



Universidad Nacional del Nordeste

Tesis para optar por el Título de Doctor en Biología

**Evaluación del impacto de la fragmentación del hábitat en
la variabilidad y estructura genética de las poblaciones de
Aspidosperma quebracho-blanco Schltl. (Apocynaceae) del
Chaco Semiárido y Húmedo**



Lic. Noelia Emilia Alejandrina Almirón

Directora: Dra. Viviana G. Solís Neffa

Co-director: Dr. Germán A. Robledo Dobladez

Corrientes, Argentina

Agradecimientos

A CONICET por brindarme la oportunidad de continuar mis estudios y de desempeñarme en la profesión que soñé desde pequeña.

Al IBONE por ser cuna y sede de mis aprendizajes, errores y perfeccionamiento como profesional de campo y laboratorio.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la UNNE por ser origen de mis estudios, esfuerzos, lloriqueos, quejas, felicidad y oportunidad hacia nuevas metas y caminos.

A mi directora de beca y doctorado Viviana Solís Neffa por su infinita paciencia, acompañamiento y comprensión.

A mi co-director Germán Robledo Dobladez por su constante enseñanza, guía y preocupación en mi desempeño en el laboratorio y desarrollo de la tesis.

A mi compañero Esteban Nadal Paredes por su ayuda y amistad sobre todo en las jornadas largas y difíciles del laboratorio.

A mi compañera de estudio Gisela Via do Pico por su trabajo incansable en el perfeccionamiento de técnicas, su buena predisposición, acompañamiento y ánimos.

A mis colegas del instituto por su compañía, por compartirme sus experiencias, brindarme ayuda, consejos o simplemente distraerme en momentos de estrés: Sara Moreno, Celeste Silvestri, Juan Manuel Roggero Luque, Silvia Fernández, Gabriela Farco, Evelin Kovalsky, Carolina Silva, Yanina de Jesús Pérez y Alejandra García.

A Gloria, Pedro, Jorge, Darío, Gelina, Carmencita, Cecilia y Susana que siempre

estuvieron dispuestos a brindarme charlas amistosas, informativas y ayuda rápida ante inconvenientes técnicos o administrativos.

A mis padres que siempre me inculcaron la fortaleza de perseguir mis metas, aprender de las derrotas y disfrutar de los logros personales.

A mis hermanos que soportan mis constantes charlas sobre el mundo científico.

A José, mi pareja, que es mi apoyo emocional más importante y que aprendió conmigo en este camino.

A Ulises que siempre me anima con su sonrisa.

Índice General

	Página
Abreviaturas	VIII
Resumen	X
Summary	XIII
Capítulo 1: Antecedentes	
1.1- Gran Chaco Americano	2
1.2- Cuencas hidrográficas del Gran Chaco Argentino	16
1.3- Conservación en el Gran Chaco Argentino	29
1.4- <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> SCHLTDL	34
1.5- Genética poblacional, marcadores moleculares (AFLP) y el modelado de nicho ecológico (ENM) en la conservación	44
Capítulo 2: Fundamentación, hipótesis y objetivos	
2.1- Fundamentación	54
2.2- Objetivos	61
2.3- Hipótesis	62
Capítulo 3: Materiales y Métodos	
3.1- Material Vegetal	64
3.2- Métodos	67
3.3- Análisis de datos.....	75
Capítulo 4: Resultados	
4.1- <u>Objetivo 1:</u> Análisis de la diversidad y estructura genética de las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i> a escala regional empleando marcadores moleculares.	
Variabilidad Genética	92
Estructura Genética	96

4.2- Objetivo 2: Análisis de la asociación entre los patrones de variabilidad y diferenciación genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* con las variables bioclimáticas y las características del paisaje mediante el modelado de la distribución de la especie y la combinación de la información territorial y genética.

Modelado de Nicho 104

Análisis de detección de bordes 108

4.3- Objetivo 3: Evaluación del impacto de la fragmentación del hábitat en la sustentabilidad genética de los bosques actuales y futuros mediante el análisis de la diversidad y estructura genética de las progenies de familias de polinización abierta de *A. quebracho-blanco* en bosques con bajo nivel de intervención y en poblaciones fragmentadas empleando marcadores moleculares.

Área reemplazada 111

Evaluación del efecto de la fragmentación del hábitat sobre la variabilidad y estructura genética en *A. quebracho-blanco* 113

Capítulo 5: Discusión 120

Conclusiones 157

Bibliografía 163

Anexos 233

Índice de Tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Información de las poblaciones de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> analizadas, ordenadas por ecorregiones y en dirección este-oeste.....	65
Tabla 2. Adaptadores y cebadores utilizados para la obtención de los perfiles de AFLP en <i>A. quebracho-blanco</i>	74
Tabla 3. Resumen de la variabilidad genética de las poblaciones y grupos genéticos de <i>A. quebracho-blanco</i> basada en 505 loci de AFLP.....	93
Tabla 4. Resumen de la variabilidad genética de las cuencas hidrográficas, sistemas de cuencas y ecorregiones del área de <i>A. quebracho-blanco</i> basada en 505 loci de AFLP.....	94
Tabla 5. Resultados del AMOVA	99
Tabla 6. Resumen de la variabilidad genética para las cohortes pre-fragmentación (individuos maduros) y post-fragmentación (progenie) de las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i> analizadas empleando AFLP.....	114
Tabla 7. Resumen del AMOVA para las cohortes pre-fragmentación (adultos) y post-fragmentación (progenie) de <i>A. quebracho-blanco</i> analizadas	115
Tabla 8. Información de las poblaciones de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> analizadas para la comparación de la variabilidad y estructura genética entre cohortes	118

Índice Figuras

Figura	Página
Fig. 1 Gran Chaco Americano	2
Fig. 2 Principales características geomorfológicas del Gran Chaco.....	5
Fig. 3 Cuencas hidrográficas del Sistema de cuencas del Río Paraná correspondiente al Gran Chaco Argentino.....	20
Fig. 4 Cuencas hidrográficas del Sistema de cuencas del Río Paraguay correspondiente al Gran Chaco Argentino.....	23
Fig. 5 Cuencas hidrográficas del Sistema de cuencas del Mar Chiquita correspondiente al Gran Chaco Argentino.....	26
Fig. 6 Cuencas hidrográficas del Sistema Serrano correspondiente al Gran Chaco Argentino.....	28
Fig. 7 Mapas de A) Distribución de las áreas protegidas y los Corredores Ecológicos del Gran Chaco Argentino. B) Áreas protegidas estudiadas...	33
Fig. 8 Fotos de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	37
Fig. 9 Mapa del Área de modelado (M), ecorregiones y puntos georreferenciados de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	80
Fig. 10 Agrupaciones bayesianas resultantes de Geneland	96
Fig. 11 Distribución espacial en el área de estudio de los grupos definidos por inferencia bayesiana empleando GENELAND (K= 3)	97
Fig. 12 Gráfico bidimensional resultante del análisis de coordenadas principales (PCoA) basado en las distancias genéticas de Nei entre las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i> analizadas	100
Fig. 13 Representación gráfica de la distancia genética entre las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i> obtenido del análisis de interpolación horizontal	101
Fig. 14 Relación entre la distancia genética y la distancia geográfica entre las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i> resultante del test de Mantel.....	102
Fig. 15 Distribución potencial de <i>A. quebracho-blanco</i> resultante del análisis de modelado de nicho ecológico obtenido con MaxEnt con respecto a la variabilidad y estructura genética así como las barreras al flujo génico entre las poblaciones identificadas por Barrier	106

Figura	Página
Fig. 16 Gráfico bidimensional resultante del análisis de componentes principales basado en las variables bioclimáticas seleccionadas para el modelado de nicho ecológico de <i>A. quebracho-blanco</i>	107
Fig. 17 Ubicación las barreras al flujo génico entre las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i> identificadas por Barrier, y la variabilidad y estructura genética en relación a: A) Las cuencas hidrográficas y las ecorregiones. B) Las características geomorfológicas del área estudiada.....	109
Fig. 18 Distribución de la diversidad y estructura genética de <i>A. quebracho-blanco</i> en relación a los diferentes usos del suelo en el Gran Chaco Americano, ecorregiones, corredores ecológicos y áreas protegidas.....	112
Fig. 19 Distribución espacial de la variabilidad genética de la cohorte adulta de <i>A. quebracho-blanco</i> del Chaco semiárido en relación al ordenamiento territorial de bosques nativos	116
Fig. 20 Distribución espacial de la variabilidad genética de la cohorte adulta de <i>A. quebracho-blanco</i> del Chaco semiárido en relación a las áreas protegidas, los corredores biológicos y los usos de suelo	117

Índice Anexo

Anexo	Página
Anexo 1. Puntos georreferenciados de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> utilizados para el modelado de nicho ecológico	233
Anexo 2. Contribución de las 19 variables bioclimáticas a cada uno de los componentes principales	235
Anexo 3. Índice de Correlación de Pearson entre las 19 variables bioclimáticas obtenidas de WorldClim	236
Anexo 4. Porcentaje de la varianza que aporta cada variable ambiental obtenida por el análisis de componentes principales (ACP).....	237
Anexo 5. Contribución de variables climáticas obtenidas con MaxEnt y curvas de respuesta entre A) el cambio de "X" variable mientras que las demás mantienen su valor; B) idoneidad de dicha variable al modelo	238
Anexo 6. Gráfico de Jackknife obtenido por MaxEnt	239
Anexo 7. Definiciones de clase de la cubierta terrestre de uso global ESRI 2020 utilizadas para el estudio	240
Anexo 8. Valores obtenidos de los test de normalidad (test de Shapiro-Wilks), homogeneidad de la varianza (test de Bartlett) y prueba de hipótesis para la comparación entre los índices de diversidad genética para cada cohorte con un valor de significancia de *p=0,05	241
Anexo 9. Tabla de probabilidades posteriores promedios para cada corrida en GENELAND en todas las poblaciones muestreadas de <i>A. quebracho-blanco</i>	241
Anexo 10. Proporción de pertenencia a cada grupo bayesiano para cada individuo de todas las poblaciones muestreadas de <i>A. quebracho-blanco</i>	243
Anexo 11. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre las poblaciones de <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> analizadas	248
Anexo 12. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre grupos bayesianos	250

Anexo		Página
Anexo 13.	Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre ecorregiones	250
Anexo 14.	Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre las cuencas hidrográficas dentro del área de estudio	251
Anexo 15.	Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre los sistemas de cuencas del área de estudio	252
Anexo 16.	Distancia genética de Nei obtenida entre las poblaciones de <i>A. quebracho-blanco</i>	253
Anexo 17.	Matrices de distancias genéticas y geográficas generadas por Alleles in space y utilizadas para realizar el test de Mantel	255
Anexo 18.	Valores promedio de las variables bioclimáticas para cada una de las poblaciones analizadas de <i>A. quebracho-blanco</i>	255
Anexo 19.	Contribución de cada variable climática seleccionada para el modelado de nicho ecológico para cada eje	256
Anexo 20.	Valores obtenidos con la correlación de Spearman	256

Abreviaturas

ADN	Ácido desoxirribonucleico
AFLP	Polimorfismos en la longitud de los fragmentos amplificados
AMOVA	Análisis molecular de la varianza
ASCII	Acrónimo en inglés de American Standard Code for Information Interchange
ATP	Adenosín trifosfato
AUC	Área bajo la curva
BAM	Factores bióticos (B), abióticos (A) y de movimiento (M).
BSA	Albúmina de suero bovino
CDB	Convenio de la Diversidad Biológica
cm	Centímetros
CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CTAB	Bromuro de hexadeciltrimetilamonio
CTES	Acrónimo del Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste
C+I	Criterios e indicadores
dNTP	Desoxinucleótido trifosfato
DTT	Dithiothreitol
E	Este
EEA	Estación Experimental Agropecuaria
EDTA	Ácido etilendiaminotetraacético
ESRI	Environmental Systems Research Institute
FAO	Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura
g	Gramos
GIS	Geographic information system
h	Hora
ha	Hectárea
He	Heterocigosis
hs	Horas
IBONE	Instituto de Botánica del Nordeste
ID	Identificación de la población
INTA	Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
ISSR	Inter-Secuencias Simples Repetidas
UICN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza
UPGMA	Unweighted pair group method with arithmetic mean
km	Kilómetros
km²	Kilómetros cuadrados
L	Litros
m	Metros
M	Molar
MCMC	Método de Monte Carlo basado en Cadenas de Markov
mg	Miligramos
ml	Mililitros
mm	Milímetros
 mM	Milimolar
min	Minutos
MNE	Modelado de nicho ecológico

m.s.n.m	Metros sobre el nivel del mar
N	Norte
Nº	Número
Na	Sodio
NaCl	Cloruro de Sodio
NaOH	Hidróxido de Sodio
NE	Noreste
ng	Nanogramos
NO	Noroeste
N₂	Nitrógeno
O	Oeste
OTBN	Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos
p	Valor de significancia
pb	Pares de bases
PCoA	Análisis de Coordenadas Principales
pH	Potencial de Hidrógeno
PIC	<i>Polymorphic information content</i>
pM	Parte por millón
PM	Proceso de Montreal
PNC	Parque Nacional Chaco
ppm	Partes por millón
PVP	Polivinilpirrolidona
p/v	Peso/ volumen
RAPD	Random Amplified Polymorphic DNA (Polimorfismo de ADN amplificado al azar/ Polimorfismo de ADN amplificado arbitrariamente)
rcf	Fuerza centrífuga relativa
RN	Reserva natural
ROC	Análisis de la curva característica de operación del receptor
rpm	Revoluciones por minuto
S	Sur
SE	Sudeste
Sh	Índice de Shannon
seg	Segundos
SIG	Sistemas de Información Geográfica
Tris-HCl	Tris (hidroximetil aminometano)- ácido clorhídrico
U	Unidades
UPGMA	<i>Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic averages</i>
v/v	Volumen/ volumen
° C	Grados centígrados
μg	Microgramos
μl	Microlitros
μm	Micrómetro
α	Alpha
~	Aproximadamente
<	Menor a
%P	Porcentaje de loci polimórficos
±	Error estándar

Resumen

El avance de la frontera agropecuaria ha provocado la fragmentación y degradación del bosque chaqueño. Es por esto que, para implementar prácticas eficientes de conservación y manejo sustentable del bosque remanente es fundamental contar con información sobre la variabilidad genética de las especies leñosas. En este sentido, y dado que el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) es una especie emblemática del bosque chaqueño, se caracterizaron genéticamente las poblaciones de esta especie en el Gran Chaco argentino y su asociación con las características del paisaje y el ambiente. Para la caracterización genética de las poblaciones se utilizó el marcador molecular dominante AFLP. Se analizaron un total de 193 individuos de 20 poblaciones abarcando gran parte de la distribución de la especie en Argentina. La combinación de 4 cebadores arrojó un total de 505 bandas. La diversidad genética fue estimada mediante los estadísticos: número total de bandas, número de alelos, número de alelos efectivos, número de bandas exclusivas, heterocigosis esperada e índice de Shannon. La estructura genética fue estimada mediante el análisis molecular de la varianza, Rho_{st} , distancia de Nei, análisis de coordenadas principales y Geneland. La correlación entre distancias genéticas y geográficas se determinó mediante el test de mantel y un análisis de interpolación horizontal. Para analizar la asociación de las características del paisaje y el ambiente con los datos genéticos, primero se realizó el modelado de nicho de *A. quebracho blanco* y un análisis de detección de bordes. Posteriormente se combinaron los resultados de diversidad y estructura genética con el modelado de nicho, las posibles barreras al flujo genético, las características topográficas, las ecorregiones y las cuencas hidrográficas del Gran Chaco. Asimismo, se analizó comparativamente la variabilidad y estructura genética de los árboles y la progenie

de las poblaciones del Chaco semiárido a fin de cuantificar los efectos de la reducción y de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad y flujo genético. Para ello, primero se estimó el porcentaje de área de distribución de la especie que está siendo reemplazada. Luego, con el mismo marcador molecular, se calculó para 2 poblaciones los valores en los estadísticos de diversidad genética: heterocigosis esperada, índice de shannon y porcentaje de loci polimórficos para dos cohortes (pre-fragmentación y post-fragmentación). Además se estimó si las diferencias observadas entre ambas cohortes son significativas mediante el test t de student. Finalmente, se analizó la asociación entre áreas protegidas, corredores ecológicos, el ordenamiento territorial de sus bosques nativos (OTBN), áreas modificadas por el cambio de uso de suelo y los valores de diversidad genética de las poblaciones adultas del Chaco semiárido mediante técnicas de SIG para identificar unidades de manejo, poblaciones con componentes de variabilidad genética que no está bien representada en sitios protegidos e identificar indicadores de sustentabilidad genética. Los resultados obtenidos mostraron que los valores promedio de los índices estimados fueron PLP= 99,80%, He= $0,14 \pm 0,03$ y Sh= $0,26 \pm 0,00$. El análisis bayesiano con GENELAND reveló tres grupos genéticos ($K= 3$), correspondientes a las poblaciones del centro-oeste del área de *A. quebracho-blanco* (GI), de las Sierras Chicas de Córdoba (GII) y del nordeste argentino (GIII). Asimismo, el análisis de la variabilidad genética y las características del paisaje y el ambiente mostró que las poblaciones del GI, situadas en el área de mayor probabilidad de ocurrencia de la especie, presentaron menor variabilidad genética que las poblaciones de los grupos GII y GIII situadas en áreas de probabilidad media o baja. Además, se identificaron ocho barreras al flujo génico concordantes con las características topográficas y los principales ríos de la región. Estos resultados sugieren que en *A. quebracho-blanco* existirían al menos, tres unidades de manejo que deberían ser consideradas de manera independiente en los

planes de conservación, manejo sustentable y restauración de los bosques del Gran Chaco Argentino. Las poblaciones de *A. quebracho-blanco* no presentaron diferencias significativas en los valores de diversidad genética y estructura genética entre las cohortes pre-fragmentación y post-fragmentación. Sin embargo, las poblaciones que ocurren alejadas de las áreas protegidas, en zonas clasificadas como II o III en el OTBN y modificadas por el cambio de uso de suelo presentaron mayores valores de He. Estos resultados indican que los factores ecológicos son una amenaza más inminente que la degradación genética para los bosques de *A. quebracho-blanco*. Sobre la base de todos los resultados aquí obtenidos, las poblaciones de *A. quebracho-blanco*, que de acuerdo con el OTBN se encuentran en zonas de categoría I (rojas) o próximas a áreas protegidas de muy alto valor de la conservación o a corredores biológicos, pueden ser consideradas como de bajo riesgo genético. En cambio aquellas poblaciones que se encuentran a una distancia mayor de un área protegida o de un corredor biológico, o en zonas con bosques de mediano valor de conservación (categoría II o amarilla), como también aquellas que se encuentran en zonas donde se permite el desmonte parcial para el desarrollo agropecuario (categoría III o verdes) estarían en mayor riesgo de sufrir las consecuencias negativas de la fragmentación o el aislamiento de las poblaciones. Por lo tanto, el cumplimiento de las leyes vigentes que determinan la conservación de un porcentaje del ambiente original en cada propiedad y la preservación fragmentos de bosques interconectados entre sí y con las unidades de conservación (existentes y futuras), garantizaría la existencia de fragmentos capaces de sustentar metapoblaciones de *A. quebracho-blanco* así como de otras especies forestales en las áreas agrícolas del Gran Chaco.

Summary

The advance of the agricultural frontier has led to the fragmentation and degradation of the Chaco forest. For this reason, in order to implement efficient conservation and sustainable management practices for the remaining forest, it is essential to have information on the genetic variability of woody species. In this sense, and given that the white quebracho (*Aspidosperma quebracho-blanco*) is an emblematic species of the Chaco forest, we genetically characterized the populations of this species in the Gran Chaco of Argentina in association with landscape and environmental characteristics. The dominant molecular marker AFLP was used for the genetic characterisation of the populations. A total of 193 individuals from 20 populations covering most of the distribution of the species in Argentina were analyzed. The combination of 4 primers yielded a total of 505 bands. Genetic diversity was estimated using the following statistics: total number of bands, number of alleles, number of effective alleles, number of exclusive bands, expected heterozygosity and Shannon index. Genetic structure was estimated by molecular analysis of variance, Rho_{st} , Nei distance, principal coordinate analysis and GENELAND. Correlation between genetic and geographical distances was determined by Mantel test and horizontal interpolation analysis. To analyze the association of landscape and environmental characteristics with genetic data, niche modeling of *A. quebracho blanco* and edge detection analysis were performed first. Subsequently, genetic diversity and structure results were combined with niche modeling, gene flow potential barriers, topographic features, ecoregions and watersheds in the Gran Chaco. In addition, the genetic variability and structure of trees and progeny of semi-arid Chaco populations were comparatively analyzed in order to quantify the effects of habitat reduction and fragmentation on genetic diversity.

and gene flow. To do this, we first estimated the percentage of the range of the species being replaced. Then, with the same molecular marker, we calculated for 2 populations the values of the genetic diversity statistics: expected heterozygosity, Shannon index and percentage of polymorphic loci for two cohorts (pre-fragmentation and post-fragmentation). In addition, we estimated whether the differences observed between the two cohorts are significant using the Student's t-test. Finally, the association between protected areas, ecological corridors, the territorial management of their native forests (OTBN), areas modified by land-use change and the genetic diversity values of adult populations in the semi-arid Chaco were analyzed using GIS techniques to identify management units, populations with components of genetic variability that are not well represented in protected sites, and identified indicators of genetic sustainability. The results obtained showed that the average values of the estimated indices were %P= 99.80%, He= 0.14 ± 0.03 and Sh= 0.26 ± 0.00 . Bayesian analysis with GENELAND revealed three genetic groups ($K= 3$), corresponding to the populations of the central-western area of *A. quebracho-blanco* (GI), Sierras Chicas de Córdoba (GII) and the northeastern Argentina (GIII). Furthermore, the analysis of genetic variability and landscape and environmental characteristics showed that the GI populations, located in the area of highest probability of occurrence of the species, presented lower genetic variability than the populations of the GII and GIII groups located in areas of medium or low probability. In addition, eight barriers to gene flow were identified in accordance with the topographic characteristics and the main rivers in the region. These results suggest that there are at least three management units in *A. quebracho-blanco* that should be considered independently in conservation, sustainable management and restoration plans for the forests of the Gran Chaco Argentino. *Aspidosperma quebracho-blanco* populations did not show significant differences in genetic

diversity and genetic structure values between pre-fragmentation and post-fragmentation cohorts. However, populations occurring far from protected areas, in zones classified as II or III in the OTBN and modified by land-use change showed greater genetic variability in He. These results indicate that ecological factors are a more imminent threat than genetic degradation to *A. quebracho-blanco* forests. Based on all the results obtained here, populations of *A. quebracho-blanco*, which according to the OTBN are located in category I (red) areas or close to protected areas of very high conservation value or biological corridors, can be considered to be at low genetic risk. On the other hand, those populations located at a greater distance from a protected area or biological corridor, or in areas with medium conservation value forests (category II or yellow), as well as those located in areas where partial clearing for agricultural development is allowed (category III or green) would be at greater risk of suffering the negative consequences of fragmentation or isolation of populations. Therefore, compliance with current laws that determine the conservation of a percentage of the original environment on each property and the preservation of forest fragments interconnected with each other and with conservation units (existing and future) would guarantee the existence of fragments capable of sustaining metapopulations of *A. quebracho-blanco* as well as other forest species in the agricultural areas of the Gran Chaco.

Capítulo 1

Antecedentes



1.1- Gran Chaco Americano

El Gran Chaco Americano es un amplio territorio ubicado en el centro-sur de América del Sur (Fig. 1). Posee una extensión que supera el 1.000.000 km², siendo Argentina el país con mayor representación en dicha región (59%), seguido de Paraguay (23%), Bolivia (13%) y Brasil 5% (Naumann & Madariaga, 2004). En Argentina, el Gran Chaco abarca, en sentido N-S, desde la provincia de Formosa y E de Salta hasta el NE de Córdoba y N de San Luis. En dirección O-E, desde la cordillera de los Andes hasta el O de la provincia de Corrientes.

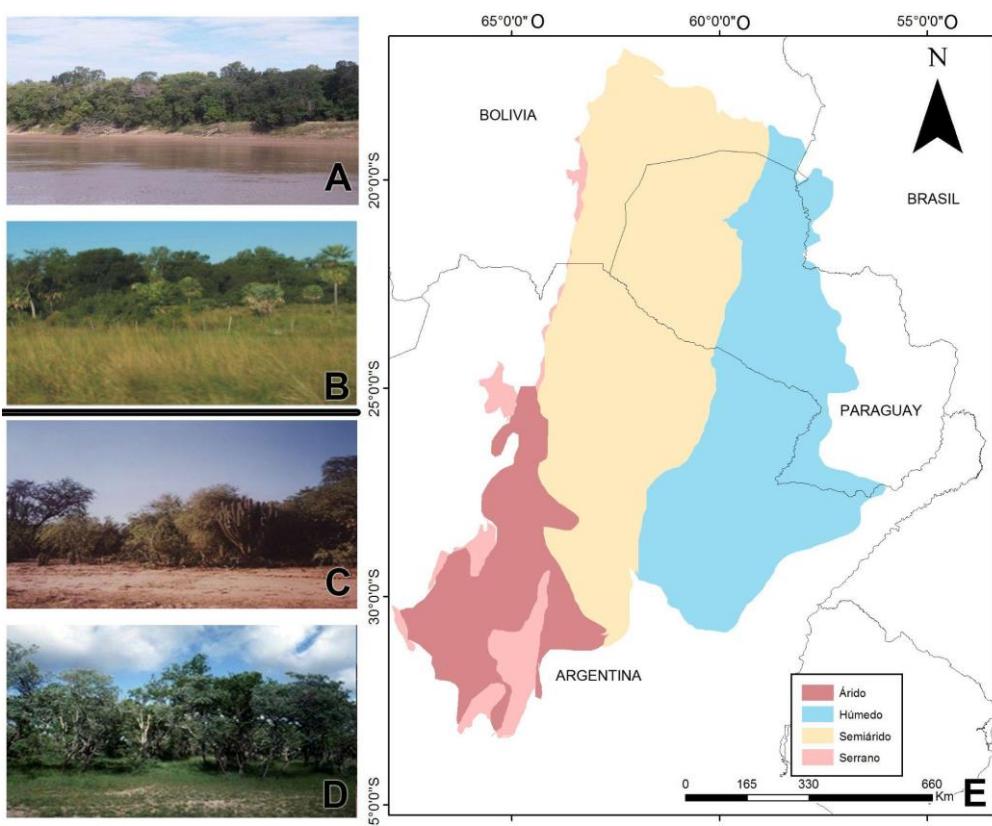


Figura 1. Gran Chaco Americano. Fotos de ambientes en A y B) Chaco Húmedo. C y D)

Chaco Seco. Fotos: Solís Neffa, V. 2005 y 2010. E) Mapa del Gran Chaco Americano. En colores se detallan cada una de las subregiones (Adaptado de Naumann, 2006).

El Gran Chaco Americano es el segundo bioma más extenso de Sudamérica y la región más extensa de bosques continuos secos tropicales del mundo (Olson et al., 2001; Naumann, 2006; Sandoval & Barquez, 2013). Además de su interés biogeográfico, el Gran Chaco también posee gran valor ecosistémico, ya que sus bosques contribuyen a la mitigación y la adaptación al cambio climático así como a la regulación hídrica. También presenta numerosas especies forestales madereras y no madereras que constituyen una fuente de importantes insumos, dando sustento a la vida de las comunidades locales, la seguridad alimentaria y el desarrollo económico (Gimenez & Moglia, 2003). Todo esto se traduce en una alta diversidad biológica y cultural que hace del Gran Chaco una de las regiones de mayor importancia socio-ambiental de Sudamérica y un área clave para la conservación de la biodiversidad (Brown et al., 2012).

En el Gran Chaco existen alrededor de 150 especies de mamíferos (12 son endémicas), casi 500 especies de aves (siete endémicas), 120 especies de reptiles (17 endémicas) y aproximadamente 100 de anfibios (8 especies endémicas). Además, se conocen más de 3.400 especies de plantas, de las cuales aproximadamente 400 son endémicas (Naumann, 2006).

Geología y geomorfología: Topográficamente, el Gran Chaco Americano forma parte de la Llanura Chaco-Pampeana que se extiende desde las Sierras Pampeanas y Subandinas en el oeste, hasta los ríos Paraguay y Paraná en el este (Fig. 2). Geológicamente, el Gran Chaco constituye una gran cuenca sedimentaria entre la cordillera de los Andes y el macizo precámbrico de Brasilia, que fue cubierta con sedimentos (terrestres y marinos) del Cretácico y del Terciario. Con el plegamiento de los Andes en el Cenozoico Medio, el macizo de Brasilia recibió el impacto de las fuerzas correspondientes desde el oeste. Al no poder

plegarse, debido a su estructura cristalina, el macizo de Brasilia fue quebrado a lo largo de grandes fallas y levantando o hundiendo zonas más profundas en la región Chaqueña. Los sedimentos depositados posteriormente rellenaron y nivelaron este relieve durante el final del Neógeno y Pleistoceno inferior (Prado, 1993; Placci & Holz, 2004; Herrera et al., 2005). Predomina entre estos depósitos el loess, sedimento con abundante carbonato de calcio y escasa cantidad de arcilla, acumulado por el viento en períodos secos. Estos sedimentos se alternan con limos y sedimentos aluviales depositados durante las épocas lluviosas luego de ser arrastrados por las aguas en los extensos llanos. Estos materiales de relleno bajan de los relieves del O y se distribuyen con mayor predominio de arena en la cercanía de las sierras para aumentar la proporción de limos a medida que se avanza hacia el E (Popolizio, 1970; Erize et al., 1993). En el Gran Chaco se aprecian dos provincias geológicas, la Llanura Chaqueña y la Mesopotamia, separadas mediante el río Paraná. La Llanura Chaqueña está constituida por llanuras de agradación, caracterizadas por su hundimiento relativo con respecto a las áreas vecinas y en las que se produjo una sedimentación generalizada. Mientras que la Mesopotamia es una planicie estructurada que tiene tendencia a levantamientos epirogénicos y donde han prevalecido la meteorización y los fenómenos erosivos.

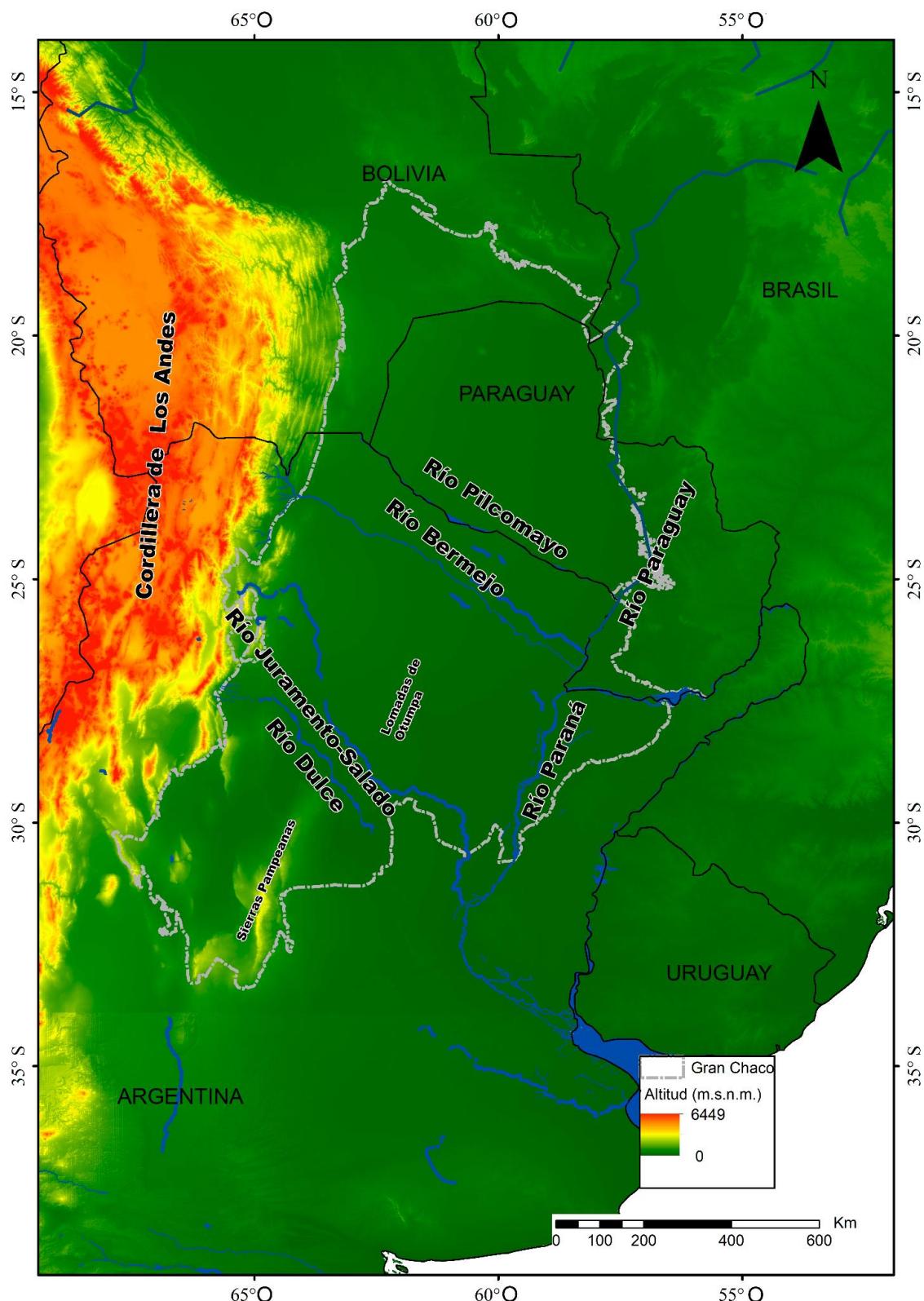


Figura 2. Principales características geomorfológicas del Gran Chaco.

Pese a las diferencias en sus historias geológicas, en ambos territorios es posible reconstruir una serie de cambios geomorfológicos desencadenados a partir del

levantamiento andino que, a través del tiempo, sufrieron las redes de escurrimiento que drenan la región. La evolución morfológica del río Paraná responde a causas tectónicas y se produjo como un mecanismo adaptativo a los cambios progresivos de las condiciones de escurrimiento, especialmente de la pendiente regional, debido a la basculación de bloques del subsuelo. En la provincia de Corrientes, el ajuste independiente de los megabloques generó una extensa depresión que la atraviesa en sentido NE-SO. Así, el cauce del Paraná fue desplazándose paulatinamente hacia el NO hasta ocupar su actual posición a fines del Pleistoceno. Durante su desplazamiento, ocupó sucesivamente diferentes tramos del río Paraguay. En consecuencia, la confluencia de ambos ríos fue migrando progresivamente hacia el N, mientras que los canales abandonados fueron ocupados por cursos autóctonos, esteros y bañados (Castellanos, 1965; Orfeo & Neiff, 2008). El antiguo valle fluvial quedó transformado en una cubeta de escasa pendiente, dando lugar al desarrollo de un extenso humedal (macrosistema Iberá) colonizado por vegetación de poco porte. En cambio, las transformaciones observadas en el diseño y ubicación de los ríos (Juramento-Salado, Bermejo y Pilcomayo) que atraviesan el Gran Chaco en sentido NO-SE, son consecuencia de una intensa movilidad lateral generada por el exceso de sedimentos. Los sedimentos provienen de la alta cuenca de dichos cursos (que se encuentran fuera de la región, en la cordillera) y son acumulados masivamente debido al cambio brusco de la pendiente. Al ingresar a la llanura, se desarrollan grandes abanicos aluviales (o paleoabanicós), que permanecen activos en la actualidad, y de paleocauces de suelos arenosos, que atraviesan la matriz boscosa característica de la región (Orfeo, 2017). La dinámica aluvial de la llanura durante el Pleistoceno-Holoceno y la migración intensiva de los cinturones fluviales, habrían tenido un importante papel en la determinación de los patrones actuales de la vegetación del Gran Chaco. En particular la del Chaco Central-Oriental, donde se mezclan los

componentes leñosos con las comunidades de gramíneas. Asimismo, los ríos alóctonos habrían constituido importantes vías de migración de las especies hacia la región y hacia biomas vecinos (Morello y Matteucci, 1999, Contreras et al., 2015). El río Bermejo, el río Pilcomayo y sus tributarios serían la principal vía de transporte de especies andinas desde los bosques montanos de la sección superior de la Cuenca del Bermejo en las Sierras Subandinas, hacia el Gran Chaco y el bosque Atlántico. A su vez, los ríos Paraná y Paraguay constituyen un corredor biogeográfico que nace en ambientes del trópico húmedo y desemboca en regiones templadas húmedas. En consecuencia, tanto los bosques en galería del sistema fluvial Paraguay-Paraná como los pastizales mesófilos del Chaco Oriental tienen especies de linaje amazónico (Spichiger et. al, 1995; Morello y Matteucci, 1999; Biani et al., 2006; Oakley et al., 2005; Contreras et al., 2015).

La textura de los suelos de la región es homogénea y menor a 2 mm (Prado, 1991). El material parental de los suelos chaqueños son las arcillas, limos y arenas, de origen eólico, fluvial, lacustre y por ingestiones marinas (Prado, 1993; Gorleri, 2005; Molina & Rúgolo, 2006). Los órdenes de suelo que se encuentran en la región son: Molisoles, Alfisoles, Entisoles, Inceptisoles y Aridisoles (Molina & Rúgolo, 2006; Moretti et al., 2018).

Clima: El Gran Chaco es un área que no presenta un desierto como transición entre el clima tropical y templado (Biani et al., 2006). Los tipos de clima, la temperatura y las precipitaciones varían a lo largo del territorio. El clima se caracteriza por un déficit hídrico y un alto grado de continentalidad con una importante amplitud térmica anual y escasa influencia de los vientos del Atlántico. La gran extensión del área genera dos importantes gradientes climáticos: de E-O disminuyen las precipitaciones mientras que de N-S, decrecen las temperaturas. La región está sujeta a un régimen de lluvias provenientes del Atlántico. Al

oeste, las precipitaciones pueden ser menores de 500 mm anuales, para ir aumentando hacia el este, hasta alcanzar los 1000 y 1200 mm anuales en las cercanías de los ríos Paraná y Paraguay. Las precipitaciones también aumentan hacia las sierras, donde los vientos húmedos provenientes del Este al encontrarse con las estribaciones descargan su humedad, alcanzando un promedio de 800 mm anuales. Este régimen es marcadamente estacional, con la mayor concentración de precipitaciones durante el verano, que pueden llegar a un 80% del total. Y grandes sequías invernales, a veces con menos de 40 mm en varios meses. La estacionalidad de las lluvias de verano es característica del Gran Chaco. Se acentúa en el gradiente E-O, presentándose largos períodos de sequía en invierno desde 4 meses en el este, a más de 6 meses en el oeste. El régimen térmico es subtropical, con veranos muy cálidos e inviernos templados y secos con heladas ocasionales, principalmente en la zona occidental. La temperatura media anual es 26 °C al norte y de 18 °C al sur (Erize et al., 1993). Las temperaturas medias máximas anuales varían según las zonas aproximadamente entre 25 ° y 32 °C mientras que las medidas mínimas fluctúan entre 10 ° y 17 °C. En la región se dan las máximas temperaturas absolutas de Sudamérica que superan los 48 °C. En tanto que las mínimas absolutas alcanzan en la zona central los -8 °C. Al acercarse a los ríos Paraná y Paraguay las diferencias son menos acentuadas y las heladas son raras (Burgos, 1979; Cabrera & Willink, 1973; Bucher, 1980).

Vegetación: La vegetación del Gran Chaco posee menor diversidad florística que el Amazonas y una tasa de endemismo elevada (Parker et al., 1993; Morales et al., 2019). Spichiger et al. (1995) sugieren que el establecimiento de las especies típicas del Gran Chaco habría comenzado en el Oligoceno debido al depósito de sedimentos marinos. Por otra parte, Iriondo (1992) propuso que la identidad biogeográfica de la región se habría iniciado

en el Plioceno. En Argentina, durante este período y en el Cuaternario, los bosques fueron reemplazados en amplias áreas por comunidades con estratos herbáceo- arbustivo (Barreda et al., 2007).

Los bosques xerofíticos componen gran parte de la vegetación de la región (Biani et al., 2006) en los que dominan las especies de los géneros *Schinopsis* Engl., *Prosopis* L., *Acacia* Mill., además de *A. quebracho-blanco* y *Bulnesia sarmientoi* Lorentz ex Griseb. En los límites de estos bosques la constitución y estructura de la flora es parecida a la de los bosques perturbados y/o modificados. A esto se suma que, en algunas áreas degradadas, la vegetación es suplantada por otras especies como *Larrea divicariata* Cav. En las zonas montañosas del centro-oeste argentino predomina *S. quebracho-colorado* (Schltdl.) F.A. Barkley & T. Mey. y en las zonas de sierras *S. haenkana*. Engl. Asimismo, en las áreas húmedas con inundaciones periódicas existen bosques en zonas elevadas en los que predomina casi en su totalidad *S. balansae* Engl. (Biani et al., 2006).

Ecorregiones: Las diferencias edáficas, climáticas y de vegetación posibilitan distinguir dos ecorregiones (Chaco Seco y Chaco Húmedo, Olson et al., 2001) y cuatro sub-regiones (Chaco Árido, Chaco Semiárido, Chaco Serrano y Chaco Húmedo; Naumann, 2006).

Chaco Húmedo. Es una extensa región que abarca más de 120.000 km² en Argentina. Ocupa aproximadamente la mitad este de las provincias de Chaco y Formosa, norte de Santa Fe y el noroeste de Corrientes. Es un bloque hundido con pendiente muy suave hacia el este que ha sido modelado por la acción de mares y por los sectores distales de los abanicos aluviales de los grandes ríos como el Pilcomayo, el Bermejo y el Juramento (Iriondo, 1992; Ginzburg & Adámoli, 2006). El clima del Chaco Húmedo es subtropical cálido, con lluvias estivales entre los 750 y 1.300 m.s.n.m. El paisaje se asemeja a un mosaico de tierras altas

con bosques acompañando el curso de los ríos y alternando con interfluvios bajos con pastizales, sabanas y pajonales (Iriondo, 1992; Naumman, 2006). La mayor parte de la subregión tiene suelos impermeables o poco permeables. En la subregión predominan los ríos autóctonos que no escurren lateralmente y poseen baja capacidad de transporte. Todo esto provoca que los ambientes de la zona estén sujetos a anegamientos periódicos por lluvias y desbordes fluviales que reflejan sus efectos sobre el patrón de vegetación (Iriondo, 1992; Serra, 2002; Herrera et al., 2005; Maturo, et al., 2005). Coincidentemente con el fenómeno de El Niño, las intensas precipitaciones provocan inundaciones extraordinarias. A su vez, con menor frecuencia, la sequía invernal puede prolongarse favoreciendo la presencia de incendios, naturales y provocados, de pastizales y sabanas (Ginzburg & Adámoli, 2006). Posee pantanos permanentes y temporarios, densamente cubiertos por vegetación palustre y flotante (Iriondo, 1992). La densa vegetación disminuye el poder erosivo de las lluvias y las posibilidades de recolección de sedimentos, por lo que comúnmente los cursos de agua son limpias (Herrera et al., 2005). Los depósitos arenosos se encuentran en las posiciones más elevadas del paisaje (Molina & Rúgolo, 2006). Las piedras y rodados son de rara ocurrencia y los afloramientos de roca son inexistentes (Prado, 1991).

Una de las reservas que conserva los ambientes más representativos del Chaco Húmedo es el Parque Nacional Chaco (PNC). Creado en 1954 a fin de preservar los bosques de la región, posee una superficie de 14.981 ha. Se encuentra en el centro de la provincia del Chaco a 120 km de Resistencia. El clima es subtropical húmedo, con estación seca. Las lluvias pueden llegar a 1.400 mm anuales con una temperatura media anual de 22 °C, con máximas superiores a los 40 °C en verano y raramente temperaturas mínimas bajo cero en

invierno (sib.gob.ar y argentina.gob.ar).

La unidad de conservación se ubica dentro de la cuenca del Río Negro. El sistema fluvial dentro del PNC está constituido por dos subsistemas: Río Negro y Arroyo Salto de la Vieja. Los cursos de agua que los componen nacen dentro de la misma provincia y están regidos mayormente por las lluvias. El PNC comprende una gran variedad de suelos y su caracterización es bastante compleja. Por este motivo, se las agrupan en suelos de relieves elevados y de zonas más bajas y anegadas. En la planicie fluvial del río Negro y en los albardones fósiles, los suelos son alcalinos, de textura pesada, con moderado contenido de materia orgánica y con buena capacidad de retención de agua los que les otorga un aspecto pardo grisáceo. Se destacan por su mayor cobertura dentro del PNC las series Menjo (argiustol údico), Martina (natrustalf típico), Plaza (natrustalf mólico) y Tuca (natracualf típico) que se encuentran asociados los bosques maderables de varios estratos y las raleras. Las áreas más bajas se corresponden con suelos grises, pesados, lixiviados y ácidos con alta capacidad de retención de agua (Administración de Parques Nacionales, 2019).

En el PNC la vegetación es heterogénea. Las formaciones boscosas se pueden diferenciar en bosques ribereños, raleras, monte fuerte y algarrobales. Los bosques ribereños se encuentran los albardones y predominan las especies arbóreas como *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (Ivirá puita), *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. (timbó), *Holocalyx balansae* (Micheli) (alecrín), *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub. (espina corona), *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (pindó). Las raleras son bosques discontinuos de áreas bajas que están conformados en su mayoría por *Schinopsis balansae* (quebracho colorado) acompañados de *Prosopis alba* Griseb. y *P. nigra* (Griseb.) Hieron. (algarrobos), *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook & Arn.) Burkart (chañar) y *Celtis*

spinosa Spreng. (tala). Las áreas boscosas en terreno deprimido y rodeado de pajonales son denominados montes altos. Los montes altos están constituidos por las especies *Astronium balansae* Engl. (urunday), *Diplokeleba floribunda* N. E. Br. (palo piedra), *Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos (lapacho), *Patagonula americana* L. (guayabi) y *Phyllostylon rhamnoides* (J. Poiss) Taub (palo lanza). Finalmente, la máxima expresión de *Schinopsis balansae* aparece en el quebrachal o monte fuerte que se encuentra en terreno alto y son bosques cerrados en los que también puede encontrarse *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco), *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart (guayacán) y *Sideroxylon obtusifolium* (Hum ex Roem. & Schult.)T. D. Penn (guaraniná; Administración de Parques Nacionales, 2001).

Chaco Seco. Ocupa el extremo sudoeste del Gran Chaco Americano y tiene una superficie aproximada de 8.000.000 ha. En Argentina se extiende desde el sector occidental de Formosa y Chaco, el sector oriental de Salta, casi todo Santiago del Estero, norte de Santa Fe y Córdoba, y sectores de Catamarca, La Rioja y norte de San Luis. A su vez abarca el sureste de Bolivia, oeste de Paraguay y marginalmente en Brasil. Se trata de una llanura que presenta ocasionales interrupciones serranas, localizadas principalmente en el extremo austral (Morello et al., 1985; Olson et al., 2001; Pennington et al., 2004; Clark et al., 2010). El clima es continental, cálido subtropical. La temperatura media anual varía de norte a sur desde 23 °C hasta cerca de los 18 °C. Además, esta subregión forma parte del Polo de calor Sudamericano donde las temperaturas absolutas son las máximas del continente. Las precipitaciones medias varían entre 100 y 700 mm anuales, son marcadamente estivales disminuyendo en forma acentuada hacia el sudoeste, en el límite con la ecorregión del Monte. En cuanto a los suelos, los mismos son salinos en la mayor parte del territorio. Al

norte, los suelos son más o menos evolucionados, ricos en nutrientes minerales y de textura media fina. Mientras que hacia el centro y SO predominan los suelos arenosos con bajo contenido de materia orgánica. Comprende tres subregiones: Chaco Semiárido, Árido y Serrano (Morello, 1967; Morello & Adámoli, 1974; Bucher, 1982; Naumann, 2006).

Chaco Semiárido: Comprende Bolivia, la porción occidental de Paraguay y centro-norte en Argentina. Es una llanura sedimentaria modelada por la acción de los ríos Juramento-Salado, el Bermejo y el Pilcomayo, que la atraviesan en sentido NO-SE y forman valles poco profundos con albardones a los lados (Popolizio, 1970, Erize et al., 1993; Naumann, 2006). Por otro lado, los ríos autóctonos no están presentes debido a la escasez de lluvias (entre 500 y 700 mm anuales) y a los suelos arenosos. La vegetación es abundante en especies xerófilas semicaducifolias. Los bosques van perdiendo porte y especies a medida que llegan al sur y están compuestos en un 57% por vegetación arbórea predominando las especies *Schinopsis quebracho-colorado*, *A. quebracho-blanco* y *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild. Dichos bosques son interrumpidos por pajonales naturales en suelos arenosos (Prado, 1993; Herrera et al., 2005; Ministerio de la Producción del Gobierno de la Provincia del Chaco, 2005; Naumann, 2006).

La Reserva Natural Formosa (RNF) fue la única reserva que protegía una fracción del ambiente del Chaco Semiárido desde su creación en 1968 hasta el año 2000. Se ubica en el límite de los departamentos Matacos y Bermejo al oeste de la provincia de Formosa. Actualmente, junto a la Reserva Natural de Usos Múltiples Teuquito constituyen el área núcleo de la Reserva de Biosfera Riacho Teuquito (Administración de Parques Nacionales, 2018; sib.gob.ar). La RNF pertenece, a su vez, al complejo de ecosistemas Bermejito-Teuco-Bermejo que se extiende por el valle interfluvial Bermejo-Teuco. Los ríos del área poseen un

régimen irregular por la estacionalidad de las lluvias, las partículas en suspensión y la escasa pendiente del área. En consecuencia genera cauces abandonados, activados, meandros, playas, interfluvios altos y bajos así como albardones. El clima del área es subtropical-continental con estación seca. Las precipitaciones medias anuales varían entre 800 y 600 mm, y las temperaturas medias anuales de 21 °C a 23 °C. Los suelos que se encuentran en mayor proporción son los clasificados como Vertisoles, Gleisoles, Regosoles, Solonchaks, Fluviosoles, Litosoles y Arenosoles con contenidos de materia orgánica altos o medios en el horizonte superficial y de textura medianamente fina. Las sales solubles más frecuentes en el suelo son los cloruros y sulfatos de sodio (Naumann, 2006; Administración de Parques Nacionales, 2018). La vegetación forma mosaicos siguiendo el patrón de la topografía y los suelos. Se pueden encontrar arbustales secundarios en suelos mal drenados. Los bosques freatófitos, los pastizales y las sabanas arboladas abiertas sobre paleocauces colmatados. Los algarrobales cardonales secundarios en peladeras y los bosques de albardones sobre suelos bien drenados. En el extremo interno de los bosques de albardones, o bosques inundables, predominan los laureles mientras que en los externos se hallan los quebrachales y algarrobales (Administración de Parques Nacionales, 2018).

Chaco Árido: Ocupa el sector sudoeste y comprende las cuencas endorreicas que vierten sobre las Salinas Grandes y de Ambargasta y los Llanos de La Rioja. Presenta escasos cursos de agua superficiales y bosques xerófilos estructurados por el relieve y la salinidad de las llanuras y el pedemonte. Los bosques de esta región están interrumpidos por islas de arbustos xerofíticos. Los únicos elementos arbóreos predominantes de la vegetación están constituidos por *A. quebracho-blanco*. El clima es cálido subtropical, y las precipitaciones oscilan entre los 300 y 500 mm anuales (Morello et al., 1985; Prado, 1993; Naumann, 2006).

Chaco Serrano: Se extiende de norte a sur sobre las Sierras Subandinas y Pampeanas, formando un amplio ecotono (zona de transición) con las Yungas y el Monte, alcanzando los 1.800 m.s.n.m. Las precipitaciones varían entre los 450 y 900 mm anuales, concentrándose en la estación cálida (Octubre-Abril) con temperaturas entre 26 °C a 10 °C (Moglia & Giménez, 1998; Naumann, 2006). El relieve de las serranías y quebradas generan condiciones microclimáticas que favorecen la presencia de bosques xerófilos. Estos bosques están compuestos por árboles de hasta 15 m de *A. quebracho-blanco*, *Prosopis* spp., *Fagara coco* Engl. y *Lithrea molleoides* (Vell.) Engl. En el estrato arbustivo (1,5–3 m) de la subregión, dominan las especies *Celtis pallida* Torr. y *Acacia* spp. Por encima de estos bosques se encuentran pastizales de altura, que alternan con bosques de tabaquillos (Luti et al., 1979; Cabido et al., 1991).

Perturbaciones: La región chaqueña presenta una serie de perturbaciones que varían a lo largo de su territorio. Es considerado como uno de los biomas con mayores impactos negativos a causa de la deforestación y la acelerada expansión agrícola (Gasparri & Grau, 2009; Hoyos et al., 2013; WWF, 2015). Los incendios en el Chaco Oriental son comunes y aleatorios, mientras que en el Chaco Seco son escasos y direccionados por los vientos (Biani et al., 2006). Por otra parte, la expansión de las obras petroleras, como la apertura de brechas de exploración en nuevas concesiones y la construcción del gasoducto Bolivia-Brasil, constituyen una amenaza para las comunidades chaqueñas. En cuanto a la deforestación, en un poco más de una década, más de 7.000.000 ha fueron deforestadas en la región chaqueña presentando una de las tasas de deforestación más altas del mundo (Morales et al., 2019). En Argentina, la región del Chaco es considerada uno de los desastres ecológicos más grandes en América del Sur (Morello & Hortic, 1985).

El cambio del uso del suelo en el país ha provocado la deforestación desde la primera mitad del siglo XX, en los que los bosques de *Schinopsis* sp. fueran talados para la producción de taninos y durmientes, y en la actualidad, por la expansión ganadera y agrícola (Morales et al., 2019). A su vez, la desertificación del bosque y el uso de herbicidas e insecticidas afectó a la distribución de muchas especies del Chaco (Roig, 1991). Por el contrario, en el Chaco paraguayo tanto la deforestación como la transformación del uso de la tierra están más relacionadas con la expansión ganadera. En Bolivia, la frontera agrícola convierte cada año más de 100.000 hectáreas de bosque chaqueño a cultivos de soja y propiedades ganaderas (Taber et al., 1997).

La sobreexplotación de la vegetación por la ganadería trae importantes impactos negativos al hábitat chaqueño (Parker et al., 1993). La fragmentación es un problema que genera la disminución de la frecuencia de visitas de especies nativas de polinizadores. Gardner et al. (1995) sugieren que la simplificación del hábitat por las acciones antrópicas ocasionan una disminución en la diversidad de artrópodos en los bosques del Chaco Árido. A su vez, la relación del tamaño de los fragmentos de bosque es inversamente proporcional a la producción de semillas (Aizen & Feinsinger, 1994). Por lo tanto, la fragmentación afecta tanto a la biodiversidad como al funcionamiento de los ecosistemas de la región (Volante et al., 2012; Hansen et al., 2013).

1.2- Cuencas hidrográficas del Gran Chaco Argentino

Se denomina cuenca al área dentro de un territorio por el que el agua drena hacia un cuerpo de agua común (río, lago, mar, etc.). La divisoria de las cuencas o divisoria de aguas es el límite de una cuenca, que se establece por diferencias en la forma del relieve. Es decir,

cuencas adyacentes están separadas topográficamente. Una cuenca hidrográfica es una unidad definida por las divisorias de aguas superficiales dentro de un territorio dado siendo el resultado de la interacción de procesos climáticos, topográficos, ecológicos y antropológicos (Brieva, 2018).

Sin embargo la definición de cuenca hidrográfica presenta dificultades según el sistema o escala espacial. En el caso de Argentina existen dos sistemas de cuencas: sistemas hidrológicos no típicos y típicos. Los primeros se encuentran en lugares con pendientes topográficas pequeñas o casi nulas, con potencial morfogenético bajo. En los sistemas hidrológicos no típicos predomina la evapotranspiración y la infiltración y generalmente las divisorias de aguas no se encuentran bien definidas (Fertonani & Prendes, 1983; Fuschini Mejía, 1983). Por otra parte, los sistemas típicos, se hallan en espacios formados por un curso principal con sus afluentes, por un área colectora de las aguas y con una divisoria de aguas claramente delimitada (Gaspari, 2009).

Las cuencas hidrográficas se utilizan como unidades para el ordenamiento territorial (Gaspari, 2013). El conocimiento integral y sistémico sobre las mismas sirve de referencia para proyectos de desarrollo regional, así como para la evaluación del impacto ambiental de la actividad antrópica (FAO, 1988; Gaspari, 2009). Asimismo, las cuencas hidrográficas y los sistemas fluviales son barreras geográficas naturales por lo que influyen en el establecimiento y la estructuración de las poblaciones (Zomlefer et al., 2018).

Los principales ríos del Gran Chaco Argentino forman amplias planicies aluviales debido al cambio frecuente de su curso. Estos grandes ríos que atraviesan y modelan el paisaje chaqueño son el Pilcomayo, el Bermejo, el Juramento-Salado y el Dulce. Los mismos se ubican al noroeste de la región. Todos estos ríos nacen en cuencas andinas y, a excepción

del río Dulce, desembocan en el sistema Paraguay-Paraná. Con respecto a la cuenca del río Dulce, no posee salida al océano (endorreica) y vuelca sus aguas en la laguna Mar Chiquita. Este sistema no típico forma un vasto sistema de bañados que constituyen uno de los humedales más importantes de América del Sur (Naumann, 2006). Por otra parte, los ríos Paraná y Paraguay cubren el 80% de la cuenca del Río de Plata que es la segunda cuenca más grande de Sudamérica. La confluencia de ambos ríos es considerado un lugar importante en la hidrosedimentología, química y biología del sistema fluvial (Orfeo & Stevaux, 2002). A continuación se caracterizan las cuencas de mayor importancia del área de estudio.

Sistema de la Cuenca del río Paraná.

Cuenca del río Paraná: El río Paraná es considerado uno de los ríos más largos del mundo y el segundo más largo de Sudamérica. En su recorrido atraviesa Brasil y Argentina. Posee un área aproximada de 2.500.000 de km² y una extensión que alcanza los 4.000 km (Orfeo & Stevaux, 2002; Campodonico et al., 2016).

El régimen del río Paraná se describe con un período de inundaciones en los primeros seis meses del año, con picos máximos en marzo-abril. Mientras que el caudal mínimo del río se encuentra en los meses de septiembre-octubre. Su principal afluente es el río Paraguay. Debido a su extensión, la composición de los sedimentos del río Paraná varía. En el extremo Norte (Alto Paraná), es un canal serpenteante compuesto por una red de drenaje desarrollada en mayor medida sobre un área de basaltos toleícos y areniscas silíceas. Luego hay una transición aguas abajo en la que el río Alto Paraná se convierte gradualmente en el Paraná Medio y su lecho rocoso cambia a arenoso con una llanura aluvial bordeada (Drago & Amsler, 1998).

En esta transición, las aguas del Paraná confluyen con el río Paraguay. El río Paraguay arrastra al Paraná nutrientes y vegetación flotante ("camalotes" o "aguapé"). La vegetación flotante retiene una mayor cantidad de sedimentos inorgánicos en la llanura aluvial durante inundaciones o en las bajantes (Iriondo, 1972; Drago, 1973; Poi de Neiff et al., 1994).

En el extremo sur de la provincia de Entre Ríos, el río Paraná desarrolla un gran delta de 345 km de longitud y 15.000 km². Geomorfológicamente, se divide en los sectores Superior e Inferior. El Delta Superior (río Bajo Paraná), se extiende desde la Ciudad de Diamante hasta el desvío Paraná Guazú-Paraná de las Palmas. El Delta inferior se extiende entre el desvío Paraná Guazú-Paraná de las Palmas hasta el estuario del Río de la Plata. El Delta presenta diferentes características hidrológicas. Entre Diamante y Rosario, el régimen es fluvial. Mientras que entre las ciudades de Rosario y San Pedro, el régimen es fluvio-estuarial. Finalmente en el último tramo con conexión al mar, el régimen es estuarial (Drago & Amsler, 1998; Fig. 3).

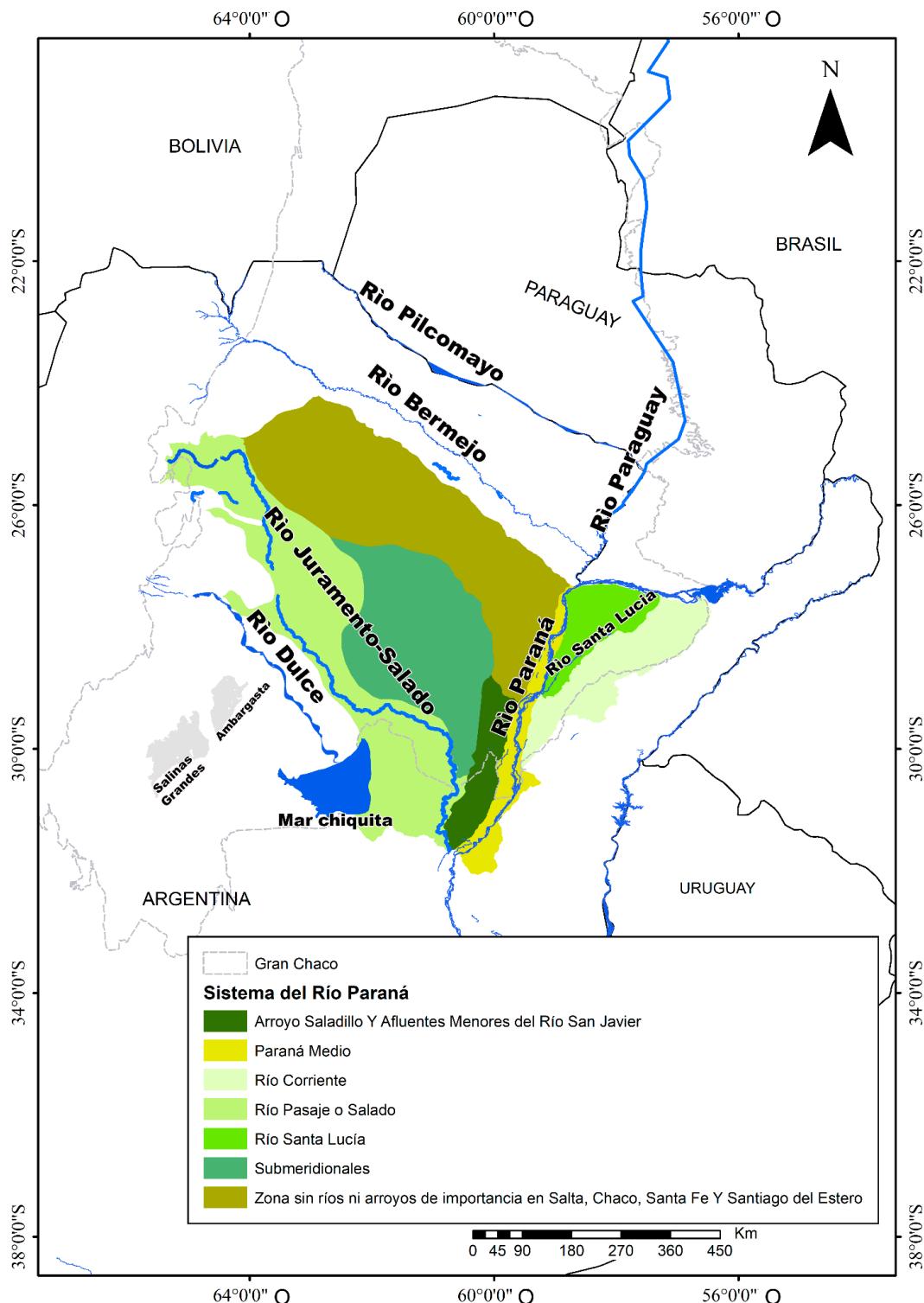


Figura 3. Cuencas hidrográficas del Sistema de cuencas del Río Paraná en el Gran Chaco Argentino. Los colores con diferentes tonalidades indican las cuencas dentro del Sistema de cuencas del Río Paraná.

Río Juramento-Salado-Pasaje: El río nace en las montañas de la provincia de Salta a 4.895 m.s.n.m. Desde allí fluye en dirección SE unos 1.500 km hasta desembocar en el río Paraná. La cuenca del río Juramento-Pasaje cubre un área aproximada de 125.659 km². El río posee secciones con régimen permanente (cuenca superior e inferior) como intermitentes (cuenca media). Los cambios estacionales y anuales en el régimen del río generan que su descarga sedimentaria también varíe. La cuenca superior del río tiene como afluentes a los ríos Toro-Rosario, Guachipas y Arias- Arenales. Asimismo, recorre un área donde convergen tres ambientes diferentes: semiárido (Valles Calchaquíes), subhúmedo (Valle intermontano) y árido (Valle de Lerma). La cuenca superior del río, es la región que más aporta a su caudal, transporte de sedimentos y a la economía regional. En el cauce medio, el río Juramento entra en la llanura del Chaco bifurcándose y formando un amplio humedal que se inunda estacionalmente durante el verano. Por lo que las cuencas superior e inferior se conectan entre sí solamente en períodos de lluvias (Octubre-Marzo). Esta sección del río forma un mega abanico fluvial que es el segundo más grande de Sudamérica. En la cuenca inferior, el caudal disminuye drásticamente. Se considera que el déficit de su caudal se acentuó durante el siglo XX debido a las pasturas utilizadas para la ganadería intensiva. El principal afluente es el río Calchaquí. La forma del río se torna en un patrón de meandros irregulares bordeado por diques estrechos y pantanos (Salusso & Moraña, 2000; Latrubesse & Brea, 2009; Venturini & Krepper, 2012; Thalmeier et al., 2021).

Sistema de la Cuenca del río Paraguay (Fig. 4)

Cuenca del río Paraguay: El río Paraguay abarca una superficie de 140.000 km² y su régimen es igual al del río Paraná. Sus afluentes se desarrollan en el escudo brasileño y su curso se extiende hacia una depresión del Pantanal formando abanicos y una llanura aluvial.

Aguas abajo, el río Paraguay fluye entre las áreas geológicas Jurásico-Cretácico y la llanura Chaco-Pampa. En dicho tramo, posee, al igual que el Paraná Medio, un lecho arenoso pero con granos de arena más gruesos. Al sur de Ciudad de Asunción (Paraguay), los ríos Pilcomayo y Bermejo aportan enormes cantidades de limo y arcilla al sistema. Estos influyen, a su vez, en la composición sedimentológica del Medio y Bajo Paraná (Soldano, 1947; Drago & Amsler, 1998).

Cuenca del río Bermejo: El río Bermejo es un río alóctono con lecho limoso y pequeños colectores. El río nace en Bolivia, corre en dirección S-SE, hasta alcanzar al río Paraguay (Orfeo, 1999; Suárez et al., 2010). En su recorrido atraviesa antiguos cinturones fluviales generando ambientes palustres. En la cuenca superior, con aproximadamente 600 km² de superficie, predomina el loess. La infiltración y el aporte de sedimentos al sistema de cuencas es escaso. Por otra parte, tanto en la región media (4.000 km²) y baja (3.500 km²) de la cuenca están formadas por arcillas duras e impermeables. En estas zonas del río la escorrentía es lenta por lo que se acumulan materiales orgánicos que son depositados unos km más adelante en la confluencia Paraná-Paraguay. El régimen del río Bermejo es irregular con alternancia de períodos de sequía e inundación extensas (Iriondo, 1992; Orfeo, 1999).

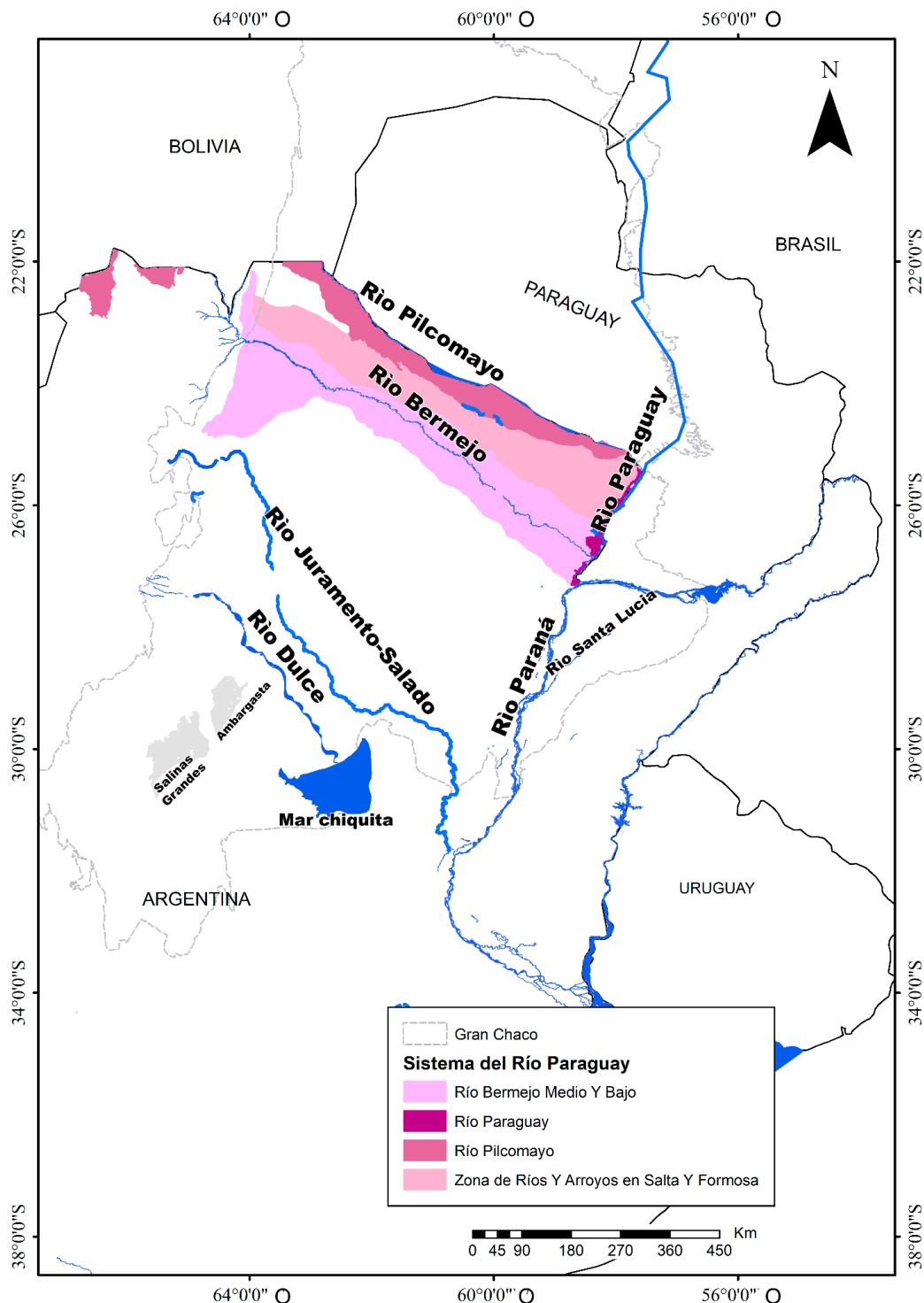


Figura 4. Cuencas hidrográficas del Sistema de cuencas del Río Paraguay en el Gran Chaco Argentino. Los colores con diferentes tonalidades indican las cuencas dentro del Sistema de cuencas del Río Paraguay.

Cuenca del río Pilcomayo: El río Pilcomayo es uno de los ríos que transporta la mayor carga sedimentaria en el mundo. Cubre un área de 272.000 km² recorriendo los territorios de Bolivia, Argentina y Paraguay. La dinámica natural del río se rige por la alternancia de estaciones secas y húmedas que causan que su caudal varíe. Nace en los Andes al sur de Bolivia, aproximadamente a los 5.500 m.s.n.m (Alta Cuenca), comportándose como un río de montaña donde predomina la lixiviación de rocas. Comenzando su recorrido por la llanura chaqueña, a la altura de la ciudad de Villa Montes (Bolivia), el río forma un gran abanico aluvial de 210.000 km², a la que los autores se refieren como baja cuenca. Su curso se torna definido, poco profundo, ancho y meandroso, formando importantes esteros y bañados hasta que, finalmente desemboca en el Río Paraguay. Presenta una pendiente muy reducida, con tendencia a la sedimentación. En la cuenca baja, la composición de los suelos cambia desde depósitos eólicos de loess rojizos en el extremo O, pasando por cantos rodados y bloques grisáceos, a suelos arcillosos limosos palustres en el extremo E (Iriondo et al., 2000; Carpio & Romero, 2006; Lamenza et al., 2019).

Sistema de la Cuenca del Mar Chiquita

Cuenca Salí-Dulce: La cuenca del río Salí-Dulce es una de las cuencas endorreicas más grandes de Sudamérica, ocupando un área aproximada de 57.320 km². La naciente del río se encuentra al sur de la provincia de Salta al límite con Tucumán a una altura de 5.000 m.s.n.m (Pérez et al., 2001; Buncher, 2019). Sus tributarios principales son los ríos Tala y Candelaria. El río Salí discurre 240 km desde el límite Norte con la provincia de Salta al norte hasta el Embalse Río Hondo. A partir de este último punto, el río toma el nombre de río Dulce. Próxima a su desembocadura, los desbordes alimentan una amplia área de bañados denominada Bañados del Río Dulce para finalmente desaguar en la laguna de Mar Chiquita

en la provincia de Córdoba (Perez et al., 2001; Bucher, 2019). Los afluentes de este sistema nacen en los cordones montañosos y corren en dirección E-SE. En la cuenca del río Salí, las características del relieve definen dos grandes áreas. El área del oeste, se extiende de norte a sur a lo largo de toda la cuenca, constituida por las Cumbres Calchaquíes al norte y sur de las Sierras del Aconquija. El este, por otra parte, presenta un relieve moderado entre los 350 y 400 m.s.n.m., para confluir en la llanura deprimida a 250 m.s.n.m. Además, en su recorrido de Este a Oeste, atraviesa las ecorregiones Chaco Seco, de las Yungas y Alto Andina. El régimen de los ríos que conforman el sistema depende fundamentalmente del régimen de las precipitaciones. Los mayores caudales se registran en los meses de Noviembre–Abril, y los caudales mínimos se registran en los meses de Agosto–Setiembre (Pérez et al., 2001; Fig. 5).

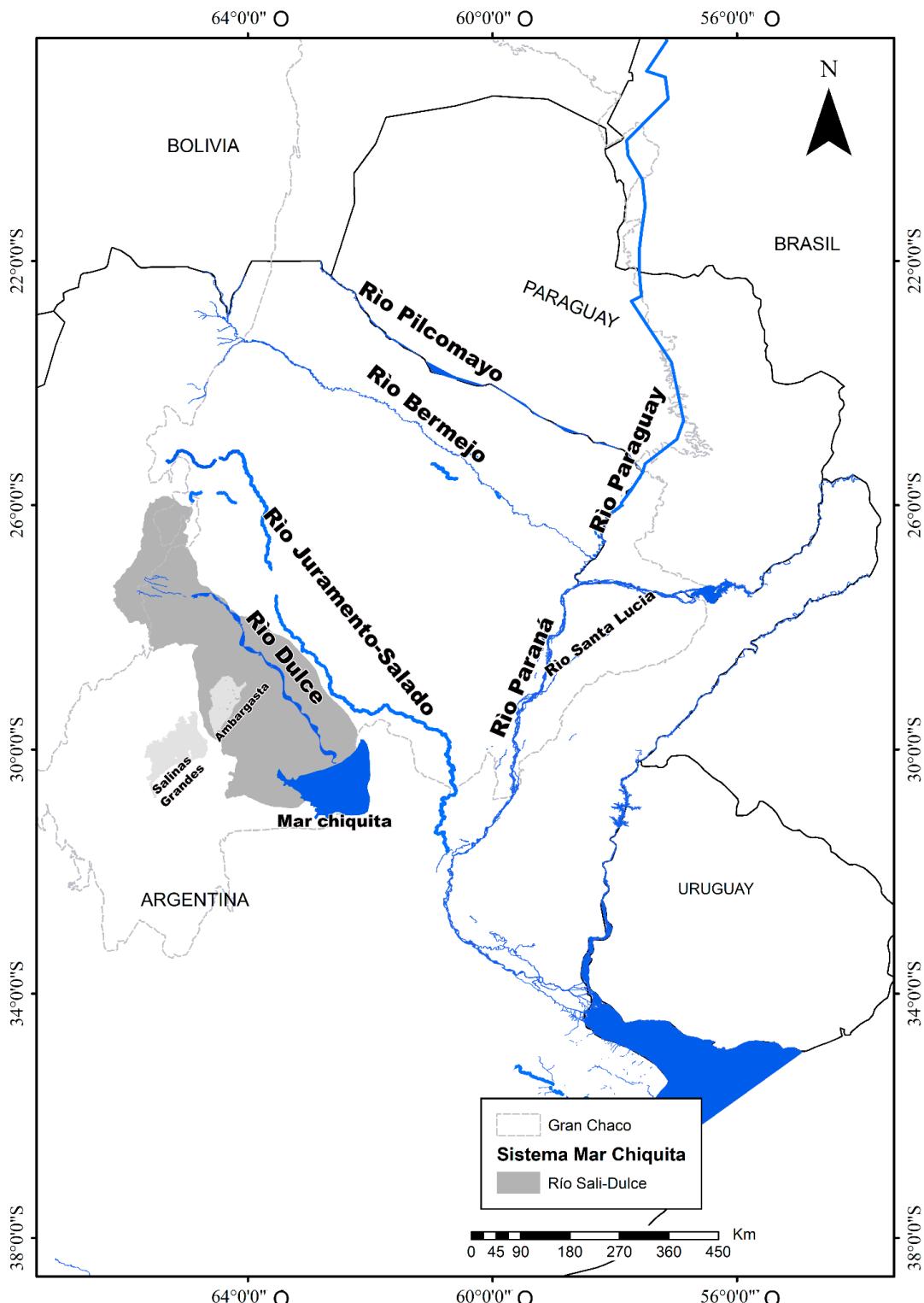


Figura 5. Cuenca hidrográfica del Sistema de cuencas del Mar Chiquita en el Gran Chaco Argentino. En gris oscuro se indica la cuenca dentro del Sistema Mar Chiquita.

Sistema de cuencas Serrano.

Cuenca del lago de Salinas Grandes: El lago Salinas Grandes se ubica en el límite NE de la provincia de Córdoba (Argentina) a una altitud de 180 m.s.n.m. y cubre una superficie de unos 4.700 km². Es uno de los grandes complejos salinos de Sudamérica y forma parte de uno de los mayores sistemas hipersalinos del mundo (Dargám, 1994). Las cuencas con mayor importancia en el abastecimiento permanente o esporádico a las Salinas Grandes son los ríos Soto, Pichanas y Cruz del Eje. El complejo salino posee un estrato sedimentario de origen tectónico donde se acumulan materiales finos de origen fluvio-eólico rodeado de una costa salina. La textura del suelo cambia: cercana a las sierras los materiales son más gruesos, y se combinan con cambios en salinidad, infiltración y evapotranspiración. A su vez dentro de la misma cuenca, los relieves más bajos presentan suelos arcillosos limosos, mientras que en las zonas altas predominan los suelos franco-arenosos (Dargám, 1994, Ruiz et al., 2007; Fig. 6).

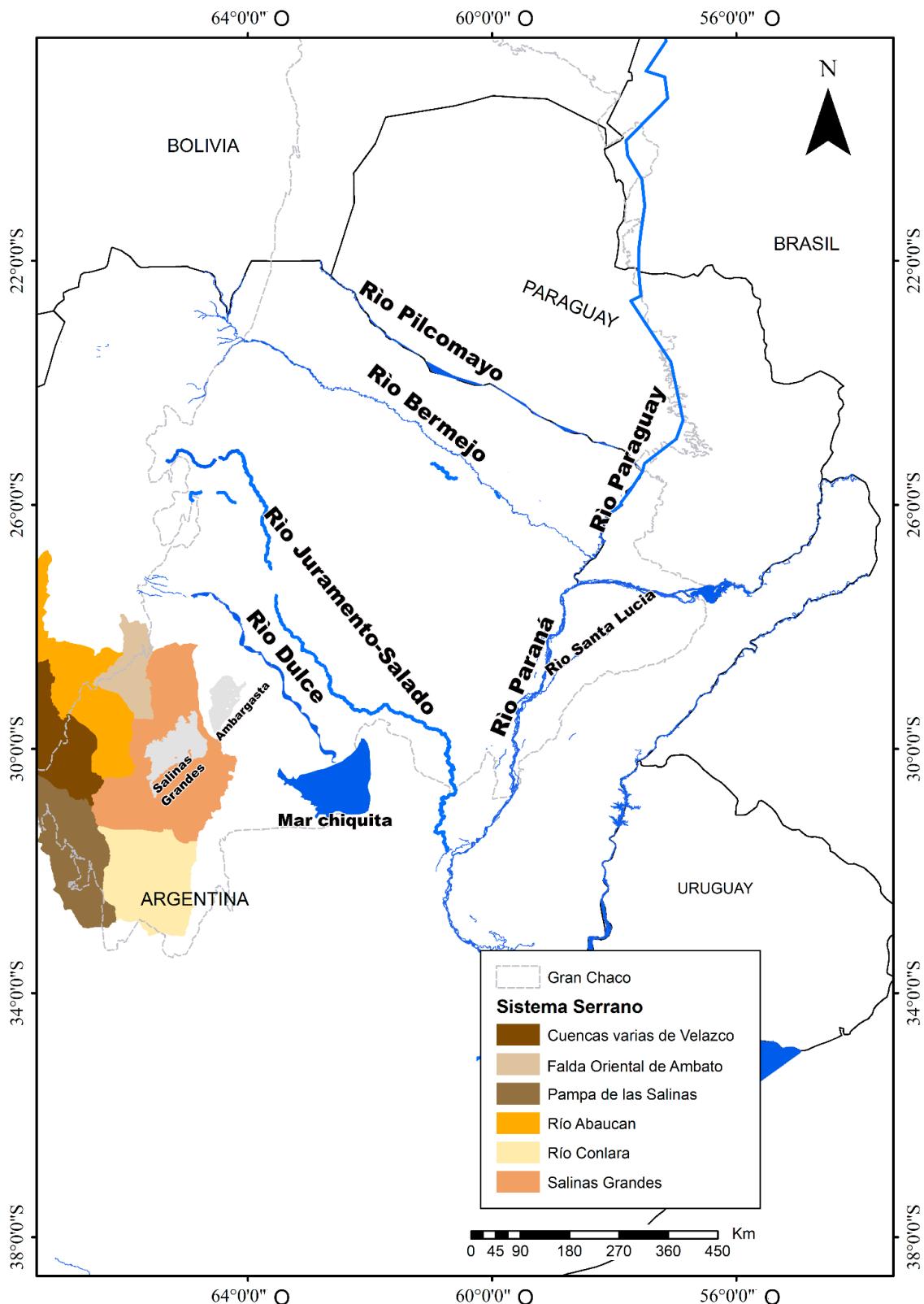


Figura 6. Cuencas hidrográficas del Sistema Serrano en el Gran Chaco Argentino. Los colores con diferentes tonalidades indican las cuencas dentro del Sistema Serrano.

1.3- Conservación en el Gran Chaco Argentino

El Convenio de la Diversidad Biológica (CDB), firmado en 1995 persigue los objetivos de conservar la diversidad biológica, hacer la utilización sostenible de sus componentes y la participación justa y equitativa en los beneficios que se deriven de la utilización de los recursos genéticos. Con este convenio, el país se compromete a elaborar estrategias, planes o programas para la conservación y utilización sostenible de la diversidad biológica. En 2010, el CDB adoptó un Plan Estratégico (2011-2020) que incluía 20 objetivos que debían alcanzarse para 2020 (Metas de Aichi). Tras los informes presentados por los países integrantes en octubre de 2020, el CDB estableció nuevos objetivos para detener la pérdida de biodiversidad e integridad de los ecosistemas para 2030 y garantizar la resiliencia de los ecosistemas para 2050. Entre ellos se incluyó a la diversidad genética como uno de los principales objetivos pero centrándose en las especies domesticadas y de importancia socioeconómica o cultural (Hoban et al., 2020). A su vez, los C+I para la conservación y el manejo sustentable de los bosques templados y boreales del Proceso de Montreal (PM) se establecieron en 1994 en respuesta a los principios forestales de la cumbre de Río. En la actualidad, el PM está constituido por los siguientes países: Argentina, Australia, Canadá, Chile, Japón, República de Corea, México, Nueva Zelanda, Federación Rusa, Estados Unidos y Uruguay. Los doce países representan casi el 90% de los bosques templados y boreales del mundo. En 1995, estos países se comprometieron a la conservación y manejo sustentable de sus bosques usando como marco de referencia de evaluación 7 criterios y 67 indicadores.

El primer criterio considerado es la conservación de la diversidad biológica, en la que está contemplada la conservación de los recursos genéticos forestales. Luego de la primera reunión y presentación de informes en 2003, los grupos miembro aprobaron un conjunto de

indicadores a fin de mejorar las estimaciones y que fueron utilizados para la presentación de un segundo informe en 2015. Según el Segundo Reporte al PM de Argentina (2015), los indicadores relacionados a la diversidad genética poseen un valor medio a alto pero su progreso se lo categorizó como desconocido. En ese mismo año, se proponen y aprueban nuevos indicadores que complementan la información sobre la diversidad biológica. Dentro de los nuevos indicadores se encuentra el de brindar información sobre la distribución y estructuración genética en poblaciones de especies clave que puedan reflejar el estado de la diversidad genética de los bosques en su conjunto (Segundo Reporte de Argentina al Proceso de Montreal, 2015). En el Tercer Reporte, no se detallan datos sobre la diversidad y estructura genética de las especies y expresa que en la actualidad muchas investigaciones se orientan hacia la misma (Tercer Reporte de Argentina al Proceso de Montreal, 2021).

En el Gran Chaco Argentino, las áreas protegidas representan el 3,67% y el 2,42 % sobre el total de su superficie del Chaco Seco y del Chaco Húmedo, respectivamente (Burkart, 2005). Siendo el 10% el valor básico considerado en los estándares de conservación y protección en los tratados internacionales firmados por el país (COP7- CBD 2004). Sin embargo, se identificaron áreas que están transformadas en parte (aproximadamente el 10% de su superficie) o bien mantienen su condición natural y que son prioritarias y/o estratégicas para complementar y reforzar los esfuerzos de protección. A fin de mejorar la representación de la diversidad biológica de la región en Argentina, se proyectaron zonas que conectan áreas protegidas y prioritarias llamados corredores ecológicos (Secretaría de Ambiente de Nación y Administración de Parques Nacionales, 2014).

Los corredores ecológicos (Fig. 7-A) son zonas que representan áreas alejadas de actividades antrópicas, y cercanas a cursos y cuerpos de agua, cubiertas de vegetación natural. Los corredores ecológicos tienen como funciones generar espacios complementarios a las zonas de protección y conservación, mitigar el impacto de la actividad antrópica intensiva y permitir la subsistencia de especies silvestres preservando el flujo natural para el intercambio físico y genético entre poblaciones de los núcleos de conservación. Para su construcción se consideraron:

- 1) Las zonas en buen estado ambiental, llamados núcleos de conservación, que corresponden a las áreas protegidas tanto provinciales como nacionales, regionales o internacionales.
- 2) Superficies de costo (condiciones adecuadas o de riesgo) con respecto a los patrones de distribución y riqueza de especies, así como la configuración del paisaje (puestos ganaderos, ambientes, distancia a rutas y al agua).
- 3) Las categorías de ordenamiento territorial.

De acuerdo con estos criterios, hasta el momento, la región del Chaco Seco tendría una representación de áreas protegidas del 22% sobre el total de su área y es posible la adición de nuevas áreas de conservación para abarcar el 50% del total de la ecorregión (Dinerstein, 2017). Caso contrario se observa en el Chaco Húmedo, donde la superficie de áreas protegidas alcanza el 12% y se recomiendan acciones de restauración. Otros esfuerzos encaminados hacia la protección de los bosques chaqueños se dieron en 1994 con la reforma del artículo 41 de la Constitución Nacional.

En la reforma se establece la necesidad de presupuestos mínimos destinados a la

protección ambiental y que fue la base, junto con la ley Nº 25.675 (Ley general del ambiente), para la sanción en 2007 de la Ley Nº 26.331 de Protección Ambiental de los Bosques Nativos (Segundo Reporte de Argentina al Proceso de Montreal, 2015).

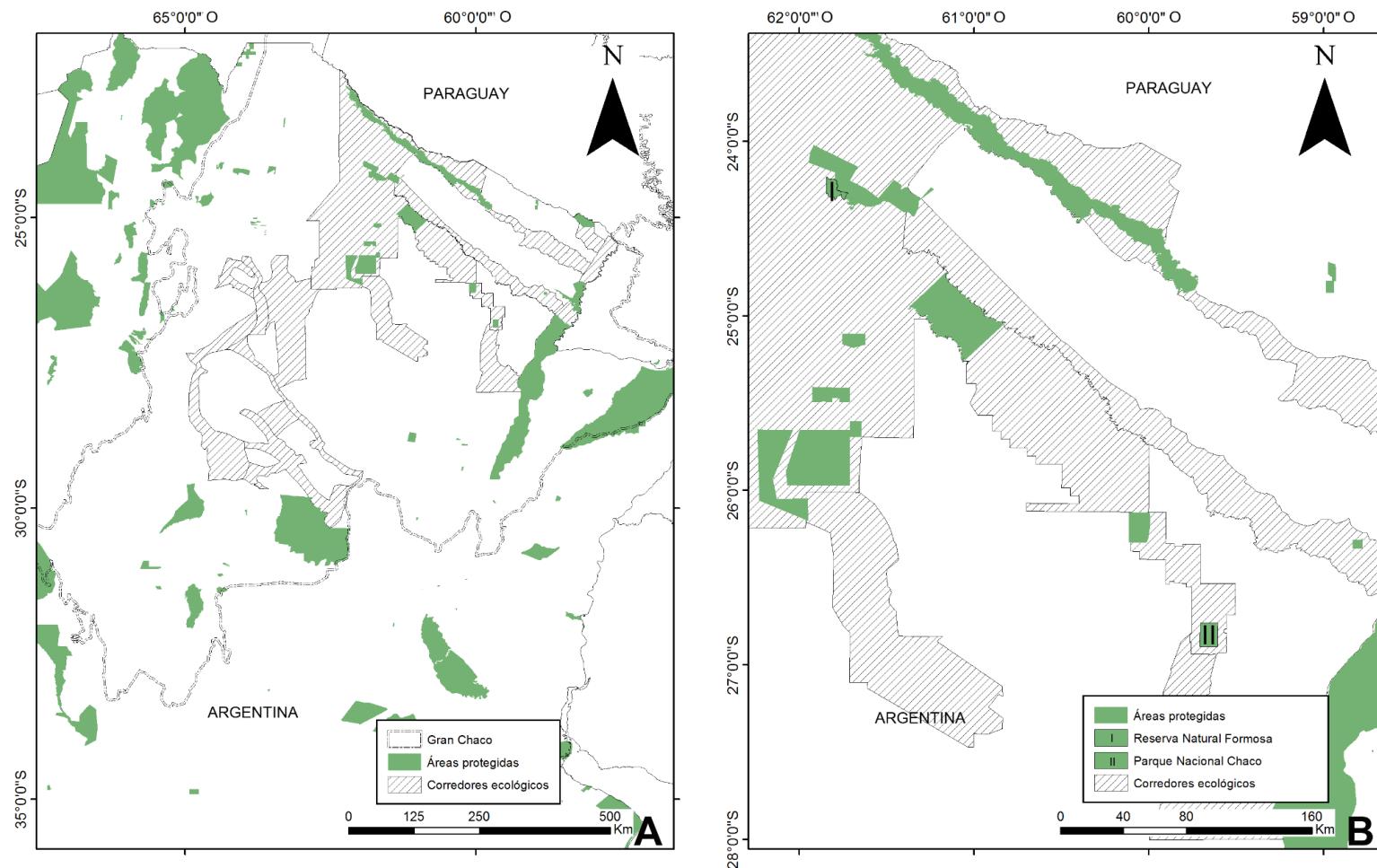


Figura 7. Mapas de A) Distribución de las áreas protegidas y los Corredores Ecológicos del Gran Chaco Argentino. B) Áreas protegidas estudiadas.

1.4- *Aspidosperma quebracho-blanco* SCHLTDL.

Taxonomía: *Aspidosperma quebracho-blanco* pertenece a la familia Apocynaceae, subfamilia Rauvolfioideae. Las primeras revisiones realizadas abarcan información detallada sobre las características morfológicas y la distribución del género *Aspidosperma* sp. (Meyer, 1950; Woodson & Everard, 1951; Ezcurra, 1981). Los estudios filogenéticos basados en secuencias de ADN de cloroplastos (intrón *ttrnL* y espaciador *trnL-F*) en conjunto con los datos morfológicos de las semillas apoyan la hipótesis de que la familia Apocynaceae es monofilética (Potgieter & Albert, 2001), la subfamilia Rauvolfioideae parafilética (Endrees & Bruyns, 2000) y el género *Aspidosperma* Mart. & Zucc. es basal dentro de la familia (Potgieter & Albert, 2001).

El género *Aspidosperma* abarca 80 especies a lo largo de Sudamérica (Ezcurra, 1999, Torres Basso, 2014). Entre ellas, *A. quebracho-blanco* es una de las especies típicas de la ecorregión chaqueña. Esta especie arbórea presenta formas variadas de copas, ramas e incluso frutos. Los individuos de *A. quebracho-blanco* son más lozanos en el Gran Chaco, y su distribución en Argentina se extiende hacia las provincias del Monte y Mesopotámica en áreas reducidas de terrenos duros y arcillosos (Meyer, 1950). A su vez, existen datos en diferentes herbarios (CTES-IBONE, CORD-Museo Botánico de Córdoba, GBIF <https://www.gbif.org/es/> y TROPICOS <https://www.tropicos.org/>, accedido en septiembre del 2018) que demuestran la presencia de esta especie en Bolivia, Brasil, Uruguay y Paraguay.

Sinonimia: La denominación de la especie pasó a variar según la forma de las ramas o de los frutos y de un autor a otro conformando una lista de varios sinónimos

tales como *Macaglia quebracho* (O. Kuntze, 1898), *Aspidosperma quebrachoideum* (Rojas Acosta, 1913), *A. chakensis* (Spegazzini, Physis III, 1917), *A. crotalarum*, (Spegazzini, Physis III, 1914), *A. quebracho-blanco* Schtylecht. Subsp. *brevifolium* (Hasler, 1913), *A. quebracho-blanco* var. *pendula* (Spegazzini, 1910), *A. quebracho-blanco* var. *ellipticum* (Markgraf Notizblatt, 1935), *A. quebracho-blanco* var. *schlechtendaliana*, *A. quebracho-blanco* forma *malmeana*, *A. quebracho-blanco* forma *spegazzianiana* (Markgraf Notizblatt, 1937). Asimismo la especie posee varias denominaciones en la lengua popular de Argentina siendo algunos ejemplos: quebracho blanco (español), kachacacha (aimara), ubirá-ro-puütá (quichua) y kotapík lapag(a) rái, o kebrácho lapag(a) rái (qom).

Distribución: Árbol característico de la ecorregión chaqueña junto con los quebrachos colorados, pero que se extiende también hacia zonas de transición con el Monte y en la Mesopotamia. Su área de distribución abarca la Argentina, Bolivia, Brasil, Uruguay y Paraguay. En la Argentina, donde alcanza su mayor extensión, ocupa desde la frontera norte hasta el NE de San Juan, N de San Luis, Córdoba y Santa Fe, cruzando el Paraná en Corrientes y Entre Ríos.

Morfología: Los árboles de *A. quebracho-blanco* (Fig. 8-A) son perennifolios, esclerófilos, con metabolismo fotosintético C3 y puede hallarse desde los 0 a 800 m.s.n.m (Woodson & Everard, 1951; Morello et al., 1985; Barchuk & Diaz, 2000). La altura de la copa puede llegar a 20 metros. Según observaciones de campo realizadas por Meyer (1950) tanto los frutos, como las inflorescencias y las hojas varían en todo tipo de transiciones, inclusive en la naturaleza se observan árboles con ramas péndulas y otras con ramas erectas, aunque también pueden hallarse esas diferencias en el

misma pie, dificultando separar a esta especie en variedades y/o formas. Por otra parte, la raíz pivotante es única y profunda con escasas raíces laterales (Barchuk et al., 2005). La corteza es agrietada color marrón (Fig. 8-D), y la madera es veteada de textura fina y homogénea de color blanco amarillento a amarillo ocre. Los anillos de crecimiento son irregulares y discontinuos formando “lentes” que se observan como líneas oscuras (Moglia & López, 2001; Moglia et al., 2009). El leño posee una porosidad difusa no uniforme con elementos vasculares cortos, dándole la capacidad de resistir grandes presiones y deformaciones relacionadas con las tensiones de las columnas de agua. A su vez la presencia de fibrotraqueidas y traqueidas vasicentricas con puntuaciones rebordeadas abundantes funcionan como un sistema de conducción subsidiario o alternativo (Moglia & Gimenez, 1998).

Las hojas son coriáceas, glabras con venación pinnada (Fig. 8-C). La cutícula es granulada, con tricomas simples no glandulares, unicelulares, cortos y rígidos distribuidos uniformemente. Las células epidérmicas foliares poseen paredes anticlinales rectas de mediano espesor, pared externa aplanada y estomas ciclocíticos distribuidos uniformemente (Woodson & Everard, 1951; Rosati, 1991). Las flores hermafroditas son pequeñas de aproximadamente 1 cm de largo, actinomorfas, péndulas o horizontales y se agrupan en inflorescencias cimosas terminales o axilares en dicasios (Woodson & Everard, 1951; Lin & Bernardello, 1999).

El cáliz es obtuso, ovado con sépalos casi iguales entre sí. La corola es blanca, amarilla o verde amarillenta, glabra con pétalos oblongos. Los estambres se encuentran insertos en la mitad de la corola. El ovario mide 1 mm al igual que las anteras. La forma de los folículos son muy variables, leñosos, sésiles y con un pedicelo

fructífero. Posee un nectario conspicuo y anular en la base del ovario que produce una secreción escasa pero con un gran porcentaje de compuestos azucarados (Woodson & Everard, 1951; Lin & Bernadello, 1999). Los frutos son cápsulas que presentan un número promedio de 21 semillas livianas y grandes con una alta relación superficie /peso (Lin & Bernadello, 1999; Barchuk et al., 2005; Fig. 8-E).



Figura 8. Fotos de *Aspidosperma quebracho-blanco*. A) Árbol. B) Plántula. C) Hojas. D) Corteza. E) Frutos deshiscentes. Fotos: N.E. A. Almirón (2016-2018).

Biología reproductiva: La floración de *A. quebracho-blanco* se inicia con el periodo de lluvias, principalmente entre los meses de Octubre a Febrero. El desarrollo de las flores ocurre en cuatro etapas (Lin & Bernadello, 1999). En la primera etapa emergen pequeños brotes en los que el cáliz envuelve completamente al resto de las estructuras florales. Es seguida del cambio de color de la corola de verde a amarillo y se produce la dehiscencia de las anteras (protrándicas). En la tercera etapa las flores se abren durante el atardecer, la noche y muy pocas veces, durante las primeras horas del día. Finalmente, en la cuarta etapa los estigmas se vuelven receptivos a la vez que la corola se encoge. Los lóbulos del cáliz se pliegan juntos, protegiendo el ovario y dejando a una parte del estilo y el estigma expuestos. La receptividad del estigma se mantiene durante un día. Cuando la flor se abre, la corola libera un aroma dulce a través de los osmóforos localizados en los lóbulos, principalmente en la epidermis abaxial.

El porcentaje de producción de flores es mayor que la cantidad de frutos y no se observa el aborto de los frutos en las etapas tempranas de desarrollo. Las flores son visitadas por más de 200 especies de insectos. Los visitantes más comunes son de las familias Formicidae, Syrphidae, Vespidae y Bibionidae, siendo esta última la única familia en la que se observó el ingreso de la probóscide a la flor. Más raramente las flores son visitadas por las familias como Polybidae, Micropizidae, Calliphoridae, Scotylidae, Oedemeridae y Chrisomilidae (Barchuk & Díaz, 2000).

La reproducción en *A. quebracho-blanco* puede darse por geitonogamia en porcentajes que no son significativamente distintos de la xenogamia, indicando que estas plantas son autocompatibles. Los frutos se desarrollan lentamente y la

dehiscencia de los mismos ocurre un año después de la fertilización de los óvulos. La tasa de emergencia y establecimiento anual es baja, inclusive muestran una gran mortandad en los primeros meses luego de una plantación debido a que las plántulas requieren de la sombra de plantas nodrizas. La planta nodriza aumenta las probabilidades de establecimiento de las semillas del quebracho blanco al generar con su sombra un micrositio donde la radiación directa y la temperatura están atenuadas, evidenciando una relación de facilitación (Hunziker, 1946; Barchuk & Díaz, 2000). Al momento de abrirse las cápsulas para la dispersión anemocora, las semillas se presentan húmedas y luego deviene el proceso de deshidratación intenso perdiendo rápidamente la viabilidad a la intemperie. Los amplios cotiledones desarrollados en la plántula (Fig. 8-B), permanecen por más de un año. A su vez, la relación raíz/tallo es elevada y la velocidad de crecimiento de la raíz es tres veces superior a la de la parte aérea (Woodson & Everard, 1951; Lin & Bernadello, 1999).

Por otra parte, Hunziker (1946) menciona que, en un viaje junto a Lorenzo Parodi a La Rioja, pudo observar que las raíces horizontales de *A. quebracho-blanco* presentaban retoños. Este hallazgo se repitió en las provincias de Corrientes, Chaco y Córdoba y concluyó que la especie presenta reproducción asexual. El diámetro mínimo de las raíces es de 1 a 1,5 cm, originadas en su mayoría por heridas o cortes en la raíz. Las plántulas son capaces de rebrotar a partir de yemas adventicias desde el hipocótilo y el cuello de la raíz, provocados por una perturbación severa, aumentando su capacidad de rebrote con la edad (Barchuk et al., 2006). Por lo tanto en *A. quebracho blanco* no existen yemas preformadas sino que las mismas se formarían por el estímulo del corte (Castro-Diez et al., 1998). Pudiendo rebrotar inclusive después de

una completa remoción de los cotiledones y de las hojas verdaderas (Kitajima & Fenner, 2000). Además, se ha sugerido que los cotiledones persistentes podrían ser usados continuamente para el crecimiento. Mientras que las reservas cotiledonares pueden ayudar al rebrote, en especial si la porción aérea es dañada por herbivoría. Estas características de *A. quebracho-blanco* indicarían cierto conservacionismo evolutivo. Por lo tanto, se considera que los bancos de plántulas, en los que se contabiliza un mínimo de 340 renovales/ha respecto a 7 adultos/ha, amortiguan la ausencia del banco de semillas, el lento crecimiento y la escasa supervivencia (Sonesson, 1994; Harms et al., 1997; Nai Bregaglio et. al., 2001; Barchuk et al., 2005).

En este sentido, las plántulas *A. quebracho-blanco* poseen tres estrategias para enfrentar un ambiente árido. La primera se relaciona con la asociación con una planta nodriza. La segunda es el rebrote después de eventos extremos como perturbaciones, herbivorías y sequías. Y por último, la pérdida de biomasa aérea y el consiguiente rebrote que estimula el crecimiento radical en profundidad (Barchuk et al., 2005, 2006). Por otra parte, se sugirió que en condiciones bajo disturbio de larga duración, se favorece la regeneración y establecimiento efectivo de las plántulas de *A. quebracho-blanco*. Inclusive, el hecho de tener las hojas terminadas en una aguja, evitaría que fueran eliminadas por herbivoría (Saravia Toledo & del Castillo, 1988; Barchuk & Díaz, 1999).

Genética: El número básico primitivo de Apocynaceae es $x= 11$, y a partir de este se habrían originado los restantes números básicos por aneuploidía. Asimismo, *A. quebracho-blanco* es una especie tetraploide con un número básico de $x= 9$ y un número gamético de $n= 18$ con formación regular de bivalentes durante la meiosis.

Posee 18 pares de cromosomas ($2n= 36$), cuyos tamaños varían de 0,67 a 1,22 μm , siendo el cariotipo bastante homogéneo (Piovano, 1987).

En relación a los estudios genético-poblacionales, Torres Basso (2014) estudió la variabilidad genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* de cinco áreas protegidas de la subregión árida al oeste de la región chaqueña empleando RAPDs. Los mayores valores de diversidad genética se localizaron en áreas con menor índice de precipitaciones medias anuales. En el análisis de la partición de la diversidad genética mediante el índice de Shannon-Weaver y el Análisis molecular de la varianza (AMOVA) evidenció que el componente intrapoblacional es mayor al interpoblacional. La estructura genética hallada fue alta ($\Phi_{st} = 0,372$, $p < 0,001$) y el flujo génico entre las poblaciones indicó la ocurrencia de al menos un migrante por generación. El dendrograma utilizando UPGMA y el Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), sugirió que las poblaciones estudiadas pueden ser agrupadas en clusters correlacionados con la distribución geográfica de las poblaciones. A su vez, observó que las poblaciones poseen aislamiento por distancia.

Por otra parte, Botelho et al. (2021) analizaron 25 individuos de 5 poblaciones del Gran Chaco de Argentina, Paraguay y Brasil empleando ISSR. Su objetivo fue presentar los primeros datos de estructuración genética de las poblaciones naturales fragmentadas de *A. quebracho-blanco* para sugerir poblaciones y directrices prioritarias, y para los esfuerzos de conservación y gestión. Las poblaciones estudiadas mostraron una diversidad genética media que osciló entre 0,09 y 0,15 para el índice de Shannon y entre 0,19 y 0,31 para el índice de Nei. Los valores de PIC y frecuencias alélicas también fueron bajas posiblemente por las variaciones en el sistema

reproductivo, como la autocompatibilidad, que posee la especie. Los estudios en la estructura genética de estas poblaciones arrojaron que la correlación entre distancias genéticas y geográficas no fue significativa. Sin embargo, el patrón específico de la distribución espacial de los alelos y una agrupación en UPGMA observados indicaron que la distribución de los genotipos de *A. quebracho-blanco* estudiadas no se produjo al azar. Sugieren que el patrón observado probablemente esté asociado a la dispersión de semillas y al reclutamiento de plántulas donde el ambiente árido y semiárido del Chaco favorece la anemocoria, aumentando la similitud genética entre estos fragmentos. Señalan a las poblaciones de Porto Murtinho(Brasil) como área prioritaria para la conservación por presentar una fragmentación intensiva en las últimas décadas. Mientras que sugieren a las poblaciones de Córdoba (Argentina), por su alta diversidad genética y baja intensidad de fragmentación, como candidatas para construir un banco de germoplasma. Ambos estudios señalan la importancia del mantenimiento de la diversidad genética de *A. quebracho- blanco* por la antropización que sufren los bosques del Chaco.

Usos: La madera es utilizada para carbón, leña, aserrín, pallets, durmientes impregnados y varillas para alambrados (Martínez et al., 2008). Posee buenas características en relación a la dureza y trabajabilidad, siendo considerada una de las especies de mayor importancia comercial de la región chaqueña de Argentina (Moglia et al., 2009). Inclusive las propiedades físico-mecánicas de la madera se conservan aún en presencia de *Fusarium scirpi* Lambet Fautr, un hongo que ocasiona manchas rojas en la médula del tronco (Lizarraga, 1972). Sin embargo, las larvas del coleóptero *Stenodontes spinibarbis* Linnaeus perforan la madera haciendo que la misma pierda su

valor industrial (Fiorentino et al., 1995). Por otro lado, el cocimiento de la corteza posee efectos antifebriles y antiasmáticos, además se utiliza para el corazón, como abortivo y para el tratamiento contra la malaria. En cambio, los lavajes y baños con las hojas son utilizados para combatir piojos, liendres, seborrea y caspa (Woodson, 1951; Ezcurra, 1981; Carrizo et al., 2005, Rondina et al., 2008). El primer compuesto alcaloide aislado a partir de la corteza se denominó aspidorpermíne (Fraude, 1878), desde entonces se han hallado más de treinta alcaloides distintos, algunos de ellos con propiedades farmacológicas como Kuammidine (anestesia local, espasmódico intestinal, hipotensivo, relajante muscular esquelético, sedante), Aspidospermine (hipotensivo, diurético, vasoconstrictor periférico, estimulante respiratorio, anticonceptivo), Aspidosamine (hipotensivo), Quebrachamine (hipotensivo, agente simpaticolítico) y Yohimbine (agente simpaticolítico) (Lyon et al., 1973; Aimi et al., 1991; Sperling et al., 2002).

Los tobas también utilizan la decocción concentrada del leño en baños de asiento, en forma de vapor, para ayudar al alumbramiento. Además, mediante el hervor prolongado de trozos de la corteza, tiñen la lana y las fibras vegetales de amarillo (Martínez Crovetto, 1964).

Por otra parte, la presencia de *A. quebracho-blanco* reduce significativamente la contaminación por boro en suelos industriales. Al ser longeva, se considera que podría secuestrar y retener boro en su biomasa por un periodo prolongado de tiempo (superior a los 50 años). Debido a ello, *A. quebracho-blanco* es una especie prometedora para ser empleada en la remediación de suelos con concentraciones de boro hasta 50 ppm (Albarracín et al., 2007).

1.5- Genética poblacional, marcadores moleculares (AFLP) y el modelado de nicho ecológico (ENM) en la conservación

Las poblaciones son la unidad evolutiva considerada para la aplicación de la teoría y práctica conservacionista o con el fin de reducir el riesgo de extinción de las especies (Schemske et al., 1994; Frankham et al., 2009). En las poblaciones, la diversidad genética posee una correlación directa con la aptitud biológica (capacidad de la población de dejar descendientes). También es clave para la adaptación ante los cambios ambientales, por lo tanto, es esencial para la supervivencia de cualquier especie (Schemske et al., 1994; Reed & Frankham, 2003). La diversidad genética se refiere a la variación de la frecuencia de los alelos dentro de una población y entre poblaciones de una misma especie. Asimismo, en dichas poblaciones existen factores y fuerzas (mutación, deriva génica, selección y flujo génico) que interactúan entre sí, modificando la frecuencia de los alelos (Frankham, 1996; Reed & Frankham, 2003; Templeton, 2006).

La mutación es cualquier cambio en el material hereditario, es aleatorio y es la base de cualquier variación genética debido a que puede formar nuevos alelos. La deriva genética es el muestreo azaroso de los alelos de la población al momento de la reproducción y su efecto está relacionado íntimamente con el tamaño poblacional. Cuanto menor sea el muestreo, mayor será la pérdida de alelos (Futuyma, 1986; Van Dyke & Lamb, 2020). La selección es la reproducción diferencial entre individuos de una población. En otras palabras, los fenotipos que aumentan su frecuencia son aquellos que poseen una mayor probabilidad de supervivencia y reproducción en la

medida en que dichos rasgos tengan una base genética (Hamilton, 2021). El flujo génico es el proceso mediante el cual los alelos de una población son intercambiados con los de otras poblaciones, por lo que determina hasta qué punto cada población evoluciona independientemente de otras (Slatkin, 1994).

En genética de la conservación, adquieren gran importancia las especies que pasan por un proceso de reducción poblacional, sobre todo si están amenazadas o poseen una baja diversidad genética previa (Spielman et al., 2004; Van Dyke & Lamb, 2020). Las poblaciones en las que se reduce el número de individuos pueden sufrir una pérdida de su variación alélica debido a la deriva genética o apareamientos no aleatorios. La menor cantidad de individuos en un territorio reducido aumenta la tasa de cruzamientos entre individuos emparentados o endogamia (Frankel & Soulé, 1981; Frankham et al., 2002). Tanto la endogamia como la deriva genética aumentan la probabilidad de fijación alélica. Los alelos que se fijan (alelos con frecuencia del 100% en la población) contribuyen a la acumulación de mutaciones deletéreas reduciendo la eficacia reproductiva poblacional (Lynch, 1996; Van Dyke & Lamb, 2020). Un ejemplo de reducción drástica de las poblaciones puede darse por la fragmentación del hábitat. La pérdida y la reducción del tamaño del hábitat de las especies ocasionan la reducción del tamaño poblacional y el aislamiento de las poblaciones. En consecuencia, provoca una disminución constante de la diversidad genética de esas poblaciones en comparación a otras de ambientes continuos, sobre todo, en especies con distribución amplia, alógamas obligadas o autoincompatibles (Frankham, 1996; Reed & Frankham, 2003; Honnay & Jacquemyn, 2007; Morgan et al., 2013).

Por lo tanto, la conservación de poblaciones con altos niveles de variación

heredable previene la fijación de alelos deletéreos y se preserva el potencial evolutivo de las poblaciones y su persistencia a través del tiempo. Por estas razones, la genética orientada a la conservación tiene dos objetivos: preservar la variación genética heredable y prevenir la fijación de alelos en las especies (Van Dyke & Lamb, 2020).

Los marcadores moleculares son herramientas poderosas para el análisis de la diversidad y estructura genética dentro y entre poblaciones (Powell et al., 2005). Uno de los marcadores utilizados comúnmente en análisis de genética de plantas son los AFLP (Sheeja et al., 2021). Desde su desarrollo por Vos et al. (1995), los AFLP han sido utilizados para el estudio de la diversidad genética, la identificación de linajes, la reconstrucción de filogenias, la identificación de híbridos, etc., tanto en plantas como en animales y en hongos (Meudt & Clarke, 2007; Sheeja et al., 2021). Esta técnica ha sido considerada por algunos autores como una herramienta confiable, más informativa y eficaz en un corto periodo de tiempo en comparación a otros marcadores moleculares. Sobre todo en el análisis de plantas que no son modelos biológicos o de interés comercial. Esto es así debido a su gran polimorfismo resultante del análisis simultáneo de un gran número de fragmentos de restricción en una sola corrida electroforética, así como del uso de diferentes combinaciones de enzimas y cebadores para acceder a múltiples marcadores polimórficos (Jones et al., 1997; Meudt & Clarke, 2007; Costa et al., 2016; Sheeja et al., 2021). Como es un marcador dominante, no es posible la detección de individuos heterocigotas y la estimación de la heterocigosis esperada es baja.

En comparación a otras técnicas moleculares dominantes, los AFLP requieren una cantidad mayor de ADN de buena calidad (desde 300 ng) para evitar artefactos

que influyan en los análisis de los geles. Por lo tanto, el procesamiento de las muestras de herbarios requiere pasos de depuración y la comparación de los patrones de bandeo con los obtenidos de muestras frescas para asegurar la presencia de fragmentos monomórficos. Además, su costo es elevado debido al uso de enzimas de restricción, geles de poliacrilamida y tinción con plata o fluorescencia. A esto se añade que es un proceso engorroso que lleva muchos pasos y en el que el análisis de los geles es largo y complejo (Sheeja et al., 2021).

Una vez analizados los geles y obtenidas las matrices correspondientes, para el análisis de la diversidad genética en poblaciones se utilizan comúnmente los siguientes estadísticos para estimar la variabilidad genética: Número total de bandas, número de bandas exclusivas(NBE), número de alelos (Na), Número efectivo de alelos (Ne), porcentaje de loci polimórficos (%P), heterocigosidad esperada media e Índice de Shannon. El número total de bandas se refiere a la cantidad de bandas encontradas para cada población. El número de bandas exclusivas es el número de bandas únicas para una población. El número de alelos es la cantidad de alelos diferentes y el número efectivo de alelos hace referencia a los alelos con capacidad de pasar a la siguiente generación.

$$Ne = 1 / \sum p_i$$

Siendo p_i la frecuencia del alelo i.

El polimorfismo se refiere a la presencia de dos o más variantes (alelos) de un locus. En las poblaciones, el polimorfismo se expresa como la probabilidad de encontrar un locus polimórfico entre todos los loci de la población.

$$\%P = \text{número de loci polimórficos} / \text{total de loci}$$

La heterocigosidad promedio (H) se refiere a la proporción de individuos promedio en una población que son heterocigotos. Es decir que llevan dos alelos distintos de un locus particular. El estadístico refleja la proporción de individuos heterocigotos en una población medida para varios loci.

$$H = \sum H_i / N$$

H es la heterocigosidad promedio del locus i y N es el número total de loci.

El índice de Shannon (Shannon & Weaver, 1949) proporciona una estimación relativa del grado de variación genética dentro de las poblaciones empleando la fórmula:

$$Sh = -1 \cdot \sum pi \cdot \ln(pi) + qi \cdot \ln(qi)$$

Donde pi es la frecuencia de la presencia y qi la ausencia de cada banda.

Por otra parte, la estructura genética se determina en base a la distribución y cantidad de las frecuencias alélicas dentro y entre poblaciones. Una población está estructurada si las frecuencias de sus alelos siguen un patrón espacial o temporal diferencial (Frankham et al., 2009). La partición del total de la diversidad genética de una especie en sus componentes intra e interpoblacional nos permite principalmente, conocer su organización en el espacio (Allendorf et al., 2010). El análisis de la estructura poblacional se estima mediante diversos análisis e índices. En esta tesis se utilizan el análisis de la varianza molecular (AMOVA), índice Rho_{st} , identidad y distancia de Nei, el análisis de coordenadas principales (PCoA), el test de mantel y GENELAND.

El análisis de la varianza molecular (Excoffier et al., 1992) es un método que permite estimar la diferenciación poblacional y probar hipótesis de estructuración a partir de datos moleculares. Este método está basado en el cálculo de una distancia genética y evalúa la varianza dentro y entre grupos predefinidos. Produce estimaciones de los componentes de la varianza e índices análogos del estadístico F_{ST} . Rho (Ronfort et al., 1998) es el estadístico alternativo a F_{ST} más relevante para los poliploides. Meirmans & Van Tienderen (2013) recomendaron este estadístico para los análisis de diferenciación poblacional en poliploides debido a que es menos sensible al nivel de ploidía, a la tasa de autoreproducción y a la tasa de doble reducción (y, por tanto, al modo de herencia).

Los índices de distancia e identidad de Nei se utilizan para expresar la magnitud de similaridad o diferencia genética entre dos individuos o grupos caracterizados molecularmente a través de marcadores moleculares.

$$\text{Identidad de Nei} = J_{xy}/V(J_x, J_y)$$

Donde,

$$J_{xy} = \sum_{i=1}^k p_{ix} \cdot p_{iy}$$

$$J_x = \sum_{i=1}^k p_i^2 i x$$

$$J_y = \sum_{i=1}^k p_i^2 i y$$

p_{ix} y p_{iy} son las frecuencias del alelo i en las poblaciones x e y . Para loci múltiples, J_{xy} , J_x y J_y son calculados sumando todos los loci y alelos y dividiendo por el número de loci.

Distancia de Nei= -Ln. (Identidad de Nei)

La identidad genética de Nei va de 0 a 1. En consecuencia, la distancia genética de Nei va de 0 a infinito (Nei 1972, 1978). Sin embargo, muchas veces las matrices obtenidas de estos cálculos pueden ser difíciles de interpretar. El PCoA es una técnica multivariante que permite visualizar los patrones de relación genética entre múltiples muestras. La matemática es compleja, pero en esencia, en el PCoA cada eje sucesivo explica proporcionalmente la variación total y es posible localizar separación entre grupos (Peakall & Smouse, 2012).

El test de Mantel es una herramienta estadística para estimar la correlación lineal entre dos matrices de distanciamiento o de similitud que posean el mismo tamaño. La correlación comúnmente utilizada es la de Pearson:

$$Z=r_{xy}=\text{Cov}(X, Y)/\sqrt{(\text{Var}(X) \cdot \text{Var}(Y))}$$

Donde el numerador representa la covarianza entre las matrices X e Y (suma de productos cruzados entre los elementos de la matriz X y la matriz Y) y el denominador la raíz cuadrada del producto de la varianza (suma de cuadrados) total en cada matriz. Para el cálculo de significancia de cada correlación entre muestras, el procedimiento lleva a cabo permutaciones aleatorias entre columnas y filas en una de las matrices mientras que la segunda matriz no se altera. Cuando la correlación entre la matriz de distancias genéticas y la matriz de distancias geográficas es estadísticamente significativa, se concluye que existe estructura espacial lineal (Mantel, 1967).

Por otra parte existen análisis que permiten asignar probabilísticamente a los individuos a diferentes grupos sin necesidad de conocer a priori las unidades y/o

límites poblacionales. Al objetivo de esta tesis, que incluye un enfoque de espacial, se empleó el paquete Geneland 3.2.2 (Guillot et al., 2005) del programa R (R Core Development Team, 2011). GENELAND implementa un algoritmo de agrupación bayesiana y utiliza un método de re-muestreo mediante simulación de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) para estimar parámetros desconocidos incluyendo el número de grupos poblacionales, e incorpora además los datos espaciales (coordenadas geográficas) para cada individuo (Guillot et al., 2005).

Sin embargo, a fin de garantizar una planificación correcta de estrategias de manejo o conservación de las especies, es necesario la asociación de la información genética con la reproductiva, demográfica, geográfica, climática, etc. De esta manera, es importante que la perspectiva evolutiva de una población sea multidimensional (Frankham, 1996; Reed & Frankham, 2003; Templeton, 2006). Recientemente, el modelado de nicho ecológico (MNE) se utilizó como una herramienta valiosa para la biología de la conservación así como para otras cuestiones biológicas o problemáticas ambientales. Según Mota-Vargas et al. (2019), el modelado de nicho ecológico de una especie requiere principalmente de:

- (1) El conocimiento a priori de los factores abióticos/bióticos, históricos y de dispersión debido a que son elementos claves para la distribución geográfica de las especies y para la delimitación más precisa del área límite del modelado.
- (2) Las coordenadas geográficas en donde se ha registrado la presencia de la especie. Para obtener dichas coordenadas existen distintos medios como ser la obtención directa en campo mediante un GPS, la literatura especializada, las colecciones de herbarios y las bases de datos disponibles en internet.

(3) Las variables ambientales del área de estudio. Se obtienen a partir de mapas de coberturas digitalizadas que son archivos en formato raster o ASCII, conformadas por celdas o píxeles con información de las condiciones presentes y que pueden variar de resolución espacial. Así dependiendo de la pregunta a responder se utilizará una mayor o menor cantidad de variables teniendo en cuenta que, de ser pocas, la construcción del área favorable del nicho será menos restrictiva. Por el contrario, el uso de muchas variables podría generar modelos en torno o muy cercanas únicamente a los registros de presencia. Por lo tanto, para la selección es recomendable considerar la relevancia para la biología de la especie, el aporte de cada variable al modelo y la correlación espacial que exista entre las variables.

Luego, a partir del proceso algorítmico de correlación entre los datos de presencia y ambientales, el MNE permite definir el nicho ecológico de la especie y la distribución potencial de la misma (Pulliam, 2000). Finalmente, es necesario evaluar los modelos a fin de determinar su calidad. Para ello, se pueden utilizar pruebas en base a una matriz de confusión. Este análisis mide el grado de ajuste del modelo a los datos de validación (Fielding & Bell, 1997). Otra opción es obtener la significancia estadística, con base en qué tanto se alejan los datos con respecto a lo esperado al azar. En cualquiera de los casos anteriores, un buen modelado daría valores de omisión (predicción errónea de ausencia de la especie) nulos o bajos mientras que la tasa de comisión (predicción errónea de presencia de la especie) podría ser moderada (Mota-Vargas et al., 2019). Una vez reconstruidos los modelos, los SIG permiten la visualización de los puntos de presencia, las variables ambientales y el modelado de nicho para su posterior análisis.

Capítulo 2

Fundamentación,
objetivos e hipótesis



2.1- Fundamentación

En los últimos decenios la comunidad internacional aprobó numerosos instrumentos que establecen las obligaciones y los principios básicos que los países, incluida la Argentina, deberían adoptar a fin de alcanzar un desarrollo sostenible. Entre ellos figuran los principios aprobados en las cumbres de Estocolmo (1972) y de Río (1992), e importantes tratados ambientales como el Convenio sobre la Diversidad Biológica, en particular, el Plan Estratégico para la Diversidad Biológica 2011-2020, con sus Metas de Aichi para la Diversidad Biológica (CBD & UNEP, 2011). Mejorar la situación de la diversidad biológica salvaguardando los ecosistemas, las especies y la diversidad genética es un objetivo en común de dichos instrumentos. Asimismo, el concepto de criterios e indicadores (C+I) captó la atención internacional como una herramienta para guiar el monitoreo, la evaluación y la preparación de informes, como también para mejorar las políticas y prácticas forestales a escala nacional y mundial. De todas las iniciativas, el Proceso de Montreal (PM) es la más amplia en términos geográficos, ya que abarca la mayor parte de los bosques templados y boreales del mundo. Conforman esta iniciativa 12 países, incluida la Argentina, los que declararon su compromiso con la conservación y el manejo sostenible de sus bosques. A su vez, respaldaron el uso de un conjunto de C+I como marco de referencia para que las autoridades encargadas de formular políticas pudieran evaluar las tendencias forestales nacionales y el avance hacia el manejo forestal sostenible. Uno de los criterios del PM es la Conservación de la Diversidad Biológica. La misma sugiere aportar datos sobre los efectos de la fragmentación, incluyendo la pérdida de especies, la diversidad genética y la degradación de hábitats. Así como sobre la respuesta de las especies indicadoras, pioneras u otras relevantes como indicadores del estado de la fragmentación de los bosques y de la

diversidad genética.

El Gran Chaco Americano (Fig. 1) constituye la segunda región boscosa más extensa de América del Sur después de la selva Amazónica (Naumann, 2006). Esta amplia superficie de sabanas, bosques secos y humedales ocupa un territorio de aproximadamente 1.141.000 km². Se extiende en el centro-sur de América del Sur, desde los 16° 55' de latitud Sur, en la región tropical, a los 33° 52' de latitud Sur, en la región templada, y desde los 67° 50' de longitud Oeste al pie de los Andes, hasta los 57° 52' de longitud Oeste en la provincia de Corrientes (UMSEF, 2002). El Gran Chaco Americano constituye una gran cuenca sedimentaria con escaso declive hacia el SE, que fue rellenada durante el Cuaternario por materiales aportados por los cursos fluviales provenientes de la cordillera de los Andes y por sedimentos de origen eólico. Predomina entre estos depósitos el loess, sedimento con abundante carbonato de calcio y escasa cantidad de arcilla, acumulado por el viento en períodos secos. Los sedimentos se alternan con limos, sedimentos aluviales depositados durante las épocas lluviosas luego de ser arrastrados por las aguas en los extensos llanos (Popolizio, 1970; Erize et al., 1993). Los ríos de esta gran llanura divagan sin formar valles profundos y desbordan durante las crecientes formando numerosos ambientes acuáticos como ríos, riachos, lagunas, esteros, bañados y cañadas. Los cursos alóctonos poseen gran importancia como medio de transporte de semillas, frutos y plántulas de los bosques en galería de las Sierras Subandinas (Biani et al., 2006). Asociado a los cambios de clima y a las condiciones edáficas, la vegetación varía desde bosques xerófitos en el NO a bosques semideciduos en el SE, siendo posible distinguir dos ecorregiones (Chaco Seco y Chaco Húmedo). Todo esto se traduce en una alta biodiversidad que hace del Gran Chaco una de las regiones de mayor importancia socio-ambiental de Sudamérica (Brown et al., 2012). El bosque, en sus diversos paisajes y formas, constituye la esencia de la historia social y

cultural del Gran Chaco, con innegables valores materiales y simbólicos que le han otorgado identidad como espacio geográfico (Cuadra, 2012). Sin embargo, a pesar de su importancia, la sobreexplotación y la creciente expansión de la frontera agrícola provocan año a año la degradación y desaparición de miles de hectáreas de bosques nativos.

Desde el siglo XX, el Gran Chaco es el escenario de un proceso de cambio de uso de la tierra sin precedentes. La irrupción de los cultivos genéticamente modificados, ha generado un proceso de transformación del paisaje. Como la habilitación de áreas para la agricultura y la ganadería intensiva, la ampliación y la mejora de la red de caminos y la modificación del esquema tradicional de tenencia de la tierra, abriendo una nueva dimensión para el desarrollo e inclusión social del Chaco (Brown et al., 2012). Por otra parte, aunque la región cuenta con áreas protegidas de carácter provincial, nacional, privado o internacional, las mismas corresponden a un porcentaje muy bajo del territorio. Esto significa una débil representación del ambiente dentro de las áreas protegidas y la necesidad de diseñar acciones que fortalezcan significativamente el sistema. A fin de garantizar la inclusión de las distintas unidades de vegetación, y establecer corredores de biodiversidad entre áreas núcleo así como planificar las actividades productivas y de desarrollo de infraestructura (Brown et al., 2012).

Diversas organizaciones han tomado la iniciativa de impulsar acciones a distinto nivel en pos de la conservación de la biodiversidad del Gran Chaco. The Nature Conservancy, la Fundación para el Desarrollo del Chaco, WCS Bolivia y la Fundación Vida Silvestre Argentina (F.V.S., 2005) lideraron un Proyecto de Evaluación Ecorregional. El objetivo del proyecto fue proporcionar la información necesaria para orientar geográficamente las acciones de los diferentes actores que intervienen en la región, de forma tal que la diversidad de especies,

comunidades y ecosistemas presentes en la misma se mantengan viables. Y en consecuencia, que los bienes y servicios que estos brinden al hombre, sean mantenidos a largo plazo. El producto de la Evaluación Ecorregional fue una serie de mapas con su respectiva base de datos, que sistematiza la información disponible sobre la diversidad biológica de la región Chaqueña. Asimismo, los mapas muestran cuáles son los elementos que requieren una atención prioritaria y a qué sitios se deben dirigir las acciones de conservación (Naumann, 2006). Las áreas seleccionadas como prioritarias fueron integradas en un mapa denominado “Red de áreas prioritarias para la conservación”. Sobre la base de esta información, la Administración de Parques Nacionales está instrumentando desde 2005 la Estrategia Regional de Corredores de Conservación para el Gran Chaco. Los Corredores Ecológicos son espacios en tierras privadas, públicas o comunitarias que cumplen una función importante de conectividad biológica entre parches de bosque (Brown et al., 2012).

Por otra parte, en el año 2007 se sancionó en la Argentina la Ley Nacional 26.331 que establece los presupuestos mínimos de protección ambiental para el enriquecimiento, restauración, conservación, aprovechamiento y manejo sostenible de los bosques nativos, y de los servicios ambientales que estos brindan a la sociedad. En este contexto, las provincias realizaron el ordenamiento territorial de sus bosques nativos estableciendo tres categorías: I - Rojo (áreas protegidas de muy alto valor de la conservación que no deben transformarse, comprendiendo áreas que por sus ubicaciones relativas a reservas, su valor de conectividad, la presencia de valores biológicos sobresalientes y/o la protección de cuencas que ejercen, ameritan su persistencia como bosque a perpetuidad), II - Amarillo (bosques de mediano valor de conservación, que no deben transformarse y, que aún degradados, con la implementación de actividades de restauración pueden tener un alto valor de conservación)

y III - Verde (permite su desmonte parcial para el desarrollo agropecuario). De acuerdo con ello, los objetivos y actividades propuestas en los planes de manejo deben asegurar que el bosque no sea sustituido; que las intervenciones sean lo suficientemente moderadas como para que el bosque siga manteniendo. Esto significa que como mínimo, los atributos de conservación de la categoría bajo la cual ha sido clasificado el bosque contenga medidas de monitoreo periódicas, transparentes y verificables que permitan medir el impacto de las intervenciones realizadas. Sin embargo, desde la implementación de la ley y hasta el momento no se cuenta con suficientes datos científicos que permitan evaluar racionalmente el impacto que han tenido los diferentes usos de la tierra sobre los bosques. Por lo que, resulta preciso desarrollar indicadores biológicos de sustentabilidad del bosque chaqueño nativo a fin de brindar una base científica que permita homologar criterios para el manejo de dichos bosques a largo plazo.

En este marco, el desarrollo de estrategias de conservación basadas en especies clave puede contribuir a la conservación y uso sustentable de ecosistemas enteros (Simberloff, 1998). Una de dichas estrategias consiste en el monitoreo de la diversidad genética para evaluar el estado de las poblaciones. La diversidad genética es la fuente primordial de diversidad biológica, y es importante para el funcionamiento saludable de los ecosistemas (Hoban et al., 2020; Dewoody et al., 2021; Tercer Reporte de Argentina al Proceso de Montreal, 2021). La fragmentación y perturbación del ambiente, como consecuencia de la tala selectiva de bosques y el reemplazo de los ecosistemas naturales por agroecosistemas, puede conducir a cambios genéticos en las poblaciones. Estos cambios, como la reducción del flujo génico, la alteración de la diferenciación entre poblaciones, la pérdida de variación dentro de las poblaciones y cambios en los niveles de endogamia, tienen implicaciones

adversas para la viabilidad y la conservación de las especies (Cuénin et al., 2019; González et al., 2020; López Wilchiz et al., 2021). Cuando se reduce la diversidad genética de una especie, su potencial evolutivo disminuye y se reduce tanto su capacidad de responder ante futuros retos ambientales así como los posibles beneficios que la sociedad puede obtener de dichas especies y hace que los ecosistemas sean menos resistentes al cambio. En casos extremos, el aumento de homocigotos en la población, como resultado de la endogamia, puede llevar a la expresión de alelos deletéreos y el efecto de esos cambios puede resultar en la extinción local de una especie (Hoban et al., 2020; Sistri et al., 2021; Kyarizis et al., 2021). Por otra parte, aunque dichos procesos pueden tener profundos efectos genéticos, los mismos pueden variar ante diferentes situaciones debido a la biología de las especies, la estructura del paisaje y de las comunidades vegetales, así como a las diferentes prácticas de manejo de los bosques. Por lo tanto, la comprensión de los procesos que estructuran la diversidad genética y de los efectos del aislamiento debido a la fragmentación resultan de interés para: identificar poblaciones con mayor variabilidad genética, detectar riesgos de erosión genética en las especies, identificar áreas prioritarias para la conservación que contemplen el mantenimiento de la variabilidad genética, proponer métodos de conservación *in situ* que consideren la continuidad de los procesos naturales a escala regional, el manejo de hábitats fragmentados y el desarrollo de indicadores biológicos de sustentabilidad. Sin embargo, hasta el momento la información acerca del efecto que la fragmentación y la perturbación del bosque pudieron tener sobre la variabilidad y estructura genética de las especies forestales chaqueñas es escasa o inexistente.

Por las razones antes expuestas, el conocimiento de los patrones de variabilidad genética entre y dentro de las poblaciones de las especies forestales chaqueñas resulta

fundamental para el monitoreo del estado de conservación de las poblaciones. Así como para el desarrollo de prácticas más eficientes de conservación y de métodos para el manejo de los hábitats fragmentados que maximicen la retención de la variabilidad genética y minimicen los efectos de la endogamia, y la conservación de ecosistemas enteros (Simberloff, 1998). Asimismo, la interpretación de la distribución de la variabilidad genética y la cuantificación del flujo génico a través del territorio son herramientas fundamentales para la determinación precisa de las unidades de manejo y unidades evolutivamente significativas. Por otra parte, los sistemas de información geográfica (SIG) constituyen herramientas indispensables para describir la influencia de las condiciones ambientales actuales en la distribución de las especies. A su vez, permite analizar la distribución de las variantes genéticas en relación a patrones de uso de la tierra y de variación ambiental a escala regional (Ji & Leberg, 2002).

En este contexto, dado que el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schiltl., Apocynaceae) es una especie emblemática del bosque chaqueño, se emplearon marcadores moleculares (AFLP) para caracterizar genéticamente a las poblaciones de esta especie, y analizar la asociación entre los patrones de variabilidad y diferenciación genética de las poblaciones con las características del paisaje y el ambiente. Asimismo, dado que en esta especie es posible identificar una cohorte pre-fragmentación (los árboles maduros) y una post-fragmentación (las semillas), se analizó comparativamente la variabilidad genética de los árboles y la progenie a fin de cuantificar los efectos de la reducción y de la fragmentación del hábitat. Finalmente, se utilizaron técnicas de SIG para identificar unidades de manejo, las poblaciones con componentes de variabilidad genética que no están bien representadas en sitios protegidos, así como las áreas de la distribución de la

especie donde es necesaria la realización de mayores muestreos genéticos para tomar decisiones de manejo bien sustentadas.

2.2 Objetivos

Objetivo general: Determinar la cantidad y distribución de la variabilidad genética, identificar unidades de manejo, y evaluar el efecto de la fragmentación del bosque en la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* del Chaco Semiárido y Húmedo a fin de identificar indicadores de sustentabilidad genética de los bosques actuales y futuros.

Objetivos específicos:

- Analizar la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* a escala regional empleando marcadores moleculares.
- Analizar la asociación entre los patrones de variabilidad y diferenciación genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* con las variables bioclimáticas y las características del paisaje mediante el modelado de la distribución de la especie y la combinación de información territorial y genética.
- Evaluar el impacto de la fragmentación del hábitat en la sustentabilidad genética de los bosques actuales y futuros mediante el análisis de la diversidad y estructura genética de las progenies de familias de polinización abierta de *A. quebracho-blanco* en bosques con bajo nivel de intervención y en poblaciones fragmentadas empleando marcadores moleculares.

2.3-Hipótesis

- **H1:** Las poblaciones de *A. quebracho blanco* difieren genéticamente entre sí. La variabilidad genética de esta especie está estructurada espacialmente.
- **H2:** Los patrones de estructuración genética están correlacionados con las características del paisaje y el ambiente. En el nicho óptimo de *A. quebracho blanco*, las poblaciones conservan mayores niveles de variabilidad genética; mientras que las poblaciones en condiciones climáticas más desfavorables presentan menores niveles de variabilidad genética aunque mayores niveles de diferenciación genética. Los principales ríos de la región así como las características topográficas, climáticas y/o biogeográficas constituyen importantes barreras al flujo génico.
- **H3:** A corto plazo, los efectos de la fragmentación del hábitat no influirán significativamente sobre la variabilidad y diferenciación genética entre cohortes de *A. quebracho blanco*. A largo plazo, la reducción y la fragmentación del hábitat promueven el aislamiento y la reducción de las poblaciones, disminuyendo el flujo génico entre parches poblacionales remanentes, incrementando los efectos de la deriva genética y la endogamia, y modificando la variabilidad y la estructura de los renovales con respecto al bosque adulto original.

Capítulo 3

Materiales y Métodos



3.1 Material vegetal

El área de estudio para los análisis genéticos se limitó al Gran Chaco Argentino. Para los análisis de modelado de nicho ecológico y del área reemplazada se abarcó la totalidad del territorio del Gran Chaco Americano. Por último, la evaluación del impacto de la fragmentación de área sobre la variabilidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho blanco* se realizó en poblaciones del oeste de la provincia de Formosa (Chaco Seco). Los fragmentos de bosque de distintos tamaños y grado de aislamiento se seleccionaron a partir del análisis de imágenes satelitales y la posterior verificación de la ocurrencia de individuos adultos de *A. quebracho-blanco* en el campo.

Se tomaron muestras de hojas de 193 individuos adultos de 20 poblaciones representativas de la distribución de *A. quebracho-blanco* en Argentina. Las campañas se realizaron en las provincias de Formosa, Corrientes, Chaco, Santiago del Estero, Córdoba y Catamarca durante los años 2015, 2017, y 2018, respectivamente. En cada población, los individuos muestreados estaban separados por una distancia aproximada de 50 m del siguiente, a fin de reducir la probabilidad de que los árboles fueran endogámicos. Esta distancia fue utilizada para otras especies del mismo género y/o con sistemas reproductivos similares (Damasceno et al., 2011; Ahn et al., 2020). Las muestras colectadas se conservaron en bolsas con silicagel y conservadas en freezer a -80 °C (Tabla 1). Además, de cada árbol de las poblaciones del Oeste de Formosa, se colectaron frutos y semillas, los que se conservaron en bolsas separadas. Los ejemplares testigo de todas las poblaciones analizadas fueron depositados en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES).

Tabla 1. Información de las poblaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco*

analizadas, ordenadas por ecorregiones y en dirección este-oeste. **ID**= código de la población, **N**= Tamaño de la población (Adultos), **Np**= Tamaño de la población (Progenie).¹ Olson et al. (2001).

ID	Localidad (voucher)	N	Np	Ecorregión¹	Sistema (cuenca hidráica)
1	Argentina, Corrientes, San Roque/Mercedes. 29°01'34,45" S, 58°29'17,9" O, 0 m.s.n.m. (Almirón N.E.A s/n)	13	-	Chaco Húmedo	Paraná (Río Corriente)
2	Argentina, Corrientes, Capital. 27°25'51,03" S, 58°44'49" O, 0 m.s.n.m. (Almirón N. E. A, V. Solís Neffa, G. Robledo, E. Paredes 01)	9	-		Paraná (Río Santa Lucía)
3	Argentina, Chaco, Primero de Mayo. 21°14'20,40" S, 61°55'21,1" O, 0 m.s.n.m. (Almirón N.E.A s/n)	10	-	Sabana inundable del Paraná	Paraná (Paraná Medio)
4	Argentina, Chaco, Parque Nacional Chaco. -26°49'5,70" S, 59°37'3" O, 81 m.s.n.m. (Solís Neffa V., W. Medina y S. Contreras 2422)	23	-	Chaco Húmedo	Paraná (Zonas sin ríos o arroyos importantes)
5	Argentina, Formosa, Patiño. 24°36'39,20" S, 60°44'30" O, 138 msm (Almirón N. E. A, V. Solís Neffa, W. Medina y S. Contreras 02)	8	19	Chaco Seco	Paraguay (Zonas de ríos y arroyos de Salta y Formosa)
6	Argentina, Formosa, Bermejo. 24°13'18" S, 61°17'26,10" O, 158 m.s.n.m. (Almirón N. E. A, V. Solís Neffa, W. Medina y S. Contreras 03)	10	6		
7	Argentina, Formosa, Matacos. 23°52'5,40" S, 61°54'58,10" O, 183 m.s.n.m. (Almirón N. E. A, V. Solís Neffa, W. Medina y S. Contreras 04)	6	-		
8	Argentina, Formosa, Parque Nacional Formosa. 24°18'58,1" S, 61°44'2,7" O, 183 m.s.n.m. (Almirón N.E.A, V. Solís Neffa, W. Medina y S. Contreras 05)	15	-		Paraguay (Río Bajo y Medio Bermejo)
9	Argentina, Formosa, Bermejo. 24°15'31" S, 61°53'35,8" O, 183 m.s.n.m. (Almirón N.E.A, V. Solís Neffa, W. Medina y S. Contreras 07)	10	-		

Tabla 1. Información de las poblaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* analizadas, ordenadas por ecorregiones y en dirección este-oeste. **ID**= código de la población, **N**= Tamaño de la población (Adultos), **Np**= Tamaño de la población (Progenie).¹Olson et al. (2001). (Continuación)

ID	Localidad (voucher)	N	Np	Ecorregión ¹	Sistema (Cuenca)
10	Argentina, Santiago del Estero, Figueroa. 27°52'5" S, 63°14'6" O, 140 m.s.n.m. (Solís Neffa V. 2420)	7	-	Seco	Paraná (Ríos Pasaje y Salado)
11	Argentina, Santiago del Estero, Moreno. 27°45'52,6" S, 62°45'18,1" O, 142 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2421)	5	-		Paraná (Ríos Pasaje y Salado)
12	Argentina, Santiago del Estero, Sarmiento, 27°59'53,8" S, 63°42'3,2" O, 143 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2419)	5	-		
13	Argentina, Santiago del Estero, Capital. 27°53'25,7" S, 64°25'16,6" O, 253 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2411)	8	-		Mar Chiquita (Río Salí-Dulce)
14	Argentina, Santiago del Estero, Rio Hondo. 27°33'38,95" S, 64°45'43,6" O, 270 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2412)	10	-		
15	Argentina, Santiago del Estero, Rio Hondo. 27°23'42,3" S, 64°56'29,6" O, 297 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2413)	7	-		
16	Argentina, Catamarca, Capayan. 29°29'6"S, 65°40'4,1" O, 237 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2417)	10	-		Serrano (Falda Oriental de Ambato)
17	Argentina, Catamarca, Paclín. 28°8'43,2" S, 65°41,9' O, 1043 m.s.n.m. (Solís Neffa, V. 2416)	5	-		
18	Argentina, Córdoba, Punilla. 30°51'44,50" S, -64°29'46,50" O, 1067 m.s.n.m. (Almirón N.E.A s/n)	11	-		Serrano (Salinas Grandes)
19	Argentina, Córdoba, Cruz del Eje. 30°43'47" S, 64°48'17,1" O, 465 m.s.n.m. (Almirón N.E.A s/n)	13	-		
20	Argentina, Catamarca, San Fernando Del Valle de Catamarca. 28°30'15,04"S, 65°46'48.52"O, 500 m.s.n.m. (Solís Neffa V., N. E. A. Almirón 2410)	8	-		Serrano (Falda Oriental de Ambato)

3.2 Métodos

Extracción de ADN

El ADN total de los individuos adultos de *A. quebracho-blanco* se obtuvo mediante los protocolos de extracción con CTAB de Doyle & Doyle (1987), modificado según Alzate-Marin et al. (2009) para árboles tropicales. A continuación se detallan los compuestos y procedimientos realizados.

BUFFER DE EXTRACCIÓN

- 2% p/v CTAB
- 1,4 M NaCl
- 20 mM EDTA
- 100 mM Tris-HCl pH 8
- 2% p/v de PVP (Polynivinilpyrrolidone)

Nota: El buffer puede prepararse con un día de antelación y conservarse a -20°C pero sin PVP.

BUFFER TE

- 10 mM Tris-HCl pH 8
- 1 mM EDTA pH 8

Procedimiento:

1. Macerar 250-300 mg de hojas congeladas (-20 °C) o frescas en mortero con N₂ líquido. Colocar el macerado en un eppendorf de 1,5 mL.
2. Agregar 900 µl del buffer de extracción precalentado a 65 °C, inmediatamente homogeneizar.
3. Agregar 2% de β-mercaptoetanol (1,8 µl por tubo).
4. Colocar los eppendorf a 65 °C en baño térmico por 30 minutos. Mezclar suavemente cada 10 minutos. Dejar enfriar a temperatura ambiente.
5. Agregar 800 µL de cloroformo-alcohol isoamílico (24:1). Agitar en vórtex hasta emulsionar bien el cloroformo.
6. Centrifugar a 13.200 r.p.m. durante 10 minutos y transferir el sobrenadante a un tubo eppendorf de 1,5 mL (tratar de obtener el mismo volumen en todas las muestras sin tomar de la segunda fase).
7. Adicionar al sobrenadante obtenido un volumen de isopropanol frío (sacar del congelador a -20 °C antes de usar), mezclar por inversión e incubar a -20°C por 30 minutos.
8. Centrifugar a 13.200 r.p.m. durante 10 minutos.
9. Descartar el sobrenadante, cuidando no descartar el pellet.
10. Adicionar 200 µL de etanol 70% y centrifugar a 13.200 r.p.m. por 5 minutos. Descartar el sobrenadante.
11. Adicionar 200 µL de etanol al 95% y centrifugar a 13.200 r.p.m. por 2 minutos. Descartar el sobrenadante.
12. Incubar toda la noche para secar el ADN.
13. Resuspender en 200-300 µL de buffer TE.

14. Agregar ARNasa a una concentración final de 0,1 mg/mL e incubar a 37 °C por 45 minutos.

15. Almacenar a -20 °C hasta su uso.

En el caso de la progenie, el ADN total fue extraído de semillas siguiendo el protocolo de Doyle & Doyle (1987), con las modificaciones de Grattapaglia & Sederoff (1994).

BUFFER DE EXTRACCIÓN

- 2% p/v CTAB
- 1,4 M NaCl
- 20 mM EDTA
- 100 mM Tris-HCl pH 8
- 1% p/v de PVP (Polyvinylpyrrolidone)

Nota: El buffer puede prepararse con un día de antelación y conservarse a -20°C sin PVP.

BUFFER DE PRECIPITACIÓN

- CTAB 1 % p/v
- Tris-HCl 50 mM pH 8.0
- EDTA 20 mM pH 8.0

Procedimiento:

1. Moler una semilla dentro un tubo de 1,5 μl en nitrógeno líquido hasta reducirla a polvo.
2. Agregar 700 μL de buffer de extracción precalentado a 60 °C.
3. Adicionar 2 μL de 2% β -mercaptoetanol, homogeneizar e incubar durante 2 hs en baño de agua a 60 °C.
4. Agregar 1 volumen de cloroformo: alcohol isoamílico 24: 1 v/v y rescatar la fase acuosa.
5. Agregar 3 volúmenes de buffer de precipitación y centrifugar a máxima revolución (20.817 r.c.f.) durante 10 minutos.
6. Resuspender el precipitado resultante en 600 μl de NaCl 1,2 M, y centrifugar a máxima revolución durante 5 minutos.
7. Rescatar el sobrenadante, agregar de 2 volúmenes de etanol 100 % y centrifugación a máxima revolución durante 5 minutos.
8. Lavar con etanol 70 % y resuspender en buffer TE.

La calidad de las extracciones se confirmó mediante electroforesis en geles de agarosa 0,8 % en Buffer TAE 1x y teñidos en bromuro de etidio. La concentración de las extracciones se midió por espectrofotometría. Luego se realizaron diluciones de 300 ng/ μl con agua desionizada autoclavada para emplearlas como ADN molde en las reacciones de amplificación. Dichas diluciones se conservaron a -20 °C hasta su uso.

Análisis del polimorfismo de la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP)

Se empleó el protocolo de Vos et al. (1995). El mismo consta de cuatro etapas:

1º Etapa. Modificación del ADN genómico: El ADN genómico de cada muestra fue modificado por digestión con una endonucleasa de corte poco frecuente (*EcoRI*) y una de corte frecuente (*Msel*). Las digestiones se llevaron a cabo en volúmenes finales de 25 µL, utilizando 5U de cada una de las enzimas de restricción *EcoRI* (Promega) y *Msel* (New England), buffer OPA 1× (5×= Tris-HCl 10 mM pH 7,5, Acetato de Magnesio 10 mM, Acetato de Potasio 50 mM), DTT 5 mM, BSA 50 ng/µL y 300 ng de ADN genómico (concentraciones finales). Estas reacciones se incubaron durante 4 hs a 37 °C y luego se detuvieron incubando 10 minutos a 72 °C.

2º etapa. Ligación de adaptadores: Los extremos de los fragmentos generados por la digestión fueron ligados a adaptadores de doble cadena (adaptador *EcoRI* y adaptador *Msel*) específicos para cada tipo de extremo generado por las enzimas *EcoRI* y *Msel*. Previamente a la ligación, se preparó una solución de 10 µg para cada par de adaptadores (*EcoRI* directa/ reversa y *Msel* directa/ reversa; Tabla 2). Dichas soluciones fueron mezcladas por separado e incubadas, primero, por 5 minutos a 95 °C y luego 30 minutos a temperatura ambiente. Finalmente, se diluyeron a 50 pM/µL, y luego los adaptadores *EcoRI* fueron diluidos nuevamente 1: 10 para llevarlos a una concentración final de 5 pM/µL. Las reacciones de ligación de los adaptadores *EcoRI* y *Msel* se realizaron en los mismos tubos donde se llevaron a cabo las reacciones de digestión. A cada tubo se agregaron 10 µL de una mezcla de ligación conteniendo: 7,5 µL de solución de ligación de adaptadores (ATP 1 mM, buffer OPA 1×, DTT 5 mM, BSA 50 ng /µL), adaptador *EcoRI* 5 pMoles, adaptador *Msel* 50 pMoles y T4 DNA ligasa (New England) 15 U. Las muestras se incubaron 12-14 hs a temperatura ambiente. Una vez finalizado el periodo de incubación las muestras se conservaron a -20 °C hasta su uso.

3º etapa. Reacción de pre-amplificación: El producto de la reacción de ligación se utilizó como molde para las reacciones de pre-amplificación, usando como cebadores los oligonucleótidos E01 y M01 (Tabla 2). Las reacciones se llevaron a cabo en volúmenes finales de 25 µL, utilizando GoTaq® DNA Polymerase (Promega) 1U, GoTaq® Reaction Buffers 1× concentración final, cebador E01 y M01 (30 ng cada uno), dNTP's 0,2 mM (concentración final) y 2 µl del producto de ligación. Las condiciones de ciclado incluyeron una etapa de desnaturalización inicial de 30 seg a 94 °C, 20 ciclos de 30 seg a 94 °C, 60 seg a 56 °C y 60 seg a 72 °C y una extensión final de 120 seg a 72 °C.

4º etapa. Reacción de amplificación selectiva: El producto de la reacción de pre-amplificación se utilizó como molde para las reacciones de amplificación selectiva, usando cuatro combinaciones diferentes de cebadores E y M (Tabla 2). Se probaron un total de 10 combinaciones distintas. Se seleccionaron las combinaciones E33-M31, E33-M33, E35-M33 y E33-M34 por el número, calidad, densidad de las bandas y porque presentaron un mayor polimorfismo. Estas cuatro combinaciones se utilizaron para los análisis genéticos poblacionales a nivel regional. Para el análisis comparado entre cohortes se utilizaron las tres primeras combinaciones mencionadas. Las reacciones se llevaron a cabo en volúmenes finales de 25 µL, utilizando los mismos reactivos y concentraciones usados en las reacciones de preamplificación, pero como molde 2 µl de una dilución 1/10 para las muestras de individuos adultos y 1/5 para la progenie del producto de la reacción de preamplificación. Las condiciones de ciclado incluyeron 13 ciclos de 30 seg a 94 °C, 30 seg a 65 °C con un decrecimiento de -0,7 °C por cada ciclo y 60 seg a 72 °C, y 23 ciclos de 30 seg a 94 °C, 30 seg a 56 °C y 60 seg a 72 °C. Tanto las reacciones de preamplificación como las de amplificación selectiva se llevaron a cabo en un termociclador Eppendorf-Mastercycler Gradient.

En cada amplificación se incluyó un control negativo (una muestra con todos los reactivos necesarios para la amplificación pero sin ADN molde) para confirmar que los fragmentos obtenidos (bandas) no fueran artefactos de la técnica. Además, para comprobar la reproducibilidad de las bandas de AFLP, las reacciones fueron realizadas por duplicado en al menos dos individuos tomados al azar de cada población.

Luego de la amplificación selectiva los 10 µL del producto de reacción fueron mezclados con 1,5 µl de buffer de siembra (preparado con 9,5 mL de formamida, 10 µl de NaOH 10 M, azul de bromofenol y xilencianol como colorantes, 20 mg de cada uno, para un volumen final de 10 mL). Desnaturalizados a 95 °C durante 5 minutos y sembrados en geles desnaturizantes de poliacrilamida 6 % (6 % acrilamida, 0,25 % bisacrilamida, 7,5 M urea en buffer TBE 0,5 X). La electroforesis fue realizada en buffer TBE 1X, a 52 °C, 85 W constante, por 3 h 30 min, usando un sistema Sequi-Gen GT Sequencing Cell (Bio-Rad). Previo a la siembra de las muestras se realizó una pre corrida por 1 h 10 min a las mismas condiciones de corrida. Para determinar la distancia de migración de las bandas se utilizó el marcador 2-log DNA Ladder (0,1-10 kb) (New England Biolabs).

La visualización de las bandas se realizó por tinción de geles con nitrato de plata siguiendo el protocolo de Caetano-Anollés & Gresshoff (1994). Los geles se sumergieron en solución de ácido acético glacial 10 % v/v como fijador y se agitaron durante 30 min. Luego se realizaron tres lavados de 2 min cada uno con agua bidestilada. Posteriormente se incubaron durante 30 min con solución de tinción de nitrato de plata (1 g nitrato de plata en 1 L de agua bidestilada, 1,5 mL de formaldehído) en agitación, se lavaron rápidamente (5 a 10 seg) con agua bidestilada y

se les agregó la solución de revelado de carbonato de sodio (30 g de carbonato de Na, 1,5 mL de formaldehído y 200 µL de tiosulfato de Na 10 mg/mL). Una vez visualizadas las bandas, la reacción de revelado se detuvo por el agregado de solución de fijación fría (4 °C). Los geles se secaron a temperatura ambiente hasta su digitalización.

Entre los perfiles de todas las muestras analizadas usando la misma combinación de cebadores, las bandas con la misma distancia de migración fueron consideradas como correspondientes a la detección de un mismo loci; mientras que la ausencia de una banda en un perfil fue considerada como la no detección de dicho loci. Estos datos fueron convertidos en una matriz binaria, donde (1) y (0) indican la presencia y ausencia de bandas, respectivamente.

Tabla 2. Adaptadores y cebadores utilizados para la obtención de los perfiles de AFLP en *Aspidosperma quebracho-blanco*.

5' → 3' secuencia	
Adaptadores	
Eco RI	forward: CTCGTGACTGCGTACC reverse: AATTGGTACGCAGTC
Mse I	forward: GACGATGAGTCCTGAG reverse: TACTCAGGACTCATC
Cebadores pre-selectivos	
E01	GACTGCGTACCAATTCA
M01	GATGAGTCCTGAGTAA
Cebadores para amplificación selectiva	
E33	GACTGCGTACCAATTCA-AAG
E35	GACTGCGTACCAATTCA-ACA
M31	GATGAGTCCTGAGTAA-AAA
M33	GATGAGTCCTGAGTAA-AAG
M34	GATGAGTCCTGAGTAA-AAT

3.3 Análisis de datos

Objetivo 1: Análisis de la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* a escala regional empleando marcadores moleculares

Variabilidad Genética: Para las poblaciones, los agrupamientos resultantes de GENELAND, el sistema de cuencas, las cuencas hidrográficas y las ecorregiones se calcularon los siguientes estadísticos descriptivos: número total de bandas (NTB), número de bandas exclusivas (NBE), número de alelos (Na), número efectivo de alelos (Ne), heterocigosis esperada con el factor de corrección para muestras pequeñas para marcadores dominantes (He), índice de Shannon, porcentaje de loci polimórficos (%P). Los datos fueron procesados con los programas GenAIEx 6.3 (Peakall & Smouse, 2012) y Genodive versión 3.0 (Meirmans, 2020). Las estimaciones de las frecuencias alélicas se realizaron con Lynch & Milligan (1994).

Estructura genética: Se realizó el análisis espacial basado en métodos de agrupamiento Bayesiano implementados en GENELAND (Guillot et al., 2005). Dicho análisis permite identificar grupos de individuos suponiendo que las poblaciones ocupan áreas geográficamente delimitadas. La información espacial incrementa la probabilidad de detectar correctamente la estructura de la población subyacente (Bonin et al., 2007). Las repeticiones MCMC se establecieron en 1.000.000, thinning a 1.000, y el número de grupos (K) fue fijado en 1–22. Para asegurar que las corridas fueran lo suficientemente largas se realizaron 10 corridas independientes, siendo seleccionada aquella con una mayor probabilidad promedio posterior.

Por otro lado, se estimó el grado de diferenciación genética entre las

poblaciones, agrupaciones bayesianas, sistema de cuencas, cuencas hidrográficas y ecorregiones mediante el estadístico Rho_{ST} (Ronquist, 1998) y el análisis molecular de la varianza, AMOVA (Excoffier et al., 1992) empleando el software Genodive versión 3.05 (Meirmans, 2020). La significancia de Rho para los loci individuales se obtuvo por 999 permutaciones de alelos entre las muestras. Por otra parte, a partir de los valores de distancia genética de Nei entre poblaciones se evaluó el ordenamiento de las mismas, mediante un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) empleando el software GenAIEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2012).

Análisis de correlación entre distancias genéticas y geográficas: A fin de analizar la distribución espacial de la variabilidad genética, se realizó un análisis de interpolación horizontal. El gráfico obtenido fue una superficie 3D basada en una red de triangulación de Delaunay, donde los ejes X e Y representan las coordenadas geográficas mientras que el tercer eje corresponde a las distancias genéticas. Los picos de mayor altura indican distancias genéticas mayores entre dos puntos de muestreo, por el contrario, los valles indican una distancia genética baja. El gráfico se construyó en el Editor / Visor de Interpolación de Paisaje Genético de Alleles in Space (AIS) utilizando un parámetro de ponderación de distancia $\alpha = 1$ y una superficie de cuadrícula de 50×50 .

Además, se evaluó el efecto de la configuración del territorio sobre la dispersión de las poblaciones en estudio, utilizando como referencia el modelo de aislamiento por distancia. En primer lugar, se emplearon las distancias genéticas interindividuales como indicador del flujo génico existente entre las diferentes zonas del territorio. En segundo lugar, se calcularon las distancias euclidianas o geográficas entre los

individuos (medida como la distancia lineal en km entre cada par de poblaciones). El impacto de la configuración del territorio sobre las distancias genéticas se analizó comparando las matrices de distancias genéticas y geográficas entre pares de poblaciones empleando el test de Mantel (Mantel, 1967). Dicho procedimiento se realizó con 1.000 permutaciones. Ambos cálculos se realizaron usando el AIS v.1.0 (Miller, 2005).

Objetivo 2: Análisis de la asociación entre los patrones de variabilidad y diferenciación genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* con las variables bioclimáticas y las características del paisaje mediante el modelado de la distribución de la especie y la combinación de información territorial y genética.

A fin de evaluar el efecto de la heterogeneidad territorial sobre la conectividad funcional de *A. quebracho-blanco* se analizaron los patrones de variabilidad y diferenciación genética en relación a las características del paisaje y el ambiente (clima, las características topográficas y cuencas hídricas).

Modelado de Nicho: En primer lugar, se realizó el modelado de la distribución potencial de *A. quebracho-blanco* utilizando la información de las localidades georreferenciadas y los datos bioclimáticos. Los mismos fueron procesados mediante el algoritmo de Máxima Entropía implementado en el programa MaxEnt 3.4.1 (Phillips et al., 2017). Los pasos que se siguieron para la obtención del modelado de nicho fueron los siguientes:

Limpieza de puntos de referencia. Las localidades de presencia se obtuvieron a partir de la observación directa a campo durante las campañas realizadas, del conjunto de datos en línea de dominio público (SpeciesLink, <http://splink.cria.org.br/>; Centro de Referência em Informação Ambiental, CRIA 2014 y Global Biodiversity Information Facility, GBIF, www.gbif.org, consultado en agosto de 2019) y de datos del herbario del IBONE (CTES). De acuerdo a lo sugerido por Hijmans & Elith (2015), los 360 registros recopilados se sometieron a una rigurosa comprobación para detectar datos duplicados e incoherencias relacionadas con la distribución geográfica causadas, por ejemplo, por errores de tipificación de las coordenadas. Para detectar la

autocorrelación y evitar la dependencia espacial entre los puntos de presencia de la especie, se probaron las variables de respuesta y de predicción, así como los residuos de cada modelo mediante la construcción de los correlogramas I de Moran usando el programa PAST 3 (Hammer et al., 2001). El conjunto final de datos georreferenciados (169 puntos; Anexo 1; Fig. 9) utilizado para el análisis abarcó toda el área de distribución de la especie pero eliminando los puntos en áreas de muestreo excesivo considerando una distancia mínima de 30 km entre puntos. Se empleó el 70% de los registros de la especie para generar los modelos y el 30% restante para validarlos (Phillips et al., 2006).

Área M. Para determinar el área de movilidad de la especie (área M), de acuerdo al diagrama BAM (Soberón & Peterson, 2005), se trazó un polígono que abarca todos los puntos de distribución registrados y un área buffer de aproximadamente 400 km. Para ello, se utilizaron como referencia las ecorregiones terrestres del mundo reportadas en Olson et al. (2001). Se consideró toda el área del Gran Chaco Americano como el área espacial de la zona a modelar, sobre la base de los registros de presencia así como de las características biológicas y de dispersión de la especie. Las capas bioclimáticas se recortaron a partir de este polígono con una extensión de 43° 29' 27,59", 10° 7' 30" S y 71° 18' 57,6", 39° 6' 57,6" O (Fig. 9) con el programa QGis 3.4.2-Madeira (QGIS Development Team, 2018).

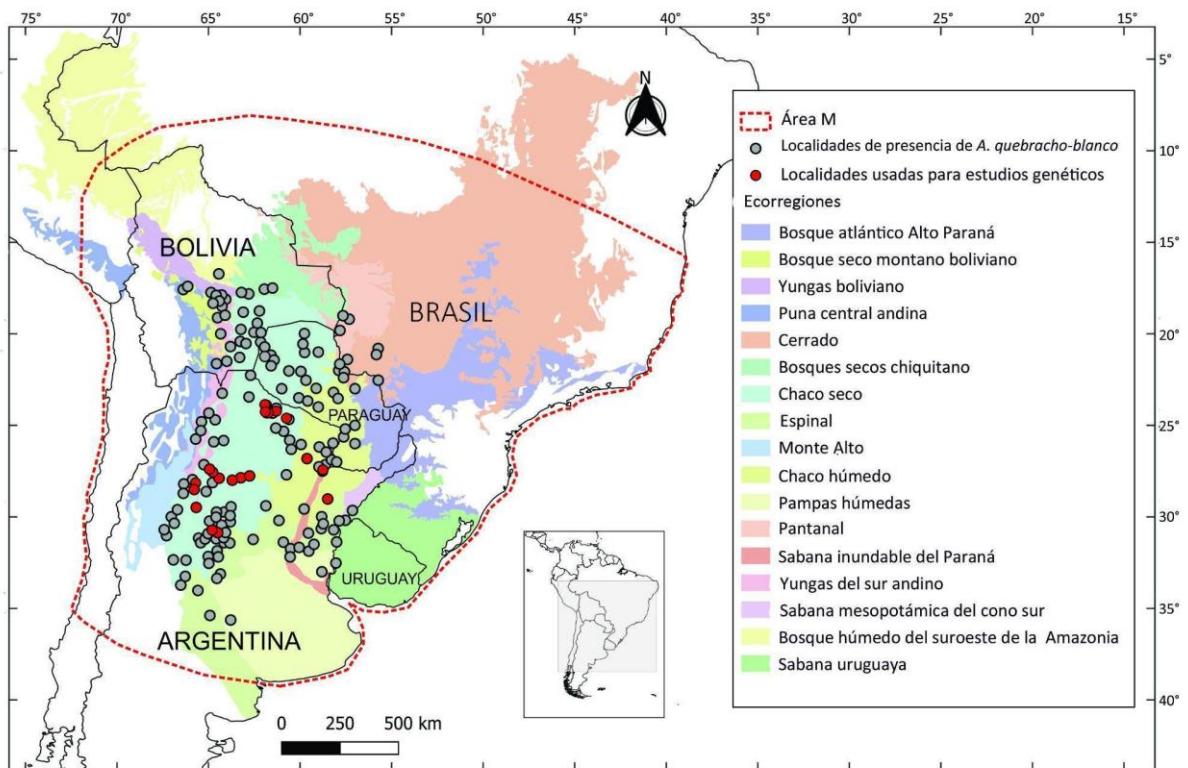


Figura 9. Mapa del Área de modelado (M), ecorregiones y puntos georreferenciados de *Aspidosperma quebracho-blanco*.

Selección de variables ambientales. Se obtuvieron las capas bioclimáticas de la base de datos WorldClim ver. 2.1 (Fick & Hijmans, 2017) con una resolución de 2,5 minutos de arco (~5 km). Las 19 variables bioclimáticas fueron: BIO 1 (Temperatura media anual), BIO 2 (Promedio del rango diurno de temperaturas), BIO 3 (Isotermalidad), BIO 4 (Estacionalidad de la Temperatura), BIO 5 (Temperatura máxima del mes más cálido), BIO 6 (Temperatura mínima del mes más frío), BIO 7 (Rango anual de temperatura), BIO 8 (Temperatura media del trimestre más húmedo), BIO 9 (Temperatura media del trimestre más seco), BIO 10 (Temperatura media del trimestre más cálido), BIO 11 (Temperatura media del trimestre más frío), BIO 12 (Precipitación

anual), BIO 13 (Precipitación del mes más húmedo), BIO 14 (Precipitación del mes más seco), BIO 15 (Estacionalidad de la Precipitación), BIO 16 (Precipitación del trimestre más húmedo), BIO 17 (Precipitación del trimestre más seco), BIO 18 (Precipitación del trimestre más cálido) y BIO 19 (Precipitación del trimestre más frío).

A fin de evitar los problemas resultantes de la multicolinealidad y reducir el número de variables predictoras, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de las variables ambientales actuales y de un análisis de correlación de Pearson ($r > 0,75$; Anexo 2 y 3) con RStudio (ver. 1.4.1106; R Core Team, 2019; Cruz-Cárdenas et al., 2014). Las principales ventajas de este procedimiento son la corrección de la multicolinealidad entre las variables originales, la utilización de casi toda la información contenida en un gran conjunto de datos que se recoge en los componentes principales (CP) y la reducción del número de variables utilizadas en los modelos. Se seleccionaron los CP que explican el 95% de la varianza total de las variables ambientales originales (Anexo 4). A continuación, se realizó un análisis de correlación de Pearson ($r \geq 0,75$) para comprobar la multicolinealidad entre las variables predictoras seleccionadas. Al identificar las variables altamente correlacionadas, se seleccionaron las más relevantes desde el punto de vista biológico.

Finalmente, se seleccionaron las siguientes variables climáticas como predictoras: BIO 2 (Promedio del rango diurno de temperaturas), BIO 3 (Isotermalidad), BIO 5 (Temperatura máxima del mes más cálido), BIO 6 (Temperatura mínima del mes más frío), BIO 8 (Temperatura media del trimestre más húmedo), BIO 14 (Precipitación del mes más seco), BIO 18 (Precipitación del trimestre más cálido) y BIO 19 (Precipitación del trimestre más frío). El peso de cada variable ambiental en la

distribución actual modelada sobre el área de estudio se evaluó mediante el test de Jackknife (Phillips et al., 2006). Esta prueba permitió identificar los requisitos ambientales adecuados para que la especie crezca, se desarrolle y sobreviva en el escenario climático analizado.

Modelado con MaxEnt. El algoritmo MaxEnt ver. 3.4.1 se utilizó para modelar la distribución actual y obtener el área más adecuada para la especie (Phillips et al., 2006, 2017). Se eligió este algoritmo porque es uno de los más utilizados para evaluar la distribución potencial de las especies y realizar predicciones geográficas precisas basadas únicamente en registros de presencia (Elith et al., 2006). Una vez definida el área M y seleccionadas las variables bioclimáticas, se utilizó el paquete Wallace (Kass et al., 2017), una plataforma modular basada en R para el modelado reproducible de nichos y distribuciones de especies. El programa permite seleccionar los mejores modelos en base a los valores más bajos del criterio de información de Akaike corregido (AICc) y al número de parámetros. Una vez definidos los parámetros óptimos de los diferentes modelos, se realizó la modelización final del ENM. El programa se ejecutó con las siguientes opciones: formato de salida logistic, 10 réplicas, características de validación cruzada (“feature class”)= lineal y cuadrática, coeficiente de regularización=1 y 10.000 puntos de background.

De los modelados realizados se obtuvieron curvas de respuestas y gráficas de Jackknife. Las curvas de respuesta muestran cómo los cambios de una variable ambiental considerada afectan a la predicción obtenida por MaxEnt. Permite determinar si las variables mantienen tanto la idoneidad de dicha variable para el modelo como el valor promedio de las demás variables. Las gráficas de Jackknife

muestran la dependencia del modelo sobre una variable.

Los mapas binarios se obtuvieron usando como valor umbral el 10% de los datos de presencia de entrenamiento. Para ello, así como para la obtención de todos los mapas, se usó Quantum GIS 3.4.2 (QGIS Development Team, <http://www.qgis.org/>). Los modelos de distribución generados fueron evaluados utilizando el análisis de la curva característica de operación del receptor (ROC, por sus siglas en inglés) y el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) para comparar los niveles de precisión. La curva ROC evalúa la configuración de un modelo en término de errores de omisión y comisión por medio de un solo número. Mientras que AUC evalúa diferentes modelos utilizando la técnica de remuestreo de Jackknife (Phillips et al., 2006). La AUC es una medida independiente del umbral de rendimiento del modelo y varía de 0 a 1; un valor de 0,5 significa que no hay capacidad de predicción o aleatoriedad y 1 muestra una capacidad de predicción perfecta (Fielding & Bell, 1997).

Adicionalmente, los modelos seleccionados fueron validados con las herramientas proporcionadas en la plataforma Niche ToolBox de la CONABIO (Osorio-Olvera et al., 2016) utilizando el valor ROC parcial para contrarrestar las deficiencias del AUC (Peterson et al., 2008). Se generaron 1000 réplicas mediante bootstrapping de los datos ASCII de los registros de presencia de la especie, estableciendo un error de omisión del 5% (Peterson & Nakazawa, 2008; Osorio-Olvera et al., 2019). La prueba de ROC parcial generó valores de 1 a 2, donde un valor medio de 1 indica un modelo aleatorio (Peterson & Nakazawa, 2008). Se seleccionó el mejor modelo según el valor más alto del ROC parcial, el menor error estándar y un valor de Z estadísticamente significativo ($p<0,01$). Los valores de contribución porcentual, curvas de respuesta y

gráficos de Jackknife de las variables obtenidos del modelado final se detallan en los Anexos 5 y 6, respectivamente. Posteriormente, las áreas de distribución identificadas como potencialmente aptas en el modelo generado se dividieron en tres categorías: no apto (0-0,30), poco apto (0,30-0,60) y muy apto (0,61-1,0).

Finalmente, a fin de evaluar la influencia del clima en la distribución de las 20 poblaciones de *A. quebracho-blanco* empleadas para los análisis genéticos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las 8 variables bioclimáticas seleccionadas para el modelado de nicho ecológico.

Análisis de detección de bordes: A fin de identificar las posibles barreras al flujo génico entre las poblaciones estudiadas se ejecutó el software Barrier v. 2.2 (Manni et al., 2004), basado en el algoritmo de Monmonier (Monmonier, 1973). El algoritmo de Monmonier se basa en la conectividad de redes —triangulación Delaunay— entre poblaciones o individuos. Inicia con la estimación de la distancia asociada a cada uno de los nodos de la red y posteriormente construye barreras de un nodo con la mayor distancia y lo extiende al nodo adyacente, asociado con la siguiente distancia más lejana.

Análisis de asociación entre patrones de variabilidad y diferenciación genética con las variables bioclimáticas y del paisaje: Se contrastó la información obtenida del análisis genético con el modelado de nicho ecológico de *A. quebracho-blanco* basado en el clima del presente, las características topográficas, las ecorregiones y las cuencas hidrográficas del Gran Chaco mediante el programa Q-GIS versión 3.16.15 (QGIS Development Team, 2021). Las capas base utilizadas para las cuencas hidrográficas fueron desarrolladas por la Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación (SSRH,

2010). Para mapear la distribución espacial de la diversidad genética, se eligió el índice de Shannon. Este índice permite distinguir el nivel de variación entre poblaciones con el mismo número de alelos, es más informativo que la H_e y la riqueza alélica. Asimismo, en genética de la conservación se lo elige porque es más sensible a la pérdida prevista de variabilidad resultante del pequeño tamaño de la población y la colonización (Sherwin et al., 2017).

Objetivo 3: Evaluación del impacto de la fragmentación del hábitat en la sustentabilidad genética de los bosques actuales y futuros mediante el análisis de la diversidad y estructura genética de las progenies de familias de polinización abierta de *A. quebracho-blanco* en bosques con bajo nivel de intervención y en poblaciones fragmentadas empleando marcadores moleculares.

Se analizó la proporción del área de distribución de *A. quebracho-blanco* que está siendo reemplazada o amenazada por los diferentes usos de la tierra mediante un monitoreo remoto de las superficies productivas y silvestres. Para tal fin se emplearon los datos cuantitativos de uso del suelo ofrecidos por ESRI 2020 Global Land Use Land Cover de Sentinel-2 a 10 m de resolución (Karra et al., 2021). Es una composición con 10 clases de cobertura de suelo del año 2020 (Anexo 7). Las clases de uso de suelo consideradas fueron: “cultivos” (Clase 5) y “áreas construidas” (Clase 7). El valor de la proporción del área de distribución de *A. quebracho-blanco* dentro del Gran Chaco Americano y la construcción de un mapa comparativo de la distribución de áreas protegidas y corredores ecológicos se realizó con el programa Q-GIS 3.16.15 (QGIS Development Team, 2021).

Asimismo, se evaluó en qué medida la fragmentación del hábitat pudo afectar la viabilidad genética de esta especie analizando la variabilidad y estructura genética de árboles maduros y de la progenie de poblaciones de áreas protegidas situadas en el área de estudio a fin de conocer el estado actual de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* y de establecer una línea de base ambiental. Teniendo en cuenta que los bosques del área seleccionada para este objetivo han sufrido un proceso de 51 años de fragmentación (del año 1965 al año 2016 que se tomaron las muestras)

(Administración de Parques Nacionales, 2018). Además, que *A. quebracho blanco* es una especie longeva (hasta 200 años, Bravo et al., 2008), posee un crecimiento lento, una edad reproductiva tardía (estado juvenil por más de una década; Barchuk & Díaz, 2000), así como en la especie la edad y el radio (distancia de la médula) tienen una correlación lineal donde hasta las 16,5 cm de radio corresponden a edades alrededor de los 72 años (Moglia & López, 2001b). Se consideró como cohorte pre-fragmentación a los individuos en edad reproductiva con más de 3 metros de altura y con más de 30 cm de diámetro a la altura del pecho. Mientras que la cohorte post-fragmentación está representada por las semillas. Por otra parte, debido a que los árboles son de diferente diámetro y altura, en la cohorte adulta considerada existe superposición de generaciones.

Sin embargo, debido a la situación epidemiológica entre los años 2020-2021; y a las medidas de contingencia nacionales y provinciales adoptadas contra SARs-COVID 19 que restringieron el trabajo en el laboratorio, no fue posible procesar todas las muestras de la cohorte post-fragmentación que habían sido recogidas de cada una de las poblaciones estudiadas. En consecuencia, sólo fue posible analizar la progenie de dos poblaciones del Chaco Semiárido utilizando como situación control la población de la RN Formosa. Los análisis de ambas cohortes se realizaron a partir de los patrones de bandas obtenidos para las combinaciones E33-M33, E33-M31 y E35- M33 (Tabla 2).

En cada población se evaluó si existen fluctuaciones en los valores de heterocigosis promedio esperada, el porcentaje de *loci* polimórficos, el índice de Shannon y el número de bandas exclusivas en la progenie como resultado de la polinización de individuos emparentados comparando la variabilidad y estructura

genética de la cohorte pre-fragmentación con la de la cohorte post-fragmentación.

Para estimar si las diferencias halladas entre las cohortes para cada índice de variabilidad estimado eran significativas se llevaron a cabo distintas pruebas de hipótesis. Para la selección de las mismas se consideró el tipo de distribución y la homogeneidad de las varianzas de los índices analizados entre los grupos considerados. Por lo tanto, se verificó la normalidad de los datos mediante el test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) en el que, si el valor de p obtenido es menor al nivel de significancia entonces la hipótesis nula (distribución normal de los datos) es rechazada. Luego se estimó la homogeneidad de las varianzas mediante el test de Bartlett (Snedecor & Cochran, 1989) en el que si el valor de p es menor al nivel de significancia se considera que las varianzas de ambos grupos son diferentes. Los datos para cada índice de diversidad genética poseen una distribución normal según los resultados obtenidos mediante el test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965; Anexo 8). Asimismo, los valores obtenidos mediante el test de Bartlett indican que los índices analizados poseen varianzas homogéneas. Por lo tanto, para la comparación entre los valores obtenidos se utilizó el test t de Student para muestras independientes. Los cálculos se llevaron a cabo mediante RStudio (ver. 1.4.1106; R Core Team, 2019).

El grado de diferenciación genética entre poblaciones se estimó mediante dos métodos: los estadísticos jerárquicos Rho y el análisis molecular de la varianza, AMOVA. La metodología explicada anteriormente en el objetivo 1 se utilizó para la obtención de los diferentes análisis e índices. Finalmente, a fin de estimar el riesgo de erosión genética de *A. quebracho-blanco*, así como de identificar poblaciones con

componentes de variabilidad genética que no está representada en los sitios protegidos, se analizó la asociación espacial de la cohorte adulta de cada población estudiada con respecto al mosaico de ordenamiento territorial (OTBN- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible- <https://sinia.ambiente.gob.ar/geovisor.php?idarticulo=12857#- Agosto 2021>), las áreas protegidas, los corredores biológicos propuestos para el Gran Chaco (Secretaría de Ambiente de Nación y Administración de Parques Nacionales, 2014) y el uso del suelo (Karra et al., 2021). Para tal fin, el índice de Shannon de cada población fue integrado en una base de SIG para facilitar el análisis espacial y la visualización de los índices en relación con los diferentes usos del suelo empleando el software ArcGis V. 10.5 (Environmental Systems Research Institute, 2016).

Posteriormente, para analizar la estructura genética geoespacial, se agregaron los atributos: área de bosque, distancia mínima a la RN Formosa o corredor ecológico y descripción del lugar a cada uno de los puntos. La distancia espacial mínima de cada población al área protegida se midió con Google Earth Pro V. 7.3.4.8248. Asimismo, se analizó si existe una correlación entre el área de los bosques en el que se encuentra cada población y los valores de diversidad genéticas halladas mediante un análisis de correlación de Spearman con RStudio (ver. 1.4.1106; R Core Team, 2019). A partir de los datos obtenidos, se clasificaron los sitios de origen de las muestras como protegidas de los disturbios antrópicos o como áreas desprotegidas.

Capítulo 4

Resultados



4.1- Objetivo 1: Análisis de la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* a escala regional empleando marcadores moleculares.

Se analizaron un total de 505 bandas comprendidas entre los 600 y 1500 pb.

Variabilidad genética

Las estimaciones de la diversidad genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* analizadas se resumen en las Tablas 3 y 4. A nivel de especie se obtuvieron los siguientes valores de variabilidad genética: $He = 0,14 \pm 0,03$; $Sh = 0,26 \pm 0,00$ y $\%P = 99,80\%$. Los valores más altos de variabilidad genética se obtuvieron en las poblaciones ID 19 ($He = 0,19 \pm 0,01$, $\%P = 78,22\%$, $Sh = 0,31$) y ID 6 ($He = 0,19 \pm 0,01$, $\%P = 70,10\%$, $Sh = 0,31 \pm 0,01$); mientras que la población ID 11 presentó los valores más bajos ($He = 0,03 \pm 0,00$, $\%P = 12,87\%$, $Sh = 0,05 \pm 0,01$). Las poblaciones ID 18 e ID 1 presentaron bandas exclusivas ($NBE = 2$). Por otra parte, el análisis entre los grupos bayesianos, reveló valores promedio de $\%P = 92,01\%$, $He = 0,15$ y $Sh = 0,27$. En general, los valores de variabilidad genética más altos se encontraron en los grupos bayesianos GII y GIII; mientras que los valores más bajos se encontraron en GI. En todos los grupos bayesianos se identificaron bandas exclusivas, aunque las poblaciones del grupo III son las que presentaron el mayor número (Tabla 3).

Tabla 3. Resumen de la variabilidad genética de las poblaciones y grupos genéticos de *Aspidosperma quebracho-blanco* basada en 505 loci de AFLP. **ID**=código de la población, **N**= Tamaño de la muestra, **NTB**= Número total de bandas, **NBE**= Número de bandas exclusivas, **Na**= Número de alelos, **Ne**=número efectivo de alelos, **%P**= Porcentaje de loci polimórficos, **He**= Heterocigosis esperada, **Sh**= Índice de Shannon. ± = Error estándar.

ID	N	NTB	NBE	Na	Ne	%P	He	Sh
4	23	324	0	1,28 ± 0,04	1,09 ± 0,00	64,16	0,08 ± 0,00	0,14 ± 0,01
10	7	98	0	0,39 ± 0,03	1,06 ± 0,01	19,41	0,04 ± 0,00	0,07 ± 0,01
11	5	66	0	0,26 ± 0,03	1,05 ± 0,01	12,87	0,03 ± 0,00	0,05 ± 0,01
12	5	101	0	0,40 ± 0,04	1,07 ± 0,01	20,00	0,05 ± 0,00	0,08 ± 0,01
13	8	252	0	1,00 ± 0,04	1,16 ± 0,01	49,90	0,11 ± 0,01	0,18 ± 0,01
14	10	238	0	0,94 ± 0,04	1,12 ± 0,01	47,13	0,09 ± 0,00	0,16 ± 0,01
15	7	171	0	0,68 ± 0,04	1,12 ± 0,01	33,86	0,08 ± 0,01	0,14 ± 0,01
16	10	230	0	0,91 ± 0,04	1,15 ± 0,01	45,35	0,10 ± 0,01	0,17 ± 0,01
17	5	118	0	0,47 ± 0,04	1,09 ± 0,01	23,37	0,06 ± 0,00	0,10 ± 0,01
20	8	259	0	1,02 ± 0,04	1,15 ± 0,01	50,69	0,11 ± 0,01	0,18 ± 0,01
Total GI	80	465	2	1,84 ± 0,02	1,10 ± 0,00	92,08	0,09 ± 0,00	0,17 ± 0,00
18	11	346	2	1,37 ± 0,04	1,27 ± 0,01	68,51	0,17 ± 0,01	0,28 ± 0,01
19	13	395	0	1,56 ± 0,04	1,28 ± 0,01	78,22	0,19 ± 0,01	0,31 ± 0,01
Total GII	23	457	2	1,81 ± 0,03	1,27 ± 0,01	90,50	0,19 ± 0,01	0,32 ± 0,01
1	13	371	2	1,47 ± 0,04	1,29 ± 0,01	73,27	0,19 ± 0,01	0,30 ± 0,01
2	9	283	0	1,12 ± 0,04	1,22 ± 0,01	56,04	0,15 ± 0,01	0,23 ± 0,01
3	10	265	0	1,05 ± 0,04	1,19 ± 0,01	52,48	0,13 ± 0,01	0,21 ± 0,01
5	8	261	0	1,03 ± 0,04	1,23 ± 0,01	51,49	0,15 ± 0,01	0,23 ± 0,01
6	10	355	0	1,40 ± 0,04	1,30 ± 0,01	70,10	0,19 ± 0,01	0,31 ± 0,01
7	6	295	0	1,16 ± 0,04	1,26 ± 0,01	57,23	0,16 ± 0,01	0,26 ± 0,01
8	15	280	0	1,09 ± 0,04	1,18 ± 0,01	53,86	0,12 ± 0,01	0,20 ± 0,01
9	10	308	0	1,21 ± 0,04	1,28 ± 0,01	59,80	0,17 ± 0,01	0,27 ± 0,01
Total GIII	62	472	16	1,87±0,02	1,25±0,01	93,47	0,18±0,00	0,31±0,01

El análisis entre las cuencas hidrográficas mostró que los valores más altos de variabilidad genética se encontraron en las poblaciones de las cuencas del río Corriente ($He=0,19 \pm 0,01$; $\%P= 73,27\%$; $Sh=0,30 \pm 0,01$), ríos y arroyos de Salta y Formosa ($He= 0,19 \pm 0,01$; $\%P= 81,39\%$; $Sh=0,32 \pm 0,01$) y de las Salinas Grandes ($He= 0,19 \pm 0,01$; $\%P= 90,50\%$; $Sh=0,32 \pm 0,01$). Mientras que las poblaciones de la cuenca del río Juramento-Salado presentaron los valores más bajos ($He= 0,05 \pm 0,00$; $\%P= 40,99\%$; $Sh=0,09 \pm 0,01$). Las poblaciones de las cuencas de los ríos Corriente y de las Salinas Grandes presentaron dos bandas exclusivas cada una. Considerando los sistemas de cuencas, los valores más altos de variabilidad genética ($He= 0,18 \pm 0,00$, $\%P= 85,15\%$, $Sh= 0,31 \pm 0,01$) se obtuvieron en las poblaciones del sistema del Paraguay. Los valores más bajos se obtuvieron en las poblaciones del sistema de Mar Chiquita ($He= 0,10 \pm 0,00$; $\%P= 72,48\%$; $Sh= 0,18 \pm 0,01$). Las poblaciones de los sistemas Paraná (NBE= 2) y Serrano (NBE= 6) presentaron bandas exclusivas. En las ecorregiones, los valores de variabilidad genética de las poblaciones son similares, aunque en las del Chaco Húmedo se detectaron 2 bandas exclusivas, mientras que en las poblaciones del Chaco Seco se detectaron 20.

Tabla 4. Resumen de la variabilidad genética de las cuencas hidrográficas, sistemas de cuencas y ecorregiones del área de *A. quebracho-blanco* basada en 505 loci de AFLP.
N= Tamaño de la muestra, **NTB**= Número total de bandas, **NBE**= Número de bandas exclusivas, **Na**= Número de alelos, **Ne**=número efectivo de alelos, **%P**= Porcentaje de loci polimórficos, **He**= Heterocigosis esperada, **Sh**= Índice de Shannon. \pm = Error estándar.

Cuenca Hidrográfica	N	NTB	NBE	Na	Ne	%P	He	Sh
Corriente	13	371	2	1,46 ± 0,04	1,28 ± 0,01	73,27	0,19 ± 0,01	0,30 ± 0,01
Santa Lucía	9	283	0	1,12 ± 0,04	1,22 ± 0,01	56,04	0,15 ± 0,01	0,23 ± 0,01
Paraná Medio	10	265	0	1,05 ± 0,04	1,19 ± 0,01	52,48	0,13 ± 0,01	0,21 ± 0,01
Zonas sin ríos o arroyos importantes	23	324	0	1,28 ± 0,04	1,09 ± 0,00	64,16	0,08 ± 0,00	0,14 ± 0,01
Salado o Pasaje	17	207	0	0,82 ± 0,04	1,06 ± 0,00	40,99	0,05 ± 0,00	0,09 ± 0,01
Sistema Paraná	72	485	2	1,92 ± 0,02	1,13 ± 0,00	96,04	0,11 ± 0,00	0,21 ± 0,00
Zonas de ríos y arroyos de Salta y Formosa	24	411	0	1,63 ± 0,03	1,28 ± 0,01	81,39	0,19 ± 0,01	0,32 ± 0,01
Bermejo Medio y Bajo	25	345	0	1,37 ± 0,04	1,24 ± 0,01	68,32	0,16 ± 0,01	0,27 ± 0,01
Sistema Paraguay	49	430	0	1,70 ± 0,03	1,25 ± 0,01	85,15	0,18 ± 0,00	0,31 ± 0,01
Salí-Dulce	25	366	0	1,45 ± 0,04	1,13 ± 0,01	72,48	0,10 ± 0,00	0,18 ± 0,01
Sistema Mar Chiquita	25	366	0	1,45 ± 0,04	1,13 ± 0,01	72,48	0,10 ± 0,00	0,18 ± 0,01
Falda Oriental de Ambato	23	371	0	1,47 ± 0,04	1,13 ± 0,00	73,47	0,10 ± 0,00	0,19 ± 0,01
Salinas Grandes	24	457	2	1,18 ± 0,03	1,27 ± 0,01	90,50	0,19 ± 0,01	0,32 ± 0,01
Sistema Serrano	47	473	6	1,87 ± 0,02	1,20 ± 0,01	93,66	0,15 ± 0,00	0,27 ± 0,01
Ecorregiones								
Chaco Húmedo	45	474	2	1,90 ± 0,02	1,19 ± 0,01	93,86	0,15 ± 0,00	0,27 ± 0,01
Chaco Seco	138	502	20	1,99 ± 0,01	1,17 ± 0,00	99,41	0,14 ± 0,00	0,26 ± 0,00
Sabana inundable del Paraná	10	330	0	1,30 ± 0,04	1,19 ± 0,01	65,15	0,13 ± 0,01	0,23 ± 0,01

Estructura genética

Análisis Bayesiano: La agrupación bayesiana arrojada por GENELAND fue de 3 grupos ($k= 3$; Fig. 10 y 11; Anexo 9). Todas las poblaciones analizadas presentaron una alta probabilidad de pertenencia a un grupo en particular (Fig. 10; Anexo 10).

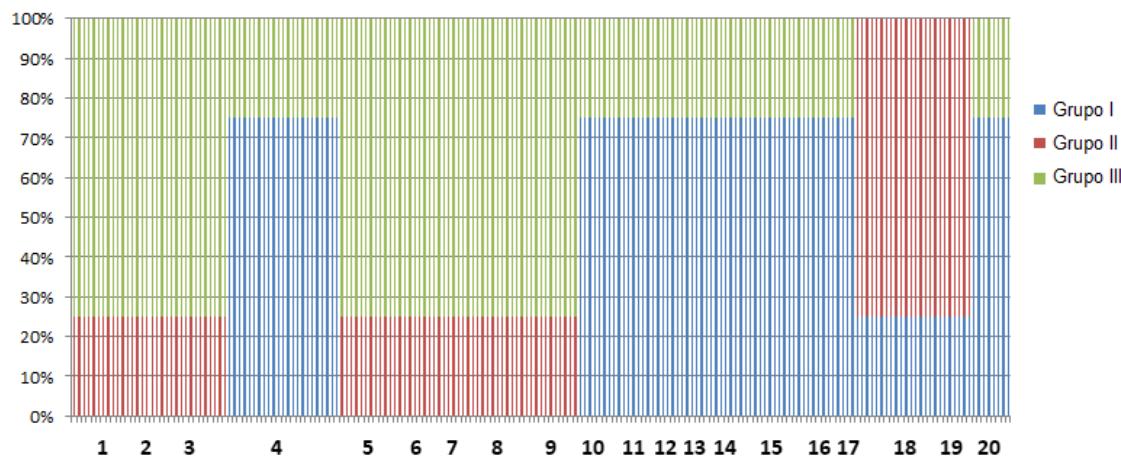


Figura 10. Agrupaciones bayesianas resultantes de Geneland. Los individuos de cada una de las 20 poblaciones (eje X) de *A. quebracho-blanco* estudiadas está representado por una barra vertical particionada en segmentos de colores que representan la fracción estimada de pertenencia (eje Y) a cada uno de los tres grupos genéticamente diferenciados.

El grupo genético GI incluyó a las poblaciones IDs 4 (Chaco Húmedo), 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 y 20 (Chaco Seco). El grupo GII estaba formado por las poblaciones IDs 18 y 19 (Chaco Seco) y el grupo GIII por las poblaciones IDs 1, 2, 5 (Chaco Húmedo), 3 (Sabana Inundable del Paraná) así como las poblaciones IDs 6, 7, 8 y 9 (Chaco Seco).

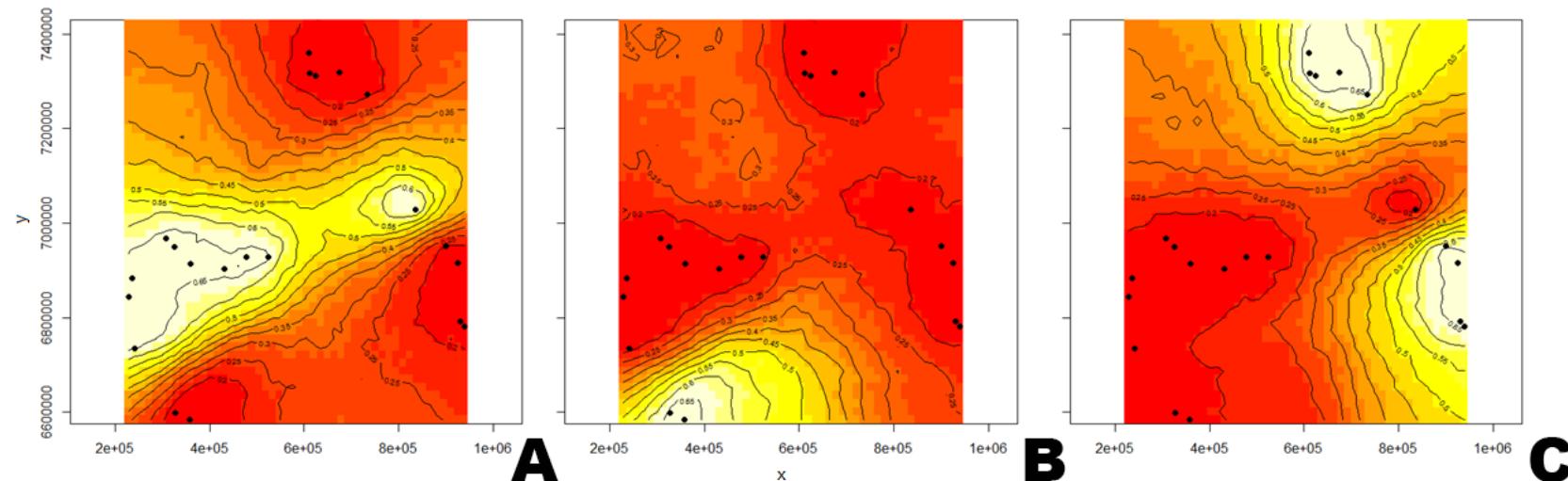


Figura 11. Distribución espacial en el área de estudio de los grupos genéticos identificados en *A. quebracho-blanco* por inferencia bayesiana empleando GENELAND ($K=3$). Los puntos negros representan las poblaciones, las líneas indican la posición espacial de las discontinuidades y los colores más claros sugieren la mayor probabilidad de pertenencia de las poblaciones. Los grupos identificados se representan en cada uno de los mapas. Las poblaciones que se encuentran dentro de cada área blanca (de izquierda a derecha) del: A) Grupo I: ID- 4, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 y 20. B) Grupo II: ID- 19 y 18. C) Grupo III: ID- 1, 2, 3, 5, 6, 8, 9 y 7.

Análisis de la Varianza Molecular (AMOVA): Los resultados del AMOVA muestran que la mayor variación se encuentra dentro de las poblaciones así como dentro de cada grupo de poblaciones analizado (Tabla 5). Asimismo, los valores del coeficiente Rho_{st} obtenidos fueron significativos e indican una estructuración genética moderada en las poblaciones ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,20$), cuencas hidrográficas ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,15$) y grupos bayesianos ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,13$). Y una estructura genética baja en los sistemas de cuencas ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,07$) y ecorregiones ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,03$). En el caso de las poblaciones, los valores más altos se obtuvieron entre la población ID 4 y las poblaciones IDs 6, 7 y 9; así como entre la población ID 5 con las poblaciones IDs 11 y 12 ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,23$), mientras que el más bajo fue entre las poblaciones IDs 4 y 11 ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,01$). Entre las cuencas, el valor de Rho_{st} más alto se obtuvo entre las cuencas de los ríos Santa Lucía y Salado-Pasaje ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,27$); mientras que el valor más bajo se obtuvo entre las cuencas de los ríos Paraná y Bermejo ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,02$; Anexos 11-15).

Tabla 5. Resultados del AMOVA. **df**= Grados de libertad, **SS** = Suma de cuadrados, **MS**= Media cuadrática, **CV**= Componente de la varianza, **%**= Porcentaje del total de la varianza, **Rho_{st}** = Valor de Rho para cada agrupación analizada. *p < 0,05.

Agrupaciones		df	SSD	MS	CV	%	
Poblaciones	Dentro	173	17.519,47	101,27	101,27	80	Rho _{st} = 0,20* p= 0,001
	Entre	19	6.398,82	336,78	24,64	20	
Grupos bayesianos	Dentro	190	22.030,93	115,95	115,95	89	Rho _{st} = 0,11* p= 0,001
	Entre	2	1.924,63	962,32	14,61	11	
Cuencas	Dentro	183	19.562,87	106,90	106,90	85	Rho _{st} = 0,15* p= 0,001
	Entre	9	4.139,12	459,90	18,49	15	
Sistema de cuencas	Dentro	189	22.168,77	117,29	117,29	93	Rho _{st} = 0,07* p= 0,001
	Entre	3	1.594,67	531,557	8,94	07	
Ecorregiones	Dentro	189	22.120,90	117,04	117,04	97	Rho _{st} = 0,03* p= 0,001
	Entre	3	1.414,81	471,60	7,48	03	

Análisis de coordenadas principales (PCoA): La distancia genética de Nei entre el total de las poblaciones varió entre 0,01 y 0,06 (Anexo 16). Por otro lado, el PCoA basado en la distancia genética entre las poblaciones analizadas, reveló que las tres primeras coordenadas representan sólo el 40,07% de la variación total. Las coordenadas 1 (18,99%) y 2 (11,40%) permitieron diferenciar tres conjuntos de poblaciones (Fig. 12). La coordenada 1 separa a las poblaciones de los grupos I y II que están ubicadas a la izquierda del gráfico, de las poblaciones del grupo III que se encuentran dispersas hacia la derecha del gráfico. A su vez, la coordenada 2 separa a las poblaciones del grupo I, situadas en el cuadrante inferior izquierdo del gráfico, de las poblaciones del grupo II, ubicadas en el cuadrante superior izquierdo.

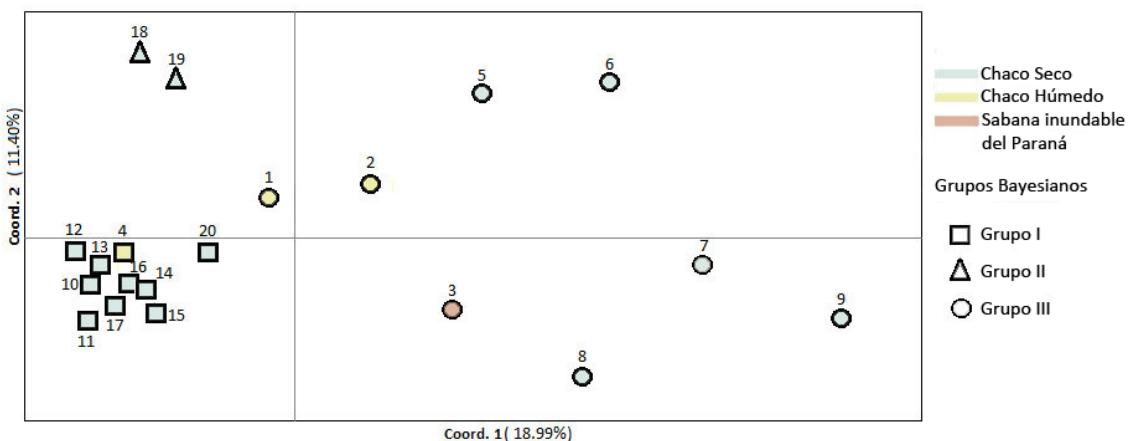


Figura 12. Gráfico bidimensional resultante del análisis de Coordenadas Principales (PCoA) basado en las distancias genéticas de Nei entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* analizadas. Las poblaciones analizadas se representan en símbolos (círculo, cuadrado o triángulo) según la agrupación bayesiana a la cual pertenecen. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos.

Análisis de correlación entre las distancias genéticas y geográficas

En el gráfico resultante del análisis de interpolación horizontal (Fig. 13) se identifican áreas particulares de divergencia, indicadas por los picos más altos. Hacia el O del área de estudiada, las principales áreas de divergencia se identificaron entre las poblaciones IDs 7, 8 y 9 / 14 y 15 / 16, 17 y 20 / 18 y 19 (Fig. 13-A); mientras que hacia NE y E, las áreas de divergencia se encontraron entre las poblaciones IDs 1 / 2 y 3 / 4 / 5, 6, 7, 8 y 9 (Fig. 13-B).

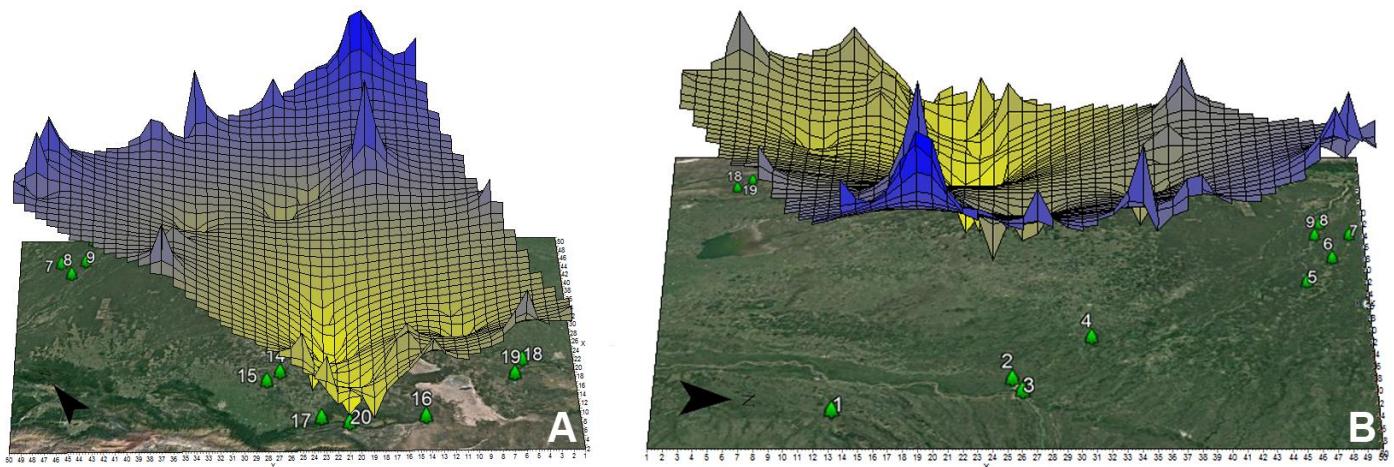


Figura 13. Representación gráfica de la distancia genética entre las poblaciones de A. quebracho-blanco obtenido a partir del análisis de interpolación horizontal. Los picos de mayor altura indican distancias genéticas mayores entre dos puntos de muestreo, mientras que los valles indican una distancia genética menor. A) Poblaciones del Chaco Seco. B) Poblaciones del NE del Chaco Seco y del Chaco Húmedo. Las poblaciones analizadas se representan en símbolos de árboles. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos.

El test de Mantel reveló una relación positiva y significativa entre la distancia geográfica y la distancia genética entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* estudiadas ($r= 0,13$; $p= 0,00$; Fig. 14, Anexo 17).

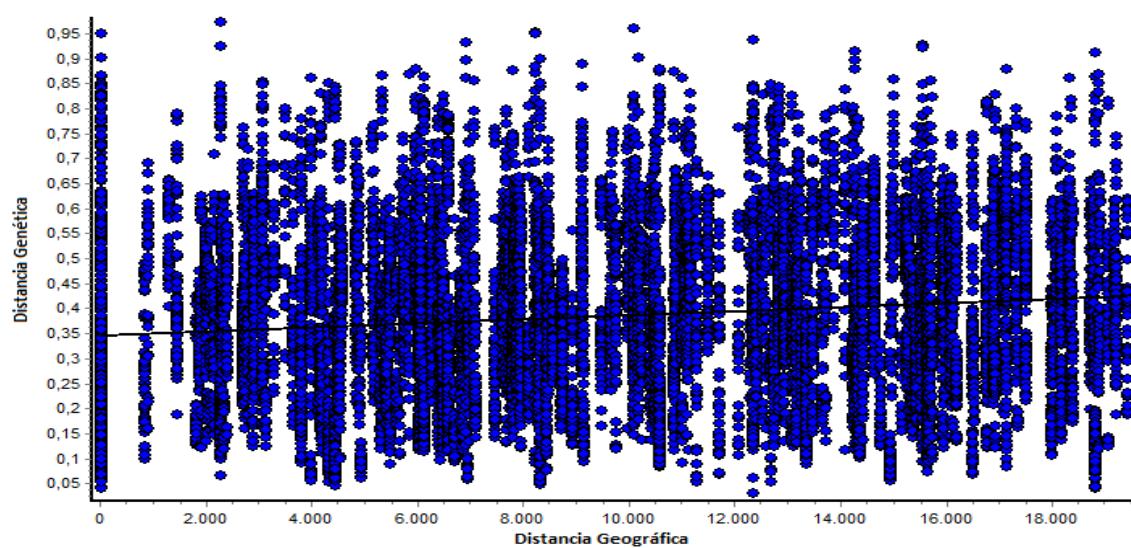


Figura 14. Relación entre la distancia genética y la distancia geográfica entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* resultante del test de Mantel.

4.2- Objetivo 2: Análisis de la asociación entre los patrones de variabilidad y diferenciación genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* con las variables bioclimáticas y las características del paisaje mediante el modelado de la distribución de la especie y la combinación de información territorial y genética.

Modelado de nicho ecológico

Las métricas de validación obtenidas para el modelo de nicho ecológico de *A. quebracho-blanco* basado en datos climáticos ($AUC= 0,86$ y $ROC= 1,76$) indicaron que los resultados predichos del modelo de máxima entropía fueron muy buenos. Según dicho modelo, el área de aptitud predicha de *A. quebracho-blanco* es de $1.798.075 \text{ km}^2$ e incluye territorios de Argentina (donde se observa la máxima extensión), Paraguay, Bolivia y Brasil. Las regiones de mayor aptitud incluyen toda la ecoregión del Chaco Seco y parte de las ecorregiones Pampa, Espinal y Chaco Húmedo. El óptimo climático (0,99), se localiza en la región del Chaco Seco y el oeste del Chaco Húmedo (Fig. 15). Las variables climáticas con mayor contribución al modelo de distribución de *A. quebracho-blanco* generado fueron BIO 3 (isotermalidad, $[\text{BIO2}/\text{BIO7}] \times 100$), BIO 18 (precipitación del trimestre más cálido), y BIO 19 (precipitación del trimestre más frío) que aportaron el 80,44 % de la variabilidad total (Anexo 5).

El ACP basado en las variables bioclimáticas seleccionadas, reveló que las tres primeras coordenadas representan el 91% de la variación total. Los valores de cada variable para cada población y la contribución de cada variable para cada componente se detallan en los Anexos 18 y 19, respectivamente. La mayor parte de la variabilidad (47,4%) fue explicada por el primer eje de ordenación. Este eje está correlacionado positivamente con las precipitaciones del mes más seco (BIO 14), del trimestre más cálido (BIO 18) y del trimestre más frío (BIO 19) y, negativamente, con el promedio del rango diurno de temperaturas (BIO 2). Los valores más bajos del primer eje corresponden a las poblaciones de los grupos bayesianos I y II (Chaco Seco), así como a

las poblaciones del grupo bayesiano III del Chaco Seco. Mientras que las poblaciones del grupo bayesiano III que crecen en el Chaco Húmedo se encuentran en el extremo derecho del eje de ordenación. El segundo componente, que representa el 31,5% restante de la varianza, está correlacionado positivamente con la isotermalidad (BIO 3) y la temperatura máxima del mes más cálido (BIO 5) y media del trimestre más húmedo (BIO 8). Este eje separó a las poblaciones del Chaco Seco del grupo bayesiano III ubicadas en el cuadrante superior izquierdo de los grupos bayesianos I y II ubicadas en el cuadrante inferior izquierdo del gráfico (Fig. 16).

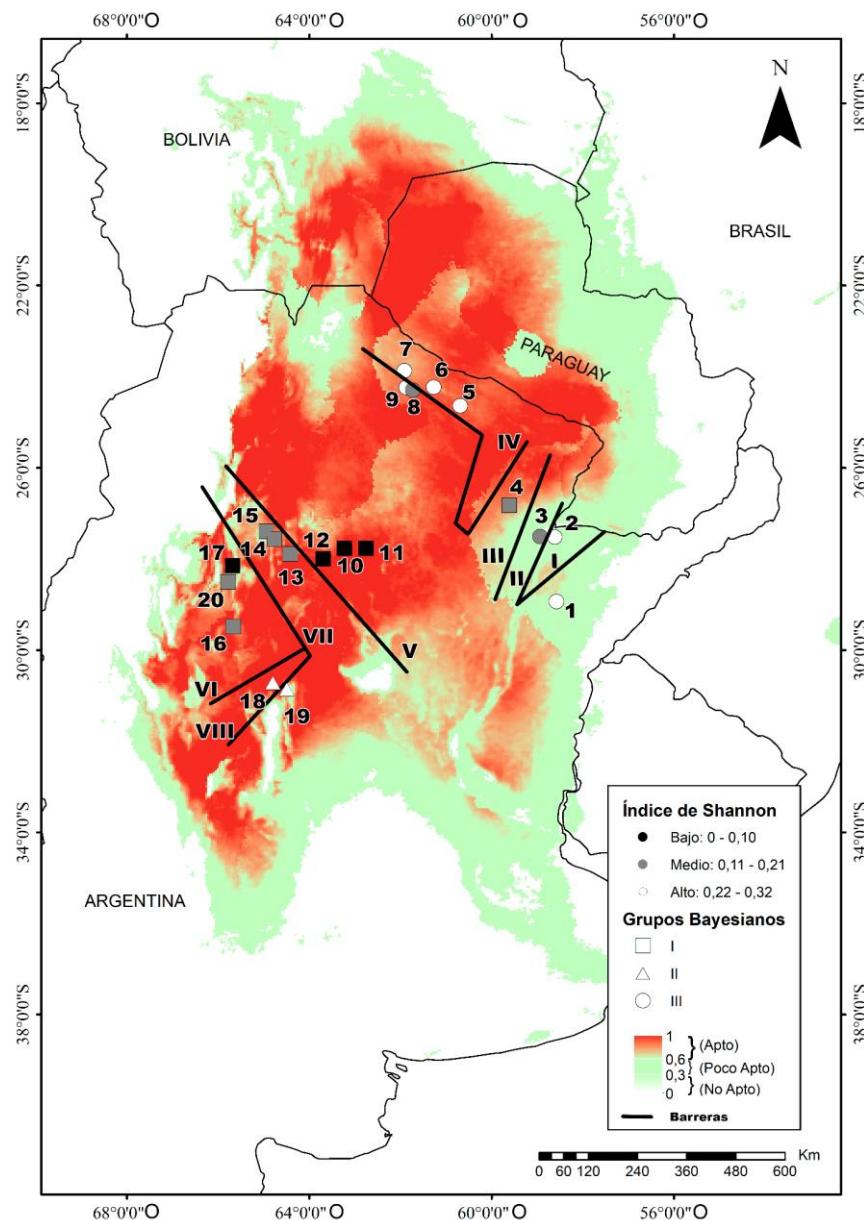


Figura 15. Distribución potencial de *A. quebracho-blanco* resultante del análisis de modelado de nicho ecológico obtenido con MaxEnt con respecto a la variabilidad y estructura genética así como las barreras al flujo génico entre las poblaciones identificadas por Barrier. Las poblaciones analizadas se representan en símbolos de mayor tamaño (círculo, cuadrado o triángulo) según la agrupación bayesiana a la cual pertenecen. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos. Las barreras al flujo génico se representan como líneas continuas, gruesas, negras, y están numeradas con números romanos.

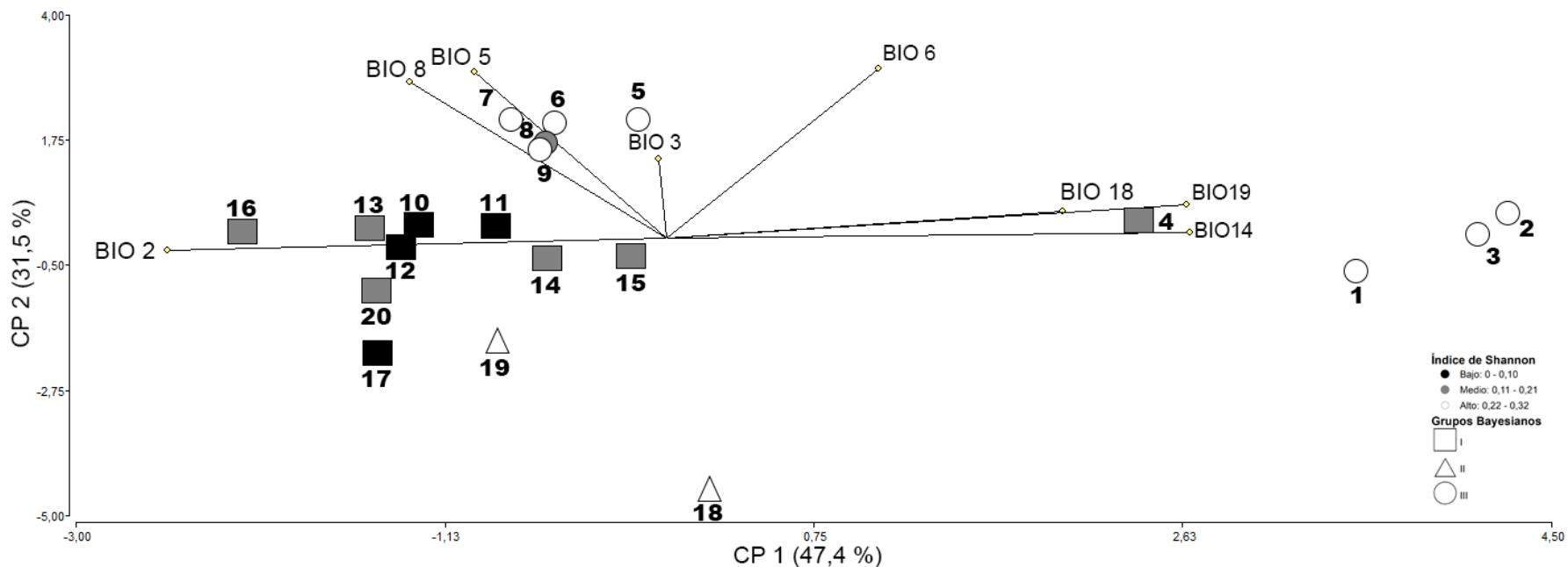


Figura 16. Gráfico bidimensional resultante del Análisis de Componentes Principales basado en las variables bioclimáticas seleccionadas para el modelado de nicho ecológico de *A. quebracho-blanco*. **CP**= Componente Principal, **BIO 2**= Promedio del rango diurno de temperaturas, **BIO 3**= Isotermalidad, **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido, **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío, **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo, **BIO 14**= Precipitación del mes más seco, **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido y **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío. Las poblaciones analizadas se representan en símbolos de mayor tamaño (círculo, cuadrado o triángulo) según la agrupación bayesiana a la cual pertenecen. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos.

Análisis de detección de bordes

El análisis de predicción de barreras al flujo génico utilizando el algoritmo de Monmonier identificó ocho barreras putativas entre las poblaciones estudiadas (Fig. 15 y 17). En el Chaco Húmedo se identificaron cuatro barreras. La primera de ellas (I), coincide con el río Santa Lucía y separa a las poblaciones ID 1 e ID 2 del Chaco Húmedo en la provincia de Corrientes. La segunda barrera (II) se corresponde con el río Paraná y, junto a la tercera barrera (III) separa a la población ID 3 de la Sabana inundable del Paraná. A su vez, la cuarta barrera (IV) separa a las poblaciones del Parque Nacional Formosa (ID 8 e ID 9) de las restantes poblaciones de la provincia de Formosa (IDs 5, 6 y 7) coincidiendo con el río Bermejo. La tercera y cuarta barrera aíslan a la población ID 4 del resto de las poblaciones del NE Argentino.

En el Chaco Seco también se identificaron cuatro barreras. Una de ellas coincide con el río Dulce (V) y separa a las poblaciones (IDs 10, 11 y 12) de las restantes poblaciones del centro-oeste de Argentina. La sexta barrera (VI) coincide con la Sierra de Ancasti y separa a las poblaciones IDs 13, 14 y 15 de las poblaciones IDs 16, 17 y 20. La séptima barrera (VII) coincide con la presencia de las Salinas Grandes separando a las poblaciones ID 16, 17 y 20 de las poblaciones IDs 18 y 19. La última barrera (VIII) coincide con las Sierras Chicas en la provincia de Córdoba las que separan a las poblaciones IDs 18 y 19 (Fig. 17 A y B).

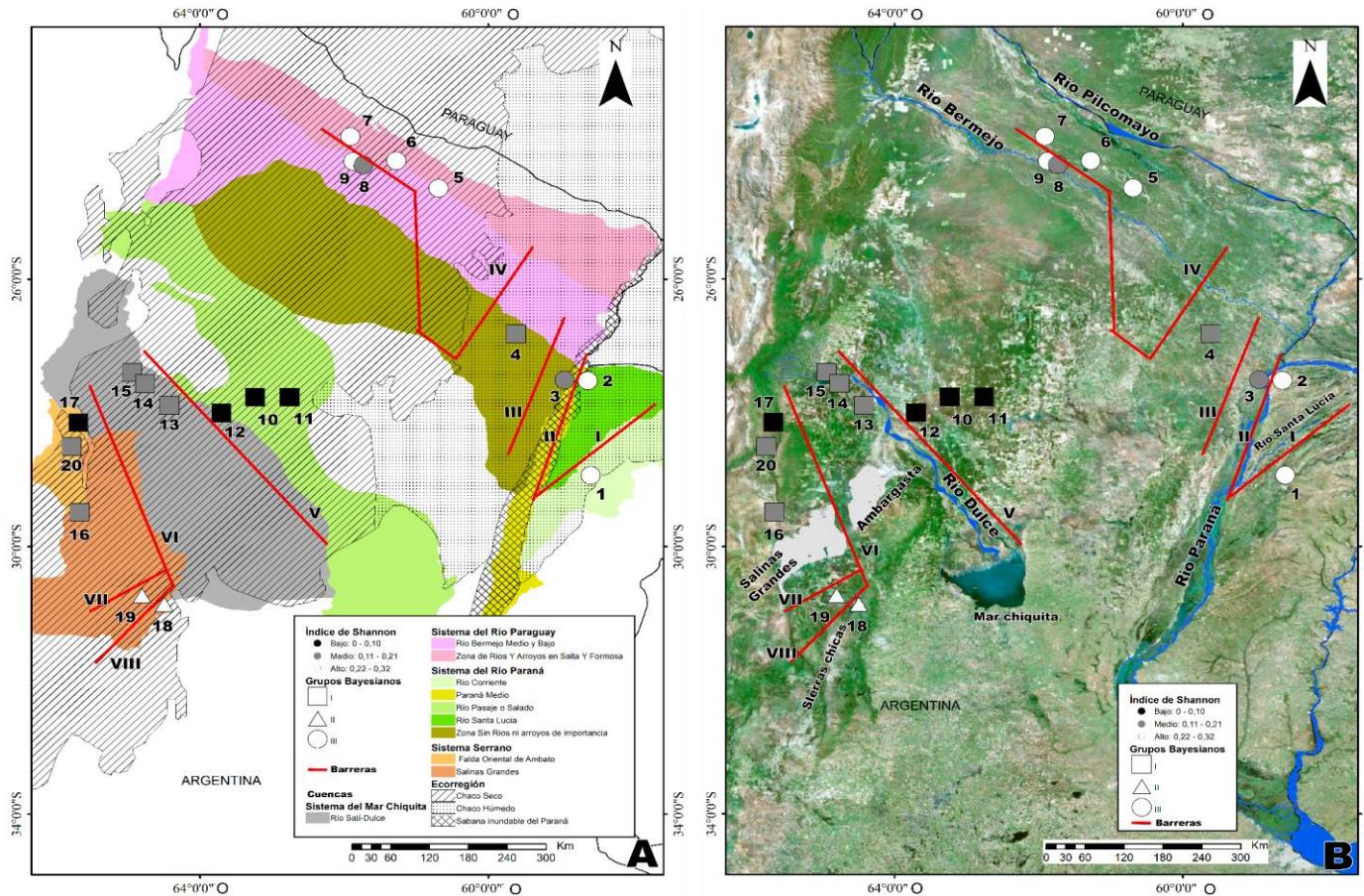


Figura 17. Ubicación las barreras al flujo génico entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* identificadas por Barrier y la variabilidad y estructura genética en relación a: A) Las cuencas hidrográficas y las ecorregiones. B) Las características geomorfológicas del área estudiada. Las poblaciones analizadas se representan en símbolos de mayor tamaño (círculo, cuadrado o triángulo) según la agrupación bayesiana a la cual pertenecen. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos. Las barreras al flujo génico se representan como líneas continuas, gruesas, rojas, y están numeradas con números romanos.

4.3- Objetivo 3: Evaluación del impacto de la fragmentación del hábitat en la sustentabilidad genética de los bosques actuales y futuros mediante el análisis de la diversidad y estructura genética de las progenies de familias de polinización abierta de *A. quebracho-blanco* en bosques con bajo nivel de intervención y en poblaciones fragmentadas empleando marcadores moleculares.

Área reemplazada

El área de distribución de *A. quebracho-blanco* que está siendo reemplazada por los diferentes usos del suelo en el Gran Chaco Americano es del 29,47 % (1.156.469,17 km²), mientras que en el Gran Chaco Argentino es del 15,55 % (aproximadamente 167.752,775 km²). El mayor uso de suelo corresponde a la categoría de “cultivos”, concentrándose en el Chaco Seco. La representación de las áreas protegidas para el Gran Chaco Argentino es baja. Por otra parte, las áreas propuestas como corredores ecológicos presentan poco cambio en el uso de suelo. El grupo I (poblaciones con menores valores de diversidad genética) se encuentran en las zonas con mayor cambio de uso de suelo. El grupo genético II se encuentra en zonas con menor cambio de uso de suelo. Mientras que el grupo genético III, se encuentran en áreas protegidas o próximas a corredores ecológicos, donde la intensidad de cambio de uso del suelo es menor (Fig. 18).

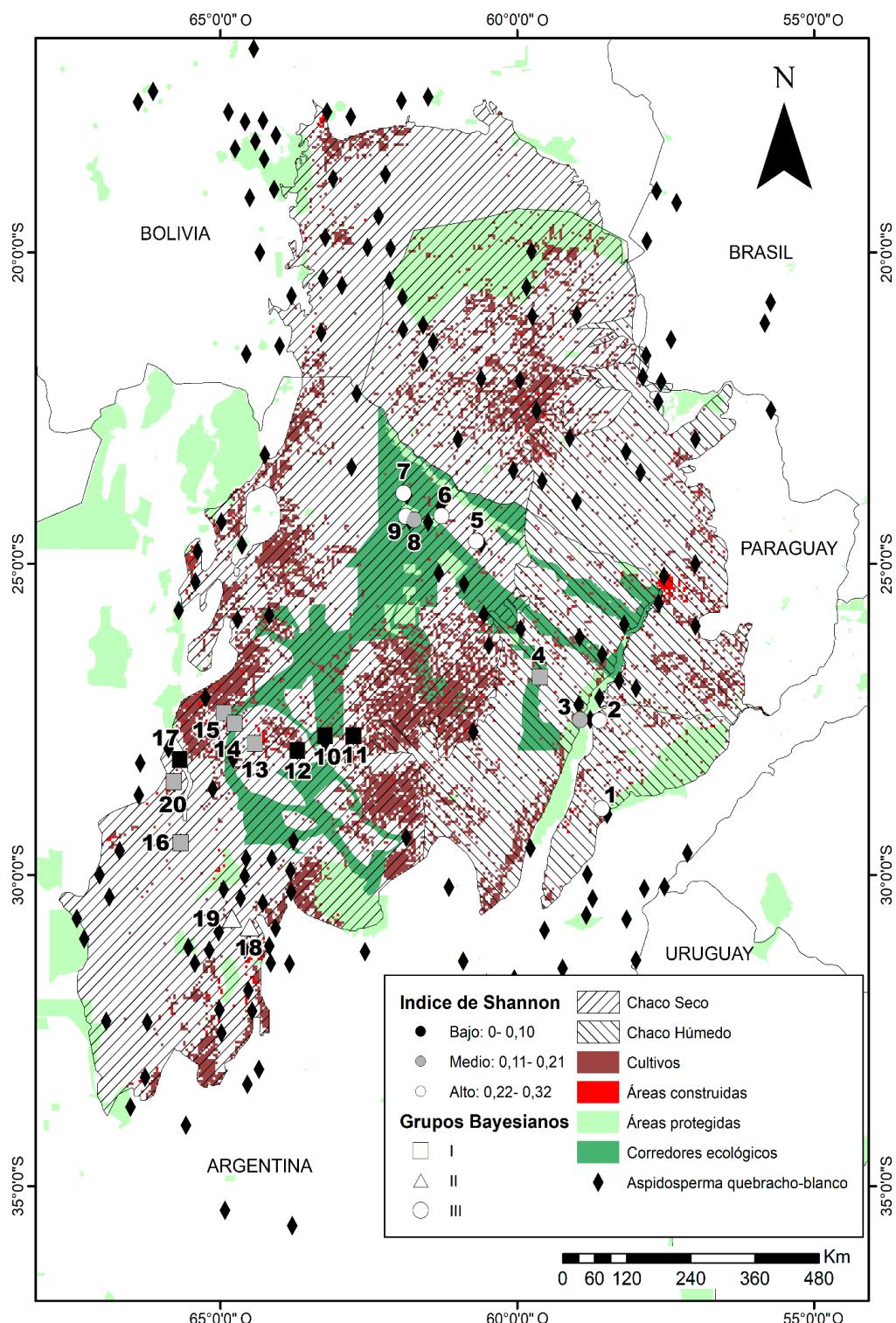


Figura 18. Distribución de la diversidad y estructura genética de *A. quebracho-blanco* en relación a los diferentes usos del suelo en el Gran Chaco Americano, ecorregiones, corredores ecológicos y áreas protegidas. Las poblaciones analizadas se representan en símbolos de mayor tamaño (círculo, cuadrado o triángulo) según la agrupación bayesiana a la cual pertenecen. Los números de identificación de las poblaciones se detallan en números arábigos.

Evaluación del efecto de la fragmentación del hábitat sobre la variabilidad y estructura genética en *A. quebracho-blanco*

El análisis de los perfiles de AFLP de 49 individuos maduros provenientes de poblaciones de *A. quebracho-blanco* permitió detectar un total de 404 bandas. La población ID 6 mostró los valores más altos de variabilidad genética mientras que los menores valores corresponden a la población ID 8. La población ID 9 fue la única que no presentó bandas exclusivas (Tabla 6). Asimismo, el análisis de los perfiles de AFLP en 24 semillas provenientes de 8 árboles de 2 poblaciones de *A. quebracho-blanco* en el Chaco Semiárido, permitió detectar un total de 258 bandas. La progenie de la población ID 5 mostró los valores más altos de variabilidad genética ($H_e = 0,20 \pm 0,01$; $S_h = 0,33 \pm 0,01$; $P = 94,57\%$, Tabla 6).

Tabla 6. Resumen de la variabilidad genética para las cohortes pre-fragmentación

(individuos maduros) y post-fragmentación (progenie) de las poblaciones de A.

quebracho-blanco analizadas empleando AFLP. **ID**= código de la población, **N**= Tamañode la muestra, **NBE**= Número de bandas exclusivas, **He**= Heterocigosis esperada, **Sh**=Índice de Shannon, **%P**= Porcentaje de loci polimórfico, \pm = Error estándar.

Pre-fragmentación						Post-fragmentación					
ID	N	NBE	He	Sh	%P	N	NBE	He	Sh	%P	
5	8	1	0,15±0,01	0,23±0,01	50,25	19	105	0,20±0,01	0,33±0,01	94,57	
6	10	26	0,19±0,01	0,30±0,01	69,31	6	8	0,15±0,01	0,24±0,01	55,81	
7	6	16	0,15±0,01	0,24±0,01	55,45						
8	15	6	0,11±0,01	0,19±0,01	55,94						
9	10	0	0,14±0,01	0,23±0,01	52,97						
Pool	18		0,15±0,01	0,24±0,00	56,78	24		0,21±0,14	0,32±0,01	97,67	

No se detectaron diferencias significativas entre los valores de variabilidad genética de las cohortes pre y post-fragmentación de las poblaciones IDs 5 y 6 (Anexo 8). El AMOVA mostró un aumento del porcentaje de la variación contenida dentro de las poblaciones de 82 % a 94 %. Mientras que el índice Rho_{st} disminuyó de 0,18 a 0,06 en las cohortes pre y post-fragmentación, respectivamente (Tabla 8). Ambos valores de Rho_{st} son significativos.

Tabla 7. Resumen del AMOVA para las cohortes pre-fragmentación (adultos) y post-fragmentación (progenie) de *A. quebracho-blanco* analizadas. **df**= Grados de libertad, **SSD**= Suma de cuadrados, **MS**= Media cuadrática, **CV**= Componente de la varianza, **%**= Porcentaje del total de la varianza, **Rho_{st}** = Valor de Rho para cada cohorte analizada.

*p < 0.05.

Cohorte		df	SSD	MS	CV	%	
Adultos	Dentro	16	1.928,70	120,54	120,54	82	$\text{Rho}_{\text{st}}= 0,18$ $p= 0,001^*$
	Entre	1	355,06	355,06	26,38	18	
Progenie	Dentro	23	1.786,03	77,65	77,65	94	$\text{Rho}_{\text{st}}= 0,06$ $p= 0,001^*$
	Entre	1	122,12	122,12	4,87	06	

El análisis de la asociación espacial de la variabilidad genética de la cohorte adulta de cada población estudiada con respecto al ordenamiento territorial de bosques nativos (OTBN), el uso del suelo, las áreas protegidas y los corredores ecológicos mostró que las poblaciones que se encuentran en las zonas de categorías II (amarillas; ID 6 y 7) y III (verdes; ID 5 y 9), con un uso de suelo mayor, presentaron mayores valores en los índices de variabilidad genética en comparación a la población ID 8 del área de reserva (categoría I o roja; Fig. 19, Tabla 8). Su significación no fue evaluada. El análisis de correlación entre el tamaño de los fragmentos de bosque y los valores diversidad genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* que ocurren en dichos fragmentos no fue significativo (Anexo 20).

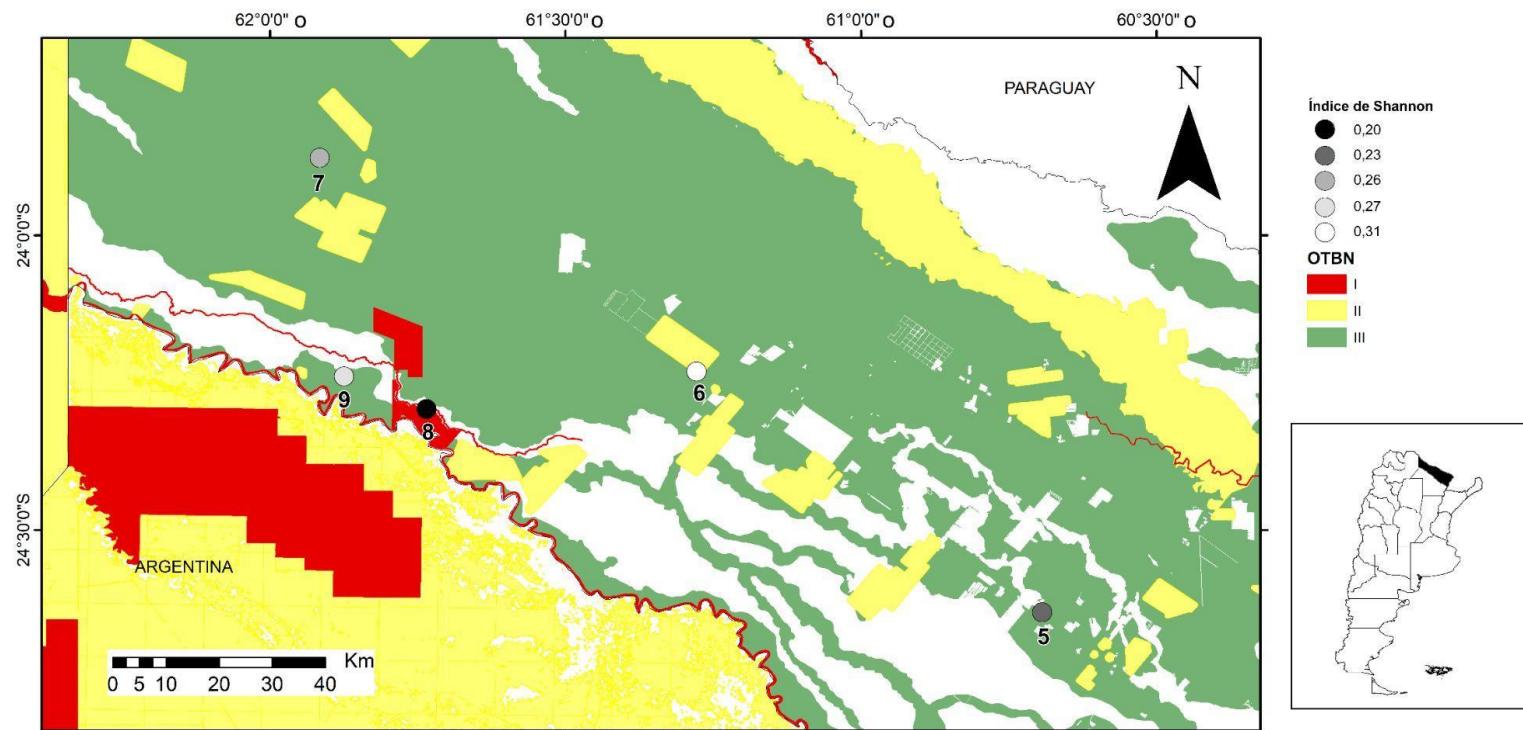


Figura 19. Distribución espacial de la variabilidad genética de la cohorte adulta de *A. quebracho-blancus* del Chaco semiárido en relación al ordenamiento territorial de bosques nativos. Cada población se representa con un círculo. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos por debajo de los círculos.

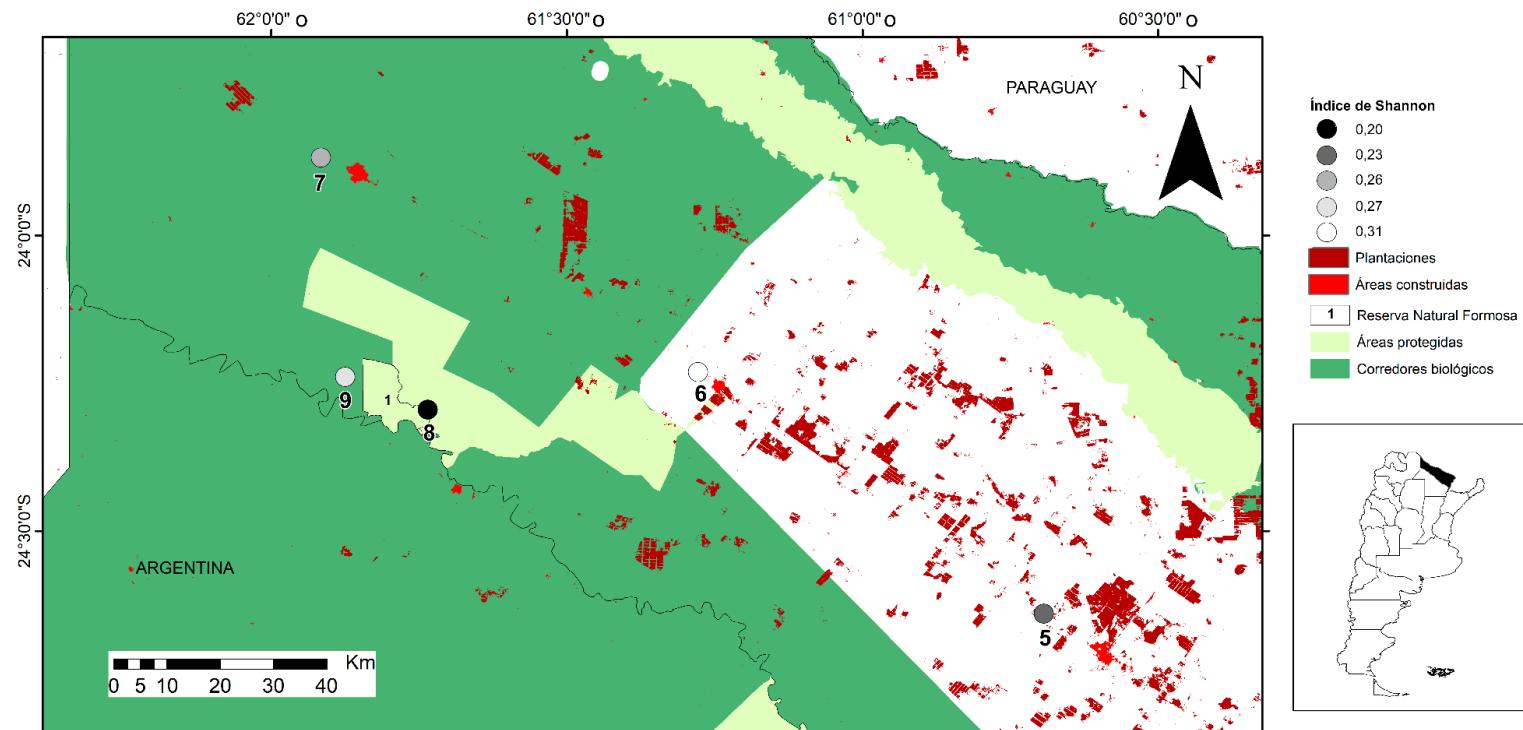


Figura 20. Distribución espacial de la variabilidad genética de la cohorte adulta de *A. quebracho-blancus* del Chaco semiárido en relación a las áreas protegidas, los corredores biológicos y los usos de suelo. Cada población se representa con un círculo. Los números de identificación de las poblaciones analizadas se detallan en números arábigos por debajo de los círculos.

Tabla 8. Información de las poblaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* analizadas para la comparación de la variabilidad y estructura genética entre cohortes. **ID=** código de la población, **OTBN=** Ordenamiento territorial de bosques nativos según la ley nacional Nº 26.331, **km=** kilómetro, **ha=** hectáreas.

ID	Localidad	OTBN/descripción del lugar	Área boscosa
5	Argentina, Formosa, Patiño, Estancia Maradona	<ul style="list-style-type: none"> ●Categoría: Verde. ●Zona muy degradada. ●A 108 km de la Reserva Natural Formosa. 	205 ha
6	Argentina, Formosa, Bermejo, Laguna Yema	<ul style="list-style-type: none"> ●Categoría: Amarillo. ●Presencia de desmontes, peladeras y caminos pero con continuidad. ●A 50 km de la Reserva Natural Formosa. ●A 6,58 km del corredor ecológico. 	1.398 ha
7	Argentina, Formosa, Matacos-Ingeniero Juárez	<ul style="list-style-type: none"> ●Categoría: Verde. ●Forma parte del Corredor Ecológico. ●Presencia de desmonte. ●A 5 km de Ingeniero Juárez y a 43 km de la Reserva Natural Formosa. 	147 ha
8	Argentina, Formosa, Bermejo, Parque Nacional Formosa	<ul style="list-style-type: none"> ●Categoría: Rojo. ●Área Protegida. 	9.005 ha
9	Argentina, Formosa, Bermejo, a Km del Área Protegida Nacional	<ul style="list-style-type: none"> ●Categoría: Verde ●Forma parte del corredor ecológico. 	+ 9.005 ha

Capítulo 5

Discusión



Los estudios genéticos en las especies de la flora del Gran Chaco Americano son todavía escasos. Hasta el momento, se conoce el número cromosómico del 18% de las especies chaqueñas, pero sólo el 28% corresponde a poblaciones que ocurren en el Gran Chaco. Mientras que los restantes números corresponden a poblaciones de especies chaqueñas pero provenientes de otras ecorregiones. La mayoría de las especies estudiadas pertenecen a las familias Poaceae, Asteraceae, Fabaceae y Solanaceae (Almirón et al., 2017). En relación a los estudios genético-poblacionales, se caracterizaron especies de Fabaceae de los géneros *Acacia* spp. (Casiva et al., 2002, 2004; Pometti et al., 2010; 2012, 2013, 2015) y *Prosopis* spp. (Saidman & Vilardi, 1987; Ferreyra et al., 2004, 2007, 2010; Bessega et al., 2005; Vega et al., 2020), así como especies de Rhamnaceae (Tomas et al., 2017) y Solanaceae (Chiarini et al., 2019).

Además, diversos autores llevaron a cabo estudios filogeográficos y evolutivos, la mayoría de ellos en especies herbáceas (Speranza et al., 2007; Turchetto et al., 2014; Scaldaferro et al., 2018; Camps et al., 2018; Moreno et al., 2018; Aguilar et al., 2020; Solís Neffa et al., 2022). En esta tesis, se caracteriza por primera vez la diversidad y la estructura genética de 20 poblaciones naturales representativas de la distribución de *A. quebracho-blanco* en la Argentina. En estudios previos, se analizaron la variabilidad y la estructura genética de poblaciones de *A. quebracho-blanco* de cinco áreas protegidas del Chaco Seco en Argentina (provincias de San Luis, Córdoba y Santiago del Estero, Torres Basso, 2014) así como de cinco poblaciones de Argentina (provincias de Córdoba y Formosa), Paraguay y Brasil (Botelho et al., 2021) empleando marcadores RAPDS e ISSR, respectivamente. Por lo tanto, los resultados aquí obtenidos no sólo contribuyen a un mejor conocimiento acerca de la variabilidad y estructura genética de

las poblaciones de *A. quebracho-blanco* sino también de las especies forestales chaqueñas.

Asimismo, los resultados aquí obtenidos han permitido comprender los principales factores y procesos que determinan los patrones actuales de variabilidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco*. Así como identificar importantes barreras al flujo génico, la mayoría de ellas asociadas a los principales ríos de la región. A partir de la detección de la existencia de diferencias significativas en la composición genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco*, se han identificado tres unidades de manejo (i.e. grupos de poblaciones que no son demográficamente independientes y requieren una gestión conjunta). El estudio combinando el uso de marcadores moleculares con el empleo de modelos espaciales, a fin de analizar la relación entre las características del paisaje y el ambiente y los patrones de estructuración genética de *A. quebracho-blanco*, llevados a cabo en esta tesis constituyen una de las primeras contribuciones para la interpretación de la relación existente entre los patrones geográficos de la diversidad genética de una especie de la flora con las características ambientales actuales del Gran Chaco Argentino.

Finalmente, la evaluación del impacto de la fragmentación del hábitat y del uso del suelo en la conectividad funcional de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* aportó información de base para evaluar el riesgo de erosión de la diversidad genética de esta especie y la sustentabilidad genética de los bosques del Chaco Semiárido. Sin embargo, el promedio de individuos muestreados en las poblaciones de *A. quebracho-blanco* fue de 9,65; variando entre 5 y 23 en árboles adultos, y de 6 y 19 para los análisis en semillas. Nybom (2004) considera, luego de un meta-análisis en 27 especies

distintas de plantas con AFLP, que el valor promedio de individuos para estudios de diversidad genética poblacional es de 14,5. A su vez, Bonin et al. (2007) recomiendan un muestreo de al menos 30 individuos por población. Por lo tanto, debido a que el tamaño de la muestra es un parámetro crucial que influye en gran medida en la precisión de las estimaciones de frecuencias alélicas, es necesario realizar muestreos más exhaustivos para reafirmar las conclusiones aquí obtenidas.

Diversidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* a escala regional

La variabilidad genética detectada en *A. quebracho-blanco* en este trabajo empleando AFLP ($H_e = 0,14$ [0,03-0,19]; $Sh = 0,26$ [0,05-0,31]) difiere de la detectada en la misma especie con marcadores RAPDs ($H_e = 0,26$ [0,15- 0,21]; $Sh = 1,38-1,95$; Torres Basso, 2014) o ISSR ($H_e = 0,23$ [0,18-0,28]; $Sh = 0,12$ [0,09-0,15]; Botelho et al., 2021). Así como en *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg con RAPDs ($H_e = 0,28$; $Sh = 0,39$; Torezan et al., 2005) y con AFLP ($H_e = 0,28$; $Sh = 0,50$ [0,46-0,55]; Damasceno et al., 2011). La discrepancia en los niveles de variabilidad genética detectada en estos trabajos resultaría de las diferencias en el número de individuos, poblaciones y loci analizados así como del grado de polimorfismo revelado por cada marcador empleado.

Los resultados del análisis de agrupación bayesiana y el agrupamiento de las poblaciones en el PCoA evidenciaron que la distribución de la variabilidad genética de *A. quebracho-blanco* a escala regional no es al azar, sino que está estructurada espacialmente. Diversos estudios han demostrado que las características del sistema reproductivo y el rango de distribución geográfica de las especies están estrechamente asociados con la cantidad de variación genética total y su partición entre y dentro de

las poblaciones (Hamrick & Godt, 1989, 1996; Ellstrand & Elam 1993; Blambert et al., 2016). Asimismo, se ha sugerido que las especies longevas, alógamas y de sucesión tardía, conservan la mayor parte de su variabilidad genética dentro de las poblaciones; mientras que las especies anuales, autógamas y/o de sucesión temprana distribuyen la mayor parte de la variabilidad genética entre las poblaciones (Bernhardt et al., 1984; Kenrick & Knox, 1985; Kenrick et al., 1986; Moran et al., 1989; Sedgley et al., 1992; Nybom & Bartish, 2000; Casiva et al., 2004). *Aspidosperma quebracho-blanco* es una especie longeva, predominantemente alógama (Lin & Bernardello, 1999), y posee una distribución geográfica amplia. Los niveles de variabilidad y estructura genética detectados en esta tesis están de acuerdo a lo esperado en especies de estas características. Por otra parte, la mayor diversidad genética dentro de las poblaciones, grupos genéticos, cuencas hidrográficas o ecorregiones, y la menor diferenciación entre ellos revelados en el AMOVA es consistente con los resultados obtenidos previamente en *A. quebracho-blanco* (Torres Basso, 2014; Botelho et al., 2021), en el género *Aspidosperma* (Torezan et al., 2005) así como en otras especies forestales perennes (Hamrick & Godt, 1989; Hamrick & Loveless, 1989; Hamrick et al., 1992; Austerlitz et al., 2000; Conson et al., 2013; Barrandeguy et al., 2014, de Abreu Moreira et al., 2015).

Los mecanismos de dispersión del polen y las semillas así como la densidad de las poblaciones y otros rasgos de la historia de la vida de las especies son también importantes factores que influyen en la diversidad y en la estructura genética de las poblaciones (Ghazoul, 2005; Thiel-Egenter et al., 2009, Lowe & Allendorf, 2010). En las especies polinizadas por animales, la presentación del polen y las diferencias de

comportamiento de los polinizadores, así como su capacidad de dispersión geográfica, determinan las distancias a las que se dispersa el polen (Barrett & Harder, 1996; Barrett, 2003). Los factores ecológicos así como la distribución espacial de las poblaciones, la densidad y la fenología de la floración pueden afectar el comportamiento de búsqueda de alimento de los polinizadores y, en consecuencia, a la distancia de dispersión del polen (Handel, 1983; Ghazoul, 2005). En las especies de floración masiva, con una alta sincronía de floración en las plantas vecinas, la distancia de dispersión del polen puede ser más corta debido a la alta proporción de polinización entre los vecinos, pero la asincronía de la floración de las plantas vecinas puede resultar en una mayor distancia de dispersión del polen (Augspurger, 1980; White & Boshier, 2000). Además, la distribución espacial de los individuos dentro de una población también tiene implicancias en la estructura genética. Cuando los individuos reproductivamente maduros de una especie están muy separados de sus congéneres, la dispersión del polen puede dar lugar a la autogamia o promover el flujo de polen a largas distancias (Baker, 1970; Janzen, 1970; Connell, 1971; Bawa & Ashton, 1991). En cambio, en las especies con altas densidades de población, con dispersión limitada o estructurada espacialmente pueden tener vecindades genéticas reducidas, lo que implica un aumento de los apareamientos consanguíneos (Hamrick & Loveless, 1986; Bawa & Ashton, 1991; Carrillo-Angeles et al., 2011).

En *A. quebracho-blanco*, aunque las flores son visitadas por numerosas especies de moscas, hormigas, avispas y escarabajos que recogen el néctar de los nectarios extraflorales, son polinizadas efectivamente por mariposas nocturnas (Noctuidae, Pyraloidea). Asimismo, como las flores no ofrecen recompensa floral (flores de

engaño), *A. quebracho-blanco* depende para la polinización de las flores de recompensa de otras especies de plantas simpátricas que comparten los mismos polinizadores (Lin & Bernardello, 1999). Las distancias de vuelo relativamente cortas de estas mariposas (vuelan de rama en rama de un mismo árbol y de árbol en árbol) podrían resultar en un aumento de las polinizaciones entre las flores de un mismo individuo (i.e. geitonogamia, lo que genéticamente es equivalente a la autogamia; de Jong et al., 1993; Snow et al., 1996; Richards, 1997; Ishii & Sakai, 2001a), mecanismo que incrementa la homocigosis, reduciendo la variabilidad genética. Sin embargo, el despliegue floral a lo largo del período de floración (primavera-verano), sumado al hecho que las flores de *A. quebracho-blanco* son protándricas (i.e., la liberación del polen ocurre antes de que el estigma llegue a ser receptivo, Lin & Bernardello, 1999) contribuirían a promover la polinización cruzada entre árboles conespecíficos próximos (xenogamia). Mecanismos similares para evitar la autofecundación fueron reportados para otras especies forestales de flores hermafroditas (Klinkhamer et al., 1989; Kevan et al., 1990; Klinkhamer & de Jong, 1990; Ohara & Higashi, 1994; Dreisig, 1995; Robertson & Macnair, 1995; Ohashi & Yahara, 1998; Thomson, 1988; Ishii & Sakai, 2001 b; Cánepa, 2015). Por lo tanto, los niveles relativamente bajos de He detectados en las poblaciones y grupos genéticos de *A. quebracho-blanco* serían el resultado de cruzamientos entre individuos cercanos, posiblemente emparentados.

En este sentido, en el Chaco Seco, donde esta especie es dominante y los bosques son más densos, las poblaciones presentaron menores niveles de He. Mientras que en el Chaco Húmedo, donde dominan los quebrachos colorados y los individuos de *A. quebracho-blanco* están más dispersos, las poblaciones presentaron

mayores valores de He. Además, como la floración de esta especie se inicia con el periodo de lluvias, si las precipitaciones son abundantes pueden afectar la actividad de los insectos polinizadores. En este sentido, aunque no fue evaluado en esta tesis, es posible que la variación interanual de las precipitaciones en el Gran Chaco debido a la variabilidad climática, pueda afectar la actividad de los insectos, influyendo tanto en la polinización como en la producción de frutos y semillas en diferentes años, como fuera reportado en otras especies forestales chaqueñas (Cánepa, 2015).

Por otra parte, aunque la dispersión de las semillas de *A. quebracho-blanco* es anemócora la supervivencia de las semillas de *A. quebracho-blanco* es baja. La maduración de los frutos ocurre casi un año después de la fertilización de los óvulos, por lo que el proceso transcurre en periodos de estrés hídrico y térmico que pueden afectar el llenado de semillas. Por lo tanto, las temperaturas muy altas y/o las precipitaciones abundantes durante la floración y la maduración de los frutos puede ocasionar un aumento del porcentaje de semillas vanas (Alzugaray et al., 2007). Los arbustos de otras especies que crecen cercanos a las semillas de *A. quebracho-blanco* mejoran sus probabilidades de germinación y el establecimiento inicial de las plántulas, ya que amortiguan los efectos adversos del estrés físico como la fuerte radiación directa y las altas temperaturas. Sin embargo, el establecimiento también depende de la distribución uniforme de las lluvias, para que la interacción de facilitación no se convierta en una de competencia con sus plantas nodrizas (Barchuk et al., 2005). Todas estas características reproductivas y demográficas de *A. quebracho-blanco*, así como las ambientales, limitarían el flujo de polen y semillas y, en consecuencia, el flujo génico entre poblaciones. En este sentido, los valores positivos y

significativos de Rho_{st} aquí obtenidos sugieren que en *A. quebracho-blanco*, al igual que en otras especies de árboles tropicales (Loveless, 1992), la diferenciación genética entre las poblaciones es de moderada a alta como resultado de restricciones al flujo génico.

El flujo génico es un importante componente de la estructura poblacional, ya que sus patrones y niveles determinan hasta qué grado cada población de una especie es una unidad evolutiva independiente (Wright, 1940; Slatkin, 1985, 1994). El ordenamiento de las poblaciones en el PCoA, el hallazgo de bandas exclusivas en las poblaciones así como los altos niveles de pertenencia que presentó la mayoría de los individuos analizados a cada uno de los 3 grupos bayesianos identificados con GENELAND sugieren la ocurrencia en *A. quebracho-blanco* de grupos de poblaciones genéticamente diferenciados entre los que el flujo génico es moderado ($\text{Rho}_{\text{st}}= 0,11$). Por otra parte, la correlación positiva y significativa entre las distancias geográficas y genéticas resultante del test de Mantel indica que en *A. quebracho-blanco* la variabilidad genética está distribuida espacialmente como resultado del flujo génico entre individuos cercanos espacialmente (aislamiento por distancia).

Asociación entre los patrones de variabilidad y diferenciación genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* con las características del paisaje y el ambiente.

La variabilidad y la estructura genética son importantes indicadores de los procesos evolutivos que ocurren en las poblaciones naturales. La estructura genética está determinada, en parte, por la distribución de las poblaciones en el espacio y la distancia entre éstas. Sin embargo, en numerosas ocasiones, tanto la distancia como la resistencia del paisaje pueden influir simultáneamente sobre el flujo génico entre las

poblaciones (Trizio et al., 2005). Las rutas y las áreas urbanizadas así como las condiciones climáticas, la cobertura vegetal, las montañas y los ríos, pueden funcionar como barreras que limitan el movimiento de los individuos o como corredores que los facilitan contribuyendo, respectivamente, a una mayor o menor estructuración genética de las poblaciones (Guillot et al., 2009; Riesenbergs et al., 2009).

Los algoritmos para la detección de borde son modelos que permiten identificar áreas en las que hay cambios significativos en las frecuencias alélicas (Monmonier, 1973). Estos modelos permiten diagnosticar la estructura y la variación genética de las poblaciones de una especie en el espacio. A su vez posibilita establecer su relación con las variables ambientales y/o territoriales y determinar el efecto de la heterogeneidad territorial sobre la conectividad ecológica o funcional (i.e. flujo génico) entre dichas poblaciones, así como la relación entre dichas variables y los procesos micro y macroevolutivos (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2007, 2010; Holderegger & Wagner, 2008). Específicamente, permiten cuantificar la relación entre la conectividad genética obtenida empíricamente (e.g distancia genética) y las estimas de conectividad ecológica obtenidas mediante SIG (e.g distancias efectivas, Coulon et al., 2004; Broquet et al., 2006; Cushman et al., 2006).

Aspidosperma quebracho-blanco se distribuye a lo largo de un gradiente topográfico con alturas superiores a los 1.000 m.s.n.m. en el oeste a alturas casi sobre el nivel del mar en el este. El clima de la región es de tipo continental con lluvias moderadas a escasas, los veranos son cálidos y los inviernos son moderados con algunas heladas. La temperatura media anual varía de 26 °C al N a 18 °C al S y las precipitaciones medias anuales varían de 1.300 mm en el este hasta menos de 500 mm

en el sector sur-occidental. La estacionalidad de las lluvias de verano es característica del Gran Chaco y se acentúa en el gradiente E-O, con 7 meses de sequía en el Chaco Seco (Morello & Matteucci, 1999; Gorleri, 2005; Naumann, 2006). Los resultados del análisis comparado de la variabilidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* con las características del paisaje del Gran Chaco mostraron que los individuos de *A. quebracho-blanco* de los grupos genéticos I y II se encuentran en las áreas topográficamente más elevadas (140-1067 m.s.n.m.) y de mayor probabilidad de ocurrencia de la especie (Chaco Seco); mientras que los del grupo III (Chaco Húmedo y Sabana inundable de Paraná) se encuentran en las áreas topográficamente más bajas (0-183 m.s.n.m.) y de menor (Chaco Húmedo) a baja (Sabana inundable de Paraná) probabilidad de ocurrencia de la especie. Asimismo, contrariamente a lo esperado, los resultados mostraron que las poblaciones del grupo I, que ocurren en las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia de *A. quebracho-blanco*, presentaron menor variabilidad genética respecto de las poblaciones que se encontraron en las áreas con menor probabilidad de ocurrencia. Estudios previos en *A. polyneuron* (Domingues Torezan et al., 2005) así como en otras especies forestales (Semaan & Dodd, 2008), sugirieron que la variabilidad genética de dichas especies estaría correlacionada con genes implicados en la respuesta al estrés hídrico. Asimismo, un estudio previo en *A. quebracho-blanco*, demostró que las poblaciones del Chaco Seco que ocurren en sitios con menores precipitaciones presentaron mayor diversidad genética (Torres Basso, 2014). Los resultados del modelado de nicho ecológico de *A. quebracho-blanco* realizado en esta tesis mostraron que las variables bioclimáticas que más contribuyeron a explicar el modelo son la isotermalidad (BIO3), así como las precipitaciones del trimestre más cálido (BIO18) y las del trimestre más frío (BIO19).

Sin embargo, contrariamente a lo observado por Torres Basso (2014), los resultados de esta tesis abarcando un área geográfica mayor, evidenciaron que aunque las áreas de mayor probabilidad de ocurrencia de *A. quebracho-blanco* presentan menores precipitaciones (300 a 700 mm anuales), las poblaciones que allí ocurren presentan menores niveles de variabilidad genética que las poblaciones que ocurren en sitios con menor probabilidad de ocurrencia y mayores precipitaciones (700 a 1.200 mm anuales). Las discrepancias entre ambos trabajos serían el resultado de las diferentes escalas espaciales consideradas. En este sentido, al considerar sólo las poblaciones aquí estudiadas que crecen en el extremo occidental del Chaco Seco, se aprecia una tendencia similar a la observada por Torres-Basso (2014), en la que las poblaciones del Chaco Seco que ocurren en sitios con menores precipitaciones (IDs 16 a 20) presentaron mayor diversidad genética que aquellas que ocurren en sitios con mayores precipitaciones (IDs 10 a 15).

Además, la ubicación de las barreras al flujo génico detectadas con el programa Barrier sugiere que la conectividad estructural entre las poblaciones *A. quebracho-blanco* sería limitada debido a las características del paisaje del Gran Chaco. La heterogeneidad paisajística del Gran Chaco argentino resulta, en gran medida, de la influencia de los abanicos aluviales de los ríos Pilcomayo, Bermejo y Juramento. La baja pendiente y la torrencialidad estacional de estos ríos favorecen los procesos fluviomorfológicos generando una topografía local irregular con albardones elevados con respecto a los alrededores anegables (Ginzburg & Adámoli, 2006). Debido a su gran extensión, el clima en el ápice de los abanicos aluviales es diferente al de las otras partes del sistema, particularmente en la zona distal, donde la pendiente longitudinal

es extremadamente baja. El mega-abanico está compuesto por un complejo de unidades morfológicas y sedimentarias (Iriondo et al., 2000). Los sedimentos de origen fluvial se depositaron de manera recurrente en distintos períodos de tiempo, generando cauces efímeros, derrames, campos de dunas, fajas fluviales, etc. (Argollo Bautista & Iriondo, 2008). El área de influencia del abanico del río Pilcomayo, aunque es de mayor extensión, en el territorio argentino sólo tiene incidencia al norte de la provincia de Formosa. Es decir que los principales modeladores del paisaje de la región del Gran Chaco argentino son los ríos Bermejo y Juramento. El abanico aluvial del río Bermejo es relativamente más angosto que el del Pilcomayo y el Juramento, aunque posee un escurrimiento ininterrumpido hasta su confluencia con el río Paraguay. Por lo tanto, los ingresos hidrosedimentarios en la región central del Gran Chaco argentino dependen en mayor medida del río Juramento, cuyo curso principal, actualmente se desvía hacia el Sur al Oeste de las Lomadas de Otumpa (Contreras, 2019). Estas Lomadas se ubican en el límite entre las provincias de Santiago del Estero y Chaco, interrumpiendo la suave pendiente con dirección O-E de la planicie chaqueña (Rossello & Bordarampé, 2005). Las estribaciones suaves de las Lomadas de Otumpa poseen una orientación N-NE, alcanzan una cota de 210 m y se vinculan espacialmente con estructuras antiguas del subsuelo (Peri, 2012). Las Lomadas de Otumpa constituyen una barrera natural que condiciona la distribución y dirección de los sistemas de escurrimiento provenientes de los Andes, generando marcadas diferencias topográficas producto de los diferentes procesos de sedimentación regional. Al oeste, las alturas alcanzan los 200 m.s.n.m., mientras que sobre el piedemonte oriental las alturas descienden a los 80-90 m.s.n.m.

La heterogeneidad paisajística resultante de los límites marcados entre las áreas de influencia de los mega-abanicos aluviales se refleja en los patrones de distribución de las comunidades vegetales del Gran Chaco (Contreras, 2019). En este sentido, el norte del Chaco Húmedo, bajo la influencia de los ríos Pilcomayo y Bermejo, se caracteriza por una mayor densidad y distribución de bosques y selvas, las cuales incluso alcanzan al valle aluvial del río Paraguay. Por otro lado, hacia el centro-sur de esta ecorregión, la distribución de bosques y selvas disminuye considerablemente, al margen de la explotación forestal (Contreras et al., 2015). Esta situación deriva del poco desarrollo que tuvo el río Juramento en el territorio, como resultado del desvío de sus aguas hacia el sur debido al control estructural de las Lomadas de Otumpa (Contreras, 2019). La heterogeneidad paisajística también influiría en los patrones de diferenciación entre las poblaciones de una misma especie. Un ejemplo de ello es la similitud morfológica de las poblaciones de *Prosopis alba* de Santiago del Estero y el Chaco, influenciadas por el río Juramento, las que difieren de las poblaciones de Formosa (Cisneros & Moglia, 2017). Un patrón similar fue encontrado entre los diferentes grupos morfológicos de *Prosopis alba* en la zona Centro-Norte de Argentina (Verga et al., 2009). Por lo tanto, el conocimiento de las áreas de influencia de los abanicos aluviales es clave para comprender los patrones de distribución de las especies arbóreas, así como los patrones de diferenciación entre las poblaciones de las especies. La existencia de discontinuidades genéticas asociadas a las características del paisaje y, principalmente a los ríos de la región también fueron identificadas entre las poblaciones de otras especies chaqueñas (Speranza et al., 2007; Pometti et al., 2012; Paredes, 2015; Elena, 2018; Moreno et al., 2018).

En *A. quebracho-banco*, los principales ríos de la región constituyen importantes barreras al flujo génico. Se ha sugerido que los grandes ríos representan barreras geográficas para la dispersión y el flujo genético de los organismos terrestres, y la persistencia de estas barreras durante períodos suficientemente largos puede conducir a la diferenciación y, en última instancia, al origen de nuevas especies (Wallace, 1852).

En Sudamérica, diversos autores observaron que los límites del área de distribución geográfica de varios taxones, principalmente de animales, coinciden con el río Amazonas o algunos de sus afluentes y sugirieron que estos ríos han sido una barrera para la dispersión y el flujo genético (Sick, 1967; Capparella, 1991; Hayes, 1995; Haffer, 1997; Gascon et al., 2000; Ribas et al., 2012; Boubli et al., 2015; Naka & Brumfield, 2018). El eje del río Paraná-Paraguay en la cuenca del Plata, también fue propuesto como una importante barrera geográfica de dispersión en algunos taxones de aves, mamíferos, ranas y reptiles (Brodkorb, 1938, 1939; Hayes, 1995; Podtiaguin, 1941; Short, 1975; Gallardo, 1979; Myers, 1982; Carlini et al., 2004; Kopuchian et al., 2020).

En *A. quebracho-blanco*, los resultados aquí obtenidos demostraron que los abanicos aluviales de los ríos Bermejo y Dulce son barreras naturales que explicarían la existencia de las discontinuidades genéticas entre las poblaciones más orientales del Chaco Seco. Mientras que la similitud genética entre la población del Parque Nacional Chaco (ID 4) con las poblaciones de Santiago del Estero y Catamarca podría ser explicada por la dinámica del río Juramento en la región central del Chaco debido al control estructural de las lomadas de Otumpa.

En el Chaco Húmedo, la diferenciación genética entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* está asociada a la estructura de las cuencas hidrográficas de los ríos

Paraná y Santa Lucía. El río Paraná es el segundo sistema fluvial más grande de Sudamérica después de la cuenca del río Amazonas (Orfeo & Stevaux, 2002; Campodonico et al., 2016). Estudios previos mostraron una diferenciación genética entre las poblaciones de algunos taxones concordante con el cauce actual del río, pero en otros casos la diferenciación genética entre las poblaciones era coincidente con el paleocanal del río Paraná, y se sugirió que el río habría tenido un papel importante en el pasado en la formación de la estructura genética actual de dichas especies, aunque las respuestas a esta barrera geográfica habría sido específica para cada especie (Moreno et al., 2018; Kopuchian et al., 2020). La evolución morfológica del río Paraná responde a causas tectónicas y se produjo como un mecanismo adaptativo a los cambios progresivos de las condiciones de escurreimiento, especialmente de la pendiente regional, debido a la basculación de bloques del subsuelo. En la provincia de Corrientes, el ajuste independiente de los megabloques generó una extensa depresión que la atraviesa en sentido NE-SO. Así, el cauce del Paraná fue desplazándose paulatinamente hacia el NO hasta ocupar su actual posición a fines del Pleistoceno. Durante su desplazamiento, ocupó sucesivamente diferentes tramos del río Paraguay y, en consecuencia, la confluencia de ambos ríos fue migrando progresivamente hacia el N, mientras que los canales abandonados fueron ocupados por cursos autóctonos, esteros y bañados (Orfeo & Neiff, 2008). El cambio de curso del río Paraná habría tenido un importante papel en la determinación de los patrones actuales de la vegetación. En este sentido, los resultados aquí obtenidos sustentan el papel del río Paraná como barrera geográfica a la dispersión. Por otra parte, el hecho que el río Santa Lucía también constituya una barrera al flujo génico entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* sugiere que los cambios de curso del río Paraná en el pasado

también pudieron impactar en los patrones de diferenciación genética entre las poblaciones actuales de esta especie.

En la región occidental del Chaco Seco, las Sierras Pampeanas son bloques de una antigua penillanura fracturados y separados por la tectónica del Terciario en varios cordones con orientación Norte-Sur. El relieve es, en general, escarpado, el flanco occidental es abrupto y corresponde a las grandes fallas; mientras que la ladera oriental es extendida y está cubierta por sedimentos Terciarios y Cuaternarios. Los valles intermontanos son llanos y están cubiertos por sedimentos que forman cuencas endorreicas. El sistema montano se encuentra incluido en una zona templada y semiárida, aunque la topografía determina la existencia de diferentes microclimas (Cabido et al., 2003). Las evidencias de las discontinuidades genéticas detectadas entre las poblaciones sugieren que los sistemas serranos de las sierras Pampeanas (Sierra de Ancasti y Sierras Chicas) así como las áreas deprimidas ocupadas por las Salinas Grandes constituyen importantes barreras naturales que estarían modulando los patrones de variabilidad y estructura genética de *A. quebracho-blanc*.

La asociación entre las diferencias genéticas entre las poblaciones de *A. quebracho-blanc* y las características del paisaje del Gran Chaco sugiere, por lo tanto, que dicha variación genética podría tener características adaptativas a los diferentes nichos ecológicos en la región como también fuera sugerido para otras especies chaqueñas (Pometti et al., 2012; Paredes, 2015). En este sentido, aunque las poblaciones del Chaco Seco y el Chaco Húmedo no difieren genéticamente entre sí, la detección de bandas exclusivas, principalmente en las poblaciones del Chaco Seco, sugieren la ocurrencia de probables rearreglos genómicos los que podrían conferir a

las poblaciones ventajas adaptativas a las características ambientales de cada ecorregión.

Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la variabilidad y estructura genética en *A. quebracho-blanco*.

La pérdida y la fragmentación de los hábitats constituyen las principales causas de pérdida de biodiversidad. La pérdida de hábitats puede conducir a la extinción de especies con distribuciones restringidas, en tanto la fragmentación impide que las especies de mayor tamaño, que requieren de espacios mayores o se distribuyan en forma más espaciada, puedan mantener poblaciones estables en fragmentos pequeños (Henle et al., 2004; Reino et al., 2013; May et al., 2019). En la actualidad, la creciente demanda de alimentos y los cambios en el uso del suelo han aumentado la fragmentación de los bosques a nivel mundial (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Este proceso de fragmentación debido al uso no regulado de la tierra (Tabarelli & Gascon, 2005; Ribeiro et al., 2009; Tabarelli et al., 2010) modifica los patrones florísticos y estructurales de las comunidades forestales, dando lugar a paisajes con parches de bosque dispersos en una matriz de tierras agrícolas o urbanas (Augusto et al., 2000; Carvalho, et al., 2016; Sousa et al., 2017).

Los efectos de la fragmentación sobre la diversidad genética dependen de la biología de las especies, el paisaje y la estructura de la comunidad forestal (Damasceno et al., 2011). La fragmentación dificulta la dispersión del polen y de las semillas entre los fragmentos de bosque. En consecuencia, en las poblaciones pequeñas y aisladas de árboles y arbustos, la combinación de un mayor efecto de la deriva genética y de la endogamia así como la reducción del flujo genético entre poblaciones puede reducir

sustancialmente la variación genética (Aguilar et al., 2008) y aumentar la diferenciación genética entre las poblaciones así como el riesgo de extinción de las especies (Frankham et al., 2000; Santos & Tellería, 2006; Fischer & Lindenmayer, 2007; Tabarelli et al., 2010; Pelorosso et al., 2016). Por lo tanto, develar las causas y las consecuencias de la fragmentación de los bosques es crucial para formular medidas tendientes a mitigar sus efectos negativos sobre la biodiversidad (Frate et al., 2015).

La pérdida de la variación genética a causa de la fragmentación puede tener efectos perjudiciales tanto a corto como a largo plazo en la aptitud y la viabilidad de las poblaciones. A corto plazo, el aumento de la homocigosis puede causar la expresión de alelos recesivos deletéreos, disminuyendo la aptitud individual (depresión por endogamia) (Husband & Schemske, 1996; Reed & Frankham, 2003). A largo plazo, una menor diversidad genética puede afectar el potencial de una especie para adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes (Willi et al., 2006). La respuesta genética de las plantas a la fragmentación del hábitat puede verse afectada por sus características reproductivas, las especies autoincompatibles tienen más probabilidades de perder diversidad genética por deriva genética que las especies autocompatibles (Honnay & Jacquemyn, 2007; Aguilar et al., 2008). Asimismo, se ha sugerido que las especies de árboles y arbustos perderían menos variabilidad genética en respuesta a la fragmentación del hábitat que las especies herbáceas debido a que, por ser longevas, las plantas leñosas pueden persistir en las poblaciones remanentes durante un largo tiempo (Hamrick, 2004; Lowe et al., 2005; Kramer et al., 2008). En consecuencia, en los paisajes fragmentados, la deriva genética afectará a las poblaciones de árboles y arbustos durante un número menor de generaciones que en las especies herbáceas.

con tiempos generacionales más cortos (Young et al., 1996). Además, la plasticidad fenotípica permite a las plantas leñosas adaptarse mejor a las condiciones ambientales cambiantes en escalas temporales más cortas (Hamrick, 2004; Jump & Penuelas, 2005; Valladares et al., 2007).

Estas características de los árboles y arbustos les permitirían sobrevivir en pequeños fragmentos de hábitat, a menudo disturbados. Por último, debido a su gran tamaño y a la gran producción de polen y semillas, en las plantas leñosas perennes el flujo genético potencial es elevado, especialmente en las especies anemófilas, contrarrestando la pérdida de variabilidad genética debido a la fragmentación del hábitat (Nason & Hamrick, 1997; Hamrick, 2004). Sin embargo, la idea de que las especies leñosas son relativamente resistentes a la pérdida de diversidad genética ha sido cuestionada por los resultados de estudios que muestran que el flujo de polen entre poblaciones fragmentadas puede ser limitado (Knapp et al., 2001; Sork et al., 2002). En *Fagus sylvatica* así como en *Quercus* spp. polinizadas por el viento, el aumento en los niveles de endogamia, la elevada divergencia poblacional y la reducción de la diversidad genética en los rodales, se asoció a la disminución del número de donantes de polen disponibles como consecuencia de la fragmentación del hábitat. Lo que limita la dispersión del polen y la producción de frutos, las que están correlacionadas con el número de cohortes de floración cercanas (Knapp et al., 2001; Sork et al., 2002; Jump & Penuelas 2006; Vakkari et al., 2006). Asimismo, se ha sugerido que si la dispersión del polen a larga distancia es frecuente y los límites de las poblaciones de árboles se extienden más allá de los límites de los fragmentos, es posible que los fragmentos de bosque no estén aislados reproductivamente ni sufran

pérdidas de diversidad genética, sino que experimenten una limitación cuantitativa de polen (O'Connell et al., 2006). La amplia mezcla genética derivada del movimiento de polen a larga distancia es común en las especies forestales, pero un menor volumen de polen podría reflejarse en una menor fecundidad (Dow & Ashley, 1996, 1998; Streiff et al., 1999; Craft & Ashley, 2007).

Asimismo, los árboles tropicales polinizados predominantemente por animales (Bawa, 1990), son especialmente vulnerables a la fragmentación del hábitat a escala de paisaje debido a la reducción del número y la diversidad de los polinizadores (Didham et al., 1996), la interrupción potencial de las interacciones entre plantas y polinizadores así como a las bajas densidades de individuos adultos. Aunque puedan volar a largas distancias, la menor posibilidad de encontrar árboles de la misma especie dispersos en un paisaje fragmentado reduce las visitas de los polinizadores y la eficacia en la polinización, lo que se traduce en una menor fructificación (Quesada et al., 2004). Incluso si la variación genética entre la progenie de los árboles es indistinguible en los fragmentos y en el bosque continuo, una reducción del 40% en la fructificación por la limitación del polen es un riesgo demográfico para los árboles en los fragmentos. Del mismo modo, la limitación de la dispersión de las semillas podría dar lugar a una limitación del reclutamiento, que podría ser identificada erróneamente como una consecuencia de efectos genéticos. De hecho, las densidades de árboles endémicos dispersados por animales son más bajas en los fragmentos que las densidades de otros árboles (Cordeiro & Howe, 2001). La reducción de la polinización y la dispersión efectiva, más que la disminución de la variabilidad genética, explicarían la mayor parte del reclutamiento deficiente de árboles en los fragmentos de bosque.

Sin embargo, estudios empíricos sobre los efectos de la fragmentación en el flujo de polen revelaron diferentes respuestas de las poblaciones de especies forestales neotropicales (Nason & Hamrick, 1997). En *Spondias momblin* (Anacardiaceae), que es relativamente abundante y polinizada por una variedad de pequeños insectos, las poblaciones de los fragmentos de bosques pequeños sufrieron reducciones significativas en la tasa de germinación y la producción de frutos en relación con los fragmentos grandes y poblaciones forestales continuas. Sin embargo, el 90-100% de la progenie producida en los fragmentos pequeños era el producto del flujo genético mediado por el polen procedente de masas forestales situadas a más de 80-1000 m de distancia. En contraste, en diversas especies monoicas de *Ficus* (Moraceae) que son relativamente escasas y son polinizadas por pequeñas avispas especie-específicas de vida corta, los análisis de paternidad revelaron que estos polinizadores altamente coevolutivos son agentes eficaces del movimiento de polen a distancias muy largas (de 6 a 14 km) hasta los árboles receptivos. Debido a este extenso flujo de polen, se estimó que las poblaciones reproductoras de *Ficus* consistían en cientos de individuos distribuidos a lo largo de un área sustancialmente mayor que la documentada para otras especies de plantas. Los patrones de dispersión observados en *S. momblin* y en *Ficus* spp. demostraron el movimiento potencial de los polinizadores entre las poblaciones que se encuentran tanto en entornos forestales perturbados como continuos (Nason & Hamrick, 1997).

En el Gran Chaco, el uso extractivo y no planificado de los recursos naturales provocan año a año la degradación y pérdida sostenida de miles de hectáreas de bosques nativos. A la explotación desmedida de los recursos madereros, se agregan el

avance de una ganadería no sustentable y la expansión de la frontera agrícola (Bucher & Huszar, 1999; Frate et al., 2015). En consecuencia, la cobertura boscosa es discontinua, alternando con tierras agropecuarias. La fragmentación del bosque chaqueño provocaría una disminución de hasta un 20% en los niveles de polinización y de producción de semillas (Aizen & Feinsinger, 1994). Los resultados de esta tesis demostraron que un alto porcentaje del área de *A. quebracho-blanco* está siendo reemplazada principalmente por el avance de la agricultura, tanto en el Gran Chaco (~30%) como en el Gran Chaco Argentino (~16%). Debido a ello y a la muy baja superficie protegida actualmente, tanto la fragmentación como la degradación del hábitat podrían tener un importante impacto sobre los niveles de variabilidad y estructura genética de los árboles maduros y futuros de esta especie.

En este sentido, los resultados del análisis comparado de los niveles de variabilidad genética de los árboles maduros (cohorte pre-fragmentación) y futuros (cohorte post-fragmentación) de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* del Chaco Semiárido obtenidos en esta tesis mostraron que las diferencias no fueron significativas. Además, los mayores niveles de flujo génico entre las poblaciones post-fragmentación que entre las poblaciones de la cohorte pre-fragmentación evidenciados por el AMOVA, sugieren que la reducción y el aislamiento de las poblaciones debidos a la fragmentación no habrían afectado el movimiento de polen y semillas entre fragmentos. A pesar de ello, los resultados obtenidos pueden variar en el estado de plántulas, debido al efecto de la deriva genética ocasionado por el alto porcentaje de mortandad de las semillas durante su establecimiento. Por otra parte, la capacidad de multiplicación asexual a partir de las raíces gemíferas también

contribuiría a la retención de los niveles de diversidad genética en ambas cohortes de

A. quebracho-blanco.

Asimismo, debido a que la fragmentación del bosque chaqueño es relativamente reciente (< 100 años; Administración de Parques Nacionales, 2018), y los árboles de *A. quebracho-blanco* son longevos y de lento crecimiento (permanece en estado juvenil por más de una década, Barchuk & Díaz, 1999; Lewis et al., 1999), el tiempo transcurrido aún no sería lo suficiente para evaluar el impacto a largo plazo de la fragmentación en la diversidad y estructura genética de los árboles maduros y futuros. Aunque en el corto plazo los factores ecológicos y demográficos podrían tener un impacto mayor en la viabilidad de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* que la degradación genética de las poblaciones. Teniendo en cuenta que el análisis comparado de los niveles de variabilidad genética entre las cohortes pre y post-fragmentación sólo se pudo llevar a cabo en dos poblaciones, los resultados aquí obtenidos son aún preliminares y deberán ser puestos a prueba mediante el análisis de un número mayor de poblaciones. Asimismo, como los análisis se realizaron en una generación, se cumplió con una parte del objetivo propuesto y se logró estimar el impacto de la fragmentación sobre la variabilidad y estructura genética de *A. quebracho-blanco* a corto plazo. Este trabajo servirá de base para análisis futuros para determinar los efectos a largo plazo.

Estado de conservación e identificación de áreas valiosas para la conservación de *A. quebracho blanco*.

De acuerdo con los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, *A. quebracho-blanco* fue categorizada como una especie de menor

preocupación, ya que es abundante y está ampliamente distribuida (Rotton, 2021). Sin embargo, los bosques del Gran Chaco, donde habita *A. quebracho blanco*, están sufriendo una rápida y expansiva alteración: la mayor parte de los bosques han sido convertidos al uso agrícola; mientras que las presiones económicas amenazan con aumentar la deforestación y el sobrepastoreo del Chaco de Paraguay y Bolivia (Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, 2003; Torrella & Adámoli, 2005; Campos-Krauer & Wisely, 2011; Britos & Barchuk, 2013, Torres Basso, 2014; Moglia et al., 2017). De acuerdo con los resultados de esta tesis, el área de distribución de *A. quebracho blanco* en el Gran Chaco ha disminuido en un 30% debido al cambio de uso del suelo. Además, la superficie de áreas protegida en el rango geográfico de esta especie, en particular en las áreas de mayor aptitud para *A. quebracho blanco*, es aún insuficiente para asegurar la conservación del bosque chaqueño y el mantenimiento de sus servicios ecosistémicos (Dinerstein et al., 2017). Por las razones antes expuestas, es probable que a corto plazo *A. quebracho- blanco* deba ser re-clasificada como amenazada o en peligro.

Asimismo, ante la necesidad de desarrollar programas de conservación y uso sustentable tanto del bosque chaqueño como de las poblaciones de *A. quebracho- blanco*, es preciso identificar áreas valiosas para la conservación. A fin que permitan la continuidad de los procesos genéticos, ecológicos y evolutivos que generan y mantienen la biodiversidad del bosque y que reduzcan la vulnerabilidad de las especies frente a las amenazas. Entre los criterios para la identificación de áreas clave para la biodiversidad (Key Biodiversity Areas-KBAs, IUCN, 2016), se encuentran el tamaño poblacional y la distribución de las especies; con particular énfasis en las especies

endémicas y/o bajo alguna categoría de amenaza internacional. Para algunos criterios relacionados con el tamaño de las poblaciones se dispone de variables que permiten inferir la proporción de la población global de una especie contenida en un determinado sitio. Dentro de dichas variables se incluye “*la proporción de la diversidad genética contenida dentro de un área determinada*” (IUCN, 2016). En relación con la distribución de especies, los límites de una KBA se basan en consideraciones ecológicas, para lo cual es necesario cartografiar la extensión local de aquellos elementos (individuos de una especie, grupo de especies u otro grupo taxonómico) que cumplen con el o los criterios de las KBA. Para aquellos casos en que se trate de elementos para los que se cuente con poca información acerca de los límites de su extensión geográfica local se ha recomendado estimar la extensión geográfica aproximada utilizando modelos de distribución. En Argentina se han llevado a cabo algunas prácticas de priorización de áreas de importancia para la conservación, orientándose unas veces a grupos específicos como por ejemplo las Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (Di Giacomo & Krapovickas, 2005), otras veces a ecosistemas (ej. Áreas de Valor de Pastizal, Bilenca & Miñarro, 2004) o bien con criterios multi-taxones y ecosistémicos (ej. Evaluaciones Ambientales Estratégicas, Zuleta et al., 2015; Identificación de Vacíos Ecorregionales, Solís Neffa et al., 2021). Como resultado surgieron iniciativas como la creación de nuevas áreas protegidas nacionales (ej. P.N. Impenetrable, P.N. Patagonia) y la implementación de instrumentos de ley como la Ley 26.331 de Ordenamiento de Bosques Nativos y la Ley 26.639 de Protección de Glaciares. No obstante, la heterogeneidad en la cobertura de áreas protegidas de las ecorregiones argentinas lleva a que en algunos casos menos del 3 % de la superficie caiga dentro de alguna categoría de protección nacional o

provincial (Administración de Parques Nacionales, 2007). Por otra parte, se ha sugerido que para la conservación de las especies de amplia distribución geográfica, como *A. quebracho-blanco*, es necesario salvaguardar a las poblaciones cubriendo los diferentes gradientes ambientales y abarcando todas las probabilidades de frecuencia alélica y genotípicas de la especie. Además, se deben asegurar las condiciones favorables para el crecimiento y su regeneración natural (Rotach, 2005; Koskela et al., 2013). La conservación *in situ* permite que las poblaciones de gran tamaño continúen con los procesos evolutivos correspondientes a su lugar de origen. Además, conservar las poblaciones en su hábitat natural es más económico y menos laborioso que conservar las poblaciones de árboles en condiciones *ex situ* (Koskela et al., 2013).

En este contexto, la información sobre los patrones de diferenciación y estructuración genética de las poblaciones resulta crucial para definir de un modo apropiado las unidades de gestión y conservación (Frankham et al., 1999; Palsbøll et al., 2007) así como para identificar los lugares adecuados para la recolección de semillas o plántulas para los planes de reforestación (Viana, 1990). Asimismo, dado que el análisis combinado de la diversidad y estructura genética de las poblaciones con el modelado de nicho ecológico permiten caracterizar la geografía de la vulnerabilidad de las especies (Soliani et al., 2017; Sistri et al., 2021; Sunny et al., 2022), la información resultante de estos análisis es fundamental para identificar las áreas valiosas para la biodiversidad y definir mejores estrategias de conservación a escala regional que consideren tanto las áreas de baja diversidad genética como las áreas de alta diversidad genética amenazadas por el cambio ambiental actual (Pahad et al., 2019). Este enfoque se ha utilizado para evaluar el estado de conservación actual de

algunas especies sudamericanas de plantas (Morales et al., 2015; Mäder & Freitas, 2019; Silva Vieira et al., 2020), así como para predecir futuras pérdidas de diversidad genética debidas al cambio climático (Collevatti et al., 2011; Lima et al., 2017). Sin embargo, para las especies del Gran Chaco, estos estudios son todavía escasos.

En este sentido, los tres grupos bayesianos genéticamente diferenciados identificados en *A. quebracho-blanco*, representan tres unidades de manejo constituidos por poblaciones que no son demográficamente independientes entre sí y que, por lo tanto, requieren una gestión conjunta. Además, a partir del análisis combinado de los patrones de variabilidad genética de *A. quebracho-blanco*, el MNE y las características del paisaje realizado en esta tesis se identificaron tres áreas valiosas para la conservación de *A. quebracho-blanco*. La primera de ellas se encuentra en el este del Chaco Húmedo, en las cuencas de los ríos Santa Lucía y Corrientes donde, si bien la aptitud del área potencial de la especie es baja (0,30-0,60), se detectaron altos niveles de variabilidad genética. La segunda área con valores más altos de diversidad genética se encuentra en el norte del Chaco Seco, en el sistema de la cuenca del río Paraguay. La tercera área se encuentra en el sur del Chaco Seco, en la cuenca de Salinas Grandes. Estas últimas áreas se ubican en las zonas de mayor aptitud (0,61-0,99) identificadas en el MNE.

Bothelo et al. (2021) señalaron la importancia del mantenimiento de la diversidad genética de las poblaciones naturales de *A. quebracho-blanco* mediante la creación de bancos de germoplasma de poblaciones de áreas poco fragmentadas. Siguiendo estos lineamientos, los resultados aquí obtenidos, sugieren que las poblaciones de *A. quebracho-blanco* que ocurren en las áreas de mayor aptitud

climática y presentan mayor variabilidad genética podrían ser candidatas para la conservación *in situ*. Además, aunque en la región central del Chaco Seco (en las cuencas de los ríos Salí-Dulce y Salado o Pasaje) se detectaron los valores más bajos de diversidad genética. El hecho que en dicha región *A. quebracho-blanco* es dominante con una probabilidad de ocurrencia de la especie muy alta (0,99), se detectó un mayor número de bandas exclusivas, que se sugirió que las variantes genéticas allí detectadas tendrían valor adaptativo a las condiciones ambientales propias de la región, que esa zona está siendo afectada por el avance de la frontera agropecuaria y que la superficie de áreas protegidas es escasa, la conservación *in situ* de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* de la región central del Chaco Seco también debería ser considerada.

Botelho et al. (2021) también propusieron que las poblaciones ubicadas en el Chaco Serrano de la Provincia de Córdoba, deberían ser consideradas como candidatas para la creación de un banco de germoplasma. Sin embargo, la identificación en esta tesis de unidades evolutivas independientes en *A. quebracho-blanco* asociadas a condiciones ambientales particulares y a las características del paisaje sugiere que, para la restauración de las áreas de bosque degradadas del Gran Chaco, se deberían seleccionar exclusivamente árboles dadores de semillas dentro de cada una de las áreas de valor para la conservación de la especie identificadas en esta tesis. A fin de evitar que, mediante la implantación de árboles de otras procedencias, se provoque un proceso de depresión por exogamia impactando negativamente en la viabilidad de la especie. Debido a que el intercambio de polen o semillas entre las poblaciones de un mismo grupo genético no implica riesgos de contaminación genética (Solani et al.,

2017), el conocimiento del grado de similitud genética entre poblaciones de *A. quebracho-blanco*, constituirá la base para la elección de las fuentes más apropiadas de individuos para la recuperación de poblaciones en declive.

Por otra parte, los actuales patrones de diversidad biológica en el Gran Chaco son, al menos en parte, el resultado de procesos de diversificación de los organismos y comunidades en el espacio y en el tiempo relacionados o causados por cambios climáticos o eventos geológicos (Speranza et al., 2007; Moreno et al., 2018; Camps et al., 2018). Por lo que los resultados de los análisis genético-poblacionales aquí obtenidos junto a los análisis filogeográficos en curso en el grupo de trabajo contribuirán a la comprensión de los procesos genéticos, ecológicos e históricos que condujeron a la diversificación de *A. quebracho-blanco* así como a la comprensión de los mecanismos de origen de la biodiversidad a una escala regional. Asimismo, estos análisis permitirán identificar áreas de refugio florístico en el pasado o corredores de expansión. Por otro lado, dado que los análisis de distribución basados en el modelado de nicho ecológico permiten describir la influencia de las condiciones ambientales actuales en la distribución de las especies (Wiens & Graham, 2005; Anderson et al., 2006; Pearson et al., 2007). A partir del modelo de distribución de *A. quebracho-blanco* basado en variables climáticas del presente realizado en esta tesis, se podrán hacer predicciones sobre cómo se verá afectada su distribución ante futuros escenarios de cambio ambiental, así como conocer si las áreas en las predicciones a futuro se encuentran dentro de sistemas de protección de organismos nacionales (por ejemplo Parques Nacionales y Provinciales). En conjunto, los resultados combinados de estos

análisis permitirán identificar nuevas áreas de interés para la conservación y establecer prioridades de conservación de la diversidad vegetal de la región.

Finalmente, los resultados de esta tesis contribuyen al Criterio 1 del Proceso de Montreal: Conservación de la Diversidad Biológica - 1.3 Diversidad genética. Indicador “1.3. b Niveles poblacionales de las especies representativas asociadas con los bosques, seleccionadas para describir la diversidad genética”. Este indicador brinda información sobre la condición poblacional de las especies seleccionadas asociadas con los bosques, que según se considera, reflejan la diversidad genética presente en los ecosistemas forestales. Algunas especies forestales sustentan o se basan en gran medida en estructuras, patrones, asociaciones y procesos forestales particulares y, por consiguiente, pueden usarse para describir el estado de la diversidad genética en los bosques en su conjunto. *Aspidosperma quebracho-blanco* es una de las especies forestales dominantes del Gran Chaco, por lo que el conocimiento acerca de la vulnerabilidad genética de esta especie puede reflejar el estado de la diversidad genética del bosque chaqueño en general.

El papel de los sistemas productivos en la conservación de la biodiversidad.

Los estudios sobre la conservación de las especies en grandes áreas tuvieron como principal marco de referencia a la teoría de la biogeografía de islas (Wilson & MacArthur, 1967). De acuerdo con esta teoría, las reglas de configuración de las reservas se basaban, en parte, en las previsiones sobre la pérdida de diversidad generada por las extinciones de especies y la ausencia de recolonizaciones. En consecuencia, las áreas pequeñas y distantes de las fuentes emisoras de especies tendrían mayores pérdidas de especies que las áreas grandes y más próximas. Sin

embargo, dicha teoría demostró ser insuficiente para predecir cuántas especies serían halladas en determinada localidad, a mediano y largo plazo, basándose solamente en el tamaño del área. Además, la biogeografía de islas considera que las poblaciones intercambian individuos sin limitaciones en un área, mientras que hoy se considera que las poblaciones se subdividen en grupos locales entre los que ocurre un limitado intercambio de individuos. Todas esas condiciones afectan la dinámica de las poblaciones naturales, incluyendo la posibilidad de su restablecimiento luego de extinciones parciales.

Las limitaciones de la teoría de biogeografía de islas sumadas a los resultados de las investigaciones sobre la distribución espacial de los organismos en hábitats fragmentados, hicieron resurgir la teoría de la dinámica de metapoblaciones (Levins, 1970). Esta teoría cobró especial importancia para la conservación cuando los estudios en áreas pequeñas constataron que dichas áreas eran las únicas que contenían poblaciones de ciertas especies siendo, por lo tanto, las más adecuadas para su conservación. Este cambio de paradigma sugirió la necesidad de preservar pequeños fragmentos y estudiar las tasas de reproducción, mortalidad y movimiento de organismos entre los mismos. Como la dinámica de cada población es relativamente independiente en cada fragmento, las extinciones en algunos de ellos pueden ser compensadas por las recolonizaciones desde otros fragmentos. Por lo tanto, la persistencia de una metapoblación, a largo plazo, dependerá de la existencia de varias poblaciones relativamente próximas, que garanticen el flujo de individuos entre los fragmentos. De acuerdo con esta teoría, en los ecosistemas forestales, las poblaciones de fragmentos pequeños e incluso algunos árboles solitarios, podrían servir como

importantes peldaños para el movimiento de los polinizadores y del polen dentro y fuera de los fragmentos de bosques, contribuyendo al flujo genético a escala de paisaje. El flujo genético mediado por el polen sería suficiente para contrarrestar los efectos de la deriva genética y los niveles moderados de selección microambiental en cientos de kilómetros cuadrados. Por lo tanto, la conservación de la biodiversidad en reservas espacialmente aisladas dependería de la conservación de los elementos forestales en el paisaje fragmentado circundante.

Los bosques, en términos de diversidad ecosistémica, riqueza biológica y oferta de bienes y servicios ambientales, constituyen una parte esencial de los medios de subsistencia de las comunidades que allí habitan, tanto en aspectos de recolección, como de consumo de productos vegetales naturales (Carpentier et al., 2000; Dovie, 2003; Ticktin, 2005). El Gran Chaco representa un activo importante para la conservación de la biodiversidad a escala continental (Medina et al., 2016), ya que incluye los remanentes más importantes de bosques xerofíticos subtropicales de todo el mundo (Hansen et al., 2013; Vallejos et al., 2014). Sin embargo, es el segundo ecosistema sudamericano con mayor tasa de deforestación absoluta. Durante el siglo XX y, especialmente en las últimas décadas, el paisaje ocupado por los bosques chaqueños se ha transformado por la explotación no planificada de los recursos naturales, la alta tasa de deforestación, el avance de la agricultura a gran escala, la explotación de recursos hidrocarburíferos y la construcción de grandes obras de infraestructura (Boletta et al., 2006; Brown et al., 2012; Bastin et al., 2017; Cabido et al., 2018). El desmonte no solo intensificó la degradación ambiental, sino que eliminó grandes áreas utilizadas por pueblos indígenas y desplazó a los ganaderos criollos. Por

este motivo, los bosques chaqueños son considerados un ecosistema en peligro de extinción y con alto valor de conservación (Campos-Krauer & Wisely, 2011).

En la Argentina, como respuesta al descontrolado avance de la frontera agropecuaria que provocó la pérdida de más de 6 millones de hectáreas de bosques nativos, el Congreso Nacional sancionó en diciembre de 2007 la ley N° 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos (Honorable Cámara de Diputados de la Nación, 2007), que contempla la consolidación y el manejo efectivo de áreas prioritarias de conservación mediante el Ordenamiento Territorial de los Bosques Nativos y la regulación de la expansión de la frontera agropecuaria y de cualquier otro cambio de uso del suelo. Sin embargo, los bosques de la región del Gran Chaco están poco representados en los sistemas de áreas protegidas (Hansen et al., 2013; Nori et al., 2016). Actualmente, la superficie de áreas protegidas (9%) corresponden a un porcentaje muy por debajo de los sugeridos (17%) en línea con la Meta 11 de Aichi (Convenio sobre la Diversidad Biológica, 2011-2020; Kuemmerle et al., 2017), mientras que las restantes áreas naturales se encuentran altamente amenazadas y resultan insuficientes para garantizar la conservación de la biodiversidad. Por lo tanto, resulta prioritario disminuir la presión sobre los bosques remanentes, restaurar ambientes degradados y reforestar con especies nativas. Así como, desarrollar planes de manejo y conservación de los recursos genéticos *in situ* para recuperar y sostener a largo plazo la biodiversidad del Gran Chaco y los servicios ecosistémicos y, en consecuencia, el sustento para llevar a cabo programas productivos así como evitar impactos socio-ambientales negativos (Frate et al., 2015). Por este motivo, la inclusión de los sistemas de producción, en particular los forestales,

en el marco de un manejo sustentable integral resulta de gran importancia para la conservación de la diversidad biológica, los servicios ecosistémicos (regulación de los ciclos hidrológicos, disminución de la erosión del suelo, almacenamiento de carbono, entre otros) y los valores ambientales de las unidades de gestión (Fracassi et al., 2015; Saborio, 2016).

Entre las actividades contempladas en la elaboración de planes de manejo sustentable para los bosques nativos del Gran Chaco incluidos en la Categoría II así como en los corredores biológicos, se encuentra el aprovechamiento forestal con manejo silvopastoril (SSP). Los SSP son una opción de producción pecuaria y forestal en donde las leñosas perennes (árboles o arbustos) interactúan con los componentes tradicionales de la ganadería (forrajerías herbáceas y animales), bajo un sistema de manejo integrado en los que hay interacciones tanto ecológicas como económicas entre los diferentes componentes (Young, 1987). Sin embargo, la forma en que actualmente se desarrollan algunos SSP no asegura el mantenimiento del bosque como un ecosistema con capacidad de generar productos y servicios a perpetuidad. El desmonte selectivo, desarbustado o desbarejado con rolo o topadora para la apertura del sotobosque puede ser tan intenso que altera irrecuperablemente la dinámica del bosque. Además, en la realidad de la región chaqueña, los SSP priorizan la producción ganadera, produciendo una drástica reducción de la cobertura boscosa para aumentar la producción de pasturas en el estrato herbáceo, y donde el uso de la madera (y con ello el manejo del bosque restante) tiene poca, o incluso ninguna, importancia (Carranza et al., 2019). Por otra parte, las prácticas tradicionales consideran como mejora de la producción de forraje la implantación de pasturas exóticas en los bosques

nativos, desconociendo las potenciales consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad del bosque (Manghi et al., 2013). Las normas sobre las tareas de desmonte y SSP, establecen como mecanismo para evitar los desmontes excesivos, habilitar para cada predio un porcentaje para ese fin y preservar el recurso dejando zonas de reserva o clausura (un mínimo del 50% de la superficie total).

Las superficies de bosques habilitados para la explotación pueden ser manejados aplicando distintas variantes silviculturales dependiendo del estado inicial del bosque, de la posibilidad de un aprovechamiento actual, expresado en la densidad mínima de árboles comerciables maduros (5 árboles / ha para el Chaco Semiárido) y del potencial de producción a mediano y largo plazo expresado en la cantidad de árboles futuros, i.e. árboles jóvenes y semimaduros de buenas características individuales (50 árboles / ha para el Chaco Semiárido). En el caso de bosques muy degradados, donde no se cuenta con el número mínimo de árboles para obtener una cobertura mínima del 50% de la superficie, se debe completar el componente arbóreo ya sea favoreciendo la regeneración natural o a través de prácticas de enriquecimiento mediante la implantación de árboles de otras procedencias. Los SSP se caracterizan por una alta fragmentación del paisaje, la pérdida de hábitat de la fauna y flora nativa y la exposición de los suelos a la erosión hídrica y eólica. La alta heterogeneidad de los sistemas y las cadenas de producción, de las escalas de intervención y de los arreglos de tenencia de la tierra, como así también de los tipos forestales, ambientes y niveles de conservación existentes, ponen en duda que pueda desarrollarse un paquete tecnológico que contemple todas estas diferencias (Peri, 2012; Manghi et al., 2013). Como una alternativa a los SSP, el Plan Nacional de Manejo de Bosques con Ganadería

Integrada (MBGI) propone incluir la conservación del bosque y el manejo ganadero en una misma matriz productiva, posibilitando la integración de todos los componentes y aprovechando los beneficios que cada uno aporta al sistema. El MBGI es una tecnología de adopción voluntaria por parte de los productores que apunta a la producción rentable de carne y productos maderables y no maderables, en un marco de sustentabilidad ambiental y socioeconómica. Para el logro de estos propósitos, además de las áreas de manejo ganadero y forestal, el predio destinado a MBGI debe incluir, un área libre de intervenciones y clausurada al ganado, destinada a la conservación de la biodiversidad, la preservación del acervo genético de las especies presentes y el resguardo de la fauna asociada. Las áreas destinadas a la conservación se deben conectar con las de predios vecinos con corredores de flora y fauna para potenciar la conservación a escala de paisaje (Carranza et al., 2019).

Los resultados de esta tesis mostraron que los niveles de variabilidad genética detectados en la población de *A. quebracho-blanco* de la Reserva Natural Formosa fueron menores que los detectados en los fragmentos fuera de la reserva. Este hecho sumado a que la variabilidad genética detectada en los fragmentos no está relacionada con el tamaño de los fragmentos pero sí con la distancia entre las poblaciones, y que se detectó un moderado flujo génico entre fragmentos, dichos fragmentos podrían tener un papel relevante en la conservación de la diversidad genética de *A. quebracho-blanco*. Sobre la base de todos los resultados aquí obtenidos, las poblaciones de *A. quebracho-blanco* que, de acuerdo con el OTBN, se encuentran en zonas de categoría I (rojas) o próximas a áreas protegidas de muy alto valor de la conservación (dentro de un radio de ~40 km) o a corredores biológicos pueden ser consideradas como de bajo

riesgo genético. En cambio aquellas poblaciones que se encuentran a una distancia mayor de 40 km de un área protegida o de un corredor biológico o en zonas con bosques de mediano valor de conservación (categoría II o amarilla), o en zonas donde se permite el desmonte parcial para el desarrollo agropecuario (categoría III o verdes) estarían en mayor riesgo de sufrir las consecuencias negativas de la fragmentación o el aislamiento de las poblaciones.

El diseño de una red de áreas protegidas, bien gestionadas y distribuidas en diversos hábitats posibilitan el mantenimiento funcional de los ecosistemas (Dinerstein et al., 2017). Por lo tanto, el cumplimiento de las leyes vigentes que determinan la conservación de un porcentaje del ambiente original en cada propiedad y la preservación fragmentos de bosques interconectados entre sí y con las unidades de conservación (existentes y futuras), garantizaría la existencia de fragmentos capaces de sustentar metapoblaciones de *A. quebracho-blanco* así como de otras especies forestales en las áreas agrícolas del Gran Chaco. Por otra parte, dado que el monitoreo de la diversidad genética es una herramienta para investigar el estado de conservación de las poblaciones de especies clave, será preciso implementar un sistema de monitoreo que permita medir el impacto de los SSP y de los MBGI sobre la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco*, a fin de asegurar la conservación de la diversidad genética de esta especie y el potencial productivo del ecosistema.

Conclusiones

Los resultados obtenidos en esta tesis constituyen un importante aporte al conocimiento de la variabilidad y estructura genética de las poblaciones naturales de *A. quebracho-blanco* en la Argentina así como al de las especies forestales chaqueñas.

El análisis de agrupación bayesiana y el agrupamiento de las poblaciones en el PCoA permitió comprobar que la distribución de la variabilidad genética de *A. quebracho-blanco* no es al azar, sino que está estructurada espacialmente a escala regional. Por otra parte, la correlación positiva y significativa entre las distancias geográficas y genéticas resultante del test de Mantel indica que en *A. quebracho-blanco* la variabilidad genética está distribuida espacialmente como resultado del flujo génico entre individuos cercanos.

Los niveles de variabilidad y estructura genética detectados en *A. quebracho-blanco* están de acuerdo a lo esperado en especies longevas, predominantemente alógamas y de amplia distribución geográfica. Asimismo, los valores de Rho_{st} obtenidos sugieren que la diferenciación genética entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* es de moderada a alta como resultado de restricciones al flujo génico entre las poblaciones, debido a las características reproductivas y demográficas de *A. quebracho-blanco* así como a las características ambientales que limitarían el flujo de polen y semillas. A partir de la detección de diferencias significativas en la composición genética de las poblaciones se identificaron tres unidades de manejo en *A. quebracho-blanco*.

El estudio combinando el uso de marcadores moleculares con el empleo de modelos espaciales a fin de analizar la relación entre las características del paisaje y el ambiente y los patrones de estructuración genética de *A. quebracho-blanco* llevados a cabo en esta tesis constituyen una de las primeras contribuciones para la interpretación de la relación existente entre los patrones geográficos de la diversidad genética de una especie de la flora con las características ambientales actuales del Gran Chaco Argentino. Los resultados obtenidos mostraron que los individuos de *A. quebracho-blanco* de los grupos genéticos I y II se encuentran en las áreas topográficamente más elevadas y de mayor probabilidad de ocurrencia de la especie (Chaco Seco); mientras que los del grupo III (Chaco Húmedo y Sabana inundable de Paraná) se encuentran en las áreas topográficamente más bajas (0-183 m.s.n.m.) y de menor (Chaco Húmedo) a baja (Sabana inundable de Paraná) probabilidad de ocurrencia de la especie. Contrariamente a lo esperado, los resultados mostraron que las poblaciones que ocurren en las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia de *A. quebracho-blanco*, presentaron menor variabilidad genética respecto de las poblaciones que se encontraron en las áreas con menor probabilidad de ocurrencia. Además, los resultados obtenidos demostraron que la conectividad estructural entre las poblaciones *A. quebracho-blanco* sería limitada debido a las características del paisaje del Gran Chaco. Los principales ríos de la región, los sistemas serranos y las Salinas Grandes son barreras naturales que explicarían la existencia de las discontinuidades genéticas entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco*. La variación genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* tendría características adaptativas a las diferentes condiciones ambientales del Gran Chaco.

La evaluación del impacto de la fragmentación del hábitat y del uso del suelo en la conectividad funcional de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* aportó información de base para evaluar el riesgo de erosión de la diversidad genética de esta especie y la sustentabilidad genética de los bosques actuales y futuros del Chaco Semiárido. Los resultados demostraron que un alto porcentaje del área de *A. quebracho-blanco* está siendo reemplazada principalmente por el avance de la agricultura. Además, los resultados del análisis comparado de los niveles de variabilidad genética de los árboles maduros y futuros mostraron que no existen diferencias significativas en las poblaciones de *A. quebracho-blanco* del Chaco Semiárido entre las cohortes post-fragmentación y pre-fragmentación. Los valores comparados de AMOVA y Rho_{st} mayores entre las poblaciones post-fragmentación que entre las poblaciones de la cohorte pre-fragmentación sugieren que la reducción y el aislamiento de las poblaciones debidas a la fragmentación no habrían afectado el movimiento de polen y semillas. La capacidad de multiplicación asexual a partir de las raíces gemíferas también contribuiría a la retención de los niveles de diversidad genética en ambas cohortes de *A. quebracho-blanco*. Asimismo, debido a que la fragmentación del bosque chaqueño es relativamente reciente y los árboles de *A. quebracho-blanco* son longevos y de lento crecimiento, el tiempo transcurrido aún no sería lo suficiente para evaluar el impacto a largo plazo de la fragmentación en la diversidad y estructura genética de los árboles maduros y futuros, aunque en el corto plazo los factores ecológicos y demográficos podrían tener un impacto mayor en la viabilidad de las poblaciones de *A. quebracho-blanco* que la degradación genética de las poblaciones.

De acuerdo con los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, *A. quebracho-blanco* fue categorizada como una especie de menor preocupación. Sin embargo, de acuerdo con los resultados de esta tesis, el área de distribución de *A. quebracho blanco* en el Gran Chaco ha disminuido en un 30% debido al cambio de uso del suelo. Además, la superficie de áreas protegidas en el rango geográfico de esta especie, en particular en las áreas de mayor aptitud para *A. quebracho blanco*, es aún insuficiente para asegurar la conservación del bosque chaqueño. Por las razones antes expuestas, es probable que a corto plazo *A. quebracho-blanco* deba ser re-clasificada como amenazada o en peligro.

A partir del análisis combinado de los patrones de variabilidad genética, el MNE y las características del paisaje se identificaron tres áreas valiosas para la conservación de *A. quebracho-blanco*. La primera de ellas se encuentra en el este del Chaco Húmedo, en las cuencas de los ríos Santa Lucía y Corrientes donde, si bien la aptitud del área potencial de la especie es baja, se detectaron altos niveles de variabilidad genética. La segunda área con valores más altos de diversidad genética se encuentra en el norte del Chaco Seco, en el sistema de la cuenca del río Paraguay. La tercera área se encuentra en el sur del Chaco Seco, en la cuenca de Salinas Grandes, en las zonas de mayor aptitud identificadas en el MNE.

La identificación en esta tesis de unidades evolutivas independientes en *A. quebracho-blanco* asociadas a condiciones ambientales particulares y a las características del paisaje sugiere que, para la restauración de las áreas de bosque degradadas del Gran Chaco, se deberían seleccionar exclusivamente árboles dadores de semillas dentro de cada una de las áreas de valor para la conservación de la especie

identificadas en esta tesis, a fin de evitar que, mediante la implantación de árboles de otras procedencias, se provoque un proceso de depresión por exogamia impactando negativamente en la viabilidad de la especie. El conocimiento del grado de similitud genética entre poblaciones de *A. quebracho-blanco*, constituirá la base para la elección de las fuentes más apropiadas de individuos para la recuperación de poblaciones en declive de esta especie.

Finalmente, los resultados de esta tesis mostraron que los niveles de variabilidad genética detectados en la población de *A. quebracho-blanco* de la Reserva Natural Formosa fueron menores que los detectados en los fragmentos fuera de la reserva. Este hecho sumado a que la variabilidad genética detectada en los fragmentos no está relacionada con el tamaño de los fragmentos pero sí con la distancia entre las poblaciones, y que se detectó un moderado flujo génico entre fragmentos, sugiere que dichos fragmentos tendrían un papel relevante en la conservación de la diversidad genética de *A. quebracho-blanco*.

Sobre la base de todos los resultados aquí obtenidos, las poblaciones de *A. quebracho-blanco* que, de acuerdo con el OTBN, se encuentran en zonas de categoría I (rojas) o próximas a áreas protegidas de muy alto valor de la conservación o a corredores biológicos pueden ser consideradas como de bajo riesgo genético. En cambio aquellas poblaciones que se encuentran a una distancia mayor de un área protegida o de un corredor biológico o en zonas con bosques de mediano valor de conservación (categoría II o amarilla), o en zonas donde se permite el desmonte parcial para el desarrollo agropecuario (categoría III o verdes) estarían en mayor riesgo de

sufrir las consecuencias negativas de la fragmentación o el aislamiento de las poblaciones.

El cumplimiento de las leyes vigentes que determinan la conservación de un porcentaje del ambiente original en cada propiedad y la preservación fragmentos de bosques interconectados entre sí y con las unidades de conservación (existentes y futuras), garantizaría la existencia de fragmentos capaces de sustentar metapoblaciones de *A. quebracho-blanco* así como de otras especies forestales en las áreas agrícolas del Gran Chaco.

Por otra parte, dado que el monitoreo de la diversidad genética es una herramienta para investigar el estado de conservación de las poblaciones de especies clave, será preciso implementar un sistema de monitoreo que permita medir el impacto de los diferentes sistemas de manejo forestal propuestos para el Gran Chaco sobre la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *A. quebracho-blanco*, a fin de asegurar la conservación de la diversidad genética de esta especie y el potencial productivo del ecosistema.

Bibliografía

Adámoli, J.; Sennhauser, E. B.; Acero, J. M. & Rescia, A. (1990). Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17: 491-50.

<https://doi.org/10.2307/2845381>

Administración de Parques Nacionales. (2007). *Las Áreas Protegidas De La Argentina. Herramienta superior para la conservación de nuestro patrimonio natural y cultural.*

Administración de Parques Nacionales. (2018). *Plan de Gestión de la Reserva Natural Formosa-2018. Dirección regional del NEA.*

Aguilar, D.; Acosta, M. C.; Baranzelli, M.; Sérsic, A.; Delatorre-Herrera, J.; Verga, A.; Cosacov, A. (2020). Ecophylogeography of the disjunct South American xerophytic tree species *Prosopis chilensis* (Fabaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 129: 793-809.

<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa006>

Aguilar, R.; Quesada, M.; Ashworth, L.; Herrerias-Diego, Y. & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17(24): 5177-5188.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x>

Ahn, J. Y.; Lee, J. W.; Lim, H. I. & Hong, K. N. (2020). Genetic diversity and structure of *Prunus padus* populations in South Korea based on AFLP markers. *Forest Science and Technology* 16(4): 171-179.

<https://doi.org/10.1080/21580103.2020.1807415>

Aimi, N.; Uchida, N.; Ohya, N.; Hosokawa, H.; Takayama, H. & Sakai, S. (1991). Novel Indole Alkaloids from Cell Suspension Cultures of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht. *Tetrahedron Letters* 32: 4949-4952.

[https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(00\)93504-4](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(00)93504-4)

Aitken, S. N.; Yeaman, S.; Holliday, J. A.; Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1(1): 95-111.

<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>

Aizen, M. A. & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351.

<https://doi.org/10.2307/1939538>

Albarracín, S. F.; Viana, M. L. & Flores, H. (2007). Germinación y supervivencia de dos especies vegetales en altas concentraciones de boro. *Avances de energía Renovables y Medio Ambiente* 11(01): 49-55.

Aleksić, J. M.; Mataruga, M.; Daničić, V.; Cvjetković, B.; Milanović, Đ.; Vendramin, G. G.; Avanzi, C & Piotti, A. (2022). High pollen immigration but no gene flow via-seed

into a Genetic Conservation Unit of the endangered *Picea omorika* after disturbance.

Forest Ecology and Management 510: 120115.

Allendorf, F. W; Hohenlohe, P. A & Luikart, G. (2010). Genomics and the Future of

Conservation Genetic. Nature Reviews Genetics 11: 679-709.

Almirón, N. E. A. ; Murcia, J. E.; Paredes,E. N.; Fernández, S.A.; Kovalsky, I.E. & Solís Neffa, V. G. (2017). Evaluación de la información citogenética de especies de la flora del Gran Chaco Americano. II Reunión Argentina de Biología Evolutiva (II RABE). Argentina, Corrientes

Alzate-Marin, A. L., Guidugli, M. C., Soriani, H. H., Martinez, C. A., & Mestriner, M. A. (2009). An efficient and rapid DNA minipreparation procedure suitable for PCR/SSR and RAPD analyses in tropical forest tree species. Brazilian Archives of Biology and Technology 52: 1217-1224.

<https://doi.org/10.1590/S1516-89132009000500020>

Alzugaray, C., Carnevale, N. J., Salinas, A. R. & Pioli, R. (2007). Factores bióticos y abióticos que afectan la calidad de las semillas de *Schinopsis balansae* Engl. y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltl. Revista Iberoamericana de Micología 24(2): 142-147.

[https://doi.org/10.1016/S1130-1406\(07\)70030-X](https://doi.org/10.1016/S1130-1406(07)70030-X)

Anderson, K. E.; Gadau, J.; Mott, B. M.; Johnson, R. A.; Altamirano, A., Strehl, C. & Fewell, J. H. (2006). Distribution and evolution of genetic caste determination in *Pogonomyrmex* seed-harvester ants. Ecology 87(9): 2171-2184.

[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2171:DAEOGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2171:DAEOGC]2.0.CO;2)

Andersson, M. S.; Schultze-Kraft, R.; Peters, M.; Duque, M. C. & Gallego, G. (2007).

Extent and structure of genetic diversity in a collection of the tropical multipurpose shrub legume *Cratylia argentea* (Desv.) O. Kuntze as revealed by RAPD markers. Electronic Journal of Biotechnology 10 (3): 386-399.

<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-34582007000300006>

Argentina, F. V. S. (2005). Evaluación ecorregional del Gran Chaco Americano-Buenos Aires: The Nature Conservancy. Fundación De S del Chaco: Wildlife Conservation Society-Bolivia. 24 p.

Argollo Bautista, J. & Iriondo, M. H. (2008). El Cuaternario de Bolivia y regiones vecinas. Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino.

Augspurger, C. K. (1980). Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. Evolution 475-488.

<https://doi.org/10.2307/2408217>

Augusto, A.; Tabanez, J. & Viana, V. M. (2000). Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. Biotropica 32(4b): 925-933.

<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00630.x>

Austerlitz, F.; Mariette, S.; Machon, N., Gouyon, P. H. & Godelle, B. (2000). Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154(3): 1309-1321.

<https://doi.org/10.1093/genetics/154.3.1309>

Baker, H. G. (1970). Plants and civilization. Macmillan International Higher Education.

Barchuk A.H.; Iglesias M.R & Oviedo C. (2006). Rebrote basal de *Aspidosperma quebracho-blanco* en estado de plántula: mecanismo de persistencia en el Chaco Árido. *Ecología Austral* 16: 197-205.

Barchuk A. H.; Valiente-Banuet, A. & Díaz, M. P. (2005). Effect of shrubs and seasonal variability of rainfalls in the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht in two edaphically contrasting environments. *Ecología Austral* 30: 695-705.

<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01511.x>

Barchuk, A. H. & Díaz, M. P. (1999). Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest Ecology and Management* 118 (1-3): 31-36.

[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00484-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00484-8)

Barchuk, A. H & Díaz, M. P. (2000). Vigor de Crecimiento y Supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y de *Prosopis chilensis* en el Chaco árido. *Quebracho* 8: 17-29.

Barrandeguy, M. E.; García, M. V.; Prinz, K.; Pomar, R. R. & Finkeldey, R. (2014).

Genetic structure of disjunct Argentinean populations of the subtropical tree *Anadenanthera colubrina* var. *cebilo* (Fabaceae). *Plant Systematics and Evolution* 300 (7): 1693-1705.

<https://doi.org/10.1007/s00606-014-0995-y>

Barreda, V.; Anzótegui, L.; Prieto, A.; Aceñolaza, P.; Bianchi, M.; Borromei, A.; Brea, M.; Caccavari, M.; Cuadrado, G.; Garralla, S.; Grill, S.; Guerstein, R.; Lutz, A.; Mancini, V.; Mautino, L.; Ottone, E.; Quatrocchio, M.; Romero, E.; Zamaloa, M. & Zucol, A. (2007). Diversificación y cambios de las Angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Ameghiniana*. 50° Aniversario. Edición Especial: 173–191.

Barrett, S. C. (2003). Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 358(1434): 991-1004.

Barrett, S. C. & Harder, L. D. (1996). Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution* 11(2): 73-79.

[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81046-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81046-9)

Bastin, J. F.; Berrahmouni, N.; Grainger, A.; Maniatis, D.; Mollicone, D.; Moore, R.; Patriarca, C.; Picard, N.; Sparrow, B. & Castro, R. (2017). The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356 (6338): 635-638.

DOI: 10.1126/science.aam6527

Bawa, K. S. (1990). Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual review of Ecology and Systematics 21(1): 399-422.

<https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002151>

Bawa, K. S. & Ashton, P. S. (1991). Tropical Rain Forests: A Genetic Perspective. En: Genetics and Conservation of Rare Plants. Ed. Donald A. Falk, Kent E. Holsinger, Kent E.. Holsinger. p 62. Oxford University Press. United States, New York.

Bernhardt, P; Kenrick, J. & Knox, R.B. (1984). Pollination biology and the breeding system of *Acacia retinodes* (Leguminosae: Mimosoideae). Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 17–29.

<https://doi.org/10.2307/2399054>

Bessegá, C.; Saidman, B. O. & Vilardi, J. C. (2005). Genetic relationships among American species of *Prosopis* (Leguminosae) based on enzyme markers. Genetics and Molecular Biology 28(2): 277-286.

Bessegá, C.; Pometti, C.; Campos, C.; Saidman, B. O. & Vilardi, J. C. (2017). Implications of mating system and pollen dispersal indices for management and conservation of the semi-arid species *Prosopis flexuosa* (Leguminosae). Forest Ecology and Management 400: 218-227.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.007>

Biani, N.; Vesprini, J. & Prado, D. (2006). Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo XX. En: Arturi, M. F., J. L. Frangi y J. F. Goya (Eds.), Ecología y Manejo de los

bosques de Argentina. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales-Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.

Bilenco, D. & Miñarro, F. (2004). Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

Blambert, L.; Mallet, B.; Humeau, L. & Pailler, T. (2016). Reproductive patterns, genetic diversity and inbreeding depression in two closely related *Jumellea* species with contrasting patterns of commonness and distribution. *Annals of Botany* 118(1): 93-103.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcw014>

Boletta, P. E.; Ravelo, A. C.; Planchuelo, A. M. & Grilli, M. (2006). Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 228 (1-3): 108-114.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.045>

Bonin, A.; Ehrlich, D. & Manel, S. (2007). Statistical analysis of amplified fragment length polymorphism data: a toolbox for molecular ecologists and evolutionists. *Molecular Ecology* 16(18): 3737-3758.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03435.x>

Bosch, M., Herrando-Moraira, S.; del Hoyo, A.; López-Pujol, J.; Massó, S.; Rosselló, J. A.; Simon, J. & Blanché, C. (2019). New conservation viewpoints when plants are viewed at one level higher. Integration of phylogeographic structure, niche modeling

and genetic diversity in conservation planning of W Mediterranean larkspurs. Global Ecology and Conservation 18:e00580.

<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00580>

Botelho, T. S. G.; Paggi, G. M. & Farinaccio, M. A. (2021). Genetic diversity and fragmentation of *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae) natural habitats, conservation issues in chaco forest and savanna biomes. Darwiniana 9(1):
<http://dx.doi.org/10.14522/darwiniana.2021.91.932>

Boubli, J. P.; Ribas C.; Lynch Alfaro, J. W.; Alfaro, M. E.; da Silva, M. N. F.; Pinho, G. M. & Farias, I. P. (2015). Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. Molecular Phylogenetics and Evolution 82: 400-412.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.005>

Bravo, S.; Kunst, C. & Grau, R. (2008). Suitability of the native woody species of the Chaco region, Argentina, for use in dendroecological studies of fire regimes. Dendrochronologia 26 (1): 43-52.

<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.05.004>

Brieva, A. C. (2018). Caracterización de cuencas. Proyecto Específico 1133022 “Caracterización y análisis multidisciplinario de la información hidrológicas en cuencas” Versión 1 Junio de 2018 Ing. Agr. Carlos Brieva INTA EEA Rama Caída. 161 pp.

Britos, A. H. & Barchuk, A. H. (2013). Dinámica de la cobertura vegetal y los usos de la tierra a través de modelos de no-equilibrio. Revista de Teledetección 40: 88-109.

Brodkorb, P. (1938). Further additions to the avifauna of Paraguay. Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 394: 1-5.

Brodkorb, P. (1939). Notes on the races of *Rhea americanus* (Linnaeus). Proceedings of the Biological Society of Washington 52: 185-186.

Broquet, T.; Ray, N.; Petit, E.; Fryxell, J. M. & Burel, F. (2006). Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). Landscape Ecology 21(6): 877-889.

<https://doi.org/10.1007/s10980-005-5956-y>

Brown, A.; Pacheco, S. & Cristóbal L. (2012). Bitácora los caminos del Chaco. Obras viales y paisajes de conservación en la Región Chaqueña. Ed. del Subtrópico. 147 pp.

Bucher, E. H. (1982). Chaco and Caatinga — South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. Ecology of Tropical Savannas 48–79.

DOI:10.1007/978-3-642-68786-0_4

Bucher, E. H. (2019). The Mar Chiquita Salt Lake (Córdoba, Argentina). Springer International Publishing.

Bucher, E. H. & Huszar, P. C. (1999). Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. Journal of Environmental Management 57(2): 99-108.

Burkart, R. (2005). Las áreas protegidas de la Argentina. La situación ambiental argentina: 399-404. En: Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (Eds.).

(2005). La Situación Ambiental Argentina. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 2006

Cabido, D.; Cabido, M.; Garré, S. M.; Gorgas, J. A.; Miatello, R.; Rambaldi, S.; Ravelo, A.; Tassile, J. L. (2003). Regiones Naturales de la Provincia de Córdoba. Serie C, Publicaciones técnicas. Agencia Córdoba Ambiente. Dir. de Ambiente, 102 pp.

Cabido, M.; Carranza, L.; Acosta, A. & Páez, S. (1991). Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. Phytocoenologia 19: 547-566.

Cabido, M.; Zeballos, S. R.; Zak, M., Carranza, M. L., Giorgis, M. A.; Cantero, J. J. & Acosta, A. T. (2018). Native woody vegetation in central Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. Applied Vegetation Science 21(2): 298-311.

<https://doi.org/10.1111/avsc.12369>

Caetano-Anollés, G. & Gresshoff, P. M. (1994). Staining Nucleic Acids with Silver: An Alternative to Radioisotopic and Fluorescent Labeling. Promega Notes Magazine 45:13.

Campodonico, V. A.; García, M. G. & Pasquini, A. I. (2016). The geochemical signature of suspended sediments in the Parana River basin: Implications for provenance, weathering and sedimentary recycling. Catena 143: 201–214.

doi: 10.1016/j.catena.2016.04.008

Campos-Krauer, J. M. & Wisely, S. M. (2011). Deforestation and cattle ranching drive rapid range expansion of capybara in the Gran Chaco ecosystem. Global Change Biology 17(1): 206-218.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02193.x>

Camps, G. A.; Martínez-Meyer, E.; Verga, A. R.; Sérsic, A. N. & Cosacov, A. (2018).

Genetic and climatic approaches reveal effects of Pleistocene refugia and climatic stability in an old giant of the Neotropical Dry Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 125(2): 401-420.

<https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly115>

Cánepa, L. N. (2015). Análisis de la variación de los caracteres reproductivos de *Gleditschia amorphoides* (Griseb.) Taub. (Fabaceae, Cesalpinoideae) en el este de la provincia de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste.

Capparella, A. P. (1991). Neotropical avian diversity and riverine barriers. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 20: 307-316.

Carlini, A. A.; Zurita, A. E.; Gasparini, G. & Noriega, J. I. (2004). Los Mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, y los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *INSUGEO, Miscelánea* 12: 83 – 90.

Carpentier, C. L.; Vosti, S. A. & Witcover, J. (2000). Intensified production systems on western Brazilian Amazon settlement farms: could they save the forest?. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 82 (1-3): 73-88.

[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00217-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00217-6)

Carpio, J. M. & Romero, D. E. (2005). Balance hídrico superficial de la cuenca alta del Río Pilcomayo. Informe Final. Instituto de Hidráulica e Hidrología, UMSA. La Paz.

Carranza, C. A.; Peri, P. L. & Navall, M. (2019). Manual de Indicadores para Monitoreo de Planes Prediales MBGI Región Parque Chaqueño.

Carrillo Angeles, I. G.; Golubov, J.; Milligan, B. G. & Mandujano, M. C. (2011). Spatial distribution pattern of a clonal species: effects of differential production of clonal and sexual offspring. *Evolutionary Ecology* 25(6): 1357-1383.

<https://doi.org/10.1007/s10682-011-9472-z>

Carrizo, E.; Palacio, M. O. & Roic, L. D. (2005). Uso medicinal de algunas especies nativas en Santiago del Estero (República Argentina). *Dominguezia* 21(1): 25-32.

Carvalho, F.; Carvalho, R.; Mira, A. & Beja, P. (2016). Assessing landscape functional connectivity in a forest carnivore using path selection functions. *Landscape Ecology* 31(5): 1021-1036.

<https://doi.org/10.1007/s10980-015-0326-x>

Casiva, P. V.; Saidman, B. O.; Vilardi, J. C. & Cialdella, A. M. (2002). First comparative phenetic studies of Argentinean species of *Acacia* (Fabaceae), using morphometric, isozymal, and RAPD approaches. *American Journal of Botany* 89(5): 843-853.

<https://doi.org/10.3732/ajb.89.5.843>

Casiva, P. V.; Vilardi, J. C.; Cialdella, A. M. & Saidman, B. O. (2004). Mating system and population structure of *Acacia aroma* and *A. macracantha* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 91(1): 58-64.

<https://doi.org/10.3732/ajb.91.1.58>

Castellanos, A. (1965). Estudio fisiográfico de la provincia de Corrientes. Instituto de Fisiografía y Geología (Universidad Nacional del Litoral), Publicaciones. XLIX, 222 pp.

Castro-Diez, P.; Puyravaud, J. P.; Cornelissen, J. H. C. & Villar Salvador, P. (1998). Stem anatomy and relative growth rate in seedling of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 116: 57-66.

<https://doi.org/10.1007/s004420050563>

Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.

<https://doi.org/10.2307/5542>

CBD & UNEP. (2011). Plan Estratégico del CDB para la Diversidad Biológica y sus Metas de Aichi para la Biodiversidad.

<http://www.cbd.int/doc стратегic-plan/2011-2020/Aichi-Targets-EN.pdf> [Fecha de consulta 2016/09/19].

Chiarini, F. E.; Scaldaferro, M. A.; Bernadello, Gabriel & Acosta, M. C. (2019). Cryptic genetic diversity in *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae) from South America. *Australian Journal of Botany* 66: 531 - 540.

<https://doi.org/10.1071/BT17245>

Cisneros, A. B., & Moglia, J. G. (2017). *Prosopis alba*, alternativa sustentable para zonas áridas y semiáridas. En: Giménez, A. M & Moglia, J. G.(2017). Los Bosques actuales del Chaco semiárido argentino. Ecoanatomía y Biodiversidad. Una mirada

propositiva .p.231-248. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Santiago del Estero, Argentina. ISBN: 978-987-4078-12-4.

Clark, M. L.; Aide, T. M.; Grau, H. R. & Riner, G. (2010). A scalable approach to mapping annual land cover at 250 m using MODIS time series data: A case study in the Dry Chaco ecoregion of South America. *Remote Sensing of Environment* 114(11): 2816-2832.

<https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.07.001>

Collevatti, R. G.; Nabout, J. C. & Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Range shift and loss of genetic diversity under climate change in *Caryocar brasiliense*, a Neotropical tree species. *Tree Genetics & Genomes* 7(6): 1237-1247.

<https://doi.org/10.1007/s11295-011-0409-z>

Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of Populations* 298: 312.

Conson, A. R.; Ruas, E. A.; Vieira, B. G.; Rodrigues, L. A.; Costa, B. F.; Bianchini, E. & Ruas, P. M. (2013). Genetic structure of the Atlantic Rainforest tree species *Luehea divaricata* (Malvaceae). *Genetica* 141 (4-6): 205-215.

DOI:10.1007/s10709-013-9719-4

Contreras, F. I. (2019). La incidencia de las Lomadas de Otumpa sobre el escurrimiento superficial en las provincias de Chaco y Formosa (Rep. Argentina). *Huellas* 23(2): 129-147.

Contreras, S. A.; Contreras, F. I.; Lutz, A. I. & Zucol, A. F. (2015). Contribución al conocimiento florístico del Chaco Oriental, sudeste de la provincia de Formosa, Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 50(4): 531-574.

Cordeiro, N. J. & Howe, H. F. (2001). Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. Conservation Biology 15(6): 1733-1741.

<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.99579.x>

Costa, R.; Pereira, G.; Garrido, I.; Tavares-de-Sousa, M. M. & Espinosa, F. (2016). Comparison of RAPD, ISSR, and AFLP molecular markers to reveal and classify orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) germplasm variations. PLoS ONE 11(4): e0152972.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152972>

Coulon, A.; Cosson, J. F.; Angibault, J. M.; Cargnelutti, B.; Galan, M.; Morellet, N.; Peti, E.; Aulagnier, S. & Hewison, A. J. M. (2004). Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. Molecular Ecology 13(9): 2841-2850.

Craft, K. J. & Ashley, M. V. (2007). Landscape genetic structure of bur oak (*Quercus macrocarpa*) savannas in Illinois. Forest Ecology and Management 239(1-3): 13-20.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.11.005>

Cruz-Cárdenas, G.; López-Mata, L.; Villaseñor, J. L. & Ortiz, E. (2014). Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. Revista Mexicana de Biodiversidad 85(1): 189-199.

<https://doi.org/10.7550/rmb.36723>

Cuadra, D. E. (2012). Revista Geográfica Digital. IGUNNE. Año 9. Nº 18. <http://hum.unne.edu.ar/revistas/geoweb/default.html>. [Fecha de consulta 2016/09/19].

Cuénin, N.; Flores, O.; Rivière, E.; Lebreton, G.; Reynaud, B. & Martos, F. (2019). Great genetic diversity but high selfing rates and short-distance gene flow characterize populations of a tree (*Foetidia*; Lecythidaceae) in the fragmented tropical dry forest of the Mascarene Islands. *Journal of Heredity* 110(3): 287-299.

<https://doi.org/10.1093/jhered/esy069>

Cushman, S. A.; McKelvey, K. S.; Hayden, J. & Schwartz, M. K. (2006). Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *The American Naturalist* 168(4): 486-499.

<https://doi.org/10.1086/506976>

Damasceno, J. O.; Ruas, E. A.; Rodrigues, L. A.; Ruas, C. F.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A. & Ruas, P. M. (2011). Genetic differentiation in *Aspidosperma polyneuron* (Apocynaceae) over a short geographic distance as assessed by AFLP markers. *Genetics and Molecular Research* 10 (2): 1180-1187.

Dargám, R. M. (1994). Geochemistry of waters and brines from the Salinas Grandes basin, Córdoba, Argentina I. Geomorphology and hydrochemical characteristics. *International Journal of Salt Lake Research* 3(2): 137–158.

doi:10.1007/bf01990491

Davies, S. J.; Cavers, S.; Finegan, B.; Navarro, C. & Lowe, A. J. (2010). Genetic consequences of multigenerational and landscape colonisation bottlenecks for a neotropical forest pioneer tree, *Vochysia ferruginea*. *Tropical Plant Biology* 3(1): 14-27.

de Abreu Moreira, P.; Brandão, M. M.; de Araujo, N. H.; de Oliveira, D. A. & Fernandes, G. W. (2015). Genetic diversity and structure of the tree *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae) associated with remnants of a seasonally dry tropical forest. *Flora* 210: 40-46.

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.10.005>

de Jong, T. J.; Waser, N. M. & Klinkhamer, P. G. (1993). Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology & Evolution* 8(9): 321-325.

[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90239-L](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90239-L)

de Sousa, V. A.; Reeves, P. A.; Reilley, A.; de Aguiar, A. V.; Stefenon, V. M. & Richards, C. M. (2020). Genetic diversity and biogeographic determinants of population structure in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Conservation Genetics* 21(2): 217-229.

DeWoody, J. A.; Harder, A. M.; Mathur, S. & Willoughby, J. R. (2021). The long-standing significance of genetic diversity in conservation. *Molecular Ecology* 30(17): 4147-4154.

<https://doi.org/10.1111/mec.16051>

Didham, R. K.; Ghazoul, J.; Stork, N. E. & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution* 11(6): 255-260.

[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20047-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20047-3)

Di Giacomo, A. S. & Krapovickas, S. (2005). Conserving the grassland important bird areas (IBAs) of southern South America: Argentina, Uruguay, Paraguay, and Brazil. En: Ralph, C. J.; Rich, T. D. (ed.).(2002) Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the Third International Partners in Flight Conference. Asilomar, California, Volume 2 Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191. Albany, CA: US Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station: p. 1243-1249 (Vol. 191).

Dinerstein, E.; Olson, D.; Joshi, A.; Vynne, C.; Burgess, N. D.; Wikramanayake, E.; Hahn, N.; Palminteri, S.; Hedao, P.; Noss, R.; Hansen, M.; Locke, H.; Ellis, E. C.; Jones, B.; Barber, C. V.; Hayes, R.; Kormos, C.; Martin, V.; Crist, E.; Sechrest, W.; Price, L.; Baillie, J. E. M.; Weeden, D.; Suckling, K.; Davis, C.; Sizer, N.; Moore, R.; Thau, D.; Birch, T.; Potapov, P.; Turubanova, S.; Tyukavina, A.; de Souza, N.; Pintea, L.; Brito, J. C.; Llewellyn, O. A.; Miller, A. G.; Patzelt, A.; Ghazanfar, S. A.; Timberlake, J.; Klöser, H.; Shennan-Farpón, Y.; Kindt, R.; Lillesø, J. P. B.; van Breugel, P.; Graudal, L.; Voge, M.; Al-Shammari, K. F. & Saleem, M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. BioScience 67(6): 534-545.

<https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>

Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. (2003). Atlas de los Bosques Nativos Argentinos. Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas BIRF 4085-AR. Buenos Aires, Argentina.

Dominguez Torezan, J. M.; Souza, R. F. D.; Ruas, P. M.; Ruas, C. D. F.; Camargo, E. H. & Vanzela, A. L. L. (2005). Genetic variability of pre and post-fragmentation cohorts of *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg.(Apocynaceae). Brazilian Archives of Biology and Technology 48(2): 171-180.

Dovie, D. B. (2003). Rural economy and livelihoods from the non-timber forest products trade. Compromising sustainability in southern Africa?. The International Journal of Sustainable Development & World Ecology 10(3): 247-262.

<https://doi.org/10.1080/13504500309469803>

Dow, B. D. & Ashley, M. V. (1996). Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. Molecular Ecology 5(5): 615-627.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1996.tb00357.x>

Dow, B. D. & Ashley, M. V. (1998). Factors influencing male mating success in bur oak, *Quercus macrocarpa*. New Forests 15(2): 161-180.

<https://doi.org/10.1093/jhered/89.1.62>

Doyle, J. J. & Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulletin 19: 11-15.

Drago, E. (1973). Caracterización de la llanura aluvial del Paraná medio y de sus cuerpos de agua. Boletín Paranaense de Geociencias 31: 3144.

Drago, E. C. & Amsler, M. L. (1998). Bed Sediment Characteristics in the Paraná and Paraguay Rivers. *Water International* 23(3): 174–183.

doi:10.1080/02508069808686764

Dreisig, H. (1995). Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. *Oikos* 161-172.

<https://doi.org/10.2307/3546218>

Elena, C.D. (2018). Diferenciación, variabilidad y estructura genética de poblaciones diploides y poliploides del morfotipo serrano de *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* (Passifloraceae, Turneroideae). Trabajo final de Graduación, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (Argentina).

Elith, J.; Graham, C. H.; Anderson, R. P.; Dudík, M.; Ferrier, S.; Guisan, A.; Hijmans, R. J.; Huettmann, F.; Leathwick, J. R.; Lehmann, A.; Li, J.; Lohmann, L. G.; Loiselle, B. A.; Manion, G.; Moritz, C.; Nakamura, M.; Nakazawa, Y.; Overton, J. McC.; Peterson, A. T.; Phillips, S. J.; Richardson, K. S.; Scachetti-Pereira, R.; Schapire, R. E.; Soberón, J.; Williams, S.; Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29(2): 129-151.

<https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>

Ellstrand, N. C. & Elam, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: Implication for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.

<https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>

Endrees, M. E & Bruyns, P. (2000). A revised classification of the Apocynaceae. The Botanical Review 66(1): 1-56.

<https://doi.org/10.1007/BF02857781>

Environmental Systems Research Institute, Inc. (2016). ArcGIS [software GIS] Versión 10.5. Redlands, CA.

Erlize, F.; Canevari, M.; Canevari, P.; Costa, G. & Rumboll, M. (1993). Los Parques Nacionales de la Argentina y otras de sus áreas naturales. Ed. El Ateneo. 238 pp.

Ezcurra, C. (1981). Revisión de las Apocináceas de la Argentina. Darwiniana, 23: 367–474.

Ezcurra, C. E. (1999). Apocynaceae. En: Zuloaga, F. O. & Morrone, O. (1999). Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Monographs in Systematic Botanical. Missouri Botanical Garden. Vol. 74. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis.

FAO. (1988). Manejo integrado de cuencas hidrográficas en América Latina. Santiago de Chile. 36 pp

Ferreyra, L. I.; Bessega, C.; Vilardi, J. C. & Saidman, B. O. (2004). First report on RAPDs patterns able to differentiate some Argentinean species of section Algarobia (*Prosopis*, Leguminosae). Genetica 121(1): 33-42.

<https://doi.org/10.1023/B:GENE.0000019925.06080.c7>

Ferreyra, L. I.; Bessega, C.; Vilardi, J. C. & Saidman, B. O. (2007). Consistency of population genetics parameters estimated from isozyme and RAPDs dataset in species of genus *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Genetica* 131(3): 217-230.

<https://doi.org/10.1007/s10709-006-9132-3>

Ferreyra, L. I.; Vilardi, J. C.; Tosto, D. S.; Julio, N. B. & Saidman, B. O. (2010). Adaptive genetic diversity and population structure of the “algarrobo” [*Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz] analysed by RAPD and isozyme markers. *European Journal of Forest Research* 129(6): 1011-1025.

<https://doi.org/10.1007/s10342-010-0386-z>

Fertonani, M. & Prendes, H. (1983). Hidrología en áreas de llanura. Aspectos conceptuales, teóricos y metodológicos. *Coloquio Internacional sobre hidrología de grandes llanuras*. Olavarría. Argentina. Tomo I: 120-156.

Fick, S. E. & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12): 4302-4315.

<https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Fielding, A. H. & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.

<https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>

Fiorentino, D. C.; Bellomo, V.; Diodato, L.; Notario, A. & Castresana, L. (1995).

Coleópteros cerambícidos xilófagos del Parque Chaqueño Seco (Argentina). Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas: 617-626.

Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.

<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>

Fracassi, N., Pereira, J.; Mujica, G.; Hauri, B. & Quintana, R. (2017). Estrategias de conservación de la biodiversidad en paisajes forestales del Bajo Delta del Paraná-uniendo a los actores clave de la región. *Mastozoología Neotropical* 24: 59-68.

Frankel, O. H. & Soulé, M. E. (1981). Conservation and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10: 1500–1508.

<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x>

Frankham, R.; Ballou, J. D. & Briscoe, D. A. (2009). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Frankham, R.; Lees, K.; Montgomery, M. E.; England, P. R.; Lowe, E. H. & Briscoe, D. A. (1999). Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential?. In *Animal Conservation Forum* 2 (4): 255-260. Cambridge University Press.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1999.tb00071.x>

Frankham, R.; Manning, H.; Margan, S.H. & Briscoe, D. A. (2000). Does equalisation of family sizes reduce genetic adaptation to captivity? *Animal Conservation* 3: 357–363.

Frate, L.; Acosta, A. T. R; Cabido, M.; Hoyos, L. & Carranza, M. L. (2015). Temporal Changes in Forest Contexts at Multiple Extents: Three Decades of Fragmentation in the Gran Chaco (1979-2010), Central Argentina. *PLoS ONE* 10(12): e0142855.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142855>

Fraude, G. (1878). Ueber Aspidospermin, ein Alkaloid der Quebrachorinde. *Ver. Deut. Chem. Ges.*, 11:2189-2191.

<https://doi.org/10.1002/cber.187801102267>

Fuschini Mejia, M. C. (1983). Hidrología de Grandes Llanuras. *Actas del Coloquio de Olavarría. PHI – UNESCO. Olavarría. Argentina.*

Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer. Sunderland.

Gallardo, J. M. (1979). Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. In W. EDuellman (ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*: 299-307.

Gardner, S. M.; Cabido, M. R.; Valladares, G. R. & Diaz, S. (1995). The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science* 6(3): 349-356.

<https://doi.org/10.2307/3236234>

Gascón, C.; Malcolm, J. R.; Patton, J. L.; Silva, M. N. F.; Bogart, J. P.; Lougheed, S. C.; Peres, C. A.; Neckel, S. & Boag, P.T. (2000). Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy Science USA*, 97: 13672–13677.

<https://doi.org/10.1073/pnas.230136397>

Gaspari, F. J. (2013). El manejo de cuencas hidrográficas como unidad de planificación en Argentina. *Ecología* 25: 99-108.

Gaspari, F. J.; Senisterra, G. E.; Delgado, M. I.; Rodríguez Vagaria, A. M. & Besteiro, E. (2009). Manual de Manejo Integral de Cuencas Hidrográficas. Primera Edición. La Plata. 321 pp.

Gasparri, N. I. & Grau, H. R. (2009). Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology and Management* 258(6): 913-921.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.024>

Ghazoul J. (2005). Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80: 413-443.

Gibb, H. & Hochuli, D. F. (2002). Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation* 106(1): 91-100.

[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00232-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00232-4)

Ginzburg, R. & Adámoli, J. (2006). Situación ambiental en el Chaco húmedo. En: Brown, A.; Martinez Ortiz, U.; Acerbi, M. & Corcuera, J. (2006). La Situación Ambiental Argentina 2005: 103-113. Fundación Vida Silvestre. Argentina.

Giudicelli, G. C.; Turchetto, C.; Guzmán-Rodríguez, S.; Teixeira, M. C.; Petzold, E.; Bombarely, A. & Freitas, L. B. (2022). Population genomics indicates micro-refuges and riverine barriers for a southern South American grassland nightshade. *Journal of Biogeography* 49(1): 51-65.

González, A. V.; Gómez-Silva, V.; Ramírez, M. J. & Fontúbel, F. E. (2020). Meta-analysis of the differential effects of habitat fragmentation and degradation on plant genetic diversity. *Conservation Biology* 34(3): 711-720.

<https://doi.org/10.1111/cobi.13422>

Gorleri, M. C. (2005). Caracterización climática del Chaco Húmedo. Di Giácomo A.G. y S.F. (Eds.), *Temas de Naturaleza y Conservación*. 4: 13–25. Monografía de Aves Argentinas. Buenos Aires.

Grattapaglia, D. & Sederoff, R. (1994). Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudo-testcross: mapping strategy and RAPD markers. *Genetics* 137(4): 1121-1137.

<https://doi.org/10.1093/genetics/137.4.1121>

Guillot, G., Mortier, F. & Estoup, A. (2005). GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5 (3): 712-715.

<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01031.x>

Haffer, J. (1997). Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6: 451–476.

<https://doi.org/10.1023/A:1018320925954>

Hamilton, M. B. (2021). *Population Genetics*. John Wiley & Sons.

Hammer, Ø.; Harper, D. A. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9.

Hamrick, J. L. (2004). Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197(1-3): 323-335.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.023>

Hamrick, J. L.; Godt, M. J. W & Sherman-Broyles, S. L. (1992). Factors influencing genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.

DOI: 10.1007/978-94-011-2815-5_7

Hamrick, J. L. & Godt, M. J. W. (1989). Allozyme diversity in plant species. In *Plant populations genetics, breeding and germoplasm resources*. ed. A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Khaler & B. S. Weir): 43-63. Sunderland, MA: Sinauer.

Hamrick, J. L. & Godt, M. J. W. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B* 351: 1291-1298.

<https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0112>

Hamrick, J. L. & Loveless, M. D. (1986). The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. In Frugivores and seed dispersal: 211-223. Springer, Dordrecht.

DOI: 10.1007/978-94-009-4812-9_20

Hamrick, J. L. & Loveless, M. D. (1989). The genetic structure of tropical tree populations: Associations with reproductive biology. In: Bock JH & Linhart YB (eds.). Plant Evolutionary Ecology : 131-146. Westview Press, Boulder Colo.

Hamrick, J. L & Nason, J. D. (1996). Consequences of dispersal in plants. In: Population dynamics in ecological space and time. Chicago, IL: University of Chicago Press: 203-236.

Handel, S. N. (1983). Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. Pollination Biology 163, 211.

Hansen, M.C.; Potapov, P.V.; Moore, R.; Hancher, M.; Turubanova, S.A.; Tyukavina, A.; Thau, D.; Stehman, S.V.; Goetz, S.J.; Loveland, T.R.; Kommareddy, A.; Egorov, A.; Chini, L.; Justice, C.O. & Townshend, J.R.G. (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science 342: 850–853.

Harms, K. E ; DALLING, J. W. & AIZPRÚA, R. (1997). Regeneration from cotyledons in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). Biotropica 29: 234-237.

Hayes, F. E.(1995). Status, Distribution and Biogeography of the Birds of Paraguay. Monographs in Field Ornithology 1: 1-224.

Henle, K.; Davies, K.; Kleyer, M.; Margules, C. & Settele, J. (2004). Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207-251.

10.1023/B:BIOC.0000004319.91643.9e.

Herrera, P.; Adámoli, J.; Torrilla, S. & Ginzburg, R. (2005). El riacho Mbiguá en el contexto del modelado fluvial de la región chaqueña. En: Di Giacomo A.G. y S.F. (Eds.), Temas de Naturaleza y Conservación. 4: 27–39. Monografía de Aves Argentinas. Buenos Aires.

Hijmans, R. J. & Elith, J. (2015). Species distribution modelling with R. <<https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf>>

Hoban, S.; Bruford, M.; Jackson, J. D. U.; Lopes-Fernandes, M.; Heuertz, M.; Hohenlohe, P. A.; Paz-Vinas, I; Sjögren-Gulve, P.; Segelbacher, G.; Vernesi C.; Aitken S.; Bertola,L. D.; Bloomer,P.; Breed,M.; Rodríguez-Correa, H.; Funk,W. C. ; Grueber,C. E.; Hunter,M. E.; Jaffe, R.; Liggins, L.; Mergeay, J.; Moharrek,F.; O'Brien,D.; Ogden,R., Palma-Silva, C.; Pierson, J.; Ramakrishnan, U.; Simo-Droissart,M.; Tani, N.; Waits, L. & Laikre, L. (2020). Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biological Conservation* 248: 108654.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108654>

Holderegger, R. & Wagner, H. H. (2008). Landscape genetics. *Bioscience* 58(3): 199-207.

<https://doi.org/10.1641/B580306>

Honnay, O. & Jacquemyn, H. (2007). Susceptibility of common and rare species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21: 823–831.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00646.x>

Honorable Cámara de Diputados de la Nación. (2007). Ley N° 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos. Boletín Oficial de la República Argentina N° 31.310.

Hoyos, L. E.; Cingolani, A. M.; Zak, M. R.; Vaieretti, M. V.; Gorla, D. E. & Cabido, M. R. (2013). Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science* 16(2): 260-271.

<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01218.x>

Hunziker, A. T. (1946). Raíces gemíferas en algunas plantas leñosas argentinas. *Revista Argentina Agronómica* 13:57-54.

Husband, B. C. & Schemske, D. W. (1996). Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* 50(1): 54-70.

<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb04472.x>

Iriondo, M. H. (1972). Mapa geomorfológico de la llanura aluvial del río Paraná entre Helvecia y San Nicolás (República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27 (2): 155-160.

Iriondo, M. H. (1992). El Chaco. *Holoceno* 1: 50-63.

Iriondo, M.; Colombo, F. & Kröhling, D. (2000). El abanico aluvial del Pilcomayo, Chaco (Argentina-Bolivia-Paraguay): características y significado sedimentario. *Geogaceta* 28: 79-82.

Ishii, H. S. & Sakai, S. (2001)a. Implications of geitonogamous pollination for floral longevity in *Iris gracilipes*. *Functional Ecology* 15(5): 633-641.

<https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00560.x>

Ishii, H. S. & Sakai, S. (2001)b. Effects of display size and position on individual floral longevity in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *Functional Ecology* 15(3): 396-405.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00536.x>

IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org>.

Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104(940): 501-528.

<https://doi.org/10.1086/282687>

Ji, W. W & Leberg, P. (2002). A GIS-based approach for assessing the regional conservation status of genetic diversity: an example from the southern Appalachians. *Environmental Management* 29(4): 531-544.

<https://doi.org/10.1007/s00267-001-0050-y>

Jones, C. J.; Edwards, K. J.; Castaglione, S., Winfield, M. O.; Sala, F.; Van de Wiel, C.; Bredemeijer,G.; Vosman, B.; Matthes, M.; Daly, A., Brettschneider, R.; Bettini, P.;

Buiatti, M.; Maestri, E.; Malcevschi, A.; Marmiroli, N.; Aert, R.; Volckaert, G.; Rueda, J.; Linacero, R.; Vazquez, A. & Karp, A. (1997). Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by a network of European laboratories. *Molecular Breeding* 3(5): 381-390.

<https://doi.org/10.1023/A:1009612517139>

Jump, A. S. & Penuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8(9): 1010-1020.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>

Karra, K.; Kontgis, C.; Statman-Weil, Z.; Mazzariello, J. C.; Mathis, M. & Brumby, S. P. (2021). Global land use/land cover with Sentinel 2 and deep learning. In 2021 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium IGARSS: 4704-4707. IEEE.

doi: 10.1109/IGARSS47720.2021.9553499.

Kass, J. M.; Vilela, B.; Aeillo-Lammens, M. E.; Muscarella, R. & Anderson, R. P. (2017). Wallace: A modular platform for reproducible ecological modeling (Version 0.6.3).

Kenrick, J.; Kaul, V. & Williams, E. G. (1986). Self-incompatibility in *Acacia retinodes*: site of pollen-tube arrest in the nucellus. *Planta* 169: 245-250.

<https://doi.org/10.1007/BF00392321>

Kenrick, J. & Knox, R. B. (1985). Self-incompatibility in the nitrogen-fixing tree, *Acacia retinodes*: quantitative cytology of pollen tube growth. *Theoretical and Applied Genetics* 69: 481–488.

<https://doi.org/10.1007/BF00251089>

Kevan, P. G.; Eisikowitch, D.; Ambrose, J. D. & Kemp, J. R. (1990). Cryptic dioecy and insect pollination in *Rosa setigera* Michx.(Rosaceae), a rare plant of Carolinian Canada. Biological Journal of the Linnean Society 40(3): 229-243.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1990.tb00537.x>

Kitajima, K. & Fenner, M. (2000). Seedling regenerative ecology en: "Seeds: Ecology of Regeneration in Plant Communities". 2nd ed. Wallingford Redwood Press Ltd.: 331-360.

Klinkhamer, P. G., de Jong, T. J., & de Bruyn, G. J. (1989). Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. Oikos: 201-204.

<https://doi.org/10.2307/3565267>

Klinkhamer, P. G. & de Jong, T. J. (1990). Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). Oikos: 399-405.

Knapp, E. E.; Goedde, M. A. & Rice, K. J. (2001). Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations. Oecologia 128(1): 48-55.

<https://doi.org/10.1007/s004420000623>

Kopuchian, C.; Campagna, L.; Lijtmaer, D.; Cabanne, G. S.; Garcia, N.; Lavinia, P.; Tubaro, P.; Lovette, I. & Di Giacomo, A. (2020). A test of the riverine barrier

hypothesis in the largest subtropical river basin in the Neotropics. *Molecular Ecology* 29(12): 2137-2149.

doi: 29. 10.1111/mec.15384.

Koskela, J., Lefèvre, F., Schueler, S., Kraigher, H., Olrik, D. C., Hubert, J., Longauer,R.; Bozzano, M.; Yrjänä, L.; Alizoti, P.; Rotach, P.; Vietto,L.; Bordác, S.; Myking, T.; Eysteinsson T; Souvannavong, O. ;Fady, B.;De cuyper, B., Heinze, B; von Wühlisch G.; Ducousoo A. & Ditlevsen, B. (2013). Translating conservation genetics into management: Pan-European minimum requirements for dynamic conservation units of forest tree genetic diversity. *Biological Conservation* 157: 39-49.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.023>

Kramer, A. T.; Ison, J. L.; Ashley, M. V. & Howe, H. F. (2008). The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22(4): 878-885.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00944.x>

Kuemmerle, T.; Altrichter, G.; Baldi, G.; Cabido, M.; Camino, M.; Cuellar, E.; Cuellar, R.; Decarre, J.; Díaz, S.; Gasparri, I.; Pizarro, G.; Ginzburg, R.; Giordano, A.; Grau, H.; Jobbág, E.; Leynaud, G.; Macchi, L.; Mastrangelo, M.; Matteucci, S.; Noss, A.; Paruelo, J.; Piquer-Rodríguez, M.; Romero-Muñoz, A.; Semper-Pascual, A.; Thompson, J., Torrella, S.; Torres, R.; Volante, J.; Yanosky, R. & Zak, M. (2017). Forest conservation: Remember Gran Chaco. *Science* 355: 465–466.

Kyriazis, C. C.; Wayne, R. K. & Lohmueller, K. E. (2021). Strongly deleterious mutations are a primary determinant of extinction risk due to inbreeding depression. *Evolution Letters* 5(1): 33-47.

<https://doi.org/10.1002/evl3.209>

Lamenza, G. N.; Calandra, H. A. & Salceda, S. A. (2019). Arqueología de los ríos Pilcomayo, Bermejo y Paraguay. *Revista del Museo de La Plata* 4(2): 481-510.

<https://doi.org/10.24215/25456377e086>

Levins, R. (1970). Fitness and optimization. In *Mathematical topics in population genetics*: 389-400. Springer, Berlin, Heidelberg.

DOI: 10.1007/978-3-642-46244-3_13

Lewis J. P.; Barberis,I. M.; Pire, E. F. & Carnevale, N. J. (1999). Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco húmedo santafesino. *Actas XIX Reunión Argentina de Ecología*. Tucumán Argentina. p. 13.

Lima, J.; Ballesteros-Mejia, L.; Lima-Ribeiro, M. & Collevatti, R. (2017). Climatic changes can drive the loss of genetic diversity in a Neotropical savanna tree species. *Global Change Biology* 23: 10.

DOI: 1111/gcb.13685.

Lin, S. & Bernardello, G. (1999). Flower structure and reproductive biology in *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae), a tree pollinated by deceit. *International Journal of Plant Sciences* 160 (5): 869-878.

<https://doi.org/10.1086/314187>

Lizarra, A. J. B. (1972). Efectos del corazón rojo o falso corazón del quebracho blanco en los caracteres del leño. *Memorias del Congreso Forestal Mundial* (4) 6375:6376.

López-Wilchis, R.; Méndez-Rodríguez, A.; Juste, J., Serrato-Díaz, A.; Rodríguez-Gómez, F. & Guevara-Chumacero, L. M. (2021). Genetic Consequences of Forest Fragmentation in a Widespread Forest Bat (*Natalus mexicanus*, Chiroptera: Natalidae). *Diversity* 13(4): 140.

<https://doi.org/10.3390/d13040140>

Lynch, M. & Milligan, B. G. (1994). Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular ecology* 3(2): 91-99.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1994.tb00109.x>

Loveless, M. D. (1992). Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests* 6(1-4): 67-94.

<https://doi.org/10.1007/BF00120640>

Lowe, A. J.; Boshier, D.; Ward, M.; Bacles, C. F. E. & Navarro, C. (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95(4): 255-273.

<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800725>

Lowe, W. H. & Allendorf, F. W. (2010). What can genetics tell us about population connectivity?. *Molecular Ecology* 19(15): 3038-3051.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04688.x>

Luti, R.; Solís, M.; Galera, F.; Müller de Ferreira, N. & Berzal, M. (1979). Vegetación: 297-368. En: Vázquez, J., R. Miatello, and M. Roque (eds.). Geografía Física de la Provincia de Córdoba. Ed. Boldt. Buenos Aires, Argentina.

Lynch, M. (1996). A quantitative genetic perspective on conservation issues. In Conservation genetics: Case histories from nature, ed. J.C. Avise and J.L. Hamrick: 471–501. New York: Chapman and Hall.

Lyon, R. L.; Fong, H. S.; Farnsworth, N. R. & Svoboda, G. H. (1973). Biological and Phytochemical Evaluation of Plants XI: Isolation of Aspidospermine, Quebrachidine, Rhazinilam, (—)-Pyrifolidine, and Akuammidine from *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae). Journal of Pharmaceutical Sciences 62 (2): 218-221.

<https://doi.org/10.1002/jps.2600620206>

Mace, G. M. & Purvis, A. (2008). Evolutionary biology and practical conservation: bridging a widening gap. Molecular Ecology 17: 9–19.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03455.x>

Mäder, G. & Freitas, L. B. (2019). Biogeographical, ecological, and phylogenetic analyses clarifying the evolutionary history of Calibrachoa in South American grasslands. Molecular Phylogenetics and Evolution 141: 106614.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106614>

Manel, S.; Schwartz, M. K.; Luikart, G. & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18(4): 189-197.

[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)

Manghi E.; Taurian, M.; Griffiths,N.;García Álvarez, S.; Sañudo, G. & Bono, J. (2013). Sistemas Silvopastoriles en el marco de la ley de bosques. *Actas 4to Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano* (Iguazú).

Manni, F.; Guérard, E. & Heyer, E. (2004). Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by “Monmonier’s algorithm”. *Human Biology* 76(2): 173-190.

Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.

Martínez Crovetto, R. (1964). Estudios etnobotánicos I: Nombres de plantas y su utilidad, según los indios Tobas del este del Chaco. *Bonplandia* 1(4): 279-333.

Martínez, R.; Moreno, G.; Taboada, V.; Ledesma, R.; Carranza, M. E. & Segienowicz, R. (2008). Madera aserrada y estabilizada de Quebracho blanco: Nueva materia prima para la Industria Forestal. *Quebracho* 15: 77-79.

Maturo, H.; Oakley, L. & Prado, D. (2005). Vegetación y Posición Fitogeográfica de la Reserva El Bagual. En: Di Giácomo A.G. y S.F. (Eds.), *Temas de Naturaleza y Conservación* 4: 59–73. Monografía de Aves Argentinas. Buenos Aires.

May, F.; Rosenbaum, B.; Schurr, F. M. & Chase, J. M. (2019). The geometry of habitat fragmentation: Effects of species distribution patterns on extinction risk due to habitat conversion. *Ecology and Evolution* 9(5): 2775-2790.

<https://doi.org/10.1002/ece3.4951>

Meirmans, P .G. (2020). GENODIVE version 3.0: Easy-to-use software for the analysis of genetic data of diploids and polyploids. *Molecular Ecology Resources* 20: 1126-1131.

<https://doi.org/10.1111/1755-0998.13145>

Meirmans, P. G. & Van Tienderen, P. H. (2013). The effects of inheritance in tetraploids on genetic diversity and population divergence. *Heredity* 110(2): 131-137.

<https://doi.org/10.1038/hdy.2012.80>

Meudt, H. M. & Clarke, A. C. (2007). Almost Forgotten or Latest Practice? AFLP applications, analyses and advances. *Trends in Plant Science* 12(3): 106–117.

[doi:10.1016/j.tplants.2007.02.001](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.02.001)

Meyer, T. (1950). Apocinaceas argentinas II. *Lilloa* 23: 29-49.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis.* World Resources Institute, Washington, DC.

Miller, M. P. (2005). Alleles In Space (AIS): computer software for the joint analysis of inter individual spatial and genetic information. *Journal of Heredity* 96: 722-724.

<https://doi.org/10.1093/jhered/esi119>

Ministerio de la Producción del Gobierno de la Provincia del Chaco. (2005). Manual para el manejo forestal sustentable de los bosques nativos de la Provincia del Chaco. Chaco, Argentina.

Moglia, J. G; Bravo, S.; Giménez, A. & López, C. (2009). ¿Son los caracteres estructurales de la madera de *Aspidosperma quebracho-blanco* Schelkt causantes de su inestabilidad? Quebracho 17 (1,2): 58-63.

Moglia, J. G.; Coronel de Renolfi, M; Cisneros, A. B. & González, D. (2017). De lo global a lo particular: el estado de los bosques. En: Cisneros, A. B. & Moglia, J. G. (2017). *Prosopis alba*, alternativa sustentable para zonas áridas y semiáridas.(Ed) Los Bosques actuales del Chaco semiárido argentino. Ecoanatomía y biodiversidad. Una mirada propositiva: 231-248. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Santiago del Estero, Argentina. [en línea] [fecha de consulta: 7 de septiembre de 2017].Disponible en:
<http://fcf.unse.edu.ar/archivos/publicaciones/libro-ecoanatomia/ecoanatomia-p3-03-cisneros-Prosopis-alba-alternativa-sustentable-para-zonas-aridas-y-semiaridas.pdf>
ISBN digital: 978-987-4078-13-1

Moglia, J. G. & Giménez, A. M. (1998). Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. Investigación Agraria: Sistemas de Recursos Forestales 7(1 y 2): 53-71.

Moglia, J. G. & López, C. R. (2001). Estrategia adaptativa del leño *Aspidosperma quebracho-blanco*. Madera y Bosques 7(2): 13:25.

Moglia, J. G. & López, C. R. (2001b). Tendencias de variación radial del leño en *Aspidosperma Quebracho Blanco*. Forest Systems 10(1): 69-80.

Molina, A. M. & Rúgolo, Z. (2006). Flora Chaqueña Argentina (Formosa, Chaco y Santiago del Estero), Familia Gramíneas. Colección Científica del INTA. Argentina.

Monmonier, M. S. (1973). Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. Geographical Analysis 3: 245-261.

Morales, N. S.; Fernández, I. C.; Carrasco, B. & Orchard, C. (2015). Combining Niche Modelling, Land-Use Change, and Genetic Information to Assess the Conservation Status of *Pouteria splendens* Populations in Central Chile. International Journal of Ecology 1-12.

<https://doi.org/10.1155/2015/612194>

Morales, M.; Oakley, L.; Sartori, A. L. B.; Mogni, V. Y.; Atahuachi, M.; Vanni, R. O.; Fortunato, R. H. & Prado, D. E. (2019) Diversity and conservation of legumes in the Gran Chaco and biogeographical inferences. PLOS ONE 14(8): e0220151.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220151>

Moran, G. F.; Muona, O. & Bell, J. C. (1989). Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *Acacia crassarpa*. Biotropica 21: 250–256.

<https://doi.org/10.2307/2388652>

Morello, J. (1967). Bases para el estudio fitoecológico de los grandes espacios (el Chaco argentino). Ciencia e Investigación 23: 252-267.

Morello, J.; Protomastro, J.; Sancholuz, L. & Blanco, C. (1985). Estudio macroecológico de los Llanos de La Rioja. Serie del Cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales 5: 1-53.

Morello, J. & Adámoli, J. (1974). Las grandes unidades de vegetación y ambiente del chaco argentino: vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica Nº 13. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.

Morello, J. & Hortt, C. (1985). Changes in the areal extent of arable farming, stock raising and forestry in the South American Chaco. Applied Geography and Development Tübingen 25: 109-127.

Morello, J. & Matteucci, S.D. (1999). Biodiversidad y fragmentación de los bosques en la Argentina. En: Matteucci, S.D.; Solbrig,O.T. ; Morello, J. & Halffter, G. Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica: 463-498. EUDEBA-UNESCO, Buenos Aires

Moreno, E. S.; de Freitas, L. B.; Speranza, P. R. & Solís Neffa, V. G. (2018). Impact of Pleistocene geoclimatic events on the genetic structure in mid-latitude South American plants: insights from the phylogeography of *Turnera sidoides* complex (Passifloraceae, Turneroideae). Botanical Journal of the Linnean Society 188(4): 377-390.

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy062>

Moretti, L. M.; Morrás, H. J. M.; Pereyra, F. X. & Schulz, G. A. (2018). Soils of the Chaco Region. In: Rubio G., Lavado R., Pereyra F. (eds) The Soils of Argentina. World Soils Book Series. Springer, Cham.

https://doi.org/10.1007/978-3-319-76853-3_10

Morgan, J. W.; Meyer, M. J. & Young, A. G. (2013). Severe habitat fragmentation leads to declines in genetic variation, mate availability, and reproductive success in small populations of a once-common Australian grassland daisy. *International Journal of Plant Sciences* 174(9): 1209-1218.

<https://doi.org/10.1086/673242>

Mota-Vargas, C.; Encarnación-Luévano, A.; Ortega-Andrade, H. M.; Prieto-Torres, D. A., Peña-Peniche, A. & Rojas-Soto, O. R. (2019). Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*: 39-63. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México.

Myers, P. (1982). Origins and affinities of the mammal fauna of Paraguay. En Mares, M. A. & Genoways, H. H. (eds.) : 85-93.

Nai Bregaglio, M., Karlin, U. & Coirini, R.(2001). Efecto del desmonte selectivo sobre la regeneración de la masa forestal y la producción de pasturas, en el Chaco Árido de la provincia de Córdoba, Argentina. *Multequina* 10: 17-24.

Naka, L. N. & Brumfield, R. T. (2018). The dual role of Amazonian rivers in the generation and maintenance of avian diversity. *Science Advances* 4:eaar8575.

DOI: 10.1126/sciadv.aar8575

Nason, J. D. & Hamrick, J. L. (1997). Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88(4): 264-276.

<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023104>

Naumann, M. (2006). *Atlas del Gran Chaco Sudamericano*. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). ErreGé & Asoc. Buenos Aires. 92 pp.

Naumann, M. & Madariaga, M. C. (2004). *Atlas del Gran Chaco Sudamericano*. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). ErreGé & Asoc. Buenos Aires. 95 pp.

Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106: 283-292.

<https://doi.org/10.1086/282771>

Nei, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89(3): 583-590.

<https://doi.org/10.1093/genetics/89.3.583>

Nori, J.; Torres, R.; Lescano, J. N.; Cordier, J. M.; Periago, M. E. & Baldo, D. (2016). Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions* 22(12): 1212-1219.

<https://doi.org/10.1111/ddi.12497>

Nybom, H. & Bartish, I. (2000). Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plants Ecology, Evolution and Systematics* 3-2: 93–114.

<https://doi.org/10.1078/1433-8319-00006>

Nybom, H. (2004). Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13: 1143-1155.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02141.x>

O'Connell, L. M.; Mosseler, A. & Rajora, O. P. (2006). Impacts of forest fragmentation on the mating system and genetic diversity of white spruce (*Picea glauca*) at the landscape level. *Heredity* 97(6): 418-426.

<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800886>

Oakley, L.; Prado, D. & Adamoli, J. (2005). Aspectos biogeográficos del Corredor Fluvial Paraguay-Paraná. Serie Miscelánea. INSUGEO-CONICET, Tucumán 14: 245-258.

Ohara, M. & Higashi, S. (1994). Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae). *Oecologia* 98(1): 25-30.

<https://doi.org/10.1007/BF00326086>

Ohashi, K. & Yahara, T. (1998). Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 85(2): 219-224.

<https://doi.org/10.2307/2446309>

Olson, D. M.; Dinerstein, E.; Wikramanayake, E. D.; Burgess, N. D.; Powell G. V. N.; Underwood, E. C.; D'amico, J. A.; Itoua, I.; Strand, H. E.; Morrison, J. C.; Loucks, C.J.; Allnutt, T. F; Ricketts, T. H.; Kura, Y.; Lamoreux, J. F; Wettenberg, W. W.; Hedao, P. & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51 (11): 933-938.

[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)

Orfeo, O. (1999). Sedimentological characteristics of small rivers with loessic headwaters in the Chaco, South America. *Quaternary International* 62(1): 69-74.

[https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(99\)00024-5](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(99)00024-5)

Orfeo, O. (2017). Evolución de los grandes ríos del NEA. Simposio: Biotas y geología del NEA durante el cenozoico tardío: Una mirada multidisciplinaria. II Reunión Argentina de Biología Evolutiva (II RABE). Corrientes, Argentina.

Orfeo, O. & Neiff, J. J. (2008). Esteros del Iberá. Un enorme laboratorio a cielo abierto. En: Sitios de interés geológico. CSIGA (Ed.) Instituto de Geología y Recursos Minerales. Servicio Geológico Minero Argentino. Anales 46(I) 446 pp. Buenos Aires, Argentina.

Orfeo, O. & Stevaux, J. (2002). Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Paraná River (Argentina and Brazil). *Geomorphology* 44(3-4): 309-322.

doi:10.1016/s0169-555x(01)00180-5

Osorio-Olvera, L.; Barve, V. ;Barve, N. & Soberón, J. (2016). Nichetoolbox: From Getting Biodiversity Data to Evaluating Species Distribution Models in a Friendly GUI Environment (R package version 0.1.6.0).

<https://github.com/luismurao/nichetoolbox>

Osorio-Olvera, L.; Soberón, J. & Falconi, M. (2019). On population abundance and niche structure. *Ecography* 42(8): 1415-1425.

<https://doi.org/10.1111/ecog.04442>

Pahad, G.; Montgelard, C. & van Vuuren, B. J. (2020). Phylogeography and niche modelling: Reciprocal enlightenment. *Mammalia* 84(1): 10-25.

<https://doi.org/10.1515/mammalia-2018-0191>

Palsbøll, P. J., Berube, M. & Allendorf, F. W. (2007). Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution* 22(1): 11-16.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.003>

Paredes, E.N. (2015). Diferenciación, variabilidad y estructura genética de las poblaciones de *Turnera sidoides* L. subsp. *pinnatifida* (Juss. ex Poir.) Arbo (Passifloraceae) del Gran Chaco Americano. Trabajo Final de Graduación, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (Argentina).

Parker, T. A. III; Gentry, A. H.; Foster, R. B.; Emmons, L. H. & Remsen Jr, J. V. (1993). The lowland dry forests of Santa Cruz, Bolivia: a global conservation priority. RAP

Working Papers 4. Washington, D.C.: Conservation International, Fundación Amigos de la Naturaleza.

Peakall, R. & Smouse, P. E. (2012). GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* 28: 2537–2539.

<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>

Pearson, R. G.; Raxworthy, C. J.; Nakamura, M.; Peterson, A. T.; (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>

Pelorosso, R.; Gobattoni, F.; La Rosa, D. & Leone, A. (2016). Ecosystem Services based planning and design of Urban Green Infrastructure for sustainable cities. En XVIII Conferenza Nazionale SIU–Società italiana degli Urbanisti.

Pennington, R.; Lavin, M.; Prado, D. E.; Pendry, C. A.; Pell, S. K. & Butterworth, C. A. (2004). Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443): 515-538.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1435>

Pérez, M. C., Almada, G. H.; Riviere, C. A.; Gordillo, M. A.; Fernández-Turiel, J. L. & Medina, M. E. (2001). Proyecto AGUA - Composición y calidad del agua de la Cuenca

Hidrográfica del río Salí, Provincia de Tucumán, Argentina. Gobierno de la Provincia de Tucumán, 103 pp.

Peri, Verónica Gisel. (2012). Caracterización morfotectónica de las Lomadas de Otumpa (Gran Chaco, Santiago del Estero y Chaco) : Influencias en el control del drenaje. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Perosa, M.; Rojas, J. F.; Villagra, P. E.; Tognelli, M. F.; Carrara, R. & Alvarez, J. A. (2014). Distribución potencial de los bosques de *Prosopis flexuosa* en la Provincia Biogeográfica del Monte (Argentina). Ecología Austral 24 (2): 133-264.

<https://doi.org/10.25260/EA.14.24.2.0.27>

Peterson, A. T.; Papeş, M. & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. Ecological Modelling 213(1): 63-72.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>

Peterson, A. T. & Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. Global Ecology and Biogeography 17(1): 135-144.

<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x>

Phillips, S. J.; Anderson, R. P. & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190(3-4): 231-259.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Phillips, S. J.; Anderson, R. P.; Dudík, M.; Schapire, R. E. & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography* 40 (7): 887-893.

Piovano, M.(1987). Nota breve: Sobre los cromosomas de *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae). *Kurtziana* 19: 169-170.

Placci, L. & Holz, S. (2004). Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental. En: Arturi, M. F., Frangi, J. & Goya, J. F. (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.

Podtiaguin, B. (1941). Catálogo sistemático de las aves del Paraguay. Aumentado por las contribuciones al conocimiento de la ornitología paraguaya. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 5(5): 1-109.

Poi de Neiff, A.; Neiff, J.; Orfeo, O. & Carignan, R. (1994). Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* in the Paraná floodplain. *Aquatic Botany* 47: 213-223.

Pometti, C. L.; Bessega, C. F., Vilardi, J. C.; Cialdella, A. M. & Saidman, B. O. (2015). Genetic diversity within and among two Argentinean and one Mexican species of *Acacia* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 177(4): 593-606.

<https://doi.org/10.1111/boj.12262>

Pometti, C. L.; Bessega, C. F., Vilardi, J. C. & Saidman, B. O. (2012). Landscape genetic structure of natural populations of *Acacia caven* in Argentina. *Tree Genetics & Genomes* 8(4): 911-924.

<https://doi.org/10.1007/s11295-012-0479-6>

Pometti, C. L.; Bessega, C. F.; Vilardi, J. C. & Saidman, B. O. (2013). Comparison of mating system parameters and genetic structure in three natural scenarios of *Acacia visco* (Leguminosae, Mimosoideae). *Plant Systematics and Evolution* 299(4): 761-771.

Pometti, C. L.; Vilardi, J. C.; Cialdella, A. M. & Saidman, B. O. (2010). Genetic diversity among the six varieties of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae) evaluated at the molecular and phenotypic levels. *Plant Systematics and Evolution* 284(3): 187-199.

<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0244-y>

Popolizio, E. (1970). Algunos rasgos de la geomorfología del Nordeste Argentino. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 11: 17-35.

Potgieter, K. & Albert, V. A. (2001). Phylogenetic relationships within Apocynaceae and trnL INTRON and trnL-F SPACER sequences and propagule characters .*Annals of Missouri Botanical Garden* 88: 523-549.

<https://doi.org/10.2307/3298632>

Powell, W.; Orozco- Castillo, C.; Chalmers, K. J.; Provan, J. & Waugh, R. (1995). Polymerase chain reaction-based assays for the characterisation of plant genetic resources. *Electrophoresis* 16: 1726-1730.

<https://doi.org/10.1002/elps.11501601285>

Prado, D. E. (1991). A critical evaluation of the floristics links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Tesis doctoral. University of St. Andrews.

Prado, D. E. (1993). What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea* 48(1): 145-172.

Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.

<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>

QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. URL: <https://qgis.org>.

QGIS Development Team. (2021). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. URL: <https://qgis.org>.

Quesada, M.; Stoner, K. E.; Lobo, J. A.; Herreras-Diego, Y.; Palacios-Guevara, C.; Munguía-Rosas, M. A.; Salazar, K. A. O. & Rosas-Guerrero, V. (2004). Effects of Forest Fragmentation on Pollinator Activity and Consequences for Plant Reproductive Success and Mating Patterns in Bat-pollinated Bombacaceous Trees. *Biotropica* 36(2): 131-138.

<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00305.x>

R CORE TEAM. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

Reed, D. H. & Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230.

<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x>

Reino, L.; Beja, P.; Araujo, M. B.; Dray, S. & Segurado, P. (2013). Does local habitat fragmentation affect large-scale distributions? The case of a specialist grassland bird. *Diversity and Distributions* 19(4): 423-432.

<https://doi.org/10.1111/ddi.12019>

Ribas, C. C.; Aleixo, A.; Nogueira, A. C. R.; Miyaki, C. Y. & Cracraft, J. (2012). A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B* 279 (1729): 681-689.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1120>

Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P.; Martensen, A. C.; Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142(6): 1141-1153.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>

Richards, A. J. (1997). Multi-allelic self-incompatibility. En *Plant breeding systems*: 200-241. Springer US.

Riesenbergs, L. ;Vines, T. & Kane, N. (2009). Editorial and retrospective 2008. *Molecular Ecology* 18: 1-20.

Robertson, A. W. & Macnair, M. R. (1995). The effects of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. *Oikos*: 106-114

<https://doi.org/10.2307/3546044>

Roig, V. G. (1991). Desertification and distribution of mammals in the southern cone of South America. Latin American Mammalogy. History, biodiversity, and conservation, 239-279.

Rondina, R. V. D.; Bandoni, A. L. & Coussio, J. (2008). Especies medicinales argentinas con potencial actividad analgésica. Dominguezia 24(1): 47-69.

Ronfort, J.; Jenczewski, E.; Bataillon, T. & Rousset, F. (1998). Analysis of population structure in autotetraploid species. Genetics 150(2): 921-930.

<https://doi.org/10.1093/genetics/150.2.921>

Rosati, V. R. (1991). Caracteres epidérmicos foliares de valor diagnóstico en la identificación de plantas leñosas del Chaco occidental. Agriscientia VIII: 41-53.

<https://doi.org/10.31047/1668.298x.v8.n0.2248>

Rossello, E. A. & Bordarampé, C. P. (2005). Las Lomadas de Otumpa: nuevas evidencias cartográficas de deformación neotectónica en el Gran Chaco (Santiago del Estero, Argentina). In 16th Congreso Geológico Argentino, La Plata, Buenos Aires, CD-ROM, Paper (No. 210).

Rotach, P. (2005). *In situ* conservation methods. Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe: 535-565. Arbora, Zvolen, Slovakia.

Rotton, H. (2021). *Aspidosperma quebracho-blanco*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T61360735A61360739.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T61360735A61360739>.

Ruiz Posse, E.; Karlin, U. O.; Buffa, E.; Karlin, M.; Giai Levra, C. & Castro, G. (2007).

Ambientes de las Salinas Grandes de Catamarca, Argentina. Multequina 16: 123–137.

Saborío, M. F. C. (2016). Agroforestería y biodiversidad: La importancia de los sistemas agroforestales en la conservación de especies. Repertorio Científico 19(1): 1-4.

Saidman, B. O. & Vilardi, J. C. (1987). Analysis of the genetic similarities among seven species of *Prosopis* (Leguminosae: Mimosoideae). Theoretical and Applied Genetics 75(1): 109-116.

<https://doi.org/10.1007/BF00249150>

Salusso, M. M. & Moraña, L. B. (2000). Características físicas, químicas y fitoplancton de los ríos y embalses de la alta cuenca del Río Juramento (Salta, Argentina). Natura Neotropicalis 31 (1-2): 29-44

Sandoval, M. L. & Barquez, R. M. (2013). The Chacoan bat fauna identity: patterns of distributional congruence and conservation implications.

<http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2013000100007>

Santos, T. & Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. Ecosistemas 15: 3-12.

Saravia Toledo, C. & del Castillo, E. M. (1988). Uso racional del bosque chaqueño semiárido. VI Congreso Forestal Argentino 3: 832-848.

Scaldaferro, M.; Barboza, G. E. & Acosta, M. C. (2018). Evolutionary history of the chili pepper *Capsicum baccatum* L. (Solanaceae): domestication in South America and

natural diversification in the Seasonally Dry Tropical Forests. Biological Journal of the Linnean Society 124: 466 – 478.

<https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly062>

Schemske, D. W.; Husband, B. C.; Ruckelshaus, M. H.; Goodwillie, C.; Parker, I. M. & Bishop, J. G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584–606.

<https://doi.org/10.2307/1941718>

Secretaría de Ambiente de Nación y Administración de Parques Nacionales. (2014). Corredores Ecológicos para el Chaco argentino, definición y pautas metodológicas para su implementación. Buenos Aires, Argentina. 50 pp

Sedgley, M; Harbard, J.; Smith, R. M.; Wickneswari, R. & Griffin, A. R. (1992). Reproductive biology and interspecific hybridization of *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. (Leguminosae: Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 40: 37–48.

Segundo Reporte de Argentina al Proceso de Montreal. (2015). Buenos Aires, Argentina.

Semaan, M. T. & Dodd, R. S. (2008). Genetic variability and structure of the remnant natural populations of *Cedrus libani* (Pinaceae) of Lebanon. *Tree Genetics & Genomes*, 4(4): 757-766.

<https://doi.org/10.1007/s11295-008-0148-y>

Serra, P. (2002). El Parque chaqueño y sus factores fisiográficos asociados (Chaco y Formosa). *Investigaciones y ensayos geográficos. Revista de Geografía*. Universidad Nacional de Formosa. 1 (1): 19–29.

Shannon, C. E & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Univ.

Illinois Press, Urbana.

Shapcott, A. & Powell, M. (2011). Demographic structure, genetic diversity and habitat distribution of the endangered Australian rainforest tree *Macadamia jansenii* help facilitate an introduction program. *Australian Journal of Botany* 59(3): 215-225.

Shapiro, S. S. & Wilk, M. B. (1965). Analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52: 591–611.

Sheeja, T. E.; Kumar, I. P. V.; Giridhari, A.; Minoo, D.; Rajesh, M. K. & Babu, K. N. (2021) Amplified Fragment Length Polymorphism: Applications and Recent Developments. En: Besse P. (eds) *Molecular Plant Taxonomy. Methods in Molecular Biology* (2222). Humana, New York, NY.

https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0997-2_12

Sherwin, W. B.; Chao, A.; Jost, L. & Smouse, P. E. (2017). Information Theory Broadens the Spectrum of Molecular Ecology and Evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 32(12): 948–963.

doi:10.1016/j.tree.2017.09.012

Short, L. L. (1975). A zoographic analysis of the South American Chaco avifauna. Bulletin of the American Museum of Natural History (154): 167-352.

Sick, H. (1967). Rios e ehenentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. In H. Lent (ed.), Atlas do Simposio sôbre a Biota Amazônica (5): 495-520. Conselho de Pesquisas, Rio de Janeiro.

Silva Vieira, J. P.; Schnadelbach, A. S.; Hughes, F. M.; Jardim, J. G.; Clark, L. G. & De Oliveira, R. P. (2020). Ecological niche modelling and genetic diversity of *Anomochloa marantoides* (Poaceae): filling the gaps for conservation in the earliest-diverging grass subfamily. Botanical Journal of the Linnean Society 192(1): 258-280.

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz039>

Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas and keystones: Is single-species management passé in the landscape era?. Biological Conservation 83: 247-257.

[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00081-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00081-5)

Sistri, G.; Menchetti, M.; Santini, L.; Pasquali, L.; Sapienti, S.; Cini, A.; Platania, L.; Balleto, E.; Barbero, F.; Bonelli, S., Cassaci, L.P.; Dinca, V.; Vila, R.; Mantoni, C.; Fattorini, S. & Dapporto, L. (2022). The isolated *Erebia pandrose* Apennine population is genetically unique and endangered by climate change. Insect Conservation and Diversity 15(1): 136-148.

<https://doi.org/10.1111/icad.12538>

Slatkin, M. (1985). Rare alleles as indicators of gene flow. Evolution 39(1): 53-65.

<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb04079.x>

Slatkin, M. (1994). Gene flow and population structure. En: Ecological Genetics: 3-18. Real (ed.LA). Princeton University Press.

<https://doi.org/10.1515/9781400887262-003>

Snedecor, G. W. & Cochran, W. G. (1989). Statistical Methods. Eight editions. Iowa State University press.

Snow, A. A.; Spira, T. P.; Simpson, R. & Klips, R. A. (1996). The ecology of geitonogamous pollination. En Floral biology: 191-216. Springer, Boston, MA.

DOI: 10.1007/978-1-4613-1165-2_7

Soberón, J. & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. Biodiversity Informatics 2.0 (2005).

URL: <http://dx.doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

Soldano, F. (1947). Régimen y aprovechamiento de la red fluvial argentina I: El río Paraná y sus tributarios. CIMERA, Buenos Aires. 277 pp.

Soliani, C.; Umaña, F.; Mondino, V. A.; Thomas, E.; Pastorino, M. J.; Gallo, L. A. & Marchelli, P. (2017). Zonas genéticas de lenga y ñire en Argentina y su aplicación en la conservación y manejo de los recursos forestales. Ediciones INTA.

Solís Neffa, V. G.; Moreno, E. M.; Silva, G. C.; Kovalsky, I. E.; Via Do Pico, G. M.; Almirón, E. N.; Roggero Luque, J. M; Fernández, S. A.; Paredes, E. N.; Chalup, M. L.; Robledo Dobladez, G. A. & Seijo, J. G. (2022). How important was polyploidy in the

diversification of herbs in the Chaquean Domain? The case of the *Turnera sidoides* autoploid complex (Passifloraceae: Turneroidae). Botanical Journal of the Linnean Society,boab085.

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab085>

Sonesson, L. K. (1994). Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedling grown in different natural soil types. Oikos 69: 65-70.

<https://doi.org/10.2307/3545284>

Sork, V. L.; Davis, F. W.; Smouse, P. E.; Apsit, V. J.; Dyer, R. J.; Fernandez-M, J. F & Kuhn, B. (2002). Pollen movement in declining populations of California Valley oak, *Quercus lobata*: where have all the fathers gone?. Molecular Ecology 11(9): 1657-1668.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01574.x>

Sousa, T. R.; Costa, F. R. C.; Bentos, T. V.; Leal Filho, N.; Mesquita, R. C. G. & Ribeiro, I. O. (2017). The effect of forest fragmentation on the soil seed bank of Central Amazonia. Forest Ecology and Management 393: 105-112.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.020>

Speranza, P. R; Seijo, J. G.; Grela, I. A & Solís Neffa, V. G. (2007). Chloroplast DNA variation in the *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae): biogeographical implications. Journal of Biogeography 34: 427-436.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01622.x>

Sperling, H.; Lorenz, A.; Krege, S.; Arndt, R. & Michel, M. C. (2002). An extract from the bark of *Aspidosperma quebracho-blanco* binds to human penile α -Adrenoceptors. The Journal of Urology 168: 160-163.

[https://doi.org/10.1016/S0022-5347\(05\)64852-5](https://doi.org/10.1016/S0022-5347(05)64852-5)

Spichiger, R.; Palese, R.; Chautems, A. & Ramella, L. (1995). Origin, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. Candollea 50: 515–537.

Spielman, D.; Brook, B. W. & Frankham, R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. Proceedings of the National Academy of Science 101: 15261–15264.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0403809101>

Storfer, A.; Murphy, M. A.; Evans, J. S.; Goldberg, C. S.; Robinson, S.; Spear, S. F.; Dezzani, R.; Delmelle, E.; Vierling, L. & Waits, L. P. (2007). Putting the ‘landscape’ in landscape genetics. Heredity 98(3): 128-142.

<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800917>

Storfer, A.; Murphy, M. A.; Spear, S. F.; Holderegger, R. & Waits, L. P. (2010). Landscape genetics: where are we now?. Molecular Ecology 19(17): 3496-3514.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04691.x>

Streiff, R.; Ducouso, A.; Lexer, C.; Steinkellner, H.; Gloessl, J. & Kremer, A. (1999). Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. Molecular Ecology 8(5): 831-841.

Suárez, P. A.; Sartirana, M. C. & Orfeo, O. (2010). Caracteres sedimentológicos de ambientes fluviales de la llanura subtropical chaqueña (Argentina). *Acta Geológica Lilloana* 22: 34-45.

Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación (SSRH). (2010). Cuencas Hidrográficas. Revisado el 19 de septiembre del 2019 en <https://2mp.conae.gov.ar/index.php/materiales-educativos/material-educativo/coberturas-vectoriales/417-cuencas-hidrograficas-subsecretaria-de-recursos-hidricos>

Sunny, A.; López-Sánchez, M.; Ramírez-Corona, F.; Suárez-Atilano, M. & González-Fernández, A. (2022). Genetic diversity and functional connectivity of a critically endangered salamander. *Biotropica* 54(1): 42-56.

<https://doi.org/10.1111/btp.13025>

Tabarelli, M.; Aguiar, A. V.; Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P. & Peres, C. A. (2010). Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* 143(10): 2328-2340.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.005>

Tabarelli, M. & Gascon, C. (2005). Lessons from fragmentation research: improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 19(3): 734-739.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00698.x>

Taber, A.; Navarro, G. & Arribas, M. A. (1997). A new park in the Bolivian Gran Chaco—an advance in tropical dry forest conservation and community-based management. *Oryx* 31(3): 189-198.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-3008.1997.d01-11.x>

Templeton, A. R. (2006). Population Genetics and Microevolutionary Theory. John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey, USA.

Tercer Reporte de Argentina al Proceso de Montreal. (2021). Buenos Aires, Argentina.

Thalmeier, M. B.; Kröhling, D. M. & Brunetto, E. (2021). The geomorphology and Late Quaternary sedimentary record of the Salado/Juramento fluvial megafan, Central Andes foreland basin (Chaco Plain, Argentina). *Geomorphology* 373: 107495.

<https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2020.107495>

Thiel-Egenter, C.; Gugerli, F.; Alvarez, N.; Brodbeck, S.; Cieślak, E.; Colli, L.; Englisch, T.; Gaudeul,M.; Gielly, L; Korbecka, G.; R.; Negrini, R., Paun, O.;Pellecchia, M.; Rioux, D.; Ronikier, M.; Schönswetter, P.; Schüpfer, F.; Taberlet, P.; Tribsch, A.; Van Loo, M.; Winkler, M.;Holderegger, R. & IntraBioDiv Consortium. (2009). Effects of species traits on the genetic diversity of high-mountain plants: a multi-species study across the Alps and the Carpathians. *Global Ecology and Biogeography* 18(1): 78-87.

<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00421.x>

Thomson, J. D. (1988). Effects of variation in inflorescence size and floral rewards on the visitation rates of traplining pollinators of *Aralia hispida*. *Evolutionary Ecology* 2(1): 65-76.

<https://doi.org/10.1007/BF02071589>

Ticktin, T. (2005). Applying a metapopulation framework to the management and conservation of a non-timber forest species. *Forest Ecology and Management* 206(1-3): 249-261.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.004>

Tomas, P. A.; Zietz, R. & Cerino, M. C. (2017). Análisis de diversidad genética en *Ziziphus mistol* Griseb. mediante marcadores moleculares ISSR. Fave. Sección Ciencias Agrarias 16(1): 153-162.

Torrella, S. A. & Adámoli, J. (2005). Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. En:Torrella, S. A. & Adámoli, J. (2005). La situación ambiental Argentina: 73-75.

Torezan, J. M. D.; Souza, R. F. D.; Ruas, P. M.; Ruas, C. D. F.; Camargo, E. H. & Vanzela, A. L. L. (2005). Genetic variability of pre and post-fragmentation cohorts of *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg.(Apocynaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48(2): 171-180.

Torres Basso, M. B. (2014). Estudio de la diversidad genética poblacional *Aspidosperma Quebracho-blanco* Schltl. en Chaco Árido. 196 pp. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.

<https://rdu.unc.edu.ar/handle/11086/11661>

Trizio, I.; Crestanello, B.; Galbusera, P.; Wauters, L. A.; Tosi, G.; Matthysen, E. & Hauffe, H. C. (2005). Geographical distance and physical barriers shape the genetic

structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. Molecular Ecology 14(2): 469-481.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02428.x>

Turchetto, C.; Fagundes, N. J.; Segatto, A. L.; Kuhlemeier, C.; Solis Neffa, V. G.; Speranza, P. R.; Bonatto, S. L. & Freitas, L. B. (2014). Diversification in the South American Pampas: the genetic and morphological variation of the widespread *Petunia axillaris* complex (Solanaceae). Molecular Ecology 23(2): 374-389.

<https://doi.org/10.1111/mec.12632>

UMSEF. (2002). Cartografía y Superficie de Bosque Nativo de Argentina. Dirección de Bosques - SAyDS.

Vakkari, P.; Blom, A.; Rusanen, M.; Raisio, J. & Toivonen, H. (2006). Genetic variability of fragmented stands of pedunculate oak (*Quercus robur*) in Finland. Genetica 127(1): 231-241.

<https://doi.org/10.1007/s10709-005-4014-7>

Valladares, F.; Gianoli, E. & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. New phytologist 176(4): 749-763.

doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x

Vallejos, M. ; Volante, J. N.; Mosciaro, M. J.; Vale, L. M.; Bustamante, M. L. & Paruelo, J. M. (2015). Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion:

A plot level geo-database from 1976 to 2012. Journal of Arid Environments 123 (2015):3-15.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.11.009>

Van Dyke, F. & Lamb, R. L. (2020). Conservation biology: foundations, concepts, applications. Third edition. Springer Nature. Switzerland.

Vega, C.; Teich, I.; Acosta, M. C.; Lopez-Lauenstein, D.; Verga, A. & Cosacov, A. (2020). Morphological and molecular characterization of a hybrid zone between *Prosopis alba* and *P. nigra* in the Chaco region of northwestern Argentina. *Silvae Genetica* 69: 44-51.

DOI:10.2478/sg-2020-007

Venturini, V. & Krepper, C. (2012). Water balance of the Salado-Juramento river basin (Argentina). *Hydrological Processes* 27(26): 3825–3832.

doi:10.1002/hyp.9500

Verga, A.; López Lauenstein, D.; López, C.; Navall, M.; Joseau, J.; Gómez, C.; Royo, O.; Degano, W. & Marcó, M. (2009). Caracterización morfológica de los algarrobos (*Prosopis* sp.) en las regiones fitogeográficas Chaqueña y Espinal norte de Argentina. *Quebracho* (Santiago del Estero) 17(1): 31-40.

Viana, V. M. (1990). Seed and seedling availability as a basis for management of natural forest regeneration. Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest.

Volante, J. N.; Alcaraz-Segura, D.; Mosciaro, M. J.; Viglizzo, E. F. & Paruelo, J. M.
(2012). Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina.
Agriculture, Ecosystems & Environment 154: 12-22.

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.08.012>

Vos, P.; Hogers, R.; Bleeker, M.; Reijans, M.; van de Lee, T.; Hornes, M.; Frijters, A., Pot, J.; Kuiper, M. & Zabeau, M. (1995). AFLP: a new technique for DNA fingerprinting.
Nucleic Acids Research 23: 4407-4414.

<https://doi.org/10.1093/nar/23.21.4407>

Wallace, A. R. (1852). On the monkeys of the Amazon. Proceedings of the Zoological Society of London 20: 107–110.

<https://doi.org/10.1080/037454809494374>

Waqar, Z.; Moraes, R. C. S.; Benchimol, M.; Morante-Filho, J. C.; Mariano-Neto, E. & Gaiotto, F. A. (2021). Gene flow and genetic structure reveal reduced diversity between generations of a tropical tree, *Manilkara multifida* Penn., in Atlantic Forest Fragments. Genes 12(12): 2025.

<https://doi.org/10.3390/genes12122025>

White, G. M. & Boshier, D. H. (2000). Fragmentation of Central American dry forests: genetic impacts on *Swietenia humilis*. En: Genetics, demography and the viability of fragmented populations: 293-311. Cambridge University Press

Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Willi, Y.; Van Buskirk, J. & Hoffmann, A. A. (2006). Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 433-458.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145>

Wilson, E. O. & MacArthur, R. H. (1967). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton, NJ: Princeton University Press.

Woodson, J. R. & Everard, R. (1951). Studies in Apocynaceae VIII: An interim revision of the genus *Aspidosperma* Mart. & Zucc. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 38(2): 119-206.

<https://doi.org/10.2307/2394433>

Wright, S. (1940). Breeding structure of populations in relation to speciation. *The American Naturalist* 74(752): 232-248.

<https://doi.org/10.1086/280891>

WWF – World Wide Fund for Nature (Formerly World Wildlife Fund). (2015). Saving Forests at Risk. WWF Living Forests Report, Gland, Switzerland.

Young, A. (1987). Soil productivity, soil conservation and land evaluation. *Agroforestry Systems* 5: 277-291.

Young, A.; Boyle, T. & Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11(10): 413-418.

[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)

Zomlefer, W. B.; Comer, J. R.; Lucardi, R. D.; Hamrick, J. L. & Allison, J. R. (2018). Distribution and genetic diversity of the rare plant *Veratrum woodii* (Liliales: Melanthiaceae) in Georgia: A preliminary study with AFLP fingerprint data. *Systematic Botany* 43(4): 858-869.

<https://doi.org/10.1600/036364418X697779>

Zuleta, G. A.; Gauto, O.; Varela, D.; De Angelo, C.; Guida Johnson, B.; Lorán, D.; Escartín, C.; Villalba, N.; Cirignoli, S.; Olmedo, M.; Martínez, J. & Aguilar Zurita, A. (2015). Evaluaciones Ambientales Estratégicas y Programa de Monitoreo de la Biodiversidad en las Regiones de Mesopotamia y Delta del Paraná. Informe Final. Consorcio Univ. Maimónides - Universidad Nacional de Misiones- CONICET. Argentina. 406 págs.

Anexos

Anexo 1. Puntos georreferenciados de *Aspidosperma quebracho-blanco* utilizados para el modelado de nicho ecológico. **LONG**= longitud en decimales, **LAT**= Latitud en decimales.

LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT
-59,76	-19,98	-58,03	-32,52	-64,28	-17,88	-63,79	-35,63
-60,91	-31,38	-61,86	-29,40	-62,80	-17,82	-63,23	-19,75
-59,75	-21,02	-61,15	-30,19	-65,87	-27,97	-64,54	-33,36
-61,81	-24,31	-65,54	-31,16	-63,27	-20,42	-64,81	-30,72
-58,84	-30,64	-60,89	-25,32	-64,66	-30,37	-64,17	-31,14
-59,52	-31,87	-65,42	-31,42	-64,15	-31,42	-66,69	-29,61
-64,06	-18,11	-65,01	-32,17	-63,83	-31,43	-62,56	-31,23
-67,03	-30,00	-60,56	-25,81	-64,58	-31,19	-63,81	-30,27
-59,78	-29,57	-59,94	-26,05	-64,35	-33,12	-65,58	-34,02
-55,73	-20,80	-64,00	-21,50	-64,52	-31,85	-66,51	-33,73
-61,32	-25,15	-66,87	-30,35	-66,27	-33,25	-66,35	-28,20
-65,12	-28,62	-58,17	-23,20	-64,86	-17,74	-58,28	-26,88
-64,17	-25,83	-60,48	-26,31	-58,62	-27,15	-66,37	-28,72
-64,13	-29,74	-58,77	-27,50	-58,95	-26,18	-64,56	-21,63
-67,29	-31,03	-57,13	-29,65	-63,76	-29,45	-64,41	-18,21
-57,88	-21,99	-60,61	-22,02	-62,70	-22,27	-64,50	-19,12
-57,57	-22,07	-61,58	-21,17	-59,95	-22,05	-64,09	-18,98
-66,23	-32,37	-66,38	-17,58	-61,95	-17,56	-66,13	-17,41
-59,24	-31,50	-64,26	-18,50	-57,62	-22,39	-57,92	-23,53
-57,52	-30,19	-62,51	-19,91	-63,20	-17,74	-61,50	-17,50
-59,84	-20,56	-62,33	-19,42	-63,10	-18,82	-64,33	-20,00
-57,62	-25,63	-63,80	-20,69	-59,67	-22,54	-57,00	-26,00
-64,43	-16,73	-58,19	-25,97	-59,12	-22,98	-60,07	-23,50
-64,92	-35,39	-63,30	-21,29	-64,58	-17,90	-57,00	-23,00

Anexo 1. Puntos georreferenciados de *Aspidosperma quebracho-blanco* utilizados para el modelado de nicho ecológico. **LONG**= longitud en decimales, **LAT**= Latitud en decimales.(continuación)

LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT
-59,00	-24,00	-61,29	-24,07	-65,18	-31,21
-59,00	-21,00	-58,82	-29,99	-64,46	-32,19
-61,00	-23,00	-57,86	-30,22	-64,56	-29,74
-58,97	-27,27	-59,58	-23,67	-64,94	-30,23
-58,00	-27,00	-60,52	-31,74	-64,59	-30,02
-57,00	-25,00	-60,54	-32,19	-64,07	-30,85
-62,15	-20,45	-61,93	-20,72	-63,82	-29,93
-64,78	-28,13	-60,74	-27,70	-65,03	-30,92
-65,38	-24,80	-64,71	-25,90	-58,49	-29,03
-61,85	-23,90	-58,81	-33,00	-61,92	-21,24
-64,63	-24,70	-58,16	-30,71	-59,62	-26,82
-65,70	-25,75	-60,05	-31,67	-63,23	-27,87
-64,28	-30,45	-65,42	-25,29	-62,75	-27,76
-67,42	-30,70	-58,73	-30,38	-63,70	-27,99
-64,25	-23,25	-59,54	-30,89	-64,42	-27,89
-61,42	-21,43	-64,98	-24,33	-64,94	-27,39
-65,25	-27,15	-58,57	-26,46	-65,67	-29,48
-57,41	-21,40	-62,95	-20,53	-64,49	-30,86
-57,82	-19,82	-62,79	-23,45	-65,78	-28,50
-66,92	-32,35	-64,98	-32,54	-55,72	-22,54
-58,00	-31,37	-61,50	-24,33	-55,83	-21,13
-57,53	-25,20	-64,75	-18,33	-57,32	-19,20
-61,58	-21,75	-62,22	-18,75	-57,65	-19,01
-57,83	-21,65	-62,13	-19,93	-60,61	-24,67

Anexo 2. Contribución de las 19 variables bioclimáticas a cada uno de los componentes principales (CP). **BIO 1**= Temperatura media anual. **BIO 2**= Promedio del rango diurno de temperaturas. **BIO 3**= Isotermalidad. **BIO 4**= Estacionalidad de la Temperatura. **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido. **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío. **BIO 7**= Rango anual de temperatura. **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo. **BIO 9**= Temperatura media del trimestre más seco. **BIO 10**= Temperatura media del trimestre más cálido. **BIO 11**= Temperatura media del trimestre más frío. **BIO 12**= Precipitación anual. **BIO 13**= Precipitación del mes más húmedo. **BIO 14**= Precipitación del mes más seco, **BIO 15**= Estacionalidad de la Precipitación, **BIO 16**= Precipitación del trimestre más húmedo. **BIO 17**= Precipitación del trimestre más seco. **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido. **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío.

CP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
BIO 1	0,29	0,02	-0,23	0,04	0,06	0,06	-0,06	0,03	-0,03	0,02	0,21	-0,04	-0,08	0,16	-0,02	-0,54	-0,61	0,32	-6,10E+04
BIO 2	0,25	-0,09	-0,37	-0,01	0,07	-0,04	-0,01	0,08	0,04	-0,23	0,22	-0,04	-0,06	0,20	0,06	-0,16	0,70	0,32	-2,29E+04
BIO 3	0,31	0,08	-0,10	0,09	0,06	0,11	-0,03	0,00	-0,04	0,17	0,22	0,04	0,03	-0,02	0,06	-0,31	0,14	-0,81	6,23E+05
BIO 4	0,27	-0,10	0,22	-0,23	0,03	-0,11	0,24	0,12	0,24	-0,13	-0,02	0,71	0,16	0,16	0,30	0,04	-0,08	0,01	7,22E+04
BIO 5	0,27	0,07	0,19	-0,28	-0,04	-0,27	0,19	0,15	0,14	0,17	-0,01	-0,53	-0,32	-0,03	0,47	0,08	-0,03	-0,00	7,11E+03
BIO 6	0,06	-0,46	0,18	-0,08	-0,01	0,33	-0,25	0,23	0,18	0,08	0,00	-0,33	0,57	0,21	0,07	0,02	-0,01	0,00	-5,17E+03
BIO 7	-0,04	0,45	0,03	-0,13	0,04	-0,22	-0,75	0,28	0,26	-0,06	0,02	0,10	0,01	-0,02	0,02	0,00	0,01	-0,00	-1,60E+04
BIO 8	0,28	0,07	0,19	-0,27	-0,02	-0,26	0,22	0,14	0,14	0,07	-0,04	-0,09	0,13	-0,01	-0,78	-0,08	0,07	0,00	-2,12E+05
BIO 9	0,07	-0,45	0,18	-0,07	0,01	0,34	-0,21	0,17	0,17	-0,01	0,01	0,15	-0,61	-0,32	-0,16	-0,04	0,04	-0,00	3,52E+03
BIO 10	0,23	-0,08	0,12	-0,45	-0,43	-0,01	-0,29	-0,34	-0,55	-0,18	0,02	0,02	0,03	-0,02	0,02	-0,01	0,02	-0,00	2,80E+04
BIO 11	0,10	-0,29	0,23	0,10	0,69	-0,41	-0,22	-0,34	-0,15	0,01	0,02	-0,03	0,01	-0,00	-0,00	-0,01	0,00	0,00	-7,02E+03
BIO 12	-0,16	0,25	-0,00	-0,49	0,44	0,43	0,05	-0,01	-0,16	0,21	-0,01	0,03	-0,17	0,41	-0,06	0,08	0,04	0,00	-1,29E+05
BIO 13	0,18	0,32	0,27	0,05	0,21	0,36	0,11	-0,19	0,16	-0,67	-0,02	-0,21	0,08	-0,21	0,02	-0,03	-0,03	-0,01	8,37E+04
BIO 14	-0,21	-0,26	-0,29	-0,16	-0,02	-0,23	0,01	0,10	0,09	-0,54	-0,12	-0,13	-0,19	0,38	-0,10	0,08	-0,23	-0,37	4,41E+03
BIO 15	0,23	-0,03	-0,42	-0,15	0,17	0,04	0,01	0,10	-0,06	-0,01	0,26	0,01	0,13	-0,35	-0,04	0,50	-0,18	-0,00	0,45
BIO 16	0,31	0,04	-0,08	0,17	-0,02	0,06	-0,06	-0,03	-0,00	0,03	0,19	0,01	-0,07	0,13	-0,10	0,48	-0,11	-0,00	-0,74
BIO 17	-0,25	-0,08	-0,26	-0,39	0,18	-0,06	0,11	0,14	-0,05	-0,04	-0,04	-0,00	0,22	-0,51	0,10	-0,25	0,00	-0,00	-0,50
BIO 18	0,24	-0,02	-0,36	-0,10	-0,02	0,08	-0,11	-0,48	0,41	0,18	-0,58	-0,00	0,01	-0,02	0,01	0,00	0,01	-0,00	-1,08E+04
BIO 19	0,29	0,05	-0,05	0,21	0,14	0,05	-0,02	0,48	-0,46	-0,07	-0,62	0,02	-0,01	-0,01	0,03	0,01	0,01	0,00	-4,27E+04

Anexo 3. Índice de Correlación de Pearson entre las 19 variables bioclimáticas obtenidas de WorldClim. **BIO 1**= Temperatura media anual. **BIO 2**= Promedio del rango diurno de temperaturas. **BIO 3**= Isotermalidad. **BIO 4**= Estacionalidad de la Temperatura. **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido. **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío. **BIO 7**= Rango anual de temperatura. **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo. **BIO 9**= Temperatura media del trimestre más seco. **BIO 10**= Temperatura media del trimestre más cálido. **BIO 11**= Temperatura media del trimestre más frío. **BIO 12**= Precipitación anual. **BIO 13**= Precipitación del mes más húmedo. **BIO 14**= Precipitación del mes más seco, **BIO 15**= Estacionalidad de la Precipitación, **BIO 16**= Precipitación del trimestre más húmedo. **BIO 17**= Precipitación del trimestre más seco. **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido. **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío.

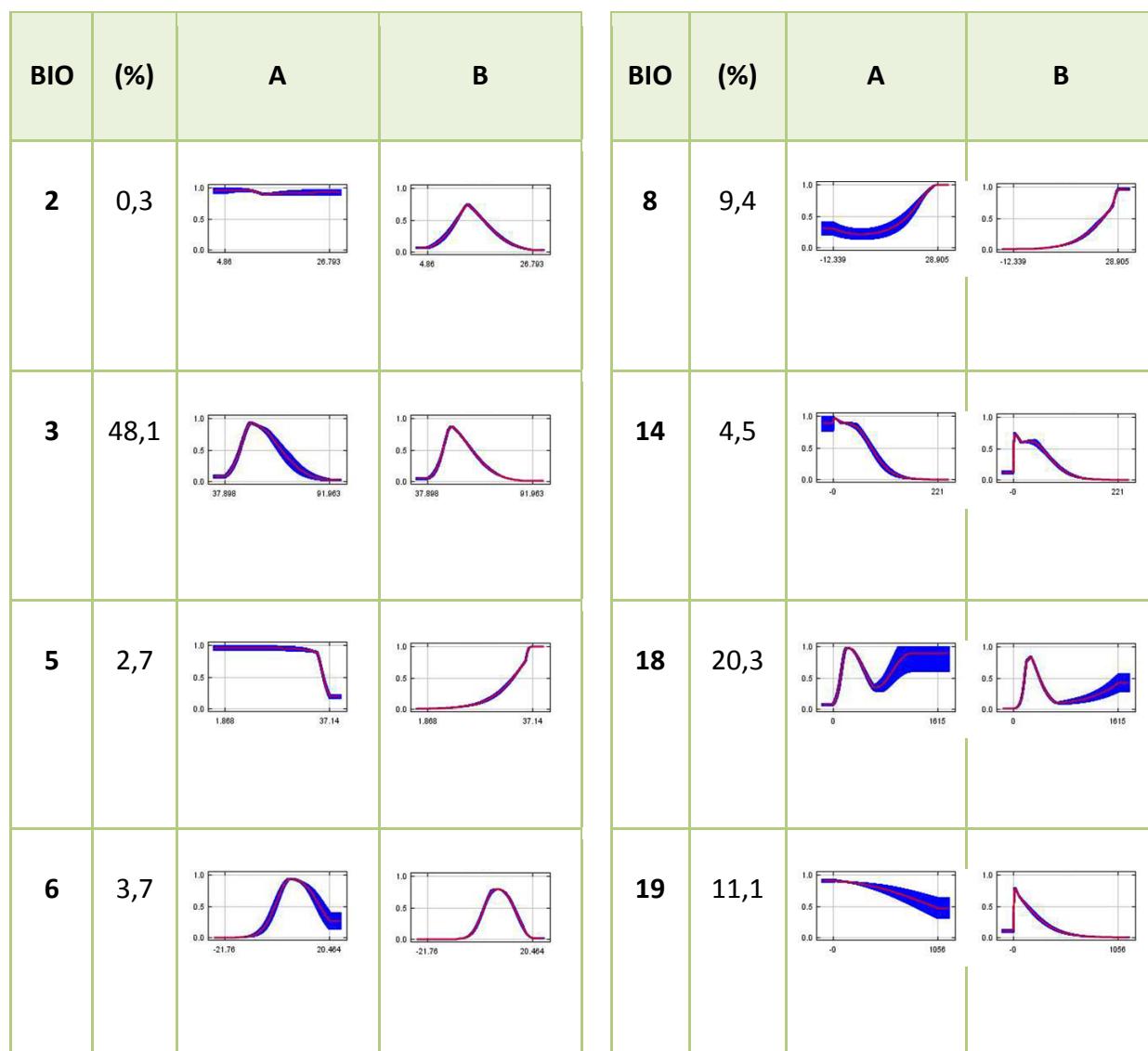
BIO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1																		
2	-0,46	1																	
3	0,4	0,12	1																
4	-0,5	0,13	-0,94	1															
5	0,9	-0,26	0,1	-0,13	1														
6	0,96	-0,55	0,55	-0,68	0,74	1													
7	-0,6	0,58	-0,72	0,87	-0,19	-0,8	1												
8	0,91	-0,35	0,18	-0,23	0,93	0,79	-0,33	1											
9	0,91	-0,48	0,56	-0,67	0,7	0,95	-0,76	0,67	1										
10	0,93	-0,48	0,07	-0,15	0,97	0,81	-0,32	0,93	0,75	1									
11	0,97	-0,42	0,6	-0,7	0,78	0,99	-0,75	0,81	0,95	0,81	1								
12	0,66	-0,44	0,49	-0,58	0,45	0,73	-0,67	0,49	0,7	0,51	0,72	1							
13	0,67	-0,29	0,64	-0,72	0,44	0,74	-0,69	0,48	0,71	0,46	0,76	0,92	1						
14	0,05	-0,44	-0,3	0,19	0,02	0,08	-0,09	0,03	0,06	0,15	0	0,43	0,1	1					
15	-0,12	0,53	0,44	-0,33	-0,17	-0,1	0	-0,15	-0,07	-0,3	-0,02	-0,26	0,06	-0,76	1				
16	0,68	-0,3	0,65	-0,73	0,45	0,75	-0,7	0,49	0,73	0,47	0,77	0,93	1	0,1	0,05	1			
17	0,09	-0,46	-0,25	0,15	0,05	0,12	-0,13	0,06	0,1	0,18	0,05	0,48	0,14	0,99	-0,77	0,14	1		
18	0,56	-0,33	0,3	-0,42	0,42	0,59	-0,49	0,5	0,5	0,45	0,58	0,79	0,78	0,36	-0,16	0,77	0,39	1	
19	0,15	-0,38	-0,01	-0,06	0,06	0,21	-0,24	0,03	0,25	0,16	0,15	0,49	0,27	0,6	-0,48	0,28	0,62	0,18	1

Anexo 4. Porcentaje de la varianza que aporta cada variable ambiental obtenida por el análisis de componentes principales (ACP). **BIO 1**= Temperatura media anual. **BIO 2**= Promedio del rango diurno de temperaturas. **BIO 3**= Isotermalidad. **BIO 4**= Estacionalidad de la Temperatura. **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido. **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío. **BIO 7**= Rango anual de temperatura. **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo. **BIO 9**= Temperatura media del trimestre más seco. **BIO 10**= Temperatura media del trimestre más cálido. **BIO 11**= Temperatura media del trimestre más frío. **BIO 12**= Precipitación anual. **BIO 13**= Precipitación del mes más húmedo. **BIO 14**= Precipitación del mes más seco, **BIO 15**= Estacionalidad de la Precipitación, **BIO 16**= Precipitación del trimestre más húmedo. **BIO 17**= Precipitación del trimestre más seco. **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido. **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío.

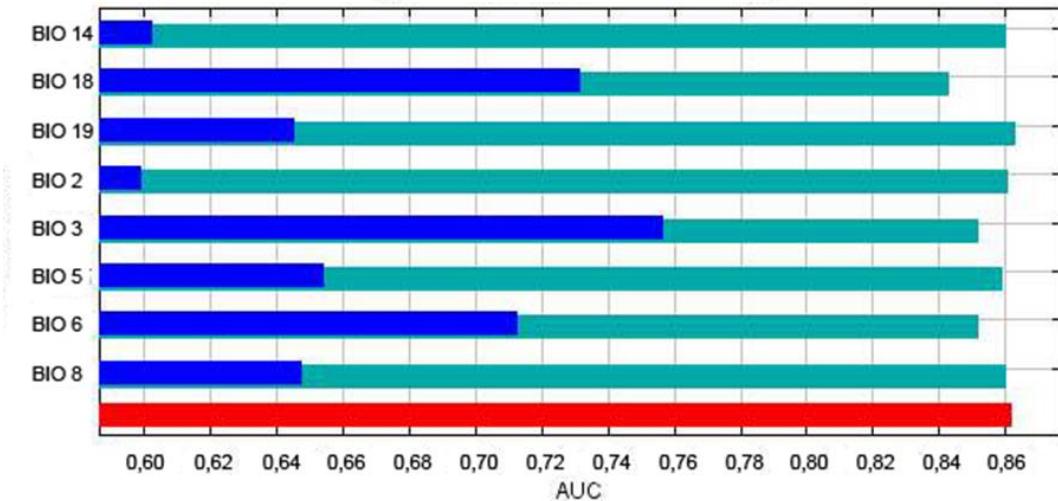
BIO	%
1	28,38
2	17,65
3	14,27
4	9,35
5	7,31
6	6,12
7	4,39
8	3,64
9	3,19
10	1,53
11	1,12
12	0,93
13	0,66
14	0,52
15	0,42
16	0,27
17	0,18
18	0,07
19	0

Anexo 5. Contribución de variables climáticas obtenidas con MaxEnt y curvas de respuesta entre A) el cambio de “X” variable mientras que las demás mantienen su valor; B) idoneidad de dicha variable al modelo. La línea roja representa la respuesta promedio para las 10 réplicas y la línea azul la variación estándar de dicha respuesta.

BIO 2= Promedio del rango diurno de temperaturas. **BIO 3**= Isotermalidad. **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido. **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío. **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo. **BIO 14**= Precipitación del mes más seco. **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido. **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío.



Anexo 6. Gráficos de Jackknife obtenidos por MaxEnt. Las barras celestes indican como el modelo variaría en ausencia de la variable. La barra azul representa la cantidad de información que la variable aporta al modelo. La barra roja indica cómo es el modelo teniendo en cuenta todas las variables. **BIO 2**= Promedio del rango diurno de temperaturas. **BIO 3**= Isotermalidad. **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido. **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío. **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo. **BIO 14**= Precipitación del mes más seco. **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido. **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío. **AUC**= Área bajo la curva.



Anexo 7. Definiciones de clase de la cubierta terrestre de uso global ESRI 2020

utilizadas para el estudio.

Clases	Descripción
1. Agua	Zonas en las que el agua está presente de forma predominante durante todo el año; contiene poca o ninguna vegetación dispersa, no hay afloramiento de rocas ni elementos construidos como muelles; ejemplos: ríos, estanques, lagos, océanos, llanuras salinas inundadas.
2. Árboles	Cualquier agrupación significativa de vegetación densa y alta (~15 m o más), normalmente con un dosel cerrado o denso; ejemplos: vegetación boscosa, agrupaciones de vegetación alta y densa dentro de sabanas, plantaciones, pantanos o manglares (vegetación densa/alta con agua efímera o dosel demasiado grueso para detectar el agua por debajo).
3. Pastos	Zonas abiertas cubiertas de hierbas homogéneas con poca o ninguna vegetación más alta; cereales y hierbas silvestres sin parcelación humana evidente (es decir, no es un campo parcelado); ejemplos: praderas y campos naturales con una cobertura arbórea escasa o nula, sabana abierta con pocos o ningún árbol, parques/campos de golf/céspedes, pastos.
4. Vegetación inundada	Zonas de cualquier tipo de vegetación con una mezcla evidente de agua durante la mayor parte del año; zona estacionalmente inundada que es una mezcla de hierba/arbustos/árboles/suelo desnudo; ejemplos: manglares inundados, vegetación emergente, arrozales y otras agriculturas muy regadas e inundadas.
5. Cultivos	Cereales, hierbas y cultivos no arbóreos plantados por el hombre; ejemplos: maíz, trigo, soja, parcelas de tierra estructurada en barbecho.
6. Matorrales/arbustos	Mezcla de pequeños grupos de plantas o plantas individuales dispersas en un paisaje que muestra suelo o roca expuestos; claros llenos de matorrales dentro de bosques densos que claramente no son más altos que los árboles; ejemplos: cobertura moderada a escasa de arbustos, arbustos y mechones de hierba, sabanas con hierbas, árboles u otras plantas muy escasas.
7. Áreas Construidas	Estructuras hechas por el hombre; grandes redes de carreteras y ferrocarriles; grandes superficies impermeables homogéneas, incluyendo estructuras de aparcamiento, edificios de oficinas y viviendas; ejemplos: casas, pueblos / ciudades densas, carreteras pavimentadas, asfalto.
8. Suelo desnudo	Zonas de roca o suelo con vegetación muy escasa o nula durante todo el año; grandes zonas de arena y desiertos sin o con poca vegetación; ejemplos: roca o suelo expuesto, desierto y dunas de arena, salinas secas, lechos de lagos secos, minas.
9. Nieve/ Hielo	Grandes áreas homogéneas de nieve o hielo permanente, normalmente sólo en zonas de montaña o en latitudes más altas; ejemplos: glaciares, manto de nieve permanente, campos de nieve.
10. Nubes	No hay información sobre la cobertura del suelo debido a la nubosidad persistente.

Anexo 8. Valores obtenidos de los test de normalidad (test de Shapiro-Wilks), homogeneidad de la varianza (test de Bartlett) y prueba de hipótesis para la comparación entre los índices de diversidad genética para cada cohorte con un valor de significancia de * $p=0,05$. **He**= Heterocigosis, **Sh**= Índice de Shannon, **%P**= Porcentaje de loci polimórficos, **W**= Valor del test de Shapiro- Wilks, **t**= valor de la prueba de hipótesis t de student, **p**= valor de significancia para cada test.

	Test Shapiro-Wilks		Test de Bartlett	Prueba de hipótesis
	Pre cohorte	Post cohorte		
He	W=1 p= 0,97*	W= 1 p= 0,96*	p= 0,85*	t= -0,15 p= 0,89*
Sh	W= 1 P= 0,97*	W= 1 p= 0,90*	p= 0,83*	t= -0,35 p= 0,75*
%P	W= 1 p= 0,90*	W= 1 p= 0,43*	p= 0,57*	t=-0,71 p= 0,55*

Anexo 9. Tabla de probabilidades posteriores promedio para cada corrida en GENELAND en todas las poblaciones muestreadas de *A. quebracho-blanco*. k= agrupaciones bayesianas estimadas para cada corrida.

Corrida	K	Probabilidad posterior promedio
1	3	-35.176,19
2	3	-34.990,44
3	3	-35.104,11
4	3	-35.205,82
5	3	-35.145,44
6	3	-36.852,63
7	3	-35.078,87
8	3	-35.525,51
9	3	-35.266,63
10	3	-35.040,75

Anexo 10. Proporción de pertenencia a cada grupo bayesiano para cada individuo de todas las poblaciones muestreadas de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población, **I**= Número de individuo, **GI**= Grupo I, **GII**= Grupo II, **GIII**= Grupo III.

ID	I	GI	GII	GIII	ID	I	GI	GII	GIII	ID	I	GI	GII	GIII
1	1	0	0,25	0,75	2	3	0	0,25	0,75	3	9	0	0,25	0,75
1	2	0	0,25	0,75	2	4	0	0,25	0,75	3	10	0	0,25	0,75
1	3	0	0,25	0,75	2	5	0	0,25	0,75	4	1	0,75	0	0,25
1	4	0	0,25	0,75	2	6	0	0,25	0,75	4	2	0,75	0	0,25
1	5	0	0,25	0,75	2	7	0	0,25	0,75	4	3	0,75	0	0,25
1	6	0	0,25	0,75	2	8	0	0,25	0,75	4	4	0,75	0	0,25
1	7	0	0,25	0,75	2	9	0	0,25	0,75	4	5	0,75	0	0,25
1	8	0	0,25	0,75	3	1	0	0,25	0,75	4	6	0,75	0	0,25
1	9	0	0,25	0,75	3	2	0	0,25	0,75	4	7	0,75	0	0,25
1	10	0	0,25	0,75	3	3	0	0,25	0,75	4	8	0,75	0	0,25
1	11	0	0,25	0,75	3	4	0	0,25	0,75	4	13	0,75	0	0,25
1	12	0	0,25	0,75	3	5	0	0,25	0,75	4	14	0,75	0	0,25
1	13	0	0,25	0,75	3	6	0	0,25	0,75	4	15	0,75	0	0,25
2	1	0	0,25	0,75	3	7	0	0,25	0,75	4	16	0,75	0	0,25
2	2	0	0,25	0,75	3	8	0	0,25	0,75	4	17	0,75	0	0,25

Anexo 10. Proporción de pertenencia a cada grupo bayesiano para cada individuo de todas las poblaciones muestreadas de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población, **I**= Número de individuo, **G_I**= Grupo I, **G_{II}**= Grupo II, **G_{III}**= Grupo III.
(Continuación)

ID	I	G _I	G _{II}	G _{III}	ID	I	G _I	G _{II}	G _{III}	ID	I	G _I	G _{II}	G _{III}
4	18	0,75	0	0,25	6	3	0	0,25	0,75	8	3	0	0,25	0,75
4	19	0,75	0	0,25	6	4	0	0,25	0,75	8	4	0	0,25	0,75
4	20	0,75	0	0,25	6	5	0	0,25	0,75	8	5	0	0,25	0,75
4	21	0,75	0	0,25	6	6	0	0,25	0,75	8	6	0	0,25	0,75
4	22	0,75	0	0,25	6	7	0	0,25	0,75	8	7	0	0,25	0,75
4	23	0,75	0	0,25	6	8	0	0,25	0,75	8	8	0	0,25	0,75
5	1	0	0,25	0,75	6	9	0	0,25	0,75	8	9	0	0,25	0,75
5	2	0	0,25	0,75	6	10	0	0,25	0,75	8	10	0	0,25	0,75
5	3	0	0,25	0,75	7	1	0	0,25	0,75	8	11	0	0,25	0,75
5	4	0	0,25	0,75	7	2	0	0,25	0,75	8	12	0	0,25	0,75
5	5	0	0,25	0,75	7	3	0	0,25	0,75	8	13	0	0,25	0,75
5	6	0	0,25	0,75	7	4	0	0,25	0,75	8	14	0	0,25	0,75
5	7	0	0,25	0,75	7	5	0	0,25	0,75	8	15	0	0,25	0,75
5	8	0	0,25	0,75	7	6	0	0,25	0,75	9	1	0	0,25	0,75
6	1	0	0,25	0,75	8	1	0	0,25	0,75	9	2	0	0,25	0,75
6	2	0	0,25	0,75	8	2	0	0,25	0,75	9	3	0	0,25	0,75

Anexo 10. Proporción de pertenencia a cada grupo bayesiano para cada individuo de todas las poblaciones muestreadas de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población, **I**= Número de individuo, **GI**= Grupo I, **GII**= Grupo II, **GIII**= Grupo III.
(Continuación)

ID	I	GI	GII	GIII	ID	I	GI	GII	GIII	ID	I	GI	GII	GIII
9	4	0	0,25	0,75	11	4	0,75	0	0,25	14	1	0,75	0	0,25
9	5	0	0,25	0,75	11	5	0,75	0	0,25	14	2	0,75	0	0,25
9	6	0	0,25	0,75	12	1	0,75	0	0,25	14	3	0,75	0	0,25
9	7	0	0,25	0,75	12	2	0,75	0	0,25	14	4	0,75	0	0,25
9	8	0	0,25	0,75	12	3	0,75	0	0,25	14	5	0,75	0	0,25
9	9	0	0,25	0,75	12	4	0,75	0	0,25	14	6	0,75	0	0,25
10	2	0,75	0	0,25	12	5	0,75	0	0,25	14	7	0,75	0	0,25
10	3	0,75	0	0,25	13	1	0,75	0	0,25	14	8	0,75	0	0,25
10	4	0,75	0	0,25	13	2	0,75	0	0,25	14	9	0,75	0	0,25
10	5	0,75	0	0,25	13	3	0,75	0	0,25	14	10	0,75	0	0,25
10	6	0,75	0	0,25	13	4	0,75	0	0,25	15	1	0,75	0	0,25
10	7	0,75	0	0,25	13	5	0,75	0	0,25	15	2	0,75	0	0,25
11	1	0,75	0	0,25	13	6	0,75	0	0,25	15	3	0,75	0	0,25
11	2	0,75	0	0,25	13	7	0,75	0	0,25	15	4	0,75	0	0,25
11	3	0,75	0	0,25	13	8	0,75	0	0,25	15	5	0,75	0	0,25

Anexo 10. Proporción de pertenencia a cada grupo bayesiano para cada individuo de todas las poblaciones muestreadas de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población, **I**= Número de individuo, **GI**= Grupo I, **GII**= Grupo II, **GIII**= Grupo III.
(Continuación)

ID	I	GI	GII	GIII	ID	I	GI	GII	GIII	ID	I	GI	GII	GIII
15	6	0,75	0	0,25	17	4	0,75	0	0,25	19	3	0,25	0,75	0
15	7	0,75	0	0,25	17	5	0,75	0	0,25	19	4	0,25	0,75	0
16	1	0,75	0	0,25	18	1	0,25	0,75	0	19	5	0,25	0,75	0
16	2	0,75	0	0,25	18	2	0,25	0,75	0	19	6	0,25	0,75	0
16	3	0,75	0	0,25	18	3	0,25	0,75	0	19	7	0,25	0,75	0
16	4	0,75	0	0,25	18	4	0,25	0,75	0	19	8	0,25	0,75	0
16	5	0,75	0	0,25	18	5	0,25	0,75	0	19	9	0,25	0,75	0
16	6	0,75	0	0,25	18	6	0,25	0,75	0	19	10	0,25	0,75	0
16	7	0,75	0	0,25	18	7	0,25	0,75	0	19	11	0,25	0,75	0
16	8	0,75	0	0,25	18	8	0,25	0,75	0	19	12	0,25	0,75	0
16	9	0,75	0	0,25	18	9	0,25	0,75	0	19	13	0,25	0,75	0
16	10	0,75	0	0,25	18	10	0,25	0,75	0	20	1	0,75	0	0,25
17	1	0,75	0	0,25	18	11	0,25	0,75	0	20	2	0,75	0	0,25
17	2	0,75	0	0,25	19	1	0,25	0,75	0	20	3	0,75	0	0,25
17	3	0,75	0	0,25	19	2	0,25	0,75	0	20	4	0,75	0	0,25

Anexo 10. Proporción de pertenencia a cada grupo bayesiano para cada individuo de todas las poblaciones muestreadas de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población, **I**= Número de individuo, **G_I**= Grupo I, **G_{II}**= Grupo II, **G_{III}**= Grupo III.

(Continuación)

	ID	I	G_I	G_{II}	G_{III}
	20	5	0,75	0	0,25
	20	6	0,75	0	0,25
	20	7	0,75	0	0,25
	20	8	0,75	0	0,25

Anexo 11. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre las poblaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* analizadas. **ID**= código de la población.

ID	4	10	11	12	13	14	15	16	17	20	18	19	1	2	3	5	6	7	8	9
4	*																			
0	0,04	*																		
11	0,01	0,11	*																	
12	0,02	0,08	0,06	*																
13	0,10	0,11	0,06	0,09	*															
14	0,09	0,08	0,04	0,11	0,06	*														
15	0,06	0,10	0,05	0,11	0,06	0,02	*													
16	0,11	0,11	0,08	0,14	0,13	0,10	0,09	*												
17	0,06	0,09	0,03	0,11	0,06	0,06	0,04	0,11	*											
20	0,08	0,08	0,07	0,11	0,09	0,06	0,04	0,09	0,07	*										
18	0,21	0,19	0,19	0,19	0,17	0,21	0,18	0,17	0,19	0,17	*									
19	0,18	0,15	0,14	0,14	0,12	0,17	0,13	0,14	0,14	0,12	0,11	*								
1	0,17	0,15	0,12	0,16	0,11	0,12	0,08	0,11	0,13	0,09	0,13	0,11	*							
2	0,20	0,20	0,18	0,20	0,14	0,16	0,13	0,19	0,19	0,14	0,21	0,16	0,13	*						

Anexo 11. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre las poblaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* analizadas. **ID**= código de la población.
(Continuación)

ID	4	10	11	12	13	14	15	16	17	20	18	19	1	2	3	5	6	7	8	9
3	0,12	0,11	0,09	0,12	0,12	0,12	0,06	0,10	0,09	0,09	0,17	0,13	0,08	0,11	*					
5	0,22	0,21	0,23	0,23	0,19	0,21	0,17	0,21	0,20	0,16	0,18	0,14	0,13	0,12	0,12	*				
6	0,23	0,18	0,20	0,21	0,17	0,18	0,14	0,19	0,17	0,13	0,17	0,15	0,13	0,11	0,12	0,04	*			
7	0,23	0,20	0,18	0,22	0,13	0,17	0,12	0,17	0,16	0,12	0,19	0,13	0,09	0,11	0,09	0,11	0,08	*		
8	0,09	0,10	0,03	0,10	0,09	0,07	0,02	0,10	0,08	0,06	0,19	0,14	0,08	0,09	0,02	0,12	0,11	0,08	*	
9	0,23	0,21	0,20	0,22	0,18	0,19	0,14	0,19	0,18	0,14	0,19	0,15	0,11	0,10	0,06	0,12	0,09	0,08	0,08	*

Anexo 12. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre grupos bayesianos.

Grupos	I	II	III
I	0		
II	0,16	0	
III	0,08	0,10	0

Anexo 13. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre ecorregiones.

Ecorregión	Chaco Húmedo	Chaco Seco	Sabana inundable del Paraná
Chaco Húmedo	*		
Chaco Seco	0,01	*	
Sabana inundable del Paraná	0,04	0,02	*

Anexo 14. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre las cuencas hidrográficas dentro del área de estudio.

Cuenca	Corrientes	Santa Lucía	Paraná Medio	Zonas sin ríos o arroyos de importancia	Zona de ríos y arroyos de Salta y Formosa	Bermejo medio y bajo	Salado o Pasaje	Sali-Dulce	Falda Oriental de Ambato	Salinas Grandes
Corrientes	*									
Santa Lucía	0,13	*								
Paraná Medio	0,08	0,11	*							
Zonas sin ríos o arroyos de importancia	0,17	0,20	0,12	*						
Zona de ríos y arroyos de Salta y Formosa	0,09	0,08	0,07	0,15	*					
Bermejo medio y bajo	0,08	0,08	0,02	0,12	0,05	*				
Salado o Pasaje	0,21	0,27	0,15	0,03	0,18	0,15	*			
Sali-Dulce	0,11	0,15	0,10	0,06	0,13	0,09	0,06	*		
Falda Oriental de Ambato	0,11	0,17	0,07	0,05	0,12	0,09	0,05	0,04	*	
Salinas Grandes	0,08	0,14	0,10	0,12	0,11	0,12	0,16	0,13	0,11	*

Anexo 15. Diferencias genéticas (Rho_{st}) entre los sistemas de cuencas del área de estudio.

Sistema	Paraná	Paraguay	Mar Chiquita	Serrano
Paraná	*			
Paraguay	0,06	*		
Mar Chiquita	0,03	0,09	*	
Serrano	0,03	0,07	0,06	*

Anexo 16. Distancia genética de Nei entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco*. ID= código de la población.

ID	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1																				
2	0,04																			
3	0,03	0,03																		
4	0,03	0,02	0,02																	
5	0,04	0,03	0,03	0,03																
6	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03															
7	0,05	0,05	0,04	0,04	0,05	0,04														
8	0,04	0,04	0,02	0,04	0,05	0,05	0,05													
9	0,05	0,05	0,04	0,04	0,05	0,05	0,05	0,05												
10	0,03	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,05	0,04	0,05											
11	0,03	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,05	0,04	0,05	0,04										

Anexo 16. Distancia genética de Nei entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población. (Continuación)

ID	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
11	0,03	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,05	0,04	0,05	0,01										
12	0,03	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,05	0,04	0,05	0,01	0,01									
13	0,03	0,02	0,03	0,01	0,04	0,04	0,04	0,04	0,05	0,02	0,01	0,02								
14	0,03	0,02	0,02	0,01	0,03	0,03	0,04	0,04	0,05	0,01	0,01	0,02	0,01							
15	0,03	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,04	0,04	0,05	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01						
16	0,03	0,03	0,03	0,02	0,04	0,04	0,05	0,05	0,05	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02					
17	0,03	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,04	0,04	0,05	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02			
18	0,03	0,04	0,04	0,02	0,04	0,04	0,06	0,05	0,06	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,04	0,03	0,03			
19	0,04	0,04	0,04	0,02	0,04	0,04	0,05	0,05	0,06	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03		
20	0,03	0,03	0,03	0,01	0,03	0,03	0,05	0,04	0,05	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,03	0,02	0,04	0,03	

Anexo 17. Matrices de distancias genéticas y geográficas generadas por Alleles in space y utilizadas para realizar el test de Mantel

https://drive.google.com/drive/folders/19mmftkbhzCCpAkQCj8To28zHI2v2K_LC?usp=s

haring

Anexo 18. Valores promedio de las variables bioclimáticas para cada una de las poblaciones

analizadas de *A. quebracho-blanco*. **ID**= código de la población, **BIO 2**= Promedio del rango diurno de temperaturas. **BIO 3**= Isotermalidad. **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido. **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío. **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo. **BIO 14**= Precipitación del mes más seco. **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido. **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío. °C= grados centígrados, mm= milímetros.

	BIO2 ID (°C)	BIO3 (°C)	BIO5 (°C)	BIO6 (°C)	BIO8 (°C)	BIO14 (mm)	BIO18 (mm)	BIO19 (mm)
1	11,23	47,51	31,62	7,98	23,20	46	325	154
2	11,37	48,89	32,28	9,03	23,73	45	451	165
3	11,06	47,57	32,02	8,78	23,63	41	455	144
4	11,89	50,72	32,44	8,99	23,83	30	405	103
5	12,92	52,30	34,51	9,80	26,88	12	346	55
6	13,12	51,94	34,87	9,60	26,67	10	304	59
7	13,22	51,83	35,35	9,84	26,66	8	320	51
8	13,01	50,96	34,94	9,40	26,57	8	310	52
9	12,93	50,51	34,99	9,40	26,55	7	311	49
10	13,33	48,87	33,80	6,52	25,63	6	300	21
11	12,99	48,48	33,57	6,77	25,56	8	304	28
12	13,49	48,53	33,80	6	25,54	6	309	20
13	13,98	48,97	33,75	5,19	26,21	4	364	18
14	13,24	47,80	33,40	5,71	25,19	7	377	28
15	13,26	48,45	33,14	5,77	25,05	10	401	38
16	13,19	45,37	34,61	5,54	27,25	4	229	15
17	14,53	49,49	32,17	2,80	23,03	8	319	25
18	12,71	49,84	26,80	1,30	20,06	8	299	30
19	13,11	49,56	30,67	4,22	23,75	8	269	27
20	13,27	46,07	33,79	4,98	25,28	6	285	18

Anexo 19. Contribución de cada variable climática seleccionada para el modelado de nicho ecológico para cada eje. **PC**= Coordenada principal, **BIO 2**= Promedio del rango diurno, **BIO 3**= Isotermalidad, **BIO 5**= Temperatura máxima del mes más cálido, **BIO 6**= Temperatura mínima del mes más frío, **BIO 8**= Temperatura media del trimestre más húmedo, **BIO 14**= Precipitación del mes más seco, **BIO 18**= Precipitación del trimestre más cálido y **BIO 19**= Precipitación del trimestre más frío.

Variables	PC1	PC2	PC3
BIO 2	-0,48	-0,04	0,15
BIO 3	-0,01	0,26	0,91
BIO 5	-0,18	0,56	-0,25
BIO 6	0,20	0,57	0,06
BIO 8	-0,24	0,52	-0,25
BIO 14	0,50	0,02	-0,13
BIO 18	0,38	0,09	0,10
BIO 19	0,50	0,11	-0,04

Anexo 20. Valores obtenidos con la correlación de Spearman. **He**= heterocigosidad esperada, **Sh**= Índice de Shannon, **%P**= Porcentaje de loci polimórfico. **p**= valores de significancia para cada variable comparado con *p=0,05

Variables	He	Sh	%P
Área	-0,63	-0,55	0,20
boscosa	p=0,25*	p= 0,33*	p= 0,74*