



# RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD Y FUNCIONES ECOSISTÉMICAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

JIMENA  
ELIZABETH  
CHAVES  
2019

Directora: Dra. Julieta Nélide Aranibar  
Co-Director: Dr. Mario Gabriel Gatica

Licenciatura en Ciencias Básicas con Orientación en Biología  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Universidad Nacional de Cuyo



**UNCUYO**  
UNIVERSIDAD  
NACIONAL DE CUYO

**FCEN**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
EXACTAS Y NATURALES

## AGRADECIMIENTOS

Para expresar mi inmenso agradecimiento quisiera empezar con aquellas personas vinculadas de manera directa a la realización de esta tesis: a mi directora Julieta, por su siempre buena predisposición, paciencia y palabras, como así también por asumir la responsabilidad de las campañas; a mi codirector Gabriel, por su ayuda y consejos, en cuanto al diseño y análisis del trabajo. A todas aquellas personas que me brindaron su ayuda en alguna etapa, haciendo las campañas más divertidas, la oficina más cálida y el laboratorio más simpático: A Paul De Ley por acompañarnos en una de las campañas. A la Lic. Vanesa García y al Lic. Ricardo Elias Dazat por llevar a cabo una de las campañas. Al Ing. Marcelo Quiroga por realizar las determinaciones de nutrientes de suelo. A aquellos que me dieron alguna sugerencia o "tip" en el momento justo: Dr. Pablo Meglioli, por su ayuda en la parte estadística del análisis, a Dra. Cecilia Vega Rivero por su ayuda en la identificación de especies de gramíneas, a Dra. Verónica Chillo, por su predisposición y ayuda en el cálculo del índice de diversidad funcional. A las evaluadoras Dra. Alejandrina Alaria y la Dra. Valeria Aschero por sus pertinentes comentarios y aportes. Al IANIGLA por acogerme y permitirme desarrollar mis investigaciones ahí, a la FCEN por siempre mejorar nuestra formación y al CIN, cuya beca permitió la presentación de los resultados parciales de este trabajo.

No puedo dejar de agradecer a todos, realmente *todos...* tantas personas más. En primer lugar, a mi madre y padre, cuyo amor infinito, entrega total y apoyo incondicional desde siempre y para siempre son mi sustento interno. A mis hermanos y abuelos, por su aliento, apoyo, palabras y principalmente su amor. A todos mis amigos dentro y fuera de la facultad, por caminar juntos y compartir tantos momentos invaluables, que nuestros caminos se encontraran ha sido una fortuna. A todos esos profesores que me inspiraron de alguna forma, sigan brillando, aprendemos tanto de ustedes.

Es increíble como todos los sucesos de tu vida te llevan a un punto específico. Tanto lo bueno, como lo malo, las alegrías y las tristezas, los éxitos y los fracasos, personas que te brindaron una sonrisa y otras que no, palmadas en la espalda y patadas en ...la nuca. Todo, absolutamente todo ha permitido que llegue a esta instancia: el cierre de una etapa preciosa que me ha formado no sólo en aspectos científicos, sino que me ha enriquecido como persona. Por eso mi agradecimiento más profundo *a la vida, que me ha dado tanto.*

# ÍNDICE

|   |    |
|---|----|
| RESUMEN .....   | 4  |
| INTRODUCCIÓN .....                                    | 5  |
| Objetivos .....                                       | 8  |
| Hipótesis y predicciones .....                        | 9  |
| MATERIALES Y MÉTODOS .....                            | 11 |
| Área de estudio .....                                 | 11 |
| Obtención de muestras de suelo y descomposición ..... | 13 |
| Análisis químicos .....                               | 14 |
| Medidas de diversidad .....                           | 15 |
| Análisis de datos .....                               | 19 |
| RESULTADOS .....                                      | 21 |
| Diversidad .....                                      | 21 |
| Nutrientes y diversidad .....                         | 24 |
| Concentración de nutrientes en el suelo .....         | 29 |
| DISCUSIÓN .....                                       | 30 |
| CONCLUSIÓN .....                                      | 35 |
| BIBLIOGRAFÍA .....                                    | 37 |
| APÉNDICE .....  | 42 |
| Figuras suplementarias .....                          | 42 |
| Tabla suplementaria .....                             | 45 |

## RESUMEN

Las actuales tasas de pérdidas de especies en el planeta llevan a cuestionar cómo repercute esto en la estabilidad del ecosistema, es decir, la relación diversidad-función ecosistémica. En plantas, un mecanismo propuesto que puede explicar la optimización en el uso de recursos a mayores valores de diversidad es la complementariedad de nicho, es decir, la partición y diferenciación en el uso y requerimiento de recursos entre organismos que coexisten. En este trabajo se compararon parches de distinta diversidad biológica y funcional en cuanto a funciones ecosistémicas relacionadas a la retención y uso de agua y nutrientes, en un ecosistema árido, la Reserva Natural y Cultural Telteca ubicada en el desierto del Monte argentino. Para ello se tomaron muestras de suelo superficial y a un metro de profundidad, donde luego se realizó la determinación de nutrientes (nitrato, materia orgánica, fosfato, cloruro, conductividad y pH); además se incubaron sustratos de celulosa en cada parche para determinar tasa de descomposición. Los resultados obtenidos resaltan la importancia de la diversidad en los ciclos biogeoquímicos, apuntando a que resulta ser causa y consecuencia de mayores concentraciones de nutrientes, mayores tasas de descomposición y mayor absorción de agua. Estos efectos son claros cuando se analiza la capa superficial de suelo, pero a un metro de profundidad no pudo ser detectado el mismo resultado, en términos generales. Las relaciones encontradas pueden ser explicadas gracias a las influencias físicas (por ej.: vía lixiviación, modificación del microclima, etc.), químicas (por ej.: vía exudación de compuestos, modificación del pH, etc.) e incluso biológicas. Así, la diversidad de plantas parece propiciar una mayor y más diversa comunidad de microorganismos que pueden tener relación directa en el ciclado de nutrientes, aunque mayores estudios al respecto son requeridos en esta área de estudio. En consecuencia, este trabajo brinda pruebas observacionales en un ecosistema árido sobre la relación diversidad-funcionamiento ecosistémico, las cuales no abundan en la literatura.

# INTRODUCCIÓN

Los humanos están causando tasas de extinción de especies comparables a las históricas extinciones masivas, a través del uso de recursos, fragmentación de hábitats, introducción de especies, dispersión de patógenos, caza directa de especies y cambio climático global (Barnosky *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2015). La disminución de las especies de un ecosistema lleva a cuestionar qué efectos tiene sobre el comportamiento del mismo, es decir, la relación diversidad-estabilidad. Este planteo se basa en el supuesto de que, si la función de las especies contribuye a la dinámica de un ecosistema, al eliminarse suficientes especies, el funcionamiento del ecosistema se vería afectado de alguna manera (Shugart, 1997).

La pérdida de especies de productores primarios a menudo ha sido asociada con la disminución del funcionamiento ecosistémico, en cuanto a una menor eficiencia en la captura de nutrientes del suelo y su consecuente disminución en la producción de biomasa (Cardinale *et al.*, 2011). Este efecto de la biodiversidad sobre la función ecosistémica ha sido relacionado con la complementariedad del uso de recursos, esto es, la partición temporal o espacial de los recursos entre organismos que coexisten en un lugar dado (Díaz y Cabido, 2001), reduciendo así la competencia y aumentando la capacidad del ecosistema de mantener sus funciones en comunidades (más) diversas (Loreau y Hector, 2001; Cardinale *et al.*, 2011; Maestre *et al.*, 2012).

En estudios observacionales realizados sobre ecosistemas áridos a escala global se encontró que la multifuncionalidad, es decir, la capacidad de los ecosistemas de mantener múltiples funciones, como almacenaje de carbono, productividad y acumulación de nutrientes, está relacionada positiva y significativamente con la riqueza de especies, hecho explicado por el mecanismo de la complementariedad de nichos (Maestre *et al.*, 2012). Estudios observacionales y experimentales en pastizales y en ecosistemas áridos muestran una relación positiva entre la diversidad y la captación de nutrientes y la productividad, brindando evidencia que soporta como mecanismo explicativo a la complementariedad de nichos (Flombaum y Sala, 2008; Kleinebecker *et al.*, 2014; Gatica, 2015). En este sentido, se ha encontrado que las raíces de árboles en el desierto pueden diferir en su distribución horizontal y vertical, explotando distintas profundidades de suelo o extendiéndose por

fuera de la copa y absorbiendo recursos de áreas expuestas (Hipondoka *et al.*, 2003; Guevara *et al.*, 2010). Esto minimiza la lixiviación de nitrato y la percolación de agua hacia capas profundas de suelo, efecto que es claro si se comparan áreas vegetadas relativamente poco disturbadas con áreas donde la vegetación se remueve parcialmente para uso ganadero (Aranibar *et al.*, 2011; Meglioli *et al.*, 2014). De la misma forma, la distinta distribución de las raíces de arbustos y pastos en la estepa patagónica ha sido vinculada con un uso diferencial del agua del suelo, es decir, con una partición espacial del recurso agua, dependiendo de la profundidad explotada por cada hábito de crecimiento (Sala *et al.*, 1989).

Por otro lado, las diferentes especies presentan distintos atributos o características fenológicas o fisiológicas que les permiten utilizar recursos en distintos períodos de tiempo, es decir, una partición temporal de nicho. Por ejemplo, se han observado diferencias en la eficiencia hídrica entre especies (*Prosopis flexuosa* y otras), y variabilidad en el uso de N atmosférico y del suelo según la disponibilidad de agua por cambios en las condiciones atmosféricas (Aranibar *et al.*, 2014). Algunos pastos C4 y herbáceas también han mostrado indicaciones de absorber N atmosférico, dependiendo de la variabilidad climática, la reserva del nutriente en el suelo y las formas químicas disponibles, tanto en el desierto del Monte como en el Kalahari (Aranibar *et al.*, 2004, 2008, 2011). En el desierto de Chihuahua, EEUU, se encontró que la gran diversidad de especies puede explicarse en parte por la adaptación al uso diferencial del agua disponible, la cual varía estacional y anualmente, por parte de grupos de plantas que difieren en cuanto a su forma de vida y vías fotosintéticas (Kemp, 1983), llevando a que alcancen su fitness más alto y promoviendo la coexistencia (Shriver, 2017).

Como resultado de procesos ecológicos e hidrológicos, muchos ecosistemas áridos o semi-áridos se encuentran espacialmente organizados en un mosaico de dos fases que consiste en parches, es decir, zonas vegetadas de plantas individuales o agregados de plantas, insertos en una matriz de baja o nula cobertura (Montaña, Seghieri y Cornet, 2001; Muñoz-Robles *et al.*, 2011). En particular, la vegetación de la ecorregión del Monte argentino consta de una fase de parches dominados por arbustos o árboles alternando con áreas interparches de cobertura escasa, dada principalmente por plantas herbáceas, o suelo desnudo (Bisigato *et al.*, 2009). Los parches actúan como unidades hidrológicas funcionales al obstruir y redistribuir la escorrentía y los sedimentos; consecuentemente retienen más

agua en el suelo, producen mayor crecimiento de plantas y mejoran la infiltración (Ludwig *et al.*, 2005; Muñoz-Robles *et al.*, 2011). Además, funcionan como islas de fertilidad, al acumular mayores concentraciones de nutrientes respecto las zonas interparches dado tanto por procesos abióticos como bióticos (Rossi y Villagra, 2003; Bisigato *et al.*, 2009). La dinámica de los nutrientes en el suelo está dada, en parte, por la distribución de las raíces en el perfil, lo que determina su zona de influencia y, por lo tanto, las concentraciones de los mismos a distintas profundidades (Aranibar *et al.*, 2011; Meglioli *et al.*, 2014). Particularmente en zonas áridas, como en el NE de Mendoza y en el Kalahari, la mayor biomasa de raíces se distribuyen principalmente en la superficie, a menos de 1 m de profundidad (Hipondoka *et al.*, 2003; Aranibar *et al.*, 2011).

Cada vez existe mayor consenso de que los efectos de la diversidad en los procesos ecosistémicos deberían ser atribuidos a los rasgos funcionales de las especies y sus interacciones, más que al número de especies *per se* (Díaz y Cabido, 2001). No obstante, existen en la literatura amplios ejemplos de estudios que usan otras medidas de diversidad (ej. riqueza) los cuales aún pueden explicarlos satisfactoriamente (Cardinale *et al.*, 2011; Hooper *et al.*, 2012; Maestre *et al.*, 2012; Kleinebecker *et al.*, 2014), por lo cual no hay un consenso sobre cuál/es índice/s son más apropiados o informativos.

La mayoría de los estudios de biodiversidad y función se basan en experimentos manipulativos en los cuales se controla el número de especies. Otros utilizan observaciones en ecosistemas naturales, donde se estima la productividad en base a imágenes satelitales en parches de distinta biodiversidad (Gatica, 2015). Sin embargo, son escasos los estudios donde se estiman los distintos mecanismos ecofisiológicos, físicos y microbiológicos involucrados en la optimización del uso de recursos, especialmente bajo condiciones naturales.

En este trabajo se propuso realizar un estudio observacional, en el cual se evaluó la relación entre diversidad (biológica y funcional) de plantas vasculares y funciones ecosistémicas en zonas áridas, donde las principales limitantes son el agua y, en menor medida, el nitrógeno. Las mismas se estimarán en base a indicadores funcionales de uso y pérdidas de estos recursos. La hipótesis es que la diversidad de plantas vasculares contribuye a optimizar el uso de recursos escasos (agua y nutrientes) en ecosistemas áridos, gracias a que la variedad

de atributos funcionales presente, mediante la complementariedad de nicho, permite maximizar la absorción y minimizar las pérdidas a distintas escalas espaciales y temporales.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Evaluar la relación entre la diversidad de plantas vasculares, tanto a nivel biológico como funcional, y distintas funciones ecosistémicas relacionadas a la retención y uso de agua y nutrientes.

### Objetivos específicos

1. Averiguar la relación entre la tasa de descomposición y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma.
2. Averiguar la relación entre la concentración de nitrato en el suelo y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma.
3. Averiguar la relación entre la concentración de cloruro en el suelo y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma, para evaluar la absorción de agua.
4. Averiguar la relación entre el porcentaje de materia orgánica en suelo y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma.
5. Averiguar la relación entre la concentración de fosfato en suelo y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma.
6. Averiguar la relación entre la conductividad eléctrica del suelo y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma.
7. Averiguar la relación entre el pH del suelo y la diversidad, bajo distintas estimaciones de la misma.
8. Evaluar la concentración de los mencionados nutrientes en la superficie del suelo y a un metro de profundidad, con el fin de evidenciar las distintas dinámicas que allí ocurren.



# HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

## Hipótesis

La diversidad de plantas vasculares, en especial la diversidad funcional y en menor medida la diversidad biológica, contribuye a optimizar el uso de recursos escasos (agua y nutrientes) en ecosistemas áridos, ya que los atributos funcionales de diferentes especies, mediante la complementariedad de nicho, maximizan la absorción y minimizan las pérdidas a distintas escalas espaciales y temporales, maximizando también la productividad y acumulación de biomasa en el suelo (Figura suplementaria 1). Además, la diversidad de plantas vasculares favorece la entrada de variados nutrientes al suelo superficial, estimulando así la actividad microbiana y los procesos químicos que allí ocurren.

## Predicciones

Parches de vegetación con mayor diversidad biológica o mayor diversidad funcional, en relación a parches con menor diversidad, presentarán las siguientes características:

1. mayor porcentaje de descomposición;
2. menores concentraciones de nitrato en suelo, indicando una mayor absorción de este nutriente por parte de las plantas;
3. mayores porcentajes de materia orgánica en suelo, relacionado a una mayor productividad.
4. mayores concentraciones de fosfato en suelo, por liberación desde los complejos gracias a una disminución del pH dada por la mayor producción de CO<sub>2</sub> por respiración microbiana y de raíces;
5. mayores concentraciones de cloruros en suelo, indicando mayor absorción de agua;
6. mayor conductividad eléctrica en el suelo, por exclusión de sales por parte de las plantas.
7. menor pH en suelo, relacionado a la acidificación causada por mayores tasas de respiración al haber mayor disponibilidad de materia orgánica.

Además, la capa superficial de suelo, en relación con la capa más profunda, presentará:

8. mayor concentración de nutrientes, por ser la principal zona de ingreso de material al compartimiento suelo.

# MATERIALES Y MÉTODOS

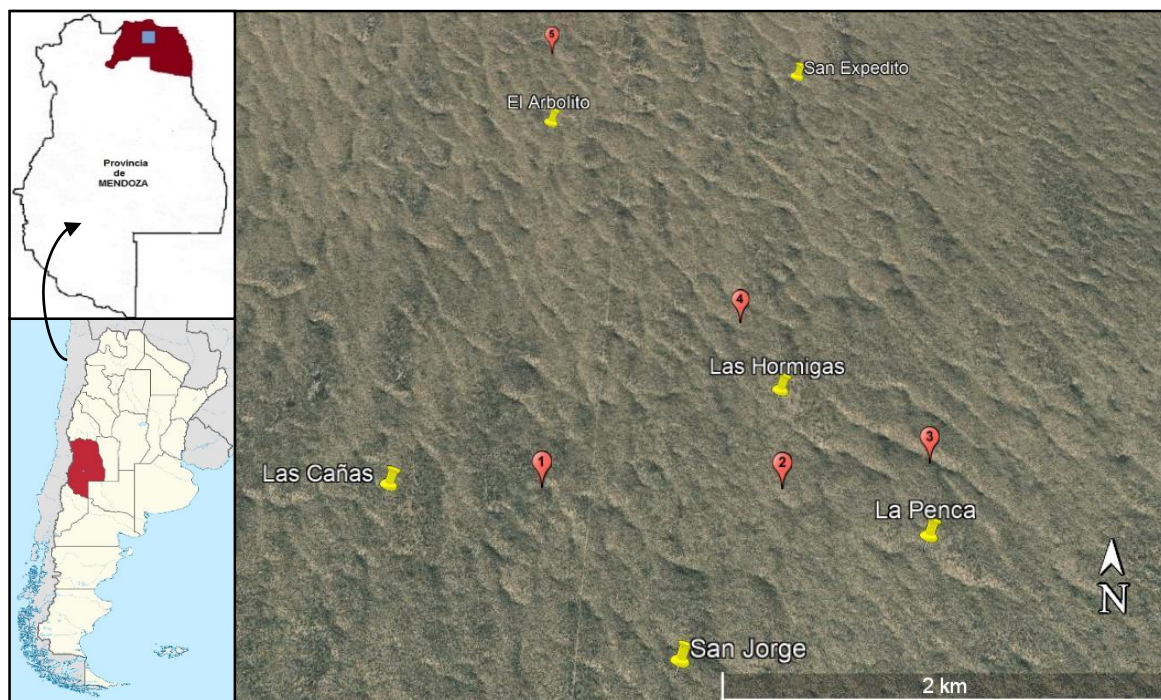
## ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se llevó a cabo en la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca, ubicada en la denominada Travesía del Guanacache en el departamento de Lavalle, al NE de la provincia de Mendoza, Argentina (32° S, 67°-68° O; 500-550 m s. n. m.) (Figura 1). Se encuentra comprendida dentro de la región fitogeográfica del Monte y posee una extensión aproximada de 38507 hectáreas. Topográficamente, se puede encontrar un sistema de dunas y valles discontinuos, cuya altura puede variar entre los 8 y 20 m. Los suelos son Entisoles escasamente desarrollados y son principalmente arenosos (>95%) (Jobbágy *et al.*, 2011) con pH mayormente alcalinos (Meglioli *et al.*, 2014). El clima es árido, con grandes amplitudes térmicas diarias y anuales, siendo la temperatura media anual de 18,5 °C, y la máxima y mínima media de 27 °C y 9,3 °C, respectivamente (Estrella, Heras y Guzzeta, 1979). La precipitación anual ronda los 150 mm, ocurriendo principalmente en primavera y verano en forma de pulsos (Estrella, Heras y Guzzeta, 1979).

Las comunidades vegetales de la región están caracterizadas por una combinación de los distintos estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo. En el estrato arbóreo se puede distinguir a *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce), que puede encontrarse como bosquecillos cerrados o abiertos, estos últimos comúnmente en combinación con *Atriplex lampa* (zampa), *Suaeda divaricata* (vidriera), *Tricomaria usillo* (usillo), o *Larrea divaricata* (Villagra *et al.*, 2004). Un segundo estrato arbóreo puede estar presente representado por *Bulnesia retama* (retamo) o *Geoffrea decorticans* (chañar). El estrato arbustivo puede estar compuesto, además, por *Capparis atamisquea* (atamisque), *Lycium tenuispinosum* (llaullín), *Senna aphylla*. Por último, en el estrato herbáceo se pueden encontrar gramíneas como *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila*, *Sporobolus rigens* (junquillo), *Panicum urvilleanum* o herbáceas como *Heliotropium mendocinum*, *Sclerophylax arnottii*, entre otras (González Loyarte *et al.*, 2000; Villagra *et al.*, 2004).

Se seleccionaron cinco médanos como sitios de muestreo, los cuales distaban entre ellos entre 0,79 a 3,39 km y que a su vez se encontraban lo suficientemente distantes de las zonas puesteras (distancia mínima en el rango de 0,5 a 0,79 km) de manera tal de excluir áreas de

alta intensidad de disturbio, donde se remueve el estrato arbustivo, se consume el estrato herbáceo y se extraen plantas leñosas para uso en construcción y doméstico (Villagra *et al.*, 2009) (Figura 1). Específicamente, se eligió trabajar sobre los flancos de los médanos, ya que los sedimentos (los que se encuentran en mayor proporción comparado a los valles intermédanos), la topografía y cobertura vegetal facilitan el transporte y pérdida de recursos hacia los valles intermédanos (Guevara *et al.*, 2010; Aranibar *et al.*, 2011; Jobbágy *et al.*, 2011). Estas pérdidas serían disminuidas por los parches de vegetación, por lo que los flancos de médanos ofrecen un escenario ideal para evaluar el efecto de la vegetación (cobertura, diversidad biológica y funcional) en la retención de nutrientes que se perderían sin la misma. Las unidades muestrales de este trabajo fueron parches de vegetación tales como se encuentran en el ecosistema natural, es decir, no intervenidos en cuanto a la cantidad de especies o la biomasa. Por lo tanto, se enfatizó el diseño experimental, seleccionando 50 parches de vegetación (10 por sitio) que representen la variabilidad de diversidad y composición observada en el ecosistema (Figura suplementaria 2). Se incluyeron así parches dominados por una especie leñosa (ej. *Prosopis flexuosa*, *Bulnesia retama*, *Lycium tenuispinosum*), parches codominados por dos especies (ej. *P. flexuosa* y *Capparis atamisquea*, *L. tenuispinosum* y *Larrea divaricata*) y parches complejos con tres o más especies leñosas. En la primera campaña se estimó la cobertura total y de cada especie mediante el método *point-quadrat* en dos transectas transversales de dos metros para cada parche. En puntos cada 4 cm a lo largo de cada transecta se registraron las especies que interceptaron verticalmente dicho punto. Posteriormente, se consideró la cobertura de cada especie para calcular índices de diversidad biológica y, finalmente, se obtuvieron los atributos funcionales de cada especie con los que se calcularon índices de diversidad funcional (Rao) para cada parche (Véase Medidas de diversidad).



**Figura 1:** Área de estudio en la Reserva Natural y Cultural Telteca, con los cinco sitios muestreados (en rojo) y los puestos ganaderos cercanos (en amarillo con sus respectivos nombres).

## OBTENCIÓN DE MUESTRAS DE SUELO Y DESCOMPOSICIÓN

En la primera campaña, realizada en enero del 2016, para los análisis de descomposición se enterraron en cada parche a 5-10 cm de profundidad dos sustratos de celulosa (papeles de filtro) dentro de bolsitas de tul. Al cabo de 108 días, en la segunda campaña, en abril del 2016, fueron retirados del sitio, secados en estufa a 60°C, suspendiendo así la descomposición.

Se seleccionaron dos profundidades de suelo con el objetivo de poder detectar los patrones predichos por la hipótesis. Una a nivel superficial, donde ocurren la entrada de agua y nutrientes al suelo, y otra a 1 m de profundidad, por debajo de la mayor zona de influencia de las raíces, la cual es aproximadamente hasta los 50 cm (Aranibar *et al.*, 2011; Meglioli *et al.*, 2014). Así, en cada parche se obtuvieron una muestra de suelo superficial y una a un metro de profundidad. Para el primer caso, se realizó una recolección de suelo (entre 0 y 10 cm) de cuatro puntos alrededor del centro de cada parche, juntándose en una sola muestra por parche y para el segundo caso, se obtuvo una sola muestra mediante barrenado. Ulteriormente, fueron secadas en estufa a 60°C por 24 hs, molidas en mortero y tamizadas para descartar la hojarasca mayor a 2 mm.

## ANÁLISIS QUÍMICOS

A las muestras de suelo se le realizaron las siguientes determinaciones:

*Cloruros (Método Electrodo), pH, y conductividad eléctrica:* El cloruro ambiental, proveniente principalmente de las sales oceánicas, se deposita continuamente en los suelos vía precipitaciones y deposición seca (Phillips, 1994). Por su despreciable volatilización y por la exclusión en la absorción por parte de las plantas, tiende a concentrarse con las pérdidas de agua vía evaporación o transpiración, lo que lo vuelve un buen trazador de la dinámica del agua (Allison y Hughes, 1978; Phillips, 1994). Para su determinación, a una alícuota de suelo se le agregó agua destilada (25:50 g), fue sometida al agitador por una hora y luego fue filtrada; en los extractos obtenidos se determinó el pH y la conductividad eléctrica. Luego se agregó solución ajustadora de fuerza iónica (ISA, solución de amonio 2 M) en relación volumétrica 1:100, para así medir la concentración de cloruro ( $\text{Cl}^-$ ) con un electrodo específico y un equipo multiparamétrico Thermo.

En el mismo extracto de suelo se determinó la conductividad eléctrica, que integra el efecto de la vegetación en todos los cationes del suelo, y el pH, resultado de múltiples factores, entre ellos la acidificación del suelo por la respiración o por descomposición de la materia orgánica; también depende de la movilidad y disponibilidad de los iones presentes en el suelo, las precipitaciones, entre otros (Weil y C Brady, 2016). Ambas variables fueron determinadas con un equipo multiparamétrico Thermo usando los electrodos correspondientes.

*Nitrato (Método de reducción con Cadmio):* El nitrato del suelo es una molécula con gran movilidad que es afectada, entre otras cosas, por la actividad de la vegetación (control de drenaje y absorción-retención de nitrógeno). Para su determinación a una alícuota de suelo se le agregó solución extractora (10g:25 mL), compuesta por 2,5 g de sulfato de cobre pentahidratado ( $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ), 0,15 g de sulfato de plata ( $\text{Ag}_2\text{SO}_4$ ), y 0,62 g de ácido bórico ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ ) en 1000 mL de agua destilada, se la agitó durante una hora en agitador a 110 golpes por minuto y se filtró con papel de filtro. Las muestras fueron neutralizadas a pH 7 con hidróxido de sodio (NaOH) al 1% y posteriormente leídas en espectrofotómetro (HACH programa 353) con el método de reducción de Cadmio (NitraVer®5) para determinar la concentración de nitrato.

*Fosfatos (Método de Olsen y Bray)*: a 5 g de muestra de suelo se le agregó 40 mL de una solución de bicarbonato de sodio ( $\text{NaHCO}_3$ ; 0,5 M a pH 8.5), para luego ser agitadas por 30 minutos en agitador (110 golpes/minuto) y filtradas con papel de filtro. Al filtrado se le agregó reactivo colorante, correspondiente al método azul de molibdeno-ácido ascórbico (Okalebo, 1993), y posteriormente se midió la absorbancia a 880 nm.

*Materia Orgánica (Método Calcinación)*: cápsulas de porcelana se llevaron a  $420^\circ\text{C}$  por una hora y fueron pesadas. Luego se colocaron 10 g de muestra, se secaron en estufa a  $105^\circ\text{C}$  para remover la humedad y se pesaron. Posteriormente, se calcinaron a  $430^\circ\text{C}$  y se pesaron. Se calculó la materia orgánica mediante la siguiente fórmula:

$$MO \left( \frac{g}{Kg} \right) = \frac{(M2 - M3)}{(M2 - M1)} * 100$$

donde M son los pesos de,

M1: cápsula

M2: cápsula + muestra seca

M3: cápsula + muestra calcinada

*Descomposición*: se enterraron en el centro de cada parche, a aproximadamente 5 cm debajo del suelo, dos bolsitas de tul con un papel de filtro de 10 cm de diámetro cada una (sustrato). Se registró exactamente la masa de cada uno de éstos previamente a ser embolsados. Se estudió la descomposición de corto plazo, por lo que, 108 días después, las bolsas fueron removidas. En el laboratorio, fueron secadas por 24 hs en estufa a  $60^\circ\text{C}$  para luego poder remover la tierra excedente y poder realizar el pesaje. La descomposición se calculó de acuerdo al porcentaje de masa consumido, es decir:

$$D = \frac{(P_i - P_f) * P_i}{100}$$

donde  $P_i$  es el peso inicial del sustrato y  $P_f$  el peso final del mismo.

## MEDIDAS DE DIVERSIDAD

A pesar de que existen fuertes correlaciones entre las distintas medidas de diversidad, por representar aspectos del mismo fenómeno, éstas no son intercambiables (Morris *et al.*,

2014). Es por esto que se decidió emplear distintos índices, los cuales tienen disímiles bases e implicancias, para poder vislumbrar cuál es el aspecto más relevante que domina sobre cada función ecosistémica en particular.

## Riqueza

La riqueza de especies representa la más simple e intuitiva forma de medir la diversidad biológica (Magurran, 2004): el número de especies en la unidad de estudio. Por lo tanto,

$$S = \text{Número de especies en cada parche}$$

## Índice de Shannon

Uno de los índices más utilizados en la literatura, el índice de Shannon (H) a veces puede tener una interpretación difícil por su conceptualización abstracta (Magurran, 2004). Asume que los individuos son muestreados aleatoriamente a partir de una comunidad infinitamente grande y que todas las especies están representadas en la muestra. Se calcula de la ecuación:

$$H = - \sum p_i \ln p_i$$

donde  $p_i$  es la proporción de individuos encontrados en las  $i$ -ésimas especies ( $n_i/N$ ). En el caso de plantas vasculares, puede ser difícil identificar individuos, además de no representar la dominancia en biomasa/cobertura que en última instancia afecta las funciones ecosistémicas. Por lo tanto, en este trabajo  $p_i$  es la proporción de la cobertura de cada especie, en relación a la suma de coberturas de todas las especies encontradas en cada parche.

Un problema con el índice de Shannon es que confunde dos aspectos de la diversidad: riqueza y equitatividad (E) de especies. Un aumento en el índice puede ocurrir por resultado de una mayor riqueza o una mayor E, o ambas (Magurran, 2004).

## Índice de Simpson

El índice de Simpson original ( $D_o = \sum p_i^2$ ) es un índice de dominancia de especies, es decir, la mayor frecuencia de alguna especie en particular por sobre las demás, implica un índice más alto, lo cual no implica mayor diversidad. Posee dos transformaciones (véase Morris



*et al.*, 2014), las cuales sirven para aumentar el índice cuando la diversidad intuitivamente aumenta. Representa la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar de una comunidad infinitamente grande pertenezcan a la misma especie, tal que:

$$D = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

Está fuertemente influenciado por las especies más abundantes en la muestra, siendo menos sensible a la riqueza; por lo tanto, es un índice de dominancia. Es uno de los índices más significativos y robustos disponibles a la hora de medir la diversidad (Magurran, 2004).

### Equitatividad

En sentido estricto,  $D$  no es una medida de igualdad pura, pero una medida separada, la llamada equitatividad ( $E$ ), puede obtenerse dividiéndolo por el número de especies en la muestra, como sigue:

$$E = \frac{D}{S}$$

El rango de valores que puede tomar va de 0 a 1 y no es sensible a la riqueza de especies (Magurran, 2004). La equitatividad representa el grado en el cual los individuos se dividen entre especies, con valores bajos que indican que una o unas pocas especies dominan y valores altos que indican que un número relativamente igual de individuos pertenecen a cada especie (Morris *et al.*, 2014).

### Índice de Rao

Los índices comentados hasta ahora no consideran las diferencias existentes entre las especies, ya sean fisiológicas, estructurales, fenológicas, etc., un punto importante a considerar si se quiere dilucidar si la complementariedad de nicho es el mecanismo subyacente para los procesos ecosistémicos en estudio. En este sentido, se puede cuantificar el grado de disimilitud entre especies mediante algún índice de diversidad funcional, los cuales se basan en los distintos rasgos o atributos funcionales de las especies presentes, es decir, las características de un organismo que son consideradas relevantes en su respuesta al ambiente y/o en sus efectos en el funcionamiento ecosistémico (Díaz y Cabido, 2001).

Se eligió el índice de entropía de Rao (DF) para estimar la diversidad funcional, ya que permite el uso de rasgos categóricos ordenados, nominales y cuantitativos, como así también de las abundancias relativas de las especies presentes (Botta-Dukát, 2005). Para calcularlo se siguió el método propuesto por Lepš et al. (2006). Según estos autores, primero es necesario calcular la disimilitud entre rasgos y luego el índice de diversidad funcional para cada muestra. Distinguen así rasgos cuantitativos (no tomados en este trabajo), binarios, categóricos y fenológicos (no usados en este trabajo). Los rasgos elegidos para el cálculo y el rango de valores asignados a cada tipo se muestran en la Tabla 1; los valores establecidos para cada una de las especies encontradas se pueden observar en la Tabla suplementaria 1. Todos fueron asignados a posteriori, es decir, en base a datos bibliográficos sobre atributos funcionales de las especies encontradas. Así, el índice se calcula en base a la siguiente fórmula:

$$FD = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j$$

donde  $d_{ij}$  es la diferencia entre la  $i$ -ésima y la  $j$ -ésima especie ( $d_{ij}=d_{ji}$  y  $d_{ii}=0$ ) y FD expresa la diferencia promedio entre dos individuos seleccionados al azar con reemplazo (Botta-Dukát, 2005).

**Tabla 1:** Rasgos funcionales seleccionados y los valores asignados a cada uno para el cálculo del índice de diversidad funcional de Rao, según Lepš *et al.* (2006)

| Tipo de Rasgo | Rasgo                     | Valor                |
|---------------|---------------------------|----------------------|
| Binarios      | Historia de Vida          | Deciduo              |
|               |                           | Perenne              |
|               | Leguminosa                | No                   |
|               |                           | Sí                   |
|               | Sistema Radical Principal | Lateral<br>Principal |
| Metabolismo   | C3                        |                      |
|               | C4                        |                      |
| Categóricos   | Hábito de crecimiento     | Pasto                |
|               |                           | Sub-arbusto          |
|               |                           | Arbusto              |
|               |                           | Árbol                |
|               |                           | Enredadera           |
|               | Tamaño de hoja            | Pequeño              |
|               |                           | Medio                |
|               | Grande                    |                      |
|               | Áfilo                     |                      |

| Tipo de Rasgo | Rasgo               | Valor  |
|---------------|---------------------|--|
|               | Propagación lateral | Macollo<br>Brote único<br>Estolones/rizomas<br>Varios brotes |
|               | Dureza de hoja      | Blanda<br>Intermedia<br>Dura                                 |

## ANÁLISIS DE DATOS

Se evaluó la normalidad de la distribución de los datos mediante el test de Shapiro en orden de poder analizarlos con modelos lineales generalizados mixtos. En caso de que se cumpliera el supuesto, el conjunto de datos fue usado para correr los modelos. Si los datos no cumplían la condición, se corrieron los modelos para luego verificar si los residuos tenían distribución normal, mediante el test de Shapiro como así también con el apoyo visual de los histogramas. De ser necesario para satisfacer el supuesto, al conjunto original de datos se les aplicó una transformación logarítmica para luego ser usado en los modelos.

Los datos se analizaron con modelos lineales generalizados mixtos considerando como factores fijos la diversidad biológica, diversidad funcional y cobertura de cada parche; como variables predictoras los índices de Shannon, de Simpson, Rao, la equitatividad, la riqueza y la cobertura total del parche; y como variables respuesta las determinaciones de cloruro, nitrato, fosfato, pH, conductividad, materia orgánica, y descomposición, según el caso; se incluyeron como factores aleatorios al sitio de muestreo y réplica. Cada variable explicatoria fue usada de manera independiente en los modelos a fin de evitar resultados erróneos por la correlación que puede existir entre los distintos índices de diversidad. Ambas profundidades de suelo, es decir, superficial y a un metro de profundidad, fueron analizadas por separado debido a que ocurren distintas dinámicas de entrada y uso de recursos, con el fin de poder evaluar las predicciones a ambas profundidades.

Luego, para cada variable respuesta se consideró que el/los modelo/s más adecuados, al explicar sus variaciones espaciales, son los que minimizan el criterio de información de Akaike (AIC), con una diferencia de al menos 2 ( $\Delta AIC > 2$  entre el mejor modelo y los demás); el AIC considera el ajuste a los datos y la simplicidad (parsimonia) del modelo. Para ello se empleó el software R 3.4.0 (R Core Team, 2017), con los paquetes “nlme”

(Pinheiro *et al.*, 2017) y “car” (Fox y Weisberg, 2011). Posteriormente, en base al valor del delta AIC, se evaluó cuáles variables predictoras tienen mejor ajuste. Con el objetivo de poder visualizar el efecto de la diversidad, se realizaron gráficos de dispersión de las variables respuesta y la variable independiente de diversidad que mejor explicó los datos según los modelos; para ello se utilizó el paquete “ggplot2” (Wikham, 2016).

A modo de evaluar si existían diferencias significativas entre las concentraciones de cada nutriente en el suelo superficial y a un metro de profundidad, se realizó el test de Mann-Whitney-Wilcoxon para cada conjunto de muestras con el software R 3.6.0 (R Core Team, 2019), paquete “coin” (Hothorn *et al.*, 2006). Se realizaron diagramas de caja con el paquete “ggplot2” (Wikham, 2016) para visualizar las concentraciones y las diferencias, en caso de que las hubiere, con su significancia.

# RESULTADOS

## DIVERSIDAD

Las especies que fueron encontradas en los parches de vegetación seleccionados se resumen en la Tabla 2, siendo 22 en total. El mayor número de especies encontrado en un mismo parche fue ocho.

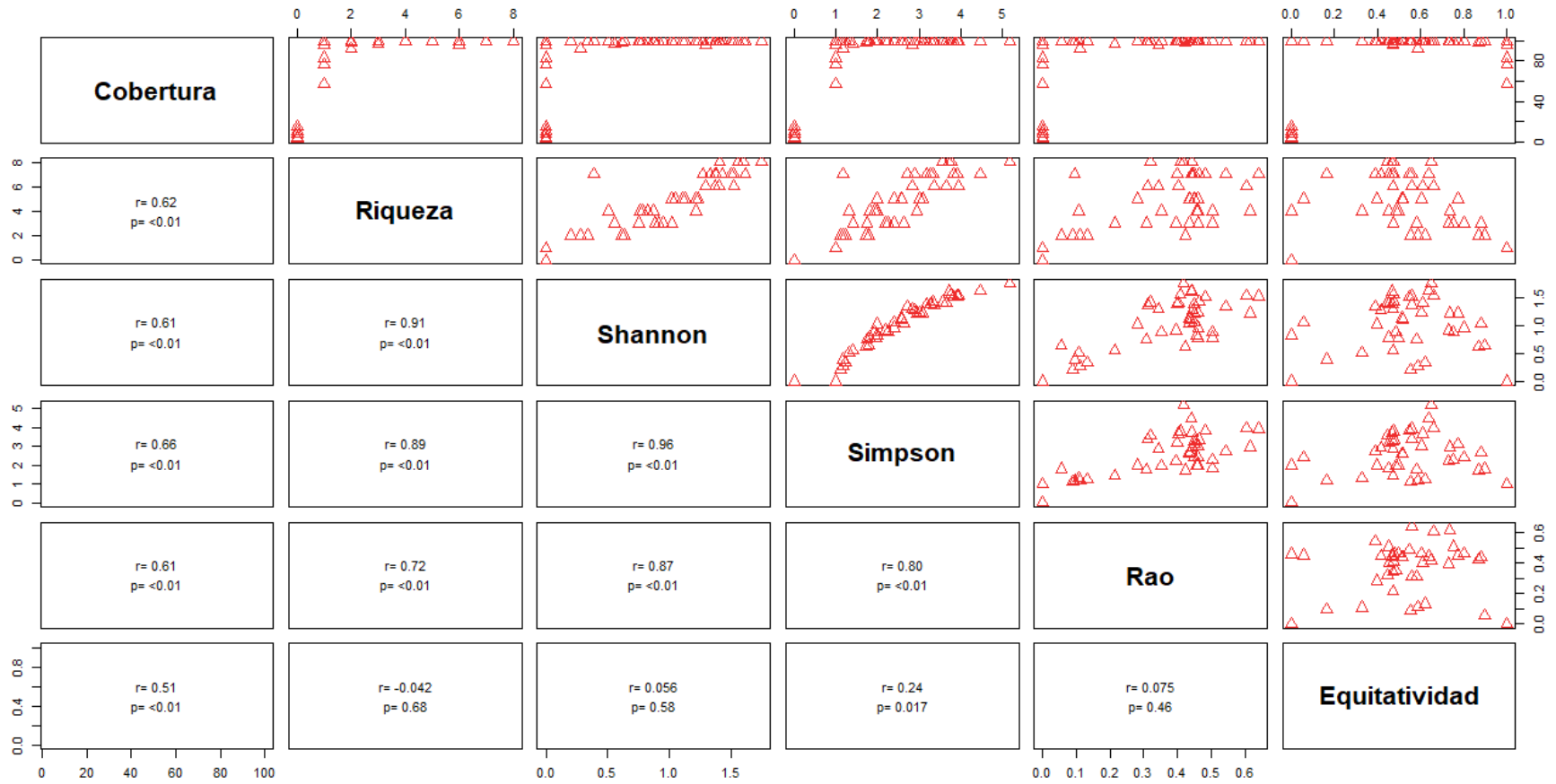
Mediante el muestreo de los parches de vegetación, se obtuvo un aceptable rango de las distintas variables explicativas a usar, es decir, cobertura, riqueza, índice de Shannon (H), índice de Simpson (D), Equitatividad (E) e índice de diversidad funcional de Rao (DF); la relación entre cada uno de estas variables se observa en la Figura 2. Algunas de ellas se encuentran correlacionados, algo que puede esperarse, ya que son calculados en base a los mismos datos. Aun así, a pesar de que existen fuertes correlaciones entre las distintas medidas de diversidad, por representar aspectos del mismo fenómeno, éstas no son intercambiables a fines de detectar si un efecto de la diversidad estaría dado por la rareza o abundancia de las especies/rasgos muestreados (Morris et al., 2014).

La diversidad funcional no necesariamente aumenta con el incremento de la riqueza de especies, esto es porque la introducción de una nueva especie en una comunidad podría decrecer la disimilitud promedio entre especies (Botta-Dukát, 2005).

**Tabla 2:** Especies encontradas en los parches analizados en la Reserva Natural y Cultural Telteca y su frecuencia (proporción de parches en los que la especie fue encontrada) y abundancia (proporciones relativas de cobertura, respecto al total muestreado)

| <b>Especies</b>            | <b>Frecuencia<br/>relativa</b> | <b>Abundancia</b> |
|----------------------------|--------------------------------|-------------------|
| <i>Abutilon virgatum</i>   | 0,02                           | 0,11              |
| <i>Aristida mendocina</i>  | 0,4                            | 2,59              |
| <i>Bulnesia retama</i>     | 0,34                           | 3,15              |
| <i>Capparis atamisquea</i> | 0,26                           | 15,17             |
| <i>Grahamia bracteata</i>  | 0,02                           | 4,43              |
| <i>Junellia aspera</i>     | 0,06                           | 0,21              |
| <i>Larrea divaricata</i>   | 0,14                           | 0,23              |
| <i>Lycium chilensis</i>    | 0,2                            | 6,95              |
| <i>Lycium tenuipinosum</i> | 0,44                           | 0,32              |
| <i>Morrenia odorata</i>    | 0,14                           | 8,11              |

| <b>Especies</b>                | <b>Frecuencia<br/>relativa</b> | <b>Abundancia</b> |
|--------------------------------|--------------------------------|-------------------|
| <i>Panicum urvilleanum</i>     | 0,08                           | 0,12              |
| <i>Pappophorum caespitosum</i> | 0,12                           | 0,56              |
| <i>Prosopanche americana</i>   | 0,02                           | 0,75              |
| <i>Prosopidastrum globosum</i> | 0,32                           | 0,00              |
| <i>Prosopis flexuosa</i>       | 0,24                           | 9,64              |
| <i>Senna aphylla</i>           | 0,04                           | 10,78             |
| <i>Setaria mendocina</i>       | 0,56                           | 3,33              |
| <i>Sporobolus rigens</i>       | 0,42                           | 7,17              |
| <i>Trichloris crinita</i>      | 0,12                           | 17,28             |
| <i>Tricomaria usillo</i>       | 0,16                           | 1,71              |
| <i>Tricycla spinosa</i>        | 0,22                           | 4,54              |
| <i>Ximenia americana</i>       | 0,1                            | 2,85              |



**Figura 2:** Matriz de correlación entre cada una de las variables predictoras, es decir, cobertura, índices de diversidad biológica (S, H y D), y de diversidad funcional (Rao). Se presentan los coeficientes de correlación y el nivel de significancia (p-valor) para cada caso.

## NUTRIENTES Y DIVERSIDAD

Las concentraciones de los distintos nutrientes analizados a nivel superficial, en general, fueron mejor explicados incorporando variables de diversidad que por la cobertura o el modelo nulo (Tabla 3, Figura 3a-g). En las muestras de suelo obtenidas a un metro de profundidad, un efecto de la diversidad no fue detectado en términos generales, ya que en general el modelo nulo encabezó el mejor ajuste de acuerdo al AIC (materia orgánica, fosfato y pH; Tabla 4). En los casos donde la diversidad funcional tuvo el menor AIC (nitrato, cloruro y conductividad), el p-valor no fue significativo excepto para el caso de la conductividad, en el cual se vio un efecto positivo (Figura 3h).

### *Descomposición*

Los resultados mostraron una significativa disminución de la tasa de descomposición con menor riqueza de especies ( $p < 0,001$ ) (Tabla 3, Figura 3a).

### *Nitrato*

A nivel superficial se encontró una relación positiva entre la concentración de nitrato y la diversidad funcional y también con el índice de Shannon (Tabla 3, Figura 3b). A pesar de que la DF fue el mejor modelo en la muestra de suelo a un metro de profundidad, el efecto de esta variable no fue significativo en las concentraciones de nitrato (Tabla 4).

### *Materia orgánica*

Los porcentajes de materia orgánica encontrados en las muestras superficiales son mayores a medida que aumenta la diversidad funcional y el índice de Shannon (Tabla 3, Figura 3c). Mientras que en la muestra de profundidad no se detectó un efecto de la diversidad en ninguna de sus medidas, ya que el modelo nulo encabezó el mejor ajuste (Tabla 4).

### *Fosfato*

La riqueza tuvo un efecto significativo sobre la concentración de fosfato, siendo mayor a medida que el número de especies incrementa (Tabla 3, Figura 3d). No ocurrió lo mismo en la profundidad, donde la diversidad parece no tener una influencia (Tabla 4).



### *Cloruro*

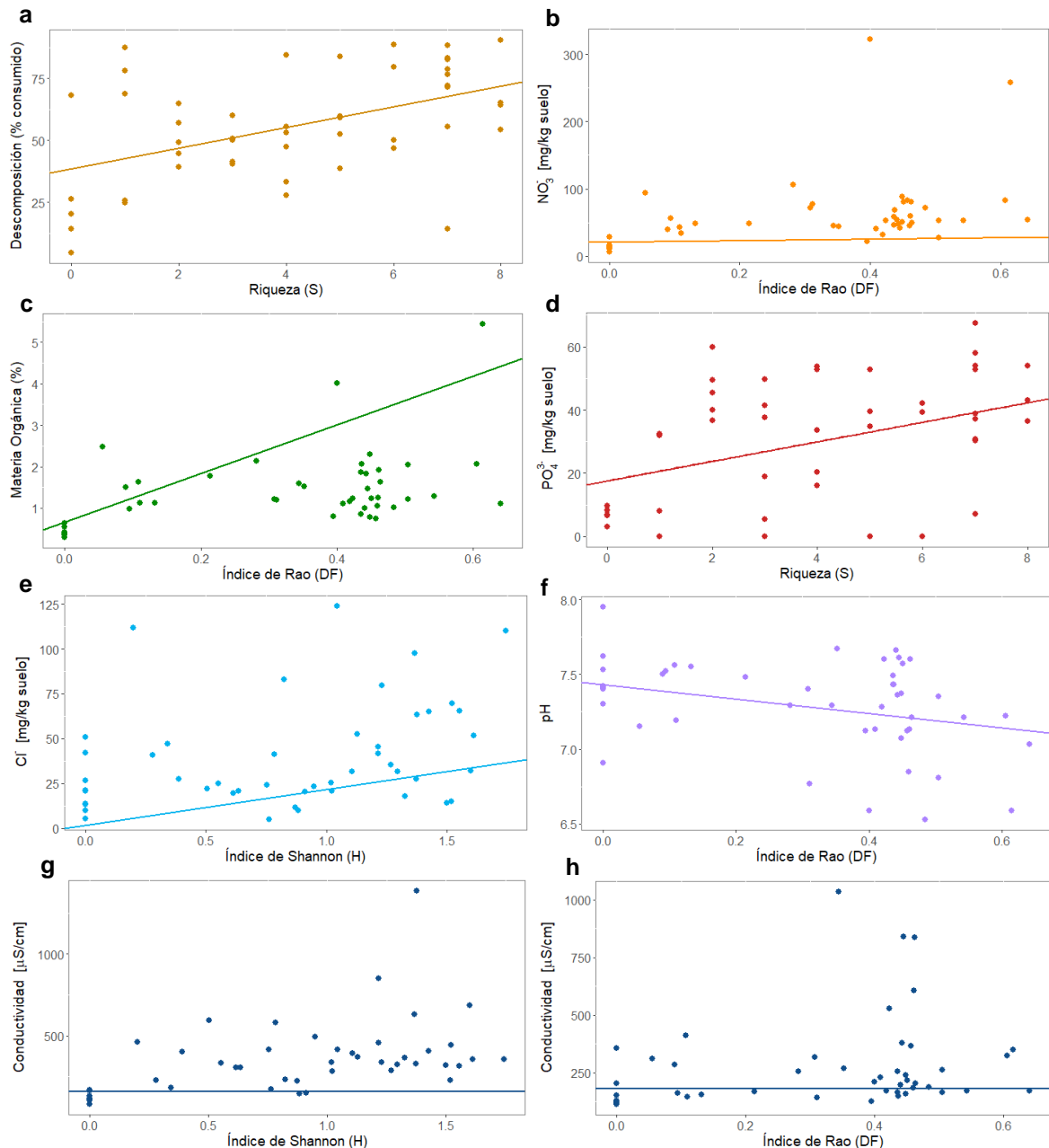
Se encontró que la diversidad, medida con el índice de Shannon y de Simpson, tiene efecto sobre la concentración de cloruros, disminuyendo su concentración con menor diversidad (Tabla 3, Figura 3e). Así, mayores concentraciones de este anión indicarían una mayor absorción de agua en los parches más diversos. Un efecto similar puede verse en las muestras de un metro de profundidad, pero esta vez relacionado al índice de diversidad funcional de Rao, que no llegó a ser estadísticamente significativo ( $p=0,068$ , Tabla 4).

### *Conductividad eléctrica*

Los resultados de las muestras de suelo superficial mostraron un aumento de la conductividad afectado por la diversidad, estimada tanto con el índice de Shannon como con la riqueza (Tabla 3, Figura 3g). En la capa más profunda, sin embargo, el efecto de la DF fue más importante para la conductividad ( $p<0,05$ ) (Tabla 4, Figura 3h).

### *pH*

A nivel superficial, se detectó una significativa disminución del pH con el aumento de la diversidad funcional (DF) (Figura 3f). De nuevo, en la capa más profunda, el modelo nulo encabezó la tabla, seguido por DF aunque el ajuste no llegó a ser significativo ( $p=0,129$ ) (Tabla 4).



**Figura 3:** Correlación entre cada variable respuesta a nivel superficial (a-g) y a un metro de profundidad (h) conductividad, y el mejor índice de diversidad ajustado por los modelos lineales generalizados mixtos. Cada línea se diagramó con los parámetros obtenidos por los modelos.

**Tabla 3:** Resultados de los modelos generalizados mixtos para las variables analizadas en las muestras de suelo superficial con cada uno de los factores fijos. En negrita se resaltan los mejores modelos (Delta AIC entre éste y el siguiente modelo >2) y con efecto significativo en la variable respuesta ( $p < 0,05$ ).

|                       |                | Estimador | p-valor       | t-valor | SD    | AIC    | Delta AIC |
|-----------------------|----------------|-----------|---------------|---------|-------|--------|-----------|
| <i>Descomposición</i> | <b>Riqueza</b> | 4,18      | <b>0,0004</b> | 3,852   | 1,087 | 438,3  | <b>0</b>  |
|                       | D              | 7,26      | 0,0026        | 3,192   | 2,274 | 440,58 | 2,28      |
|                       | H              | 14,36     | 0,0085        | 2,754   | 5,215 | 441,17 | 2,87      |
|                       | Rao            | 31,71     | 0,0384        | 2,138   | 14,85 | 441,82 | 3,52      |

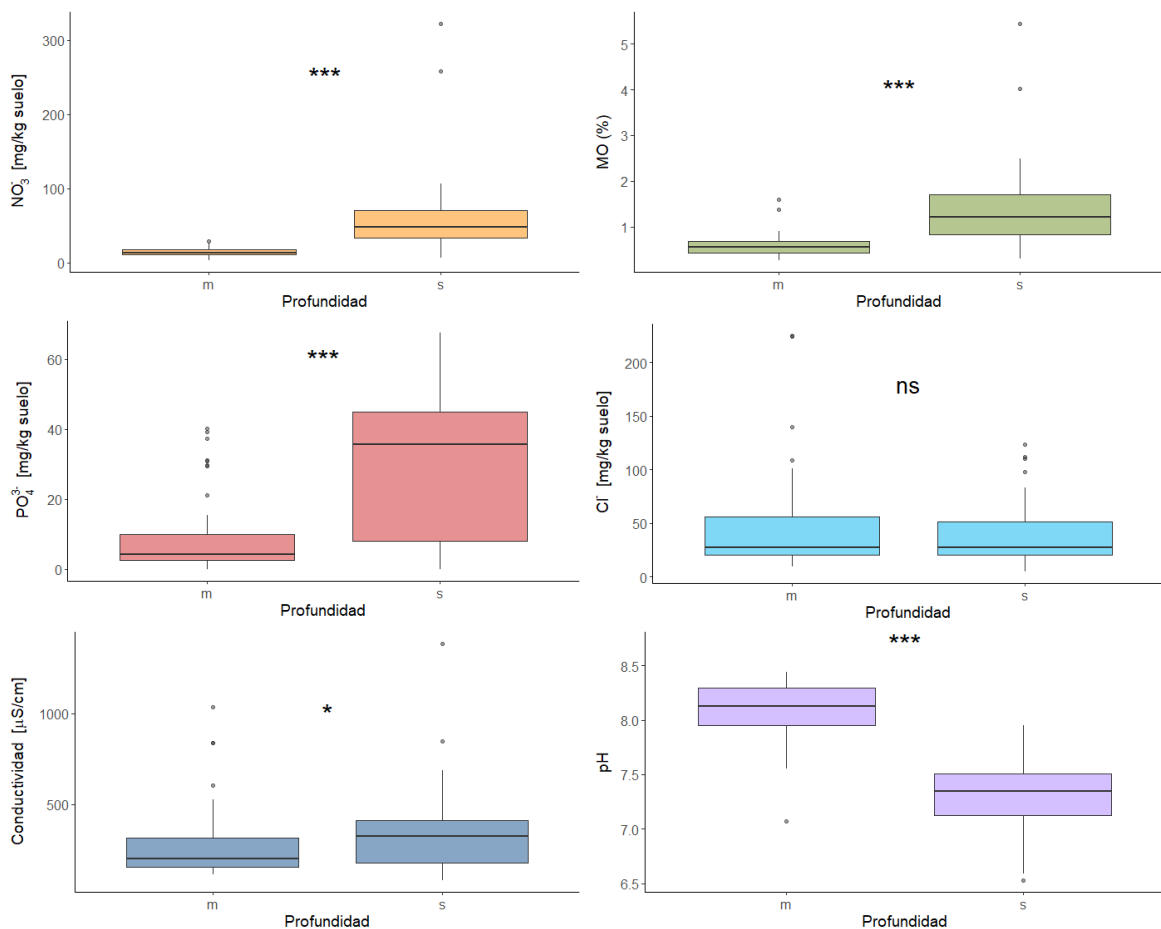
|                                    |                | Estimador | p-valor       | t-valor | SD      | AIC    | Delta AIC   |
|------------------------------------|----------------|-----------|---------------|---------|---------|--------|-------------|
| <i>NO<sub>3</sub><sup>-</sup></i>  | E              | 16,16     | 0,143         | 1,491   | 10,84   | 444,68 | 6,38        |
|                                    | Cobertura      | 0,357     | 0,0009        | 3,561   | 0,1002  | 444,77 | 6,47        |
|                                    | Nulo           | 55,68     | 0             | 17,97   | 3,099   | 451,49 | 13,19       |
|                                    | <b>Rao</b>     | 2,38      | <b>0</b>      | 5,667   | 0,42    | 91,52  | <b>0</b>    |
|                                    | <b>H</b>       | 0,886     | <b>0</b>      | 5,796   | 0,153   | 92,67  | <b>1,15</b> |
|                                    | Cobertura      | 0,0181    | 0             | 6,44    | 0,00281 | 96,27  | 4,75        |
|                                    | D              | 0,358     | 0             | 5,001   | 0,0717  | 99,5   | 7,98        |
|                                    | Riqueza        | 0,182     | 0             | 5,12    | 0,0357  | 100,12 | 8,6         |
|                                    | Nulo           | 3,797     | 0             | 34,53   | 0,11    | 114,39 | 22,87       |
| <i>MO</i>                          | E              | 0,493     | 0,209         | 1,275   | 0,387   | 114,83 | 23,31       |
|                                    | <b>Rao</b>     | 1,76      | <b>0</b>      | 4,998   | 0,353   | 75,98  | <b>0</b>    |
|                                    | <b>H</b>       | 0,668     | <b>0</b>      | 5,23    | 0,128   | 76,48  | <b>0,5</b>  |
|                                    | Riqueza        | 0,133     | 0,0001        | 4,46    | 0,0299  | 84,4   | 8,42        |
|                                    | D              | 0,256     | 0,0001        | 4,23    | 0,0606  | 84,43  | 8,45        |
|                                    | Cobertura      | 0,0126    | 0             | 5,04    | 0,00249 | 85,62  | 9,64        |
|                                    | Nulo           | 0,15      | 0,0969        | 1,698   | 0,0881  | 94,03  | 18,05       |
|                                    | E              | 0,341     | 0,28          | 1,096   | 0,311   | 95,33  | 19,35       |
|                                    | <b>Riqueza</b> | 3,083     | <b>0,0072</b> | 2,831   | 1,089   | 400,67 | <b>0</b>    |
| <i>PO<sub>4</sub><sup>3-</sup></i> | Rao            | 19,9      | 0,17          | 1,398   | 14,23   | 401,11 | 0,44        |
|                                    | H              | 9,99      | 0,057         | 1,96    | 5,098   | 401,37 | 0,7         |
|                                    | Cobertura      | 0,305     | 0,0018        | 3,341   | 0,0913  | 403,05 | 2,38        |
|                                    | E              | 7,87      | 0,735         | 0,724   | 10,88   | 403,06 | 2,39        |
|                                    | D              | 4,29      | 0,0655        | 1,893   | 2,263   | 403,25 | 2,58        |
|                                    | Nulo           | 30,11     | 0             | 8,466   | 3,557   | 408,18 | 7,51        |
|                                    | <b>H</b>       | 0,483     | <b>0,0125</b> | 2,61    | 0,185   | 111,59 | <b>0</b>    |
|                                    | <b>D</b>       | 0,232     | <b>0,0064</b> | 2,87    | 0,0081  | 111,99 | <b>0,4</b>  |
|                                    | Rao            | 0,784     | 0,145         | 1,49    | 0,527   | 113,77 | 2,18        |
| <i>Cl<sup>-</sup></i>              | Riqueza        | 0,111     | 0,0099        | 2,7     | 0,0408  | 114,17 | 2,58        |
|                                    | Nulo           | 3,4       | 0             | 25,25   | 0,135   | 114,52 | 2,93        |
|                                    | E              | -0,164    | 0,679         | -0,416  | 0,393   | 116,39 | 4,8         |
|                                    | Cobertura      | 0,00773   | 0,0399        | 2,12    | 0,00364 | 121,54 | 9,95        |
|                                    | <b>H</b>       | 0,703     | 0             | 5,84    | 0,12    | 72,58  | <b>0</b>    |
|                                    | <b>Riqueza</b> | 0,161     | 0             | 6,197   | 0,026   | 73,51  | <b>0,93</b> |
|                                    | Rao            | 1,66      | 0             | 4,652   | 0,357   | 78,23  | 5,65        |
|                                    | D              | 0,291     | 0             | 5,15    | 0,0565  | 78,5   | 5,92        |
|                                    | Cobertura      | 0,0135    | 0             | 5,84    | 0,00232 | 80,47  | 7,89        |
| <i>Conductividad</i>               | Nulo           | 5,668     | 0             | 64,46   | 0,0879  | 93,82  | 21,24       |
|                                    | E              | 0,265     | 0,401         | 0,849   | 0,312   | 95,59  | 23,01       |
|                                    | <b>Rao</b>     | -0,476    | 0,0337        | -2,198  | 0,216   | 31,89  | <b>0</b>    |
|                                    | <b>Nulo</b>    | 7,28      | 0             | 159,78  | 0,0456  | 33,35  | <b>1,46</b> |
|                                    | H              | -0,174    | 0,0348        | -2,184  | 0,0796  | 33,95  | 2,06        |
|                                    | E              | -0,277    | 0,0864        | -1,757  | 0,157   | 34,16  | 2,27        |
|                                    | D              | -0,0858   | 0,0178        | -2,468  | 0,0348  | 34,4   | 2,51        |
|                                    | Riqueza        | -0,033    | 0,0706        | -1,856  | 0,0179  | 38,17  | 6,28        |
|                                    | Cobertura      | -0,003    | 0,0593        | -1,94   | 0,00155 | 42,77  | 10,88       |
| <i>pH</i>                          |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |
|                                    |                |           |               |         |         |        |             |

**Tabla 4:** Resultados de los modelos generalizados mixtos para las variables analizadas en las muestras de suelo a un metro de profundidad con cada uno de los factores fijos. En negrita se resaltan los mejores modelos (Delta AIC entre éste y el siguiente modelo >2) y con efecto significativo en la variable respuesta ( $p < 0,05$ ).

|                                    |             | Estimador | p-valor      | t-valor  | SD      | AIC    | Delta AIC   |
|------------------------------------|-------------|-----------|--------------|----------|---------|--------|-------------|
| <i>NO<sub>3</sub><sup>-</sup></i>  | Rao         | 5,762     | 0,159        | 1,434    | 4,016   | 294,78 | 0           |
|                                    | E           | -4,336    | 0,142        | -1,497   | 2,896   | 295,26 | 0,48        |
|                                    | H           | 1,009     | 0,506        | 0,671    | 1,502   | 298,35 | 3,57        |
|                                    | Nulo        | 14,24     | 0            | 17,33    | 0,822   | 299,45 | 4,67        |
|                                    | D           | 0,31      | 0,6523       | 0,454    | 0,683   | 300,17 | 5,39        |
|                                    | Riqueza     | 0,406     | 0,2315       | 1,214    | 0,334   | 300,33 | 5,55        |
|                                    | Cobertura   | 0,017     | 0,594        | 0,537    | 0,0316  | 306,23 | 11,45       |
| <i>MO</i>                          | <b>Nulo</b> | -0,603    | <b>0</b>     | -5,753   | 0,105   | 42,88  | <b>0</b>    |
|                                    | E           | -0,238    | 0,171        | -1,393   | 0,171   | 44,65  | 1,77        |
|                                    | Rao         | -0,0642   | 0,787        | -0,271   | 0,236   | 45,87  | 2,99        |
|                                    | H           | -0,0517   | 0,555        | -0,596   | 0,0868  | 47,59  | 4,71        |
|                                    | D           | -0,0321   | 0,417        | -0,82    | 0,0392  | 48,85  | 5,97        |
|                                    | Riqueza     | 0,00896   | 0,65         | 0,457    | 0,0196  | 50,71  | 7,83        |
|                                    | Cobertura   | 0,0009002 | 0,625        | 0,493    | 0,00183 | 55,42  | 12,54       |
| <i>PO<sub>4</sub><sup>3-</sup></i> | <b>Nulo</b> | 0,794     | <b>0</b>     | 12,08    | 0,0658  | 64,9   | <b>0</b>    |
|                                    | Rao         | -0,125    | 0,71         | -0,374   | 0,335   | 67,12  | 2,22        |
|                                    | E           | -0,11     | 0,642        | -0,469   | 0,234   | 67,75  | 2,85        |
|                                    | H           | -0,000145 | 0,499        | -0,00119 | 0,122   | 69,28  | 4,38        |
|                                    | D           | -0,00401  | 0,943        | -0,0724  | 0,0554  | 70,85  | 5,95        |
|                                    | Riqueza     | 0,0094    | 0,732        | 0,345    | 0,0273  | 72,15  | 7,25        |
|                                    | Cobertura   | -0,00116  | 0,646        | -0,463   | 0,00251 | 76,83  | 11,93       |
| <i>Cl<sup>-</sup></i>              | Rao         | 0,903     | 0,0681       | 1,873    | 0,482   | 109,13 | 0           |
|                                    | <b>Nulo</b> | 3,554     | <b>0</b>     | 17,91    | 0,198   | 110,95 | <b>1,82</b> |
|                                    | H           | 0,259     | 0,156        | 1,44     | 0,179   | 112,48 | 3,35        |
|                                    | E           | 0,0283    | 0,94         | 0,0763   | 0,37    | 113,1  | 3,97        |
|                                    | D           | 0,0838    | 0,316        | 1,014    | 0,0826  | 115,07 | 5,94        |
|                                    | Riqueza     | 0,0305    | 0,464        | 0,738    | 0,0412  | 116,95 | 7,82        |
|                                    | Cobertura   | 0,00152   | 0,697        | 0,392    | 0,00387 | 122,08 | 12,95       |
| <i>Conductividad</i>               | <b>Rao</b>  | 0,835     | <b>0,024</b> | 2,344    | 0,356   | 79,47  | <b>0</b>    |
|                                    | H           | 0,307     | 0,0229       | 2,364    | 0,13    | 81,48  | 2,01        |
|                                    | Nulo        | 5,451     | 0            | 51,26    | 0,106   | 82,53  | 3,06        |
|                                    | E           | -0,114    | 0,683        | -0,412   | 0,277   | 85,1   | 5,63        |
|                                    | D           | 0,0988    | 0,114        | 1,617    | 0,0611  | 85,71  | 6,24        |
|                                    | Riqueza     | 0,0518    | 0,0932       | 1,719    | 0,0301  | 86,85  | 7,38        |
|                                    | Cobertura   | 0,00374   | 0,202        | 1,298    | 0,00288 | 92,73  | 13,26       |
| <i>pH</i>                          | <b>Nulo</b> | 8,088     | <b>0</b>     | 206,82   | 0,0391  | 19,28  | <b>0</b>    |
|                                    | Rao         | -0,295    | 0,129        | -1,551   | 0,19    | 20,38  | 1,1         |
|                                    | H           | -0,108    | 0,131        | -1,542   | 0,07    | 22,41  | 3,13        |
|                                    | E           | -0,0961   | 0,498        | -0,684   | 0,14    | 22,91  | 3,63        |
|                                    | D           | -0,0363   | 0,265        | -1,13    | 0,0321  | 25,05  | 5,77        |
|                                    | Riqueza     | -0,0113   | 0,484        | -0,706   | 0,0161  | 27,21  | 7,93        |
|                                    | Cobertura   | -0,00251  | 0,0929       | -1,72    | 0,00146 | 29,58  | 10,3        |

## CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES EN EL SUELO

Los niveles de nitrato, materia orgánica (MO), fósforo, conductividad y pH en la superficie fueron significativamente diferentes a los niveles registrados a un metro de profundidad de suelo; sólo para el caso del cloruro no se encontraron diferencias entre ambas concentraciones (Figura 4). El pH mostró mayores valores a un metro de profundidad, mientras que los demás nutrientes (nitrato, MO, fósforo y conductividad) mostraron patrones inversos (Figura 4).



**Figura 4:** Comparación de la concentración de nutrientes en el suelo a nivel superficial (s) y a un metro de profundidad (m), para todos los parches de vegetación estudiados, independientemente de su diversidad.

## DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue evaluar la relación entre la diversidad de plantas vasculares y funciones ecosistémicas relacionadas a la retención y uso de agua y nutrientes, en el ecosistema árido del desierto de la Reserva Natural Bosques Telteca. En términos generales, la hipótesis se vio apoyada por la evidencia, puesto que la diversidad de plantas vasculares en alguna de sus medidas tiene un efecto positivo sobre la concentración de nutrientes y agua, como así también sobre los procesos físicos, químicos o biológicos que allí ocurren, por encima de un efecto de la cobertura vegetal o del modelo nulo. Esto apoya estudios teóricos y empíricos previos que relacionan la diversidad con distintos procesos ecosistémicos (Naeem *et al.*, 1995; Loreau, 1998; Naeem, Loreau y Inchausti, 2002; Schmid, Joshi y Schlöpfer, 2002), cuya gran mayoría se ha enfocado en esta relación bajo un conjunto de condiciones relativamente constantes, mientras que estudios observacionales son escasos (Eviner y Chapin III, 2003). Sin embargo, no hubo un efecto únicamente de la diversidad funcional en todos los procesos ecosistémicos medidos, sino que la diversidad biológica (tanto como riqueza de especies o índice de Shannon o Simpson) fue la mejor variable explicatoria en varios casos. En consecuencia, no se puede generalizar sobre un único índice ideal para emplear como predictor en cualquier análisis de este tipo.

La disminución de la tasa de descomposición con una menor riqueza de especies puede deberse a múltiples factores. Las plantas pueden influenciar la descomposición a través de sus efectos en la temperatura del suelo, humedad o concentraciones de O<sub>2</sub>. De hecho, en sitios con condiciones poco favorables para el crecimiento, los efectos microclimáticos, mediados por la diversidad vegetal, podrían ser los principales controladores de este proceso (Scherer-Lorenzen, 2008). A veces estos efectos sumados a la calidad de hojarasca pueden interactuar, aumentando el tamaño de la comunidad descomponedora, pudiendo así afectar aún más la descomposición (Hector *et al.*, 2000). En el sitio de estudio, donde las temperaturas máximas pueden alcanzar (al menos) 47°C (Estrella, Heras y Guzzeta, 1979), es esperable que los parches de vegetación brinden condiciones favorables para la actividad de microorganismos descomponedores, al regular las temperaturas y disminuir la evaporación del suelo superficial respecto a las áreas expuestas. La diversidad de

especies, gracias a su diversidad de atributos funcionales, puede tener un efecto considerable en la regulación de las mencionadas condiciones.

Los ratios C:N y lignina:N de la hojarasca son comúnmente usados como indicadores de descomposición, pero esto no permite dar cuenta de la influencia de los atributos de cada especie particular sobre el proceso. En este aspecto, es interesante señalar que la descomposición de un sustrato común puede diferir sustancialmente bajo la presencia de diferentes especies, resaltando la importancia de sus atributos por sobre la calidad de la hojarasca *per se* (Eviner y Chapin III, 2003). Por esta razón se eligió usar como sustrato papel de filtro ya que así se pueden sortear las influencias de cada planta sobre su sustrato particular (Hector *et al.*, 2000).

A este respecto, se ha encontrado que la pérdida de diversidad de hojarasca, dada por una disminución de la riqueza, no altera las tasas promedio de descomposición; mientras que una pérdida de especies consumidoras de hojarasca resulta en una disminución de las mismas (Hooper *et al.*, 2012). Asimismo, el funcionamiento de la comunidad microbiana ha sido vinculado a la calidad de los rizodepósitos, dependientes de caracteres específicos de las especies de plantas, siendo mayor con el incremento de riqueza vegetal y no consistente con los grupos funcionales claves (Eisenhauer *et al.*, 2010). Esto en lugar de apoyar la hipótesis de redundancia de la biodiversidad, la cual sugiere que solo un número pequeño de especies son requeridos para mantener el funcionamiento ecosistémico, apoya la hipótesis singular de biodiversidad, la cual postula que cada especie contribuye al funcionamiento del ecosistema (Naeem, Loreau y Inchausti, 2002). Los resultados aquí obtenidos parecen seguir esta última línea, ya que el modelo que incluyó la riqueza fue el que tuvo un mejor ajuste ( $p < 0,001$ ) mientras que la diversidad funcional quedó en cuarto lugar de acuerdo al AIC (Tabla 3). Concuerda así con estudios en pastizales usando hojarasca como sustrato (Hector *et al.*, 2000), mientras que difiere de otros en los cuales la diversidad funcional tuvo un rol más significativo, tanto en materiales estándar (ej. algodón, madera, papel) como en hojarasca vegetal (Scherer-Lorenzen, 2008).

Hay muchos procesos implicados en el ciclado de N y hay múltiples mecanismos por los cuales las especies vegetales pueden influenciar la retención de nitrato superficial relacionada a la diversidad funcional. La entrada de N puede estar dada por la fijación de

leguminosas, tendiendo a aumentar la concentración de nitratos en el suelo mediante la liberación de N vía raíces y hojarasca (Ledgard y Giller, 1995). Además, el bajo ratio C:N de la hojarasca leguminosa como así también mayores biomásas de hojarasca en general, suelen inducir un aumento en la actividad de la comunidad microbiana, favoreciendo la descomposición y la tasa de mineralización. Si la biomasa leguminosa es aún mayor, la inmovilización puede ralentizarse, resultando en mayores concentraciones de nitrato en la solución de suelo (Eviner y Chapin III, 2003; Scherer-Lorenzen et al., 2003). En este sentido, se pudo observar que la mayoría de los parches más ricos en especies contenían una o dos especies de leguminosas. Esto también podría explicar las mayores concentraciones de nitratos en el nivel superficial comparado al metro de profundidad, donde las raíces de las distintas especies habrían absorbido el nitrato disponible.

Aunque existen estudios en pastizales que muestran una relación negativa entre alguna medida de diversidad y la concentración de nitrato (Tilman et al., 1997; Oelmann et al., 2007) a medida que se aumenta la complejidad del sistema o la escala de tiempo analizada, la relación no es tan clara ni tan constante (Naeem et al., 1995; Hooper y Vitousek, 1998; Leimer et al., 2015). No obstante, la identidad de los grupos funcionales ha sido identificada como un factor importante en el uso de diferentes fuentes de N del suelo, no así en la explotación cuantitativa, indicando la complementariedad de nicho como mecanismo dominante (Kahmen et al., 2006). Por otro lado, la diversidad biológica de plantas, más que la funcional, parece tener un rol en lograr ciclos de nitrógeno más cerrados debido a una mayor eficiencia en el uso de nitrógeno (Kleinebecker et al., 2014). Serían necesarios estudios de isótopos, tanto en el suelo como en la biomasa aérea, para poder dilucidar el ciclo con mayor detalle en esta área de estudio.

El efecto de la diversidad funcional en el mayor porcentaje de materia orgánica del suelo (MOS) superficial puede ser asociado con la cantidad de hojarasca y la fracción de ésta que no se descompone. Mientras que los restos de raíces suelen ser la principal fuente de MOS, la lignina y los polifenoles son responsables de la formación de agregados de MOS estables (Weil y Brady, 2016). Además, las leguminosas están vinculadas con mayores contenidos de MOS, mayor biomasa de microorganismos y la consecuente acumulación de residuos recalcitrantes (Eviner y Chapin III, 2003). Asimismo, se ha asociado el almacenamiento de C orgánico en el suelo con la actividad metabólica de los microbios que lo habitan, la cual



es mediada por la diversidad de plantas mediante mayores entradas de compuestos por exudación de raíces (Steinbeiss et al., 2008; Lange et al., 2015). Esto iría de acuerdo a los resultados obtenidos en cuanto a materia orgánica, descomposición y nitrato.

La riqueza de especies influye en la retención de fósforo superficial y puede explicarse por múltiples interacciones bióticas y abióticas. El fósforo, junto con el nitrógeno y el potasio, es uno de los conocidos limitantes de la productividad vegetal. Su disponibilidad está ligada al pH del suelo, quedando fijado en complejos con otros elementos (ej. Ca, Al, Fe) en los suelos más alcalinos y más ácidos, y biodisponible en un rango cercano a pH neutros (Weil y C Brady, 2016). Las especies de plantas influyen en la disponibilidad principalmente al afectar la solubilidad del fósforo, a través de la exudación de compuestos orgánicos cargados que compiten con el fósforo por superficies de adsorción, o mediante la alteración del pH que influencia la capacidad del P de unirse a otros elementos, o a través de la acumulación de oxalatos de calcio que promueven la disponibilidad del fósforo del suelo (Eviner y Chapin III, 2003). La disminución del pH en los parches más diversos, permitiría pasar de un suelo muy alcalino a un rango más neutro, donde la formación de complejos de fósforo se ve afectada y aumenta su disponibilidad. Además, en los ecosistemas pobres en nutrientes los microbios han sido vinculados con una mayor diversidad de plantas ya que tienen efectos positivos al mejorar el suministro de nutrientes limitantes como el N y el P, llegando a ser responsables de más del 75% del P (Van Der Heijden, Bardgett y Van Straalen, 2008).

Se detectó un efecto de la diversidad sobre el cloruro, indicando que hay una mayor absorción y aprovechamiento del agua superficial, lo cual implica una reducción de las pérdidas de recursos del ecosistema. Hay muchos mecanismos por los cuales las especies de plantas alteran la humedad del suelo. Las especies con mayor masa de hojarasca disminuyen la evaporación del suelo, a su vez que la MOS provee gran capacidad de retención de agua superficial y aumenta la tasa de infiltración (Weil y Brady, 2016). La cantidad de agua usada por las especies también altera la disponibilidad de este recurso en el suelo, y este efecto puede ser independiente de su masa (Gordon y Rice, 1993).

La distinta distribución de raíces de las especies en el perfil del suelo, como así también las distintas fuentes de agua usadas, por ejemplo, el agua freática o superficial, tienen un rol

fundamental no sólo en el ciclo hidrológico sino de varios nutrientes (Villagra et al., 2011). Así, si bien tanto los pastos como los arbustos usan agua de las capas superiores del suelo, sólo los arbustos pueden acceder a zonas más profundas (Cavagnaro y Passera, 1991). El hecho de que los índices de Shannon y Simpson, al depender de las proporciones y dominancias de las especies, sean significativos para la concentración de cloruros en la capa superficial y no así en la profundidad, donde los roles funcionales parecen adquirir mayor importancia, puede dar cuenta de que distintos mecanismos controlan la absorción de agua de acuerdo a la profundidad, pero en ambos casos relacionados con la diversidad en alguna medida.

Las características del suelo tales como pH, redox, salinidad, capacidad de intercambio de cationes y la capacidad de retener agua son determinantes críticos de los ciclos biogeoquímicos y las especies de plantas juegan un rol activo en mediar estas propiedades químicas del suelo (Eviner y Chapin III, 2003). La escasez de lluvia suele estar relacionada con pH más altos y es el caso de esta área de estudio cuyo suelo es alcalino (Meglioli *et al.*, 2014; Weil y C Brady, 2016). La acidificación del suelo superficial relacionada a la diversidad funcional, y no así en la capa profunda, puede explicarse por la presencia de materia orgánica y de plantas fijadoras de N que tienden a disminuir el pH (Weil y Brady, 2016). Por otro lado, distintos mecanismos parecen estar influenciando la conductividad en ambas profundidades, la diversidad biológica (y la riqueza) en la capa superficial y la diversidad funcional en la capa más profunda, tienen una influencia en la retención de iones en el suelo. Es importante señalar que el efecto de una especie de planta en cualquier ciclo de un elemento puede ser independiente de sus efectos en otros elementos (Eviner y Chapin III, 2003). Los flujos de N, Ca, Mg, Mn y S son mediados por mecanismos biológicos, mientras que procesos físicos dominan los flujos de K, Na, Pb, Cd y Zn, y procesos químicos dominan los flujos de P, Fe, Zn, Pb y Cd (Laskowski, Niklinska y Maryanski, 1995). No obstante esto, de acuerdo a los resultados obtenidos, la diversidad de plantas parece tener un rol en mediar estos mecanismos y procesos en el área de estudio de este trabajo.

La diferencia encontrada en cuanto al ajuste de modelos entre la capa superficial y la capa profunda puede deberse a que distintos procesos estén ocurriendo. En la capa superior de suelo, la influencia de la diversidad en alguna de sus medidas sobre la concentración de todos los nutrientes analizados es notable. Es aquí donde ocurren el ingreso de distintos

elementos al sistema (aportados principalmente por la hojarasca), donde habitan microorganismos como hongos, microfauna, bacterias, etc., y donde ocurre la llegada y retención (por la MOS) del agua de lluvia (Weil y C Brady, 2016). Un efecto tan claro de la diversidad no pudo detectarse a un metro de profundidad para todas las variables, si bien en los casos en los que ocurrió fue la diversidad funcional la variable explicatoria más adecuada. Esto puede deberse a que la zona de mayor densidad e influencia de las raíces se encuentra hasta los 50 cm de profundidad (Aranibar *et al.*, 2011; Meglioli *et al.*, 2014), por lo que al metro es posible que una diferencia en las concentraciones ya no puedan ser detectadas. Además, existen factores no controlados en este trabajo que podrían explicar las concentraciones en esta capa, como cercanía o lejanía de la zona puestera, nivel de disturbio, identidad del parche, entre otros.

Múltiples funciones ecosistémicas parecen estar interrelacionadas e interactuar entre ellas y con la diversidad en alguna de sus dimensiones. Aunque no se puede afirmar que la diversidad funcional es la mejor forma de medir la diversidad para estos procesos ecosistémicos, los distintos rasgos funcionales presentes en las especies analizadas tienen un rol fundamental. Es importante mencionar que este estudio puso el foco en la diversidad de plantas vasculares, no teniendo en cuenta el efecto de otras comunidades de organismos como las costras biológicas del suelo, microartrópodos, insectos, y otros organismos. Una vinculación entre ambas escalas sería interesante para poder comprender las interacciones entre distintos niveles de diversidad.

## CONCLUSIÓN

Los resultados de este trabajo resaltan la importancia de la diversidad en los ciclos biogeoquímicos, apuntando a que resulta ser causa y consecuencia de mayores concentraciones de nutrientes, mayores tasas de descomposición y mayor absorción de agua. Estos efectos son claros cuando se analiza la capa superficial de suelo, pero a un metro de profundidad no pudo ser detectado el mismo resultado, en términos generales. Las relaciones encontradas pueden ser explicadas gracias a las influencias físicas (por ej.: vía lixiviación, modificación del microclima, etc.), químicas (por ej.: vía exudación de compuestos, modificación del pH, etc.) e incluso biológicas. Así, la diversidad de plantas parece propiciar una mayor y más diversa comunidad de microorganismos que pueden

tener relación directa en el ciclado de nutrientes, aunque mayores estudios al respecto son requeridos en esta área de estudio.

En consecuencia, este trabajo brinda pruebas observacionales en un ecosistema árido sobre la relación diversidad-funcionamiento ecosistémico, las cuales no abundan en la literatura, e indica la importancia de mantener ecosistemas diversos para optimizar el uso del agua, y la fertilidad de los suelos. Más estudios serían necesarios para poder entender el ciclo de cada nutriente por separado, como así también en escalas de tiempo mayores.

## BIBLIOGRAFÍA

- Allison, G. B. y Hughes, M. W. (1978) «The use of environmental chloride and tritium to estimate total recharge to an unconfined aquifer», *Australian Journal of Soil Research*. doi: 10.1071/SR9780181.
- Aranibar, J. N. *et al.* (2004) «Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands», *Global Change Biology*, 10(3), pp. 359-373. doi: 10.1111/j.1365-2486.2003.00698.x.
- Aranibar, J. N. *et al.* (2008) «Nitrogen isotope composition of soils, C 3 and C 4 plants along land use gradients in southern Africa», 72, pp. 326-337. doi: 10.1016/j.jaridenv.2007.06.007.
- Aranibar, J. N. *et al.* (2011) «Nitrate dynamics in the soil and unconfined aquifer in arid groundwater coupled ecosystems of the Monte desert , Argentina», 116, pp. 1-14. doi: 10.1029/2010JG001618.
- Aranibar, J. N. *et al.* (2014) «Carbon and nitrogen dynamics in a sandy groundwater-coupled ecosystem in the Monte Desert , indicated by plant stable isotopes», *Journal of Arid Environments*. Elsevier Ltd, 102, pp. 58-67. doi: 10.1016/j.jaridenv.2013.11.005.
- Barnosky, A. D. *et al.* (2011) «Has the Earth ' s sixth mass extinction already arrived ?», *Nature*. Nature Publishing Group, 470(7336), pp. 51-57. doi: 10.1038/nature09678.
- Bisigato, A. J. *et al.* (2009) «Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes», *Journal of Arid Environments*. Elsevier Ltd, 73(2), pp. 182-191. doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.09.001.
- Botta-Dukát, Z. (2005) «Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits», *Journal of Vegetation Science*, 16(5), pp. 533-540. doi: 10.1658/1100-9233(2005)16[533:RQEAAM]2.0.CO;2.
- Cardinale, B. J. *et al.* (2011) «THE FUNCTIONAL ROLE OF PRODUCER DIVERSITY IN ECOSYSTEMS 1», 98(3), pp. 572-592. doi: 10.3732/ajb.1000364.
- Cavagnaro, J. B. y Passera, C. B. (1991) «Water utilization by shrubs and grasses in the Monte ecosystem, Argentina», *Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France*, pp. 225-257.
- Ceballos, G. *et al.* (2015) «Accelerated modern human – induced species losses : Entering the sixth mass extinction», (June), pp. 9-13.
- Díaz, S. y Cabido, M. (2001) «Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes», *Trends Ecol.Evol*, 16(11), pp. 646-654.
- Eisenhauer, N. *et al.* (2010) «Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis», *Ecology*. doi: 10.1890/08-2338.1.
- Estrella, H. A., Heras, V. A. y Guzzeta, V. A. (1979) «Registro de elementos climáticos en áreas críticas de la provincia de Mendoza.», *Cuaderno Técnico*, 1, pp. 49-71.

- Eviner, V. T. y Chapin III, F. S. (2003) «Biogeochemical interactions and biodiversity», en *Interactions of the major biogeochemical cycles: global change and human impacts*, pp. 151-173.
- Eviner, V. T. y Chapin III, S. (2003) «Functional Matrix: A Conceptual Framework for Predicting Multiple Plant Effects on Ecosystem Processes», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), pp. 455-485. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132342.
- Flombaum, P. y Sala, O. E. (2008) «Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(16), pp. 6087-6090. doi: 10.1073/pnas.0704801105.
- Fox, J. y Weisberg, S. (2011) *An R companion to applied regression*. Second, Thousand Oaks CA: Sage. Second. Sage. doi: 10.1177/0049124105277200.
- Gatica, M. G. (2015) «Cambios en la estructura de la vegetación a lo largo de un gradiente de lluvias en una región árida del centro-oeste de Argentina: consecuencias sobre la dinámica del carbono», *Probiol*, Doctorate, p. 174.
- González Loyarte, M. *et al.* (2000) «Análisis Comparativo De Dos Comunidades En El Bosque De Prosopis Flexuosa Dc. Del Ne De Mendoza, Argentina», *Multequina*, 9(1), pp. 75-89.
- Gordon, D. R. y Rice, K. J. (1993) «Competitive effects of grassland annuals on soil water and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings», *Ecology*. doi: 10.2307/1939502.
- Guevara, A. *et al.* (2010) «Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina)», pp. 447-464. doi: 10.1007/s11104-009-0218-4.
- Hector, A. *et al.* (2000) «Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment», pp. 357-371.
- Van Der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D. y Van Straalen, N. M. (2008) «The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems (Ecology Letters (2008) 11, 3 (296-310))», *Ecology Letters*, p. 651. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01199.x.
- Hipondoka, M. H. T. *et al.* (2003) «Vertical distribution of grass and tree roots in arid ecosystems of Southern Africa: niche differentiation or competition?», pp. 319-325. doi: 10.1006/jare.2002.1093.
- Hooper, D. U. *et al.* (2012) «A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change», *Nature*. Nature Publishing Group, 486(7401), pp. 105-108. doi: 10.1038/nature11118.
- Hooper, D. U. y Vitousek, P. M. (1998) «Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling», *Ecological Monographs*. doi: 10.1890/0012-9615(1998)068[0121:EOPCAD]2.0.CO;2.
- Hothorn, T. *et al.* (2006) «A Lego system for conditional inference», *American Statistician*.

doi: 10.1198/000313006X118430.

Jobbágy, E. G. *et al.* (2011) «Water subsidies from mountains to deserts : their role in sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/23021618> REFERENCES Linked references are available on JS», *Ecological Applications*, 21(3), pp. 678-694.

Kahmen, A. *et al.* (2006) «Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship?», *Ecology*, 87(5), pp. 1244-55. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16761603>.

Kemp, P. R. (1983) «Phenological Patterns of Chihuahuan Desert Plants in Relation to the Timing of Water Availability», *The Journal of Ecology*, 71(2), pp. 427-436. doi: 10.2307/2259725.

Kleinebecker, T. *et al.* (2014) «Evidence from the real world : 15 N natural abundances reveal enhanced nitrogen use at high plant diversity in Central European grasslands», pp. 456-465. doi: 10.1111/1365-2745.12202.

Lange, M. *et al.* (2015) «Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage», *Nature Communications*, 6. doi: 10.1038/ncomms7707.

Laskowski, R., Niklinska, M. y Maryanski, M. (1995) «The dynamics of chemical elements in forest litter», *Ecology*, 76(5), pp. 1393-1406. doi: 10.2307/1938143.

Ledgard, S. F. y Giller, K. E. (1995) «Atmospheric N<sub>2</sub> fixation as an alternative N source», *Nitrogen fertilization in the environment.*, 443-486; 1, pp. 443-486.

Leimer, S. *et al.* (2015) «Time matters for plant diversity effects on nitrate leaching from temperate grassland», *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 211, pp. 155-163. doi: 10.1016/j.agee.2015.06.002.

Leps, J. *et al.* (2006) «Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities : practical considerations matter Edited by Foxit Reader Copyright ( C ) by Foxit Software Company , 2005-2007 For Evaluation Only .», *Preslia*, 78(4), pp. 481-501. doi: 10.1115/1.4006736.

Loreau, M. (1998) «Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model.», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(10), pp. 5632-6. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9576935> <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=PMC20430>.

Loreau, M. y Hector, A. (2001) «Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments», *Nature*, 412(July), pp. 72-76.

Ludwig, J. *et al.* (2005) «Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes», *Ecology*, 86(2), p. 288.

Maestre, F. T. *et al.* (2012) «Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands», *Science*. American Association for the Advancement of Science, 335(6065), pp. 214-218. doi: 10.1126/science.1215442.

- Magurran, A. E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Wiley. Disponible en: <https://books.google.com.ar/books?id=tUqzLSUzXxcC>.
- Meglioli, P. A. *et al.* (2014) «Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy desert of the Central Monte , Argentina», 611(March 2013), pp. 600-611. doi: 10.1002/eco.1381.
- Montaña, C., Seghieri, J. y Cornet, A. (2001) «Vegetation Dynamics: Recruitment and Regeneration in Two-Phase Mosaics», en. doi: 10.1007/978-1-4613-0207-0\_7.
- Morris, E. K. *et al.* (2014) «Choosing and using diversity indices: Insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories», *Ecology and Evolution*, 4(18), pp. 3514-3524. doi: 10.1002/ece3.1155.
- Muñoz-Robles, C. *et al.* (2011) «Soil hydrological and erosional responses in patches and inter-patches in vegetation states in semi-arid Australia», *Geoderma*. Elsevier B.V., 160(3-4), pp. 524-534. doi: 10.1016/j.geoderma.2010.10.024.
- Naeem, S. *et al.* (1995) «Empirical evidence that declining diversity can alter the performance of ecosystems», *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 347(1321), pp. 249-262.
- Naeem, S., Loreau, M. y Inchausti, P. (2002) «Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic framework BT - Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives», en, pp. 3-11.
- Oelmann, Y. *et al.* (2007) «Soil and Plant Nitrogen Pools as Related to Plant Diversity in an Experimental Grassland», 71(3). doi: 10.2136/sssaj2006.0205.
- Okalebo, J. R. (1993) *Laboratory methods of soil and plant analysis: a working manual*. Unesco/Rosta.
- Phillips, F. M. (1994) «Environmental tracers for water movement in desert soils of the American Southwest», *Soil Science Society of America Journal*. Soil Science Society of America, 58(1), pp. 15-24.
- Pinheiro, J. *et al.* (2017) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131, R package version 3.1-131*. doi: 10.1016/j.tibs.2011.05.003.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. <http://www.R-project.org/>, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team (2019) «R: A language and Environment for Statistical Computing», *R Foundation for Statistical Computing*. Viena, Austria. Disponible en: <https://www.r-project.org/>.
- Rossi, B. E. y Villagra, P. E. (2003) «Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina», *Journal of Vegetation Science*. Wiley Online Library, 14(4), pp. 543-550.
- Sala, O. E. *et al.* (1989) «Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe», *Oecologia*. doi: 10.1007/BF00378959.



Scherer-lorenzen, A. M. *et al.* (2003) «The Role of Plant Diversity and Composition for Nitrate Leaching in Grasslands», *America*, 84(6), pp. 1539-1552.

Scherer-Lorenzen, M. (2008) «Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands», *Functional Ecology*, 22(3), pp. 547-555. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01389.x.

Schmid, B., Joshi, J. y Schläpfer, F. (2002) *Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships*, *Functional Consequences of Biodiversity: Experimental Progress and Theoretical Extensions*.

Shriver, R. K. (2017) «Rainfall variability and fine-scale life history tradeoffs help drive niche partitioning in a desert annual plant community», *Ecology Letters*, pp. 1231-1241. doi: 10.1111/ele.12818.

Shugart, H. H. (1997) *Plant and ecosystem functional types*. Cambridge University Press, Cambridge.

Steinbeiss, S. *et al.* (2008) «Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands», *Global Change Biology*, 14(12), pp. 2937-2949. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01697.x.

Tilman, D. *et al.* (1997) «The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes», *Science*, 277(5330), pp. 1300-1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300.

Villagra, P. E. *et al.* (2004) *Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte*, *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. doi: 10.1017/jfm.2011.425.

Villagra, P. E. *et al.* (2009) «Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management», *Journal of Arid Environments*, 73(2), pp. 202-211. doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.08.002.

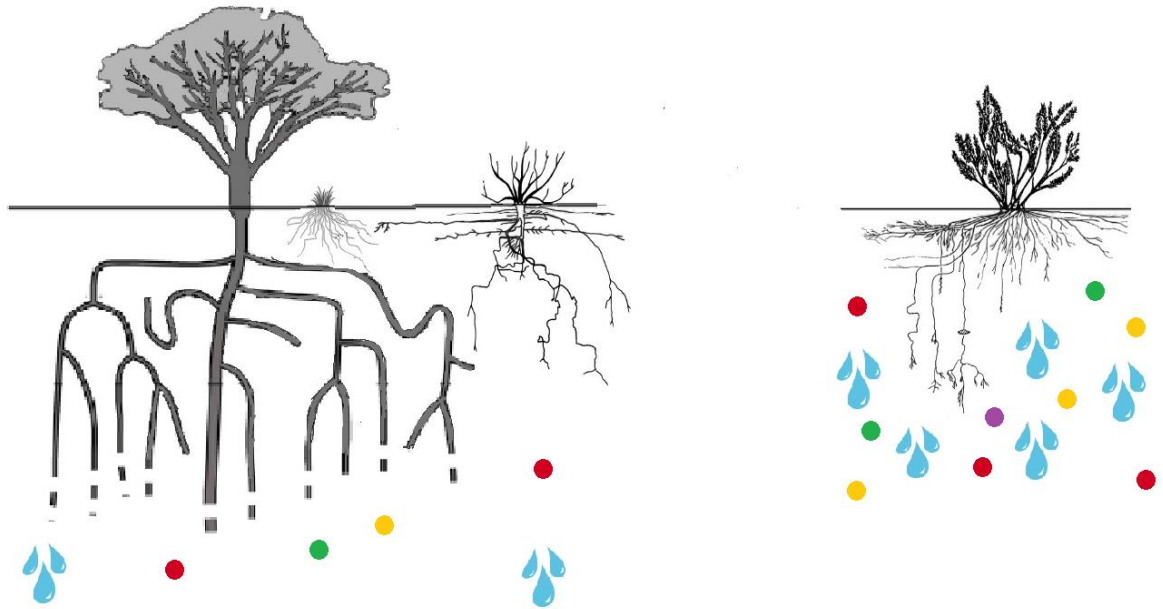
Villagra, P. E. *et al.* (2011) «Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina TT - To be a plant in the desert: water use strategies and water stress resistance in the Central Monte desert from Argentina», *Ecología austral*, 21(1), pp. 29-42. Disponible en: [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1667-782X2011000100004&lang=pt](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1667-782X2011000100004&lang=pt).

Weil, R. y C Brady, N. (2016) *The Nature and Properties of Soils. 15th edition*.

Wikham, H. (2016) «ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis», *Springer-Verlag New York*. Disponible en: <https://ggplot2.tidyverse.org>.

# APÉNDICE

## FIGURAS SUPLEMENTARIAS



**Figura suplementaria 1:** Representación gráfica de la complementariedad de nichos, mecanismo propuesto por el cual actuaría la diversidad de plantas vasculares en el desierto del Monte en la Reserva Natural y Cultural Telteca. Parches de vegetación más diversos, gracias a una mayor diversidad de atributos funcionales, impedirían grandes pérdidas de nutrientes y agua (izquierda), mientras que ocurriría lo contrario en parches menos diversos (derecha). Modificado a partir de Villagra *et al.*, 2011.



**Figura suplementaria 2:** Ejemplos de parches de vegetación seleccionados con distintos niveles de diversidad de plantas vasculares, en la Reserva Natural y Cultural Telteca.





**Figura suplementaria 3:** Imágenes ejemplificadoras de plantas funcionalmente diversas en cuanto al rasgo “Tamaño de hoja” en los parches seleccionados en la Reserva Natural y Cultural Telteca. *Senna aphylla* con valor “áfido” (izquierda), *Prosopis flexuosa* valor “medio” (medio), y *Ximenia americana* valor “grande” (derecha).



**Figura suplementaria 4:** Imágenes ejemplificadoras de plantas funcionalmente diversas en cuanto al rasgo “Forma de crecimiento” en los parches seleccionados en la Reserva Natural y Cultural Telteca. *Sporobolus rigens* con valor “pasto” (izquierda), *Larrea divaricata* valor “arbusto” (medio), *Prosopis flexuosa* valor “árbol” (derecha).

## TABLA SUPLEMENTARIA

**Tabla suplementaria 1:** Especies de plantas vasculares encontradas en los parches de vegetación estudiados con los valores asignados para cada rasgo funcional.

| Especie de planta              | Forma de crecimiento | Historia de vida | Leguminosa | Tamaño de Hoja | Sistema radical principal | Propagación lateral | Metabolismo | Dureza de hoja  |
|--------------------------------|----------------------|------------------|------------|----------------|---------------------------|---------------------|-------------|-----------------|
| <i>Abutilon virgatum</i>       | Arbusto              | Decidua          | No         | Grande         | Principal                 | Varios brotes       | C3          | Blanda          |
| <i>Aristida mendocina</i>      | Pasto                | Decidua          | No         | Medio          | Lateral                   | Macollo             | C4          | Intermedia      |
| <i>Bulnesia retama</i>         | Árbol                | Decidua          | No         | Pequeño        | Principal                 | Brote único         | C3          | Blanda          |
| <i>Capparis atamisquea</i>     | Arbusto              | Decidua          | No         | Medio          | Principal                 | Brote único         | C3          | Intermedia-Dura |
| <i>Grahamia bracteata</i>      | Arbusto              | Perenne          | No         | Pequeño        | Principal                 | Varios brotes       | C3          | Blanda          |
| <i>Junellia aspera</i>         | Arbusto              | Perenne          | No         | Pequeño        | Principal                 | Varios brotes       | C3          | Blanda          |
| <i>Larrea divaricata</i>       | Arbusto              | Perenne          | No         | Medio          | Principal                 | Brote único         | C3          | Dura            |
| <i>Lycium chilensis</i>        | Arbusto              | Decidua          | No         | Pequeño        | Principal                 | Brote único         | C3          | Blanda          |
| <i>Lycium tenuipinosum</i>     | Arbusto              | Perenne          | No         | Medio          | Principal                 | Varios brotes       | C3          | Blanda          |
| <i>Morrenia odorata</i>        | Enredadera           | Perenne          | No         | Grande         | Principal                 | Brote único         | C3          | Blanda          |
| <i>Panicum urvilleanum</i>     | Pasto                | Decidua          | No         | Grande         | Lateral                   | Estolones/rizomas   | C4          | Intermedia      |
| <i>Pappophorum caespitosum</i> | Pasto                | Decidua          | No         | Medio          | Lateral                   | Macollo             | C4          | Intermedia      |
| <i>Prosopanche americana</i>   | Sub-arbusto          | Perenne          | No         | Áfila          | Principal                 | Brote único         | C3          | -               |
| <i>Prosopidastrum globosum</i> | Arbusto              | Decidua          | Sí         | Pequeño        | Principal                 | Brote único         | C3          | Blanda          |
| <i>Prosopis flexuosa</i>       | Árbol                | Decidua          | Sí         | Medio          | Principal                 | Brote único         | C3          | Blanda          |
| <i>Senna aphylla</i>           | Sub-arbusto          | Decidua          | No         | Áfila          | Principal                 | Varios brotes       | C3          | -               |
| <i>Setaria mendocina</i>       | Pasto                | Perenne          | No         | Grande         | Lateral                   | Macollo             | C4          | Intermedia      |
| <i>Sporobolus rigens</i>       | Pasto                | Perenne          | No         | Grande         | Lateral                   | Estolones/rizomas   | C4          | Intermedia      |
| <i>Trichloris crinita</i>      | Pasto                | Decidua          | No         | Medio          | Lateral                   | Macollo             | C4          | Intermedia      |
| <i>Tricomaria usillo</i>       | Arbusto              | Perenne          | No         | Medio          | Principal                 | Varios brotes       | C3          | Intermedia      |
| <i>Tricycla spinosa</i>        | Arbusto              | Decidua          | No         | Medio          | Principal                 | Brote único         | C3          | Intermedia      |
| <i>Ximenia americana</i>       | Arbusto              | Decidua          | No         | Grande         | Principal                 | Brote único         | C3          | Dura            |