo con un desnivel de 8-40 cm con respecto a la comunidad vecina. El posible origen que le atribuyen Pire & Lewis (1994) al relieve sub convexo de los montículos es el disturbio producido por el sobrepastoreo del ganado caprino. Komac *et al.* (2011) determinaron que el pastoreo promueve los parches y destruye la estructura espacial de la comunidad.

A

B

Figura 37. Perfil de la topografía del parche y la variación de la CE sobre el eje WE (A) y eje SN (B) dentro de un parche.

La Figura 37-B muestra en el interior del parche una leve tendencia según la dirección NS. Los coeficientes de la regresión entre la CE y las dos direcciones muestreadas confirmaron la correlación positiva con la dirección norte-sur en 3 de los 4 parches, aunque la pendiente fue baja en todos los casos (Tabla 13).

La tendencia norte-sur concuerda con la observada en el modelo lineal de tendencias entre la CE de los parches de la parcela y el eje y de coordenadas (ver Tabla 9).

Tabla 13. Coeficientes de los modelos de correlación entre C_{Ec} (dS/m) y las direcciones norte-sur (y) y este-oeste (x) de los parches.

Coeficientes del modelo de correlación	Parche A	Parche B	Parche C	Parche D
Intercept	1.91	-6.91	-17.28	32
x	0.063	0.02	0.05	-0.01
y	0.13**	0.05 .	0.11**	0.01
Multiple R-squared	0.42	0.2	0.40	0.04

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

El cambio observado en los tenores de CE entre el parche y el espacio entre parches, se relacionó con la variación en la altura topográfica entre el parche y suelo del entorno. La regresión entre la altura topográfica (cm) y la CE de los cuatro parches, en ambas direcciones fue negativa y significativa ($r^2 = 0.37$, p-value: $< 2.2e-16$).

Yang *et al.* (2011) encontraron que el factor clave en la distribución espacial de la salinidad del suelo en escala de campo fue la micro-topografía. Sin embargo la correlación entre la elevación y la salinidad fue positiva, y los moticulos fueron más salinos y sódicos que las depresiones (Yang *et al.*, 2011).

La ecuación de la recta de regresión fue: $y = 65.614 - 2.059 x$ (*altura*) (Figura 38). La microtopografía del parche influyó en la distribución de la CE entre el micro hábitat y el entorno.

Figura 38. Regresión entre la CE (dS/m) del suelo y la altura (cm) del parche.

El modelo de distribución espacial de la salinidad del suelo del parche se complementó entre las escalas de micro hábitat y de parcela. La integración de ambos modelos permitió la visualización de la distribución espacial de la salinidad del suelo desde escalas muy finas a escalas de parcela. En la Figura 39 se muestra el patrón de variación global de la salinidad del suelo del parche integrada en ambas escalas.

El patrón de variación observado en las dos escalas de muestreo, sugiere que en escalas finas la variación de la CE se podría simular con un modelo esférico de rango menor a 10 metros, a partir de dicho rango, la variabilidad se ajustaría a un modelo lineal como el propuesto anteriormente. Nuevos muestreos a mayores escalas permitirán detectar otros rangos de dependencia espacial.

A

B

Figura 39. Patrón de variación espacial de la salinidad del suelo de los primeros 20cm de profundidad. A- Variación de la salinidad del suelo del parche en escala de micro hábitat (puntos rosas) y en escala de parcela (puntos celestes). B- Variación de la salinidad del suelo del parche en escala de micro hábitat (puntos rosas) y del suelo desnudo de la parcela (puntos celestes).

4.5 Relación entre patrones de vegetación y salinidad en el arbustal

En cuanto a la relación entre la salinidad y presencia de parches de vegetación, se observó que la probabilidad de tener la presencia de un parche vegetado disminuye con el aumento de la salinidad. Los resultados de la regresión logística indican que hay un efecto estadísticamente significativo de la regresora (parámetro estimado para $CEc = -0.09$) (Tabla 14). El efecto presentó poca importancia práctica sobre la probabilidad de éxito ya que la razón de chances (O.R.) fue cercana 1, lo que indica que no hay relación entre la variable regresora y la probabilidad de éxito (Balzarini *et al.* 2008).

Tabla 14. Resultado de la regresión logística, con los valores de CEC a 20cm, considerando como variable dependiente la presencia o no de parches vegetados (1= éxito= presencia de parches vegetados).

Parámetros	Est.	E.E.	O.R.	Wald LI(95%)	Wald LS(95%)	Wald Chi²	p- valor
Constante	2.69	0.61	14.78	4.49	48.67	19.61	0.00
CEc_20cm	-0.09	0.02	0.92	0.87	0.96	13.96	0.00
Valor gl							
Log Likelihood	-34.93	73					
Deviance	69.86	73					
Escala (fijada)	1.00						

El punto de inflexión de la curva de probabilidades ocurrió para una CE de 30.49 dS/m. A partir de este valor la probabilidad de parches de vegetación disminuyó en un 50%. En la Figura 40 se presenta el diagrama de dispersión entre la variable regresora y dependiente (A) y la distribución de probabilidades de éxito (presencia de vegetación) estimada por el modelo (B).

Figura 40. Relación entre la CE (0-20cm) y la presencia de parches. A- Gráfico de dispersión entre la variable regresora (CEc a 20cm) y la variable dependiente (presencia/ausencia de vegetación). B- Gráfico de la distribución de probabilidades estimadas por el modelo ($\pi = \exp(2.69 + (-0.09 \cdot x)) / 1 + \exp(2.69 + (-0.09 \cdot x))$).

En la Figura 41 se ilustra la distribución de los parches con sus valores de CE (0-20cm) estimados y la distribución de la CE del suelo entre parches de los primeros 20cm y de 20 a 50cm.

A pesar de que tanto los patrones de la distribución de leñosas y de la salinidad del suelo mostraron agregación, autocorrelación y dependencia espacial, los análisis realizados no permitieron detectar correlación espacial significativa entre ambos patrones.

El área de los parches no presentó correlación espacial significativa con la salinidad del suelo (0-20cm) tanto del parche como del suelo entre parches, según el test de mantel (r : -0.11 Sig.: 0.84 y r : -0.03; Sig.: 0.52, respectivamente). Similar resultado aportó el índice de covariación espacial SADIE: (X : -0.21, sig.: 0.79).

La falta de correlación entre los patrones es esperable en los sistemas salinos de interior donde las discontinuidades de la vegetación a menudo no están relacionadas con discontinuidades ambientales (Pan *et al.*, 1998). La respuesta de las especies halófilas no sólo depende de la salinidad sino de una compleja interacción de factores ambientales (Grigore, Toma, & Boşcaiu, 2010).

Reynolds & Houle (2002), encontraron que la topografía influyó en la salinidad y en la densidad de la halófila endémica *Aster laurentianus* pero la salinidad no influyó directamente en la densidad de *Aster*, según el test de Mantel. Resultados semejantes se encontraron en una comunidad halofítica de interior en China, donde la CE entre los 0-30cm no presentó estructura espacial significativa en ninguna clase de distancia y no influyó en la estructura espacial de la comunidad, como sí lo hizo la profundidad de la capa freática (Pan *et al.*, 1998).

Yang *et al.* (2011) encontraron que la salinidad del suelo fue dependiente de la microtopografía y de la distribución de las plantas. Jackson & Caldwell, (1993) encontraron un fuerte patrón espacial del pH y otras propiedades edáficas en escalas menores a 1 metro y asociado con gramíneas cespitosas y poco relacionado con los arbustos perennes.

Sin bien el tamaño del parche y la composición de la vegetación leñosa (índice de disimilitud de Jaccard) presentaron dependencia espacial en escala local, no estuvo relacionado con el patrón espacial de la salinidad en el micro hábitat, ya que éste ocurrió a escalas mucho menores. Los resultados encontrados sugieren que la microtopografía explicaría la fuerte dependencia espacial de la CE sobre el parche.

Con respecto a la salinidad del suelo entre parches en escala de parcela, el gradiente observado en ambas profundidades sugiere la acción de factores externos, como la escorrentía y la pendiente natural del terreno, que actúan a escalas mayores a la del muestreo realizado.

La presencia de parches vegetados en la parcela fue condicionada por el nivel de salinidad superficial del suelo.

Figura 41. Distribución espacial de la salinidad del suelo de los parches (CE 0-20cm) y del suelo entre parches de los primeros 20cm (A) y de 20 a 50cm (B).

4.6 Patrón espacial de las leñosas halófilas en el bosque

La descripción del tipo de patrón espacial de la vegetación leñosa según los índices de agrupación global y local para la cobertura y abundancia de arbustos xerófilos, de arbustos halófilos y de árboles (cobertura= área basal/metro²) se muestra en la Tabla 15.

Tabla 15. Resultado del análisis de patrones espaciales mediante índices de distancia (SADIE) para las leñosas del bosque.

Variable (valor por parcela de 5x5 metros)	I sub a	P sub a	Mean v _j	P (mean v _j)	Mean v _i	P (mean v _i)	Media de los datos originales
Abundancia árbol (sin renovales)	1.569	0.0039	-1.488	0.0075	1.449	0.0099	5.88
Cobertura de árbol (área basal total)	0.966	0.5167	-1.012	0.3974	1.035	0.3333	2.58
Abundancia renovales de árboles	1.442	0.0127	-1.398	0.0194	1.402	0.0139	3.45
Abundancia Arbusto halófilo	1.617	0.0023	-1.497	0.0096	1.671	0.0015	4.04
Cobertura de Arbusto halófilo	1.514	0.0034	-1.497	0.0082	1.573	0.0032	4.08
Abundancia Arbusto xerófilo	1.184	0.1238	-1.083	0.2546	1.202	0.0979	5.82
Cobertura de Arbusto xerófilo	1.140	0.1880	-1.095	0.2202	1.043	0.3167	4.94

La abundancia de árboles y renovales de árboles, la cobertura y abundancia de arbustos halófilos presentaron un patrón global agregado y zonas de agrupación local (Figura 42). En tanto que el grupo de los arbustos xerófilos presentó un patrón aleatorio.

Figura 42. Mapas del índice de agrupación (v) local para abundancia de árboles y renovales, cobertura y abundancia de arbustos halófilos del bosque.

Leyenda: Las aéreas de color claro indican valores del índice v por encima de 1.5 y muestran manchas de agregación (delimitadas por un línea discontinua), mientras que las áreas oscuras indican valores de v por debajo de -1.5 y muestran claros de agregación (línea continua).

La cobertura de arbustos halófitos y la abundancia de renovales de árboles presentó un patrón de asociación espacial positivo y significativo (índice de asociación global: 0.3022, p : 0.0076) (Fig. 43). Esta asociación detectada por el análisis SADIE indica relaciones de facilitación en la cual los arbustos halófilos facilitarían el reclutamiento de los renovales (Callaway & Pennings, 2000; Maestre & Cortina, 2002; Perry & Dixon, 2002; Tirado & Pugnaire, 2003).

Figura 43. Mapa de asociación local entre la cobertura de arbustos halófitos y la abundancia de renovales de árboles del bosque.

Leyenda: líneas punteadas muestran zonas con asociación local significativa (valores críticos >2.46).

La superficie de suelo desnudo estimada para el bosque fue de 7.74 % y la cobertura vegetal fue de 92.29%.

La distribución de las especies presentó dependencia espacial, pero el comportamiento que presentaron las halófitas fue diferente del resto de leñosas de la comunidad.

La abundancia y cobertura de arbustos halófitos presentaron autocorrelación espacial positiva y significativa en el bosque, según el coeficiente I de Moran (Tabla 16). El correlograma de Mantel mostró que la correlación fue positiva y significativa sólo en la distancia de 7 metros (M r: 0.04, p: 0.001) pero fue negativa en la distancia de 20 metros (M r: -0.04; p: 0.004).

El correlograma de Mantel para la composición de especies totales (índice de disimilitud de Jaccard) presentó correlación positiva y significativa en dos distancias: 7 metros (M r: 0.07, p: 0.001), al igual que las halófitas, y 11 metros (M r: 0.05, p: 0.001).

Tabla 16. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's *I* para la abundancia y cobertura de arbustos halófitos en el bosque.

Moran's I	Ab. arbustos halófitos	Cob. arbustos halófitos
observed	0.06	0.04
expected	-0.01	-0.01
sd	0.01	0.01
p.value	5.528911e-14	1.725519e-07

Los semivariogramas direccionados y medios calculados para la cobertura de arbustos halófilos y para el índice de diversidad de leñosas Shannon_H mostraron dependencia espacial hasta una distancia aproximada de 20 metros (Fig. 44). A partir de dicho rango la estructura espacial para la cobertura de halófitas se asemeja a una estructura periódica (Fig. 44-B).

A

B

Figura 45. Modelo esférico ajustado (línea) a los semivariogramas medios empíricos (puntos) para la cobertura de arbustos halófilos (A) y para el índice de diversidad de leñosas Shannon_H (B).

4.7 Heterogeneidad espacial de la salinidad del suelo en el bosque

Los análisis de diferencia de medias para la CE entre las dos profundidades analizadas mostraron diferencias significativas, según la prueba bilateral ($p < 0.0001$). En los primeros 20cm la media fue de 10.22 dS/m (D.E.: 9.6), y la CE de 20-50cm 21.49 dS/m (D.E.: 12). El gradiente vertical observado fue similar al del arbustal.

El valor medio ponderado por la profundidad de la CE fue de 16.98 dS/m (D.E.: 11). El pH medio de 0-20cm, fue de 7.57 (D.E.: 1.19) y el pH medio de 20-50cm fue de 7.84 (D.E.: 0.88). La relación entre la CE y el pH fue positiva y significativa (cof. Pearson: 0.74, $p < 0.01$).

La distribución de la salinidad del suelo en ambas profundidades fue heterogénea y mostró un patrón global y local agregado, siendo mayores los índices de distancia (SADIE) en la profundidad 20-50cm (Tabla 17 y Figura 46).

La mayor heterogeneidad a mayor profundidad podría explicarse por las modificaciones que introducen las raíces de los árboles y arbustos en las propiedades del suelo (Cisneros *et al.* 2008, p. 34; Taleisnik & López Launestein, 2011; Li, Li, & Ma, 2011). El sistema radical de las plantas pueden inducir heterogeneidad espacial en las propiedades químicas del suelo en finas escalas y modificar el pH y salinidad (Li, Li, & Ma, 2011).

Tabla 17. Resultado del análisis de patrones espaciales mediante índices de distancia (SADIE).

Variable CEc (dS/m)	I sub a	P sub a	Mean v_j	P(mean v_j)	Mean v_i	P(mean v_i)	Media de los datos originales
0-20cm	1.500	0.0080	-1.423	0.0149	1.333	0.0345	10.21
20-50cm	2.085	0.0002	-1.707	0.0007	1.812	0.0002	21.49

Figura 46. Mapas del índice de agrupación (v) de la CE del suelo para la profundidad 0-20cm (A) y 20-50cm (B).

Leyenda: Las áreas de color claro indican valores del índice $v > 1.5$ y muestran manchas de agregación (línea discontinua). Las áreas oscuras indican valores de $v < -1.5$ y muestran claros de agregación (línea continua).

La CE y pH en ambas profundidades, mostraron autocorrelación espacial positiva y significativa en todos los casos, según el coeficiente I de Moran (Tabla 18). El correlograma de Mantel para la CE 0-20 cm presentó correlación espacial positiva para las distancias de 7

metros (Mantel r : 0.04, p : 0.001) y 11 metros (Mantel r : 0.02, p : 0.04). Para la CE 20-50 cm la correlación fue positiva en las distancias 7 (Mantel r : 0.07, p : 0.001) y 11 (Mantel r : 0.04, p : 0.002), y negativa para las distancias 15 (Mantel r : -0.04, p : 0.003), 19 (Mantel r : -0.05, p : 0.001) y 23 (Mantel r : -0.03, p : 0.01).

Tabla 18. Determinación del coeficiente de autocorrelación de Moran's I para la CEC (dS/m) y pH por profundidad en el bosque.

Moran's I	CEc (dS/m) 0-20cm	CEc (dS/m) 20-50cm	pH 0-20cm	pH 20-50cm
observed	0.04	0.1	0.04	0.05
expected	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01
sd	0.01	0.01	0.01	0.01
p.value	1.310272e-07	0	3.267034e-07	1.731667e-09

Los modelos lineales de tendencias para la CE y las coordenadas xy , mostraron tendencia negativa con el eje y , aunque no significativa, en cambio con el eje x la tendencia fue positiva, significativa y de mayor pendiente (Tabla 19).

Tabla 19. Coeficientes de los modelos de correlación entre CEC (dS/m) y coordenadas x - y de los subcuadrados.

Coeficientes del modelo de correlación	CEc (dS/m) 0-20cm	CEc (dS/m) 20-50cm
Intercept	11.9	21.9
coord_x	0.08	0.19**
coord_y	-0.14*	-0.2*
Multiple R-squared	0.07	0.11

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Los semi variogramas direccionados y medios calculados para la CE y pH en ambas profundidades mostraron en general dependencia espacial en un rango de 20 metros aproximadamente (Fig. 47). El semivariograma para la CE en 0-20cm presentó una estructura periódica (Fig. 47-B) similar a la que presentó el semivariograma de la cobertura de halófitas (Fig. 44-B). El tipo de estructura presentada podría asemejarse al modelo denominado "efecto hole" (Journel & Huijbregts, 1993).

A

B

C

D

E

F

G

H

Figura 47. Semivariogramas empíricos direccionados y medios calculados para CE (dS/m) y pH en dos profundidades (0-20cm y 20-50cm). A- Semivariograma direccionado para CE 0-20cm. B- Semivariograma medio para CE 0-20cm. C- Semivariograma direccionado para CE 20-50cm. D- Semivariograma medio para CE 20-50cm. E- Semivariogramas direccionados para pH 0-20cm. F- Semivariograma medio para pH 0-20cm. G- Semivariograma direccionado para pH 20-50cm. H- Semivariograma medio para pH 20-50cm.

Para la CE de 0-20cm el modelo esférico ajustado para los 20 metros de distancia al semivariograma empírico mostró una variación espacial del 74% (RSV) en un rango de 16 metros, psill= 70, nugget= 24 (Fig. 48-A). El efecto nugget indica que aún existe una variabilidad no explicada que ocurre en escalas mas finas a la muestreada (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

En tanto que la CE de 20-50cm presentó una alta variabilidad estructural (RSV 100%) en un rango de 18 metros, $\psi_{sill}=173$, $nugget=0$ (Fig. 48-B). Los modelos ajustados permitirán realizar predicciones precisas de la salinidad del suelo y mapear su distribución en los sectores no muestreados de la parcela.

A

B

Figura 48. Modelo esférico ajustado (línea) a los semivariogramas medios empíricos (puntos) para la CE 0-20cm (A) y CE 20-50cm (B).

4.8 Relación entre la distribución de la vegetación y la salinidad del suelo en el bosque

La abundancia de arbustos halófilos presentó asociación espacial positiva y significativa con la CE en ambas profundidades según el análisis SADIE. Para la CE 0-20cm, la asociación espacial fue del 46% ($r: 0.4689$; $p: 0.0042$) y para la CE 20-50cm fue del 59% ($r: 0.5914$; $p: 0.0001$). Las áreas de asociación local se muestran en el mapa de la Figura 49.

Estos resultados indican que los elevados tenores de salinidad del suelo dentro de los 50 cm de profundidad influyen en la abundancia de halófitas dentro del bosque.

Figura 49. Áreas de asociación local entre la abundancia de arbustos halófilos y la CE 0-20cm (A) y la CE 20-50 cm (B). Leyenda: líneas punteadas muestran zonas con asociación local significativa.

Las estructuras espaciales de la abundancia de arbustos halófilos, la CE 0-20 cm y del índice de disimilitud de Jaccard se correspondieron con la estructura de la CE 20-50 cm (Fig. 50).

La correlación espacial positiva y significativa que presentó la abundancia de arbustos halófilos en los 7 m fue también encontrada en las otras variables mencionadas. En tanto que la correlación negativa que ocurrió a los 20 metros solo se presentó en la CE 20-50 cm.

La composición de leñosas (índice de Jaccard) y la matriz de distancias de la CE en ambas profundidades mostraron correlación positiva y significativa según el test de Mantel. Para la CE 0-20cm la correlación Mantel r fue del 48% (Sig: 9.999e-05) y para la CE 20-50cm fue de 47% (Sig.: 9.999e-05).

El test parcial de Mantel, sin el efecto espacial, entre el índice de Jaccard y la CE 0-20 cm indicó una correlación positiva y significativa (Mantel r : 0.46, p : 0.0009), no relacionada a una estructura espacial común (Legendre & Fortin 1989).

Los resultados indicaron que la estructura espacial de la CE dentro de los primeros centímetros del suelo (0-20cm) se asoció espacialmente con la estructura espacial de la composición de especies leñosas del bosque en una escala de 11 metros. En cambio con la

abundancia de especies halófilas el efecto de la asociación tuvo una escala más localizada dentro de los 7 metros de distancia.

Figura 50. Correlogramas de Mantel para la abundancia de arbustos halófilos (A), CE 0-20 cm (B), índice de disimilitud de Jaccard (C), y CE 20-50 cm (D). Cuadros oscuros: distancia de correlación significativa.

4.9 Estructura, diversidad, composición de especies y factores

En el arbustal la estructura de la vegetación dentro de los parches estuvo conformada por un estrato leñoso (cobertura 70%), herbáceo (cobertura 25%) y de suculentas (cobertura 5%) (Fig. 51).

Las características de los estratos se condicen con la descripción realizada por Pire & Lewis (1994) para los matorrales de *Allenrolfea vaginata* de los bajos Submeridionales que se desarrollan en suelos halo-hidromórficos. Pire & Lewis (1994) identificaron un estrato arbustivo de 2.5 metros heterogéneo, donde las leñosas se segregan; un estrato herbáceo bajo de baja cobertura, y escasa riqueza de cactáceas.

% de cobertura por parche

Figura 51. Cobertura de las formas de vida típicas encontradas en los parches del arbustal halófilo.

La distribución espacial de las leñosas dentro del parche se clasificó en los estratos verticales alto, medio y bajo (Fig. 52) y en las distribuciones horizontales central, medio y borde (Fig. 53), según clases de altura, cobertura y grado de constancia de las especies. Bertiller *et al.* (2004) describieron una estratificación semejante para el ecosistema del monte chubutense. La heterogeneidad horizontal y vertical en los parches puede ser debida a la diversidad arquitectural de las especies (Bertiller *et al.*, 2004).

La estructura observada en los parches se asemeja a las comunidades ensambladas por procesos de organización propios, tales como diferenciación de nichos, las cuales contribuyen a la estabilidad general de la comunidad (Komac *et al.* 2011).

Figura 52. Distribución vertical de las especies leñosas dentro de un parche.

Figura 53. Distribución horizontal de las especies leñosas en el parche.

La especie dominante fue *Allenrolfea vaginata* (75% de cobertura), acompañada por *Lycium athium*, *Grahamia bracteata*, *Lycium tenuispinosum* var. *friesii* (Dammer) C. L. Hitchc (cobertura < 50%, altura < 60cm).

Lycium athium se incorporó como una nueva especie a la flora xero-halófila de la región chaqueña semiárida, dominante entre los arbustos bajos de suelos con elevada salinidad (Figuroa & Giménez, 2015).

Lippia salsa y *Prosopis reptans* fueron abundantes pero con escasa cobertura (<5%) y ocuparon con frecuencia los borde de parche y espacios entre parches.

Otras especies presentes pero bajas frecuencias (< 20%) fueron: *Lycium americanum* Jacq, *Lycium ciliatum* Miers, *Prosopis sericantha*, *Alternanthera nodífera*, *Cyclolepis genistoides*, *Capparis atamisquea*, *Celtis pallida*. Entre estas también se censaron cinco especies arbóreas: *Prosopis ruscifolia*, *Cercidium praecox*, *Prosopis vinalillo*, *Prosopis nigra*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, todas ellas con individuos escasos y juveniles (DAP menor de 10cm, <3 metros de altura).

También se registró la presencia de otras especies arbustivas como *Senna aphylla* y los arbustos halófilos de la familia Chenopodiaceae: *Suaeda divaricata*, *Heterostachys ritteriana*, y *Atriplex* sp.

El estrato herbáceo fue bajo (<50 cm de altura), con una cobertura del 25-50%, abundantes gramíneas y raras las hierbas.

El estrato de suculentas fue bajo, con alta frecuencia de cactáceas. Algunas arborescentes con 3 metros de altura. En general fueron escasas con pequeña cobertura o de 5- 25%, algunas se encontraron formando matas densas.

En total se relevaron 18 especies leñosas en 83 parches. Los parches fueron multiespecíficos con un promedio de 4 especies por parche. Se contabilizaron 1714 individuos, cuya distribución entre el número de especies calculada a través del índice de diversidad de Shannon fue de 1.85. El índice de equitatividad entre parches fue 0.64.

La composición florística del estrato leñoso fue semejante a la descrita por Pire & Lewis (1994), pero con menor riqueza de especies (14 especies).

Los parches fueron homogéneos en composición de especies.

La curva rango-abundancia mostró que la diversidad de leñosas estuvo marcada por la dominancia de una especie (Fig. 54). La estimación del número de especies esperadas a partir del muestreo realizado, indicó entre 19 y 28 especies según los indicadores calculados (Tabla 20). La Figura 55 muestra la curva de acumulación de especies observadas.

Figura 54. Curva Rango-abundancia de especies leñosas muestreadas

Tabla 20. Índices de estimación del número de especies esperadas.

Índices	Mean	SD	95% CI Lower Bound	95% CI Upper Bound
ACE	19.8	((runs) 0)		
Chao 1	20.25	3.4	18.27	37.04
Chao 2	27.87	10.15	19.87	70.19

Figura 55. Curva de acumulación de especies

El análisis de redundancia (RDA) realizado para explicar la composición de especies del arbustal, incluyendo la abundancia de la especie dominante como variable del hábitat (*Allenrolfea vaginata*), presentó una significancia de 0.49 (p-valor: 0.014) para todos los ejes

canónicos (Fig. 56). Para el primer eje la significación fue de 0.18 (p-valor: 0.034). La varianza explicada por todas las variables fue de 50%.

La abundancia de *Allenrolfea vaginata* fue la variable que mejor explicó la variación en la abundancia del resto de las especies (16% de la varianza, p-valor: 0.002). En tanto que la CE 20-50cm del suelo entre parches (suelo desnudo) explicó el 6 % de la varianza (p-valor: 0.05). En el gráfico resultante de la ordenación se observó una distribución diferencial de las especies según las variables (Fig. 56).

Figura 56. Biplot resultado del análisis RDA para la matriz de composición de especies y las variables de hábitat: salinidad (CE), reacción del suelo (pH) y abundancia de la especie dominante (*Allenrolfea vaginata*).

La abundancia de *Grahamia bracteata*, *Alternanthera nodifera* y *Lippia salsa*, estuvo asociada a la abundancia de *Allenrolfea vaginata* y a la CE del suelo desnudo en ambas profundidades. Por el contrario *Prosopis vinalillo*, *Prosopis nigra* presentaron una distribución opuesta en el gráfico de ordenación. A partir de los resultados del análisis RDA se realizó un análisis de conglomerados para detectar grupos de especies en función de la combinación de variables de los dos ejes de la ordenación (Fig. 57).

Figura 57. Agrupación de las especies del arbustal en función de los dos ejes extraídos del análisis RDA.

La abundancia de la especie dominante (*Allenrolfea vaginata*) y la CE 20-50cm, principales variables significativas del RDA, determinaron la separación de tres principales grupos de especies según el análisis de conglomerados. En el primer grupo compuesto por tres especies arbóreas y dos arbustivas típicas xerófilas del bosque. Un segundo grupo más variado en composición de especies ($S=7$) y un tercer grupo compuesto por las típicas halófilas y son las especies que estuvieron relacionadas positivamente en el RDA con la CE.

En el arbustal la composición de especies se explicó por la abundancia de la especie dominante y por la salinidad del suelo desnudo en 20-50cm.

La estratificación y composición de especies en escala de parche no se explicó por la salinidad del parche.

En el bosque se relevaron 29 especies leñosas. Las variables que explicaron la composición de especies leñosas, según el análisis RDA, fueron la CE 20-50cm (9%, p-valor: 0.002), el pH 0-20cm (2%, p-valor: 0.002) y la CE 0-20cm (2%, p-valor: 0.01) (Fig. 58).

Figura 59. Agrupación de las especies del bosque en función de los dos ejes extraídos del análisis RDA.

4.10 Discusión integral

Los tres parámetros evaluados para las leñosas, composición, riqueza y diversidad variaron en respuesta a las condiciones de los hábitats analizados. En las áreas salinas del Chaco árido y semiárido, la diversidad vegetal experimenta variaciones significativas a medida que se incrementa el tenor salino (Karlín *et al.*, 1994; Cabido & Zak 1999; Ruiz Posse *et al.* 2006; Corini *et al.* 2010).

Las leñosas se segregan entre xerófilas y xerohalófitas. La segregación de las especies en función de los hábitats puede explicarse por sus diferentes requerimientos y por su nivel de tolerancia al estrés salino (Parida & Das, 2005; Cheeseman, 2013). Se ha comprobado que las halófitas poseen menores habilidades competitivas por lo tanto son relegadas a los hábitats menos favorables (Pendleton, Nelson & Rodríguez, 2010).

En el hábitat con mayor salinidad, el arbustal, la vegetación se estructuró en un mosaico de parches y suelo desnudo. Este patrón se asemeja al patrón punteado descrito para ecosistemas estresantes (Aguiar & Sala, 1999; Leprun, 1999; Tirado & Pugnaire 2003; Escudero *et al.*, 2004; Li, Li, & Ma, 2011).

La presencia de parches vegetados en la parcela fue condicionada por el nivel de salinidad superficial del suelo, a partir de una CE de 30.49 dS/m, la probabilidad de tener un parche vegetado disminuye en un 50%.

La vegetación de los parches presentó dependencia espacial (agregación global y local y autocorrelación positiva). Tanto el índice de disimilaridad de Jaccard como el tamaño del parche presentaron dependencia espacial localizada en rangos muy similares, 12 y 13 metros respectivamente.

La autocorrelación espacial positiva detectada en ambas variables puede explicarse por procesos endógenos (interacciones intra e inter específicas), es decir, los patrones identificados son inherentes a la comunidad leñosa (Fortin & Dale, 2005). Un resultado que sugiere la respuesta de las especies a procesos endógenos es la influencia de la especie dominante (*Allenrolfea vaginata*) en la composición del resto de leñosas.

La facilitación es el proceso que generalmente explica el agrupamiento de individuos y/o especies en ambientes estresantes (Tirado & Pugnaire, 2003; Callaway & Pennings, 2000; Pendleton, Nelson & Rodriguez, 2010).

Otro factor endógeno que explica los patrones contagiosos es el mecanismo de reproducción vegetativa (Elmqvist & Cox, 1996; Shimizu, Ando, & Sakai, 2002). Este tipo de reproducción fue observado en las principales especies que componen los parches: *Allenrolfea vaginata*, *Prosopis reptans*, *Lippia salsa*, *Grahamia bracteata*.

La salinidad del suelo del arbustal presentó heterogeneidad vertical y horizontal, la cual se explica por la variabilidad inherente de la salinidad (Bazihizina, Barrett-Lennard, & Colmer, 2012). El gradiente vertical dentro de la zona radical puede variar ampliamente dentro del primer metro de profundidad (Bazihizina, Barrett-Lennard, & Colmer, 2012). En el parche del arbustal la CE aumentó el triple entre las profundidades 0-20cm y 20-50cm, en tanto que en el suelo desnudo la CE aumentó 1.5 veces. Las raíces de los arbustos introducen mayor variabilidad en el suelo por el mecanismo de exclusión de sales, lo cual podría explicar el aumento de la CE en el suelo del parche entre los 20-50 cm (Bazihizina, Barrett-Lennard, & Colmer, 2012).

La dependencia espacial de la salinidad se detectó en dos escalas de variación. En escalas finas la variación de la CE se podría simular con un modelo esférico de rango menor a 10 metros, a partir de dicho rango, la variabilidad se ajustaría a un modelo lineal.

En escala fina la CE presentó fuerte dependencia espacial sobre el parche. La microtopografía del parche influyó en la distribución de la CE entre el micro hábitat y el entorno. El efecto de la microtopografía en la distribución de la salinidad y otras propiedades edáficas en ambientes salinos y áridos es reconocido en la literatura y ha sidio comprobado en otros estudios (Reynolds & Houle, 2002; McMillan & Day, 2010; Li, Li, & Ma, 2011; Yang *et al.*, 2011).

En escala de parcela la salinidad superficial de los parches presentó una tendencia norte- sur diferente de la observada para la salinidad del parche entre los 20-50 cm y del suelo desnudo, para la cual la tendencia de variación fue oeste-este.

Los gradientes detectados posiblemente estén relacionados a procesos exógenos, es decir a la influencia de factores independientes a la salinidad, que actúan en diferentes escalas (Fortin & Dale, 2005).

La tendencia norte-sur observada para la salinidad superficial del parche se corresponde con la dirección predominante de los vientos de la región, los cuales podrían inducir dependencia espacial en la salinidad (Kim & Yu, 2009). Los vientos influyen en el transporte y acumulación de materiales y partículas de suelo que forman los montículos. En los ecosistemas dunares se ha encontrado que los procesos eólicos modifican el gradiente espacial de los atributos edáficos y los materiales eólicos son la fuente más importante tanto de nutrientes como de estrés abiótico (Kim & Yu, 2009; McMillan & Day, 2010).

Otro factor externo que podría influir en el gradiente observado es la vegetación. Sin embargo, el patrón de variación del tamaño de los parches no presentó correlación espacial significativa con la tendencia norte-sur de la salinidad del suelo de los primeros centímetros.

Por otra parte la tendencia oeste-este de la salinidad del suelo desnudo puede estar relacionada con la pendiente del terreno y la topografía.

En el bosque la vegetación leñosa también presentó estructura espacial local (11 metros). La cobertura de halófitas presentó autocorrelación positiva en un rango menor que el total de leñosas (7 metros).

La distribución vertical y horizontal de la salinidad del suelo fue heterogénea y mostró un patrón global y local agregado. La variación espacial de la salinidad se ajustó a un modelo esférico.

La salinidad superficial (0-20 cm) presentó autocorrelación espacial positiva en las distancias de 7 metros y 11 metros. La salinidad entre 20-50cm presentó un rango mayor (18 metros) de dependencia espacial.

El diseño de muestreo adoptado en el bosque permitió detectar que la estructura espacial de la vegetación leñosa del bosque estuvo correlacionada positivamente con la estructura espacial de la salinidad superficial del suelo en escalas locales. En pequeña escala la micro-heterogeneidad de la salinidad es significativa para la instalación de la vegetación (Aguilar & Sala 1999; Rubio & Escudero, 2000; Maestre & Cortina 2002; Maestre 2003; Mancera *et al.*, 2005; Moffett *et al.* 2010).

El análisis SADIE permitió detectar la heterogeneidad y asociación espacial en pequeña escala. Otros estudios que emplearon el análisis por índices de distancia encontraron agregación en las variables ambientales de ambientes semiáridos que demuestra la heterogeneidad en pequeña escala del ambiente (Maestre & Cortina, 2002; Quero, 2006; González-Rodríguez *et al.* 2011).

En el arbustal el nivel de salinidad determinó la presencia de vegetación (Martínez-Duro, *et al.*, 2010). Las condiciones restrictivas del suelo pueden controlar fuertemente la estructura y funcionamiento de las comunidades maduras y también la sucesión secundaria (Martínez-Duro, *et al.*, 2010).

En los parches probablemente influyen procesos endógenos en la segregación de nichos. Si bien en el arbustal las especies presentaron agrupamientos, el diseño de muestreo realizado no detectó asociación entre la estructura espacial de la salinidad y la segregación de especies, lo cual sugiere que existen escalas más finas de variación para las leñosas halófitas no detectadas en este estudio.

5. CONCLUSIONES

El análisis de la diversidad, composición y riqueza de leñosas permitió detectar la respuesta de la comunidad a diferentes condiciones de hábitat.

En el hábitat con suelos fuertemente salinos y con escasa o nula influencia de inundaciones, la diversidad (índice de Shannon_H) no varía significativamente, la composición de especies presenta segregación de xerófilas y xerohalófitas, y la riqueza disminuye.

La influencia del ambiente edáfico sobre la distribución de especies leñosas en el ecosistema salino estudiado en el Chaco semiárido, se pudo comprobar mediante el análisis de los patrones espaciales de la salinidad y de las leñosas.

Los patrones espaciales de la salinidad y de las leñosas están condicionados por una combinación de procesos exógenos y endógenos.

En el hábitat con suelos fuertemente salinos (arbustal halófilo) la vegetación se estructura en parches multiespecíficos con estratificación de especies. El nivel de salinidad determina la presencia de parches vegetados.

La microtopografía influye en el patrón espacial de la salinidad del suelo en pequeña escala. En posiciones más elevadas la salinidad disminuye por lo cual los micrositios más elevados serían propicios para la instalación de la vegetación leñosa.

La especie dominante del arbustal (*Allenrolfea vaginata*) influye positivamente en la riqueza de especies halófitas.

En el hábitat menos salino (bosque xerófilo) la salinidad superficial del suelo induce dependencia espacial en la diversidad y composición de especies y en la segregación de nichos entre las leñosas.

Los parches vegetados son unidades que funcionan como *núcleos de diversidad* en ambientes salinos.

Los *procesos* que ocurren en nivel de parche determinan la *estructura general* de la comunidad.

Futuras investigaciones serán necesarias para dilucidar el origen de los parches y la función de las especies que lo componen en la iniciación de la sucesión natural.

6. RECOMENDACIONES

El uso de los ecosistemas salinos es apropiado en la enseñanza de procesos e interacciones ecológicas, estudios de gradientes, así como realizar prácticas y aplicar diferentes técnicas de estadística espacial.

Los resultados sugieren el empleo de las especies leñosas halófitas como indicadoras de la distribución espacial de la salinidad del suelo en ambientes semiáridos.

Los resultados obtenidos del estudio de los patrones espaciales pueden ser aplicados en programas de restauración y monitoreo de ecosistemas degradados a escala local.

Se recomienda el uso de técnicas de ecología espacial para evaluar procesos de degradación de ambientes y para planificar programas de restauración ecológica.

La utilización de nuevas tecnologías de captura de imágenes aéreas por vehículos no tripulados es una opción como material de apoyo en trabajos de campo en sitios no accesibles, o como la base para análisis espacial de imágenes en pequeña escala. Es una herramienta accesible, con productos de buena calidad, obtenidos en corto plazo, de fácil procesamiento.

A partir de los resultados obtenidos en la tesis se recomiendan estudios para profundizar los conocimientos sobre los sistemas salinos en las siguientes líneas de investigación:

-Patrón de crecimiento, distribución espacial y composición de leñosas halófitas en ambientes semiáridos salinos para simular el proceso de sucesión.

- Biodiversidad de especies en ambientes salinos.
- Diversidad funcional según grupos y caracteres funcionales en ambientes salinos.
- Mecanismos de reproducción de las especies leñosas, para determinar en qué medida la estructura agregada de la comunidad es originada por el tipo de reproducción asexual de las especies.
- Mecanismos de tolerancia de las especies al estrés salino, para determinar su grado de halofilia.
- Estudios de banco de semillas dentro de parches de vegetación.
- Determinación del patrón de microrelieves y su relación con la salinidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Adobe, 2015. Asociación Civil ADOBE sitio web. [Fecha de consulta: 6/07/2015]. Disponible en: <<http://www.asociacionadobe.com/home.html>>.
- Aguiar, M. R. & O.E Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273–277.
- Allaby, M. 1992. *The concise Oxford Dictionary of Botany*.
- Anaya, D. M., & O. R. G Rubio. 2010. Análisis espacial por índices de distancia Sadie de *Lophophora williamsii* en tres parcelas con diferente grado de perturbación en San Luis Potosí. Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. VII Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. Hermosillo, Sonora, México. Marzo 17-19 de 2010. [Fecha de consulta: 6/07/2015]. Disponible en: <http://www.academia.edu/570722/AN%C3%81LISIS_ESPACIAL_POR_%C3%84ndices_de_distancia_sadie_de_lophophora_williamsii_en_tres_parcelas_con_diferente_grado_de_>
- Balzarini M.G., L. Gonzalez, M. Tablada, F. Casanoves, J.A Di Rienzo, C.W. Robledo. 2008. *Infostat. Manual del Usuario*, Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.
- Baoshan, C., H. Qiang, Z. Kejiang, & C. Xin. 2011. Determinants of annual–perennial plant zonation across a salt–fresh marsh interface: a multistage assessment. *Oecologia*, 166:1067–1075.
- Bazihizina, N., E. G., Barrett-Lennard, & T. D. Colmer, 2012. Plant growth and physiology under heterogeneous salinity. *Plant and Soil*, 354:1–2, 1-19
- Belnap, J., B. Büdel, & O. L. Lange, 2003. Biological soil crusts: characteristics and distribution. *In* *Biological soil crusts: structure, function, and management* pp. 3-30. Springer Berlin Heidelberg.
- Benito, I., & M. Onaindia. 1991. Estudio de la distribución de las plantas halófilas y su relación con los factores ambientales en la marisma de Mundaka-urdaibai. Implicaciones en la gestión del medio natural. *Eusko Ikaskuntza*. 116 pp.
- Bertiller MB; AJ Bisigato; A L Carrera; H. F. Del Valle. 2004. Estructura de la vegetación y funcionamiento de los ecosistemas del monte Chubutense. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39 3-4: 139-158
- Bochet, E., Rubio, J. L., & J. Poesen. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena*, 38:1, 23-44.
- Boletta, P., A. Ravelo, A. Planchuelo, M. Grilli. 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 228, 114e118.
- Bonelli L. 2012. A. Estudio de suelo en Quimili Paso- Salavina. Informe técnico, proyecto Recuperación de Bosques Degradados mediante sistemas productivos, Quimil Paso- Dpto. Salavina, Santiago del Estero, N° 2128-20-2010, Asunto N° 25329/2010, Dirección de Bosques y Fauna, Provincia de Santiago del Estero inédito.
- Borcard D, Gillet F & Legendre P. 2011. *Numerical Ecology with R*, Use R. DOI 10.1007/978-1-4419-7976-6_7, © Springer Science+Business Media, LLC 2011, ISBN 978-1-4419-7975-9
- Braun-Blanquet, J. 1932. *Plant sociology; the study of plant communities*. McGraw-Hill, New York.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. H. Blume, Madrid 820 pp.
- Bravo, S.; C. Kunst, R. Grau, & E. Aráoz. 2010. "Fire–rainfall relationships in Argentine Chaco savannas", *Journal of Arid Environments*, Volume 74, Issue 10, p. 1319-1323, ISSN 0140-1963. [Fecha de consulta: 25 abril 2015]. Disponible en: <http://www.csnat.unt.edu.ar/ed/public/investigacion/biologia/Bravoetal2010_jaridenviro.pdf>
- Bui E.N. 2013. Soil salinity: A neglected factor in plant ecology and biogeography. *Review. Journal of Arid Environments* 92: 14-25.
- Burkart, 1979. *Flora ilustrada de Entre Ríos*. Colección científica del INTA. Parte III, Dicotiledóneas Metaclamideas. Argentina.
- Cabido M. & M. Zak 1999. La vegetación del norte de Córdoba. Córdoba: Secretaría de Agricultura, Ganadería y Rec. Renov. de Córdoba. p. 67. ISBN: 987-43-0942-3.
- Cabrera, A. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Fascículo 1. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Segunda Edición, Tomo II. Editorial ACME SACI

Callaway, R. M., & S. C. Pennings. 2000. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. *The American Naturalist*, 156(4), 416-424

Camarero, JJ & V, Rozas. 2006. Técnicas de análisis espacial de patrones de superficies y detección de fronteras aplicadas en ecología forestal. *Invest Agrar: Sist Recur For* 15(1): 66-87.

Cantero J.J., Cantero A. & Cisneros J.M. 1996: The vegetation of hydrohalomorphic landscapes in central Argentina. Ed. Universidad Nacional de Rio Cuarto, Argentina.

Carretero 2001. Esquema sintaxonómico de la vegetación de regiones salinas de Argentina. *Multequina* 10: 67-74.

Castellanos, E. M., M. E. Figueroa, & A. J. Davy. 1994. Nucleation and facilitation in saltmarsh succession: interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne*. *Journal of Ecology*, 239-248

Cisneros, JM; A Degioanni; JJ Cantero & A Cantero. 2008. Caracterización y manejo de suelos salinos en el área pampeana. Pp. 17-46 en: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María eds. *In La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. EDUCC Editorial Universidad Católica de Córdoba, Córdoba. ISBN 978-987-626-013-8

Coirini, R., M. Karlin, G. Reati, M. Allier, & C. Ávalos. 2010. Manejo sustentable del ecosistema Salinas Grandes, Chaco Árido. Córdoba: Encuentro Grupo Editor.

Crean, 2015. http://www.crean.unc.edu.ar/secciones/monitoreo/pdi_2013/may_2013.html [consultado el 14/04/2015]

Dale, M. R. T., Dixon, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Myers, D. E. & Rosenberg, M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. – *Ecography* 25: 558–577

Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, C.W. Robledo. InfoStat versión 2014. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Dijkema, k.S., 1987. Selection of salt sites for the European network of biogenetic reserves. Report to the European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources, Council of Europe c. 72/86.

Escudero, A., L. Giménez-Benavides, J. M. Iriondoand, A. Rubio. 2004. Patch Dynamics and Islands of Fertility in a High Mountain Mediterranean Community Arctic, Antarctic, and Alpine Research, Vol. 36, No. 4, 2004, pp. 518–527

Yang, F., G. Zhang, X. Yin, & Z. Liu. 2011. Field-scale spatial variation of saline-sodic soil and its relation with environmental factors in Western Songnen Plain of China. *International journal of environmental research and public health*, 8(2), 374-387.

Figueroa M E & Giménez A M. 2014. Diversidad vegetal en ambientes fluviales del Chaco semiárido, Santiago del Estero, Argentina. Primer Congreso Internacional del Gran Chaco Americano: Territorio e Innovación. INTA. 2014.

Figueroa M.E. & Giménez A.M. 2013. Comunidad vegetal de un arbustal halófilo del Chaco semiárido, Santiago del Estero. XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica.

Figueroa, M E, Giménez, AM & Hernández, P. 2011. Diversidad de leñosas en ambientes salinos de la provincia de Santiago del Estero. Congreso de Ciencias Ambientales –COPIME.

Figueroa, M. E., & Giménez, A. M. 2015. Consideraciones ecológicas sobre una población de *Lycium athium* Solanaceae y ampliación de su área de distribución. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 50(1), 79-91.

Figueroa, M. E., Giménez, A. M., Hernández, P., Gaillard de Benítez, C., & Lorenz, G. 2011. Ecoanatomía de la madera de *Allenrolfea vaginata* Griseb. Kuntze Chenopodiaceae en ambientes salinos de Santiago del Estero. *Ecología austral*, 21(3), 339-352.

Figueroa, ME., Rodrigo A., Molowny-Horas R., Lorenz G., Giménez AM. 2015. Spatial structure and composition of a halophytic shrubland in the Argentinean Semiarid Chaco. *En redacción*.

Figueroa, ME; Giménez, AM; Hernández, P; Gaillard De Benítez, C & Lorenz, G. 2011. Ecoanatomía de la madera de *Allenrolfea vaginata* Griseb. Kuntze Chenopodiaceae en ambientes salinos de Santiago del Estero. *Ecología Austral* 21: 339-352.

Flowers, T. J., M. A. Hajibagheri, N. J. W. Clipson 1986. Halophytes. *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 61, No. 3 Sep., 1986, pp. 313-337.

Galizzi, F., N. Peinemann & S. Lamberto. 2000. Relación suelo vegetación en áreas de transición entre condiciones de estepa y halomorfismo en el Sur de la provincia de Buenos Aires. *Quebracho*, 8: 30-39.

Gandullo. 2004. Nueva asociación de ambientes salinos. *Multequina*, 13: 33-37.

Gianoli E. 2004. Fisiología ecológica en plantas mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. Editor Hernán Marino Cabrera. Euv Valparaíso Chile. [Pp. 13 – 25] *Iawa Bull.* 6:319-347.

Giménez AM & Moglia JG. 2003. Árboles del Chaco Argentino: guía para el reconocimiento dendrológico. ISBN 987 95852-9-1. 307 pag.

Giménez, A, Hernández, P. Figueroa, M. E; Barrionuevo, I. 2011. Diversidad del estrato arbóreo en los bosques del Chaco semiárido. *Quebracho* 19 1,2: 40-53. ISSN: 0328-0543.

Giménez, A. M., Figueroa, M. E., Hernández, P., & Cejas, M. 2008. Jume negro *Allenrolfea vaginata* Kuntze, Chenopodiaceae: Potencialidades de usos en la rigurosidad del ambiente salino. *Quebracho*, 15, 32-36.

González, M H. & O. K. Flores. 2010. Análisis de la precipitación en la llanura chaqueña argentina y su relación con el comportamiento de la circulación atmosférica y las temperaturas de la superficie del mar. *Meteorologica* [online]., vol.35, n.2 [citado 2015-03-12], pp. 53-66. Disponible en: <http://www.scielo.org.ar/scielo.php?Script=sci_arttext&pid=S1850-468X2010000200002&lng=es&nrm=iso>. ISSN 1850-468X.

González-Rodríguez, V., R.Villar, R. Casado, E. Suárez-Bonnet, J. L., Quero & R. M. Navarro-Cerrillo. 2011. Spatio-temporal heterogeneity effects on seedling growth and establishment in four *Quercus* species. *Annals of forest science*, 687, 1217-1232.

Grigore, M.-N., Toma, C., & Boşcaiu, M. 2010. Dealing with halophytes: an old problem, the same continuous exciting challenge. *Analele științifice ale Universității "Al. I. Cuza" Iași, Biologie vegetală*, Tomul LVI, fasc. 1, s.II a.

Hameed, A., & M. A. Khan. 2011. Halophytes: biology and economic potentials. *Karachi University Journal of Science*, 391: 40-44.

Hammer, Ø .Harper, D.A.T and Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 41:9 pp.

Huchzermeyer BA & T Flowers. 2013. Putting halophytes to work—genetics, biochemistry and physiology. *Functional Plant Biology* 40,v–viii http://dx.doi.org/10.1071/FPv40n9_FO

IUSS WRB 2007. World referente Base for Soil Resources 2006, first update, FAO

Jackson, R. B., & M. M. Caldwell. 1993. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology*, 683-692.

Journel, A. G., & Huijbregts, C. J. 1978. Mining geostatistics. Academic press.

Karlin, M. S., Buffa, E. V., Karlin, U. O., Contreras, A. M., Coirini, R. O., & Posse, E. R. 2012. Relaciones entre propiedades de suelo, comunidades vegetales y receptividad ganadera en ambientes salinos Salinas Grandes, Catamarca, Argentina. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 81: 30-45.

Larcher, W. 1977. *Ecofisiología Vegetal*. Ediciones Omega.

Lavado, R.2008. Visión sinteetica de la distribución y magnitud de los suelos afectados por salinidad en la Argentina. Pp. 11-16 en: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María eds. *La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. EDUCC Editorial Universidad Católica de Córdoba, Córdoba. ISBN 978-987-626-013-8

Legendre, P.; & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam

Legendre P. & M.-J Fortin. 1989. Spatial patterns and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107–138

Leprun, J. C. 1999. The influences of ecological factors on tiger bush and dotted bush patterns along a gradient from Mali to northern Burkina Faso. *Catena*, 371: 25-44.

Li, C., Li, Y., & J. Ma. 2011. Spatial heterogeneity of soil chemical properties at fine scales induced by *Haloxylon ammodendron* Chenopodiaceae plants in a sandy desert. *Ecological research* 262, 385-394.

Lorenz, G. 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutric Regosol bajo bosque en el Chaco Semiárido, Argentina. *Quebracho*, 3, 13-23.

Lorenz, G. 2004. Guía de evaluación ecológica de suelos. Serie didáctica N° 8. Cátedra de edafología forestal. Facultad de Ciencias Forestales. UNSE, Santiago del Estero, Argentina.

Lorenz, G. 2005. Métodos de análisis de suelos. Serie Didáctica N° 12. Cátedra De Edafología Forestal. Facultad De Ciencias Forestales. Unse, Santiago Del Estero, Argentina

Maestre F & J Cortina 2002. Spatial pattern of soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241: 279-291.

Maestre, F. T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J. y Vallejo, R. 2003a. Small-scale environmental heterogeneity and spatio-temporal dynamics of seedling survival in a degraded semiarid ecosystem. *Ecosystems* 6: 630-643.

Maestre, F. T., Rodríguez, F., Bautista, S. y Cortina, J. 2003b. Análisis del patrón espacial de la vegetación en un espartal semiárido Alicante, SE España utilizando distintos métodos de análisis espacial y mallas de muestreo. I. Patrones individuales. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural Sección Biológica* 98: 159-172

Maestre, F. T. 2003. Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Rev. chil. hist. nat.* [en línea]. vol.76, n.1 [citado 2012-06-18], pp. 35-46. Disponible en:

<http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0716-078X2003000100004&lng=es&nrm=iso>. ISSN 0716-078X. doi: 10.4067/S0716-078X2003000100004.

Mancera, J. E., G. C. Meche, P. P. Cardona-Olarte, E. Castañeda-Moya, R. L Chiasson, N. A Geddes & J. B. Grace. 2005. Fine-scale spatial variation in plant species richness and its relationship to environmental conditions in coastal marshlands. *Plant Ecology*, 1781: 39-50.

Marasas, P., & J. Sogo. 2011. Dinámica del movimiento de sales en el perfil del suelo de la localidad de pozo Betbeder, Santiago del estero. Segunda Reunión de la Red Argentina de Salinidad pág.

http://www.iirastuc2011.unt.edu.ar/index.php?option=com_content&view=article&id=51&Itemid=63. Sociedad Rural de Tucumán: Red Argentina de Salinidad.

Martín R. Aguiar, Osvaldo E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems, *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 14, Issue 7, 1 July 1999, Pages 273-277, ISSN 0169-5347, <http://dx.doi.org/10.1016/S0169-53479901612-2>.

Martín, G. L, J., Colombo, M., Raya, F., & Fernández, D. 07 de 11 de 2009. Diversidad y cobertura de la vegetación halófila de la Llanura Deprimida Salina Semiárida del Dpto. Leales, Tucumán, Argentina. Recuperado el 7 de Febrero de 2012, de <http://ecaths1.s3.amazonaws.com/forrajicultura/DIVERSIDAD%20Y%20COBERTURA.pdf>

Martínez-Duro, E., Ferrandis, P., Escudero, A., Luzuriaga, A. L., & Herranz, J. M. 2010. Secondary old-field succession in an ecosystem with restrictive soils: does time from abandonment matter?. *Applied Vegetation Science*, 132: 234-248.

Mitlöhner, R. 1990. Die konkurrenz der Holzgawächse im regengrünen Trockenwald des Chaco Boreal, Paraguay. Universität Göttinger, Göttinger Beitr. Zur Land-und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen. N° 54, 177 p.

Moffett, Kb; Da, Robinson & Sm, Gorelick. 2010. Relationship of salt marsh vegetation zonation to spatial patterns in soil moisture, salinity, and topography. *Ecosystems* 13: 1287–1302

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84 pp

Mostacedo, B., & T Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible BOLFOS.

Naumann M. 2006. Atlas del Gran Chaco Sudamericano. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica GTZ. 92 pp. Erregé & Asoc. Buenos Aires

- Onaindia, M., & I. Amezaga. 1999. Natural regeneration in salt marshes of northern Spain. . Ann. Bot. Fennici, 36: 59-66.
- Pan, D, A. Bouchard, P Legendre, & G. Domon. 1998. Influence of edaphic factors on the spatial structure of inland halophytic communities: a case study in China Journal of Vegetation Science 9: 797-804
- Pendleton, R. L., S. D. Nelson, & R. L. Rodriguez. 2010. Do Soil Factors Determine the Distribution of Spineless Hopsage *Grayia brandegei*? Recuperado el 28 de 02 de 2012, de http://www.fs.fed.us/rm/pubs_int/int_gtr338/int_gtr338_205_209.pdf
- Pennington, R., D. Prado, C. Pendry, 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. Original Article Blackwell Science, Ltd, Journal of Biogeography 27: 261–273
- Perry, J. N. y Dixon, P. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. Ecoscience9: 133-141.
- Perry, J. N., L. Winder, J. M. Holland & R. D Alston. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. Ecology Letters2: 106-113
- Pire, E. F., & J. P. Lewis. 2005. Los matorrales de *Allenrolfea vaginata* Gris. Ok del Chaco Santafesino. Natura Neotropicalis, 124/25, 1-8.
- Prado, D. E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit Edinb. J. BOT. 57 3: 437–461
- Primack R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, F. Massardo. 2001. Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México
- Programa para el estudio integral Río Dulce. 1979. Subprograma geomorfología y evaluación de escurrimientos. Informe final. Santiago del Estero- Córdoba. Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación Argentina.
- Quero J.L. 2006. SADIE como herramienta de cuantificación de la heterogeneidad espacial: casos prácticos en el Parque Nacional de Sierra Nevada Granada, España. Ecosistemas. 2006/3 URL: http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=436&Id_Categoria=1&tipo=portada
- Callaway, R. M., & Pennings, S. C. 2000. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. The American Naturalist, 156(4), 416-424.
- Ragonese, A. 1951. La vegetación de la República Argentina. II.- Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. Rev. Inv. Agr. 51-2:1-233.
- Ragonese, A. & J Castiglione. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. Bol. Soc. Arg. Bot., 11: 133-160
- Repetto, C. A. 1939. La región chaqueña argentina: estudio geográfico. Disponible en: http://repositorio.educacion.gov.ar/dspace/bitstream/handle/123456789/98471/Monitor_11009.pdf?Sequence=1 [Consultado el 12/03/2015].
- Rodrigues de Souza E., M. B. Galvão dos Santos Freire, K. P. Vieira da Cunha, C. W. Araújo do Nascimento, H. A. Ruiz, & C. M. Teixeira Lins. 2012. Biomass, anatomical changes and osmotic potential in *Atriplex nummularia* Lindl. cultivated in sodic saline soil under water stress. Environmental and Experimental Botany, 82: 20– 27.
- Rogers, M. E., A. D. Craig, R. E. Munns, T. D. Colmer, P. G. H. Nichols, C. V. Malcolm, E.G. Barrett-Lennard, A. J. Brown, W. S. Semple, P. M. Evans, K. Cowley, S. J. Hughes, R. Snowball, S. J. Bennett, G. C. Sweeney, B.S. Dear and M. A. Ewing. 2005. The potential for developing fodder plants for the salt-affected areas of southern and eastern Australia: an overview. Australian Journal of Experimental Agriculture, 45, 301–329.
- Romney, E., & A. Wallace. 1980. Ecotonal distribution of sal-tolerant shrubs in the Northern Mojave Desert. Nevada Desert Ecology. Great Basin Naturalist Memoris , N°4: 134-139.
- Rostagno, C. M., H. F Del Valle, & L. Videla. 1991. The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. Journal of Arid Environments 202: 179-188.
- Roth, I., & A. M. Giménez, 2006. Argentine Chaco forests: dendrology, tree structure, and economic use. 2. The humid Chaco. Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung.

Ruiz Posse E.; Karlin U.; Buffa E.; Karlin M; Levra C., Castro G. 2006. Caracterización Ambiental de las Salinas Grandes de Catamarca, Argentina. III Congreso Iberoamericano de Ambiente y Calidad de Vida. Catamarca. Edición 2006. Publicación de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad Nacional de Catamarca, 2006, 380 p.

Ruiz Posse, E., Karlin, U. O., Buffa, E., Karlin, M., Gai Levray, C., & Castro, G. 2007. Ambientes de las Salinas Grandes de Catamarca, Argentina. . *MULTEQUINA* , 16:123-137.

Saveliev, A. A., Mukharamova, S. S., Chizhikova, N. A., Budgey, R., & Zuur, A. F. 2007. Spatially continuous data analysis and modelling. In *Analysing ecological data* pp. 341-372. Springer New York.

Schofield, R. V., & M. J. Kirkby, Application of salinization indicators and initial development of potential global soil salinization scenario under climatic change, *Global Biogeochem. Cycles*, 173, 1078, doi:10.1029/2002GB001935, 2003.

Sharma, M. L., & D. J. Tongway. 1973. Plant induced soil salinity patterns in two saltbush *Atriplex* spp. communities. *Journal of range management*, 121-125.

Sistema de Información Geográfica de Santiago del Estero SigSE 2.0., INTA. <http://sigse.inta.gov.ar/>

Soil Science Glossary Terms Committee. 2008. Glossary of soil science terms. SSSA, Madison, WI. Disponible en: <https://www.soils.org/publications/soils-glossary#> consultado el 7/05/2015.

Soliveres, S. 2011. Efectos del estrés abiótico y factores bióticos en las interacciones planta-planta: implicaciones para el funcionamiento y la restauración de los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 202-3:121-128.

Taleisnik, E., & D. López Launestein. 2011. Leñosas perennes para ambientes afectados por salinidad. Una sinopsis de la contribución argentina a este tema. *Ecología Austral*, 21:3-14.

Tirado, R., & Pugnaire, F. I. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 1362: 296-301.

Torrella, S. A., Ginzburg, R. G., Adámoli, J. M., & Galetto, L. 2013. Changes in forest structure and tree recruitment in Argentinean Chaco: Effects of fragment size and landscape forest cover. *Forest Ecology and Management*, 307: 147-154.

Villar SP. 2000. Estrategias ecológicas y funcionales del xilema en plantas leñosas mediterráneas. Tesis doctoral. Universidad de Valencia. Departamento de biología vegetal.

Vogt, C. 2011. Vegetación halófila de la cuenca del riacho Yakaré Sur, Chaco Boreal, Paraguay. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, XXXIII Jornadas de Botánica. Suplemento pág. 212. Posadas, Misiones: Sociedad Argentina de Botánica.

Wallace, A., Romney, E. M., Wood, R. A., El-Ghonemy, A. A., & Bamberg, S. A. 1980. Parent material which produces saline outcrops as a factor in differential distribution of perennial plants in the northern Mojave Desert. *Nevada Desert Ecology*, N°4: 140-145.

Yang, F., Zhang, G., Yin, X., & Liu, Z. 2011. Field-scale spatial variation of saline-sodic soil and its relation with environmental factors in western songnen plain of china. *International journal of environmental research and public health*, 82, 374-387.

Yarranton, G. A., & Morrison, R. G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *The Journal of Ecology*, 417-428.

Zhang, Z., H. Hu, F. Tian, H. Hu, X. Yao, & R. Zhong, 2014. Soil salt distribution under mulched drip irrigation in an arid area of northwestern China. *Journal of Arid Environments*, 104: 23-33.

Zuloaga, F., & O. Morrone. Ed. 1996. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, Vol. 60.

Zúñiga, B., G. Malda, & H. Suzán. 2005. Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* Cactaceae en un Desierto Subtropical de México. *Biotropica* 37: 351-356

Zuur, A., E. N. Ieno, & G. M. Smith. 2007. *Analysing ecological data*. Springer Science & Business Media.

ANEXOS

Anexo 1-Metodología para la obtención y procesamiento de las imágenes aéreas.....	141
Anexo 2-Procedimiento de muestreo de suelo en micro-escala.....	156
Anexo 3-Fotografías.....	159

Anexo 1

1.1 Metodología para la obtención y procesamiento de las imágenes aéreas tomadas con multicóptero

El objetivo de este apartado es proponer una guía metodológica para el trabajo en campo y gabinete con imágenes aéreas obtenidas desde aeronaves no tripuladas. Se detalla el procedimiento realizado en terreno para la obtención de las imágenes aéreas y el procesamiento de las mismas en gabinete mediante el uso del software libre GRASS GIS 7.0.

1.1.1 Obtención de las imágenes aéreas

En procedimiento para la toma fotográfica consistió en preparar el terreno previamente mediante la colocación de 20 marcas tamaño Hoja A4 en color rojo distanciadas 12 metros aproximadamente una de otra y numeradas clavadas en el suelo sobre una franja de 20 m alrededor del cuadrado de muestreo de 50m x 50 m (Fig. 1). También se colocaron marcas de color amarillo sobre 4 parches de vegetación como referencias (se recomienda el color amarillo sobre el rojo) y para realizar tomas detalladas sobre los parches individuales.

Luego para cada marca roja se registró su posición geográfica promedio medida durante 5 minutos con GPS. La toma de la imagen se realizó en septiembre del 2014.

El equipo de vuelo consistió en una aeronave no tripulada Dji NAZA F450 Multicopter y la cámara fotográfica GOPRO 3 black plus de 12mp (Fig. 2). En la Figura 3 se esquematiza el procedimiento seguido en el terreno. El trabajo de campo completo demandó 14 horas. El principal inconveniente fueron las condiciones climáticas del momento, con una nubosidad variable y una velocidad del viento que impidió continuar con el trabajo de toma de fotografías aéreas.

Figura 1. Diseño de la preparación del terreno para la toma de las imágenes aéreas sobre el cuadrado de muestreo.

Figura 2. Equipo de vuelo: multicoptero, cámara y control remoto.

Figura 3. Procedimiento para la toma de imágenes aéreas del sitio de muestreo con equipo multicóptero.

1.1.2 Procesamiento de las imágenes obtenidas

Un paso previo antes de realizar mediciones sobre las imágenes obtenidas es la corrección de errores de las fotografías obtenidas con cámara digital acoplada a la aeronave (Fig. 4).

Figura 4. Imágenes obtenidas con la cámara digital acoplada al multicoptero.

La corrección se realizó con el programa Lightroom Adobe photoshop 5.7, (versión de prueba) que permite realizar correcciones precisas tomando en cuenta el perfil de la lente de la cámara con la que se tomaron las fotografías (GoPro Modelo HERO+3Black Edition). Además se aplicaron ajustes automáticos equilibrio de blancos y tono. Este primer paso permite realizar las primeras correcciones o tratamiento a las fotografías (Fig. 5).

Figura 5. Imagen aérea con las correcciones realizadas por la lente, tono y color automático.

Las imágenes obtenidas fueron corregidas geográficamente y procesadas con la ayuda del software libre para sistema de información geográfico GRASS 7.0 GIS (Fig. 6- disponible en: <http://grass.osgeo.org/grass7/>).

GRASS es un SIG usado para el manejo de datos, procesamiento de imágenes, producción gráfica, modelización espacial y visualización de muchos tipos de datos. En la actualidad es uno de los sistemas de información geográfica más conocidos y utilizados debido a las facilidades que ofrece para el manejo y el análisis de información georreferenciada, además de contar con la ventaja de que es de libre distribución y opera en estaciones de trabajo con UNIX, aunque también está disponible para Linux. GRASS está compuesto por módulos, lo que permite implementarlo para diversos usos. Es compatible con los formatos ArcView y MapInfo (Maestre, Escudero & Bonet, 2008).

Figura 6. Imagen de la portada de inicio del software GRASS GIS.

La metodología empleada para determinar los parches del área de estudio consistió básicamente en una clasificación no supervisada de imágenes mediante la combinación de dos técnicas: “cluster” y “segmentación de objetos”. Las imágenes clasificadas por ambos métodos fueron combinadas mediante la operación “r.mode” que calcula el valor más frecuente de los valores contenidos en un mapa raster de coberturas (raster obtenido del “cluster”) para las áreas de un mapa base con las mismas categorías (raster obtenido de la “segmentación”). El mapa resultante es una reclasificación del mapa base. Se presentan los

productos obtenidos con una clasificación tradicional (Fig. 12) y con la combinación de técnicas propuesta (Fig 14).

En el cuadro 1 se resumen los pasos realizados y comandos utilizados con el software GRASS GIS 7.0.

Cuadro 1. Síntesis de los pasos realizados y comandos utilizados.

Tarea	Comando	Producto
Crear una nueva localización en GRASS bajo el sistema de referencia de la red oficial para Argentina: Posgar 2007 o 94 (proyección GAUSS-KRÜGER, faja 4).		
Importar la fotografía de interés	r.in.gdal	Fig. 5
Agrupar imágenes RGB	i.group	
Co georeferenciar de la fotografía a partir de un vector con los puntos de control medidos con GPS. 19 puntos de control utilizados. Opciones: Primer Orden, Vecino más próximo. Error: 2 m.	g.gui.gcp	Fig. 7
Generar la grilla 50 x 50 m, 25 celdas de 10 m x 10 m	mkgrid	Fig. 8
1. Clasificar la imagen usando un algoritmo de agrupamiento o cluster (clasificación no supervisada). Número inicial de clases: 10.	i.clusteri.maxlik	Fig. 9
Reclasificar la imagen cluster: 4 clases "rules": 1 2 3 4= 1 cobertura vegetal 5= 2 suelo desnudo con costra y vegetación arbustiva baja <15cm 6 7: 3 suelo desnudo con costra 8 9 10: 4 suelo desnudo sin costra.	r.reclass	Fig. 10
Filtrar la imagen reclasificada para eliminar ruidos	r.neighbors	
Transformar la grilla vector a raster	v.to.rast	
Crear mascara con la grilla de 50x50 de 25 celdas en formato raster	r.mask	
Reclasificar el raster cluster extrayendo solo la categoría 1 (parches) y poniendo para las demás NULL.	r.reclass	Fig. 11
Transformar el raster a vector (previamente pasando filtro por tamaño <0.70m ²).	r.to.vect	Fig. 12
Exportar las estadísticas y leer el archivo de texto generado con los resultados desde el Excel.	db.out.ogr	
2. Clasificar la imagen con segmentación de objetos. Nuevo módulo de Grass 7 que permite la clasificación basada en las distancias espaciales y en las firmas espectrales. La componente espacial incorporada permite segregar objetos. Tamaño mínimo usado: 16 (seed: 16 pixeles en un segmento) que deriva de que en la Región se ha definido una resolución de 0.05 metros (5cm) y se ha considerado un pixel de 20x20 cm (es decir 4 pixel de lado: 16 pixeles en total). 20 iteraciones. Sensibilidad de 0.25.	i.segment	Fig. 13
Combinar las imágenes con los dos tipos de clasificaciones basándose en el valor más frecuente o "moda". Busca el valor más frecuente en el raster base ("segment") en función del raster de coberturas ("cluster"). Se utilizó como mapa de cobertura: imagen producto del cluster filtrado y como "mapa base": imagen producto de la segmentación.	r.mode	
Obtener las estadística con análisis de paisaje: número de parches por celda de 10x10; superficie por celda.	r_report	
Transformar el raster producto de r.mode a vector	r.to.vect	
Cortar este vector generado superponiendo la grilla de 50x50 y generar un	v.overlay	

nuevo vector para este tamaño. Operador: "and".		
Agregar atributos de "área" y "coordenadas xy de centroides" de los parches.	v.db.addcolumn	
Filtrar por tamaño de parches tomando como mínimo 0.70m^2 .	v.extract	Fig. 14
Exportar la tabla en Excel para procesar los datos.	db.out.ogr

Figura 7. Imagen georreferenciada según los puntos de control medidos en campo (sistema de coordenadas Gauss Krüger POSGAR 94).

Figura 8. Grilla de 50m x 50m, celdas de 10m x 10m, generada a partir de la fotografía georeferenciada.

Figura 9. Clasificación Raster -Cluster.

Figura 10. Imagen reclasificada.

Figura 11. Imagen con la categoría "cobertura vegetal".

Figura 12. Vector generado a partir del raster obtenido de una clasificación tradicional "cluster".

Figura 13. Imagen clasificada por el método segmentación.

Figura 14. Imagen resultante de la aplicación del comando `r. mode`.

2.3. Obtención de las estadísticas a partir de la imagen clasificada

2.3.1 Procesamiento de datos en Excel

En Excel se importa la tabla de datos proveniente del vector (Fig. 14). Para calcular el área de parches por celda de 10 m x 10 m, se procede al filtrando manual o escribiendo la secuencias de condiciones lógicas para programar, con el objetivo de que se reproduzca el criterio tomado en el campo sobre la inclusión de parches dentro de una celda cuando la mayor parte de su tamaño esté contenido en dicha celda.

La finalidad de la programación es que dentro de cada celda queden los parches que tienen la mayor superficie: ***“Para cada categoría (cat) elegir el máximo de “área”. Luego tomar la posición “b-cat” (y) sumar todas las áreas (acumular el valor). Asignar el valor de la suma total a la posición “b-cat” y (identificada). Asignar 0 (cero) a todas las áreas distintas de posición “b-cat” y, asignar NULL.”***

Los valores de área de parche y sus posiciones xy permitirán realizar análisis de autocorrelación espacial.

A cada celda se incorporaron los valores medidos de suelo (CE y pH). Estas nuevas columnas de atributos se conectaron con el vector generado (Fig. 14) mediante la base de datos SQLite.

2.3.2 Módulo de trabajo con R-GRASS 70

El comando `rgrass7` del software R permite leer y procesar los objetos creados en GRASS 7 con sus respectivas tablas de atributos. De esta manera se puede leer el vector generado en GRASS (Fig. 14) con el comando `read VECT()`.

A continuación se mencionan los análisis realizados en la interface R-Grass con los vectores generados a partir de la imagen aérea. Se ejemplifican las operaciones realizadas en el programa RStudio.

Para evaluar las tendencias en los valores de CE en función de las coordenadas se utilizó el comando `lm`. Ejemplo:

```
lm1<-lm(CE20p~coord_xc + coord_yc, test)
```

Para calcular los variogramas se empleó la función `variogram` del paquete `spatial`: `variogram {spatial}`. Ejemplo:

```
v5 <- variogram(CE50p ~ 1, locations= ~ coord_xc + coord_yc, test3, cutoff=70, alpha=c(237,147), tol.hor=20)
```

Para fijar un modelo al variograma se utilizó `fit.variogram`:

```
fgri6<-fit.variogram(vgrid6,vgm(242.6, "Lin", 40,77), fit.sills=TRUE, fit.ranges=TRUE)
```

Para realizar las estimaciones de la CE a partir del modelo fijado se utilizó el método `krigin`. Para poder aplicar este método las grillas deben estar orientadas en sentido Norte-Sur. Para ello las grillas se deben rotar con la función `elide`, tomando como centro de rotación el centro del vector:

```
gri6rot<-elide(gri6, rotate=33, center=c(4484242.92,6812962.75))
```

Para generar las estimaciones se crearon dos tipos de grillas: una grilla de 5 m x 5 m para estimar valores de CE en el suelo desnudo, y una grilla de 0.5 m x 0.5 m para estimar valores de CE dentro de los parches (Fig. 15).

Figura 15. Grillas utilizadas para la estimación de la CE. A- grilla original de 10 m x 10m en dirección norte-sur. B- grilla de 5 m x 5 m para estimar valores de CE en el suelo desnudo C-Grilla de 0.5 m x 0.5 m para estimar valores de CE dentro de los parches.

Para generar las grillas los pasos son los siguientes:

```
bbox(gri6rot)
```

```
min max
```

```
x 4484218 4484268
```

```
y 6812938 6812988
```

A las coordenadas mínimas sumar 2 metros en x e y, para obtener el centro de una celda.

Grilla de 5 m x 5 m:

```
gt<-GridTopology(c(4484220,6812940), c(5,5), c(10,10))
```

```
> gt
```

```
      X1  X2
```

```
cellcentre.offset 4484220 6812940
```

```
cellsize          5      5
```

```
cells.dim         10     10
```

```
> sg6<-SpatialGrid(gt, grid6crs)
```

```
> tmp<-as.data.frame(sg6)
```

```
> colnames(tmp)<-c("coor_xc", "coor_yc")
```

```
> coordinates(tmp)= ~ coor_xc + coor_yc
```

```
> gt<-points2grid(tmp)
```

```
> sg6<-SpatialGrid(gt, grid6crs)
```

```
> summary(sg6)
```

```
proj4string(gri6rot)<-grid6crs
```

Grilla de 0.5 m x 0.5 m

```
gt1<-GridTopology(c(4484220,6812940), c(0.5,0.5), c(100,100))
```

```
> gt1
```

```

           X1    X2
cellcentre.offset 4484220.0 6812940.0
cellsize           0.5    0.5
cells.dim          100.0   100.0
```

```
> sg7<-SpatialGrid(gt1, grid6crs)
```

```
> tmp<-as.data.frame(sg7)
```

```
> colnames (tmp)<-c("coor_xc", "coor_yc")
```

```
> coordinates (tmp)= ~ coor_xc + coor_yc
```

```
> gt1<-points2grid (tmp)
```

```
> sg7<-SpatialGrid(gt1, grid6crs)
```

```
> summary(sg7)
```

```
Object of class SpatialGrid
```

```
Coordinates:
```

```

      min    max
coor_xc 4484220 4484270
coor_yc 6812940 6812990
```

```
Is projected: TRUE
```

```
proj4string :
```

```
[+proj=tmerc +lat_0=-90 +lon_0=-63 +k=1 +x_0=4500000 +y_0=0 +no_defs
+a=6378137 +rf=298.257223563 +towgs84=0,0,0,0,0,0,0 +to_meter=1]
```

```
Grid attributes:
```

```

      cellcentre.offset cellsize cells.dim
coor_xc      4484220      0.5      100
coor_yc      6812940      0.5      100
```

Universal Block Kriging:

Estimación con método Universal Block Kriging: incorpora la tendencia observada y la variación geo estadística.

```
kg7<-krige(CE50p~coord_xc+coord_yc, gri6rot, sg6, model=fgri6rot, block=c(5,5))
```

```
[using universal kriging]
```

```
> spplot(kg7["var1.pred"], main="universal kriging pred"): los valores estimados
```

```
> spplot(kg7["var1.var"], main="universal kriging var"): los errors de estimación
```

Por último los objetos creados a partir de las estimaciones realizadas se pueden exportar desde R, escribiendo el archivo raster para importarlo desde el GRASS:

```
> writeRAST(kg11, "salparche20", zcol="var1.pred", overwrite=TRUE)
```

```
> writeRAST(kg11, "salparche20e", zcol="var1.var", overwrite=TRUE)
```

Anexo 2

Procedimiento de muestreo de suelo en micro-escala en el arbustal halófilo

Para evaluar la relación del micro relieve y la heterogeneidad espacial de la salinidad del suelo se diseñó el siguiente muestreo: se seleccionaron 4 de los parches muestreados, de tamaño medio, sobre cada uno se colocó una cinta graduada en dirección norte sur y otra perpendicular siguiendo el mayor gradiente (Fig. 1).

Sobre cada cinta se colocó un hilo y un nivel en los extremos para medir la topografía del parche (Fig. 2). Se extrajeron muestras de suelo con barreno a 20 cm de profundidad, cada 10 cm (en un parche: A) y 20 cm (en tres parches: B, C, D) a lo largo de cada cinta (Fig. 3 y 4).

Luego para cada punto muestreado se registró la altura sobre el parche, el tipo de cobertura (leñosa, gramínea, suelo desnudo, costra), tipo de borde en cada punto cardinal (abrupto, suave) y la posición a la que correspondía dentro del parche (cruz, parche, borde, inter espacio) Se consideraron solamente los datos correspondientes al parche, descartando los del inter espacio y borde.

Figura 1. Imagen del parche A y cruces de ejes x-y a los 70cm.

Figura 2. Medición de altura topográfica del montículo

Figura 3. Extracción de muestras compuestas cada 10cm.

Figura 4. Técnica de muestreo y medición de la topografía sobre cada parche muestreado (ejemplo parche A, B, C y D).

Anexo 3

Ambientes del sitio de estudio

Planicie inundable-Bosque xerófilo inundable

Anigua llanura del río Mallín-Arbustal halófilo

Cauce-Arbustal xerófilo

Planicie no inundable-Bosque xerófilo

Principales especies leñosas relevadas
<p><i>Lycium americanum</i></p>	<p><i>Lycium athium</i></p>
<p><i>Lycium tenuispinosum</i> var. <i>friesii</i></p>	<p><i>Lycium ciliatum</i></p>
<p><i>Prosopis reptans</i></p>	<p><i>Lippia salsa</i></p>
<p><i>Atriplex</i> sp.</p>	<p><i>Cortesia cuneifolia</i></p>

Alternanthera nodifera

Heterostachys ritteriana

Suaeda divaricata

Grahamia bracteata

Lycium boerhaviifolium

Cyclolepis genistoides

Moya spinosa

Maytenus vitis-idaea

Capparis atamisquea

Prosopis sericantha

Senna aphylla

Condalia microphylla

Celtis pallida

Prosopis nigra

Mimosa detinens

Acacia praecox

Harrisia pomensis

Cereus forbesii

Stetsonia coryne

Opuntia sulphurea

Monvillea spegazzinii

Cleistocactus baumani

Opuntia anacantha

Opuntia salmiana

Opuntia quimil

Echinopsis rhodotricha

Fotografías de los parches del arbustal halófilo

Distribución de arbustos en parches **Mata de *Allenrolfea vaginata*** **Demarcación de los sub cuadrados de muestreo**

Demarcación y relevamiento de parches en el arbustal

Tamaño mínimo de parche muestreado.

Imagen de la costra biológica del suelo de los parches

Muestra del suelo de un parche con sales precipitadas