

Los mosaicos de vegetación y roca maximizan los servicios hídricos en las zonas altas de montaña del centro de la Argentina

ANA M. CINGOLANI¹✉; MARÍA POCA²; JUAN I. WHITWORTH-HULSE²; MELISA A. GIORGIS³;
MARÍA V. VAIERETTI³; M. LUCRECIA HERRERO⁴; SILVIA E. NAVARRO-RAMOS⁴ & DANIEL
RENISON⁴

¹ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-Universidad Nacional de Córdoba). Córdoba, Argentina.

² Instituto de Matemática Aplicada San Luis, Universidad Nacional de San Luis, CONICET, Grupo de Estudios Ambientales.

San Luis, Argentina. ³ Cátedra de Biogeografía, Departamento de Diversidad Biológica y Ecología, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. ⁴ Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas, Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables (CONICET-Universidad Nacional de Córdoba). Córdoba, Argentina.

RESUMEN. En sistemas con lluvias estacionales, el rendimiento hídrico (caudal de salida del curso de agua relativo al área de la cuenca) en la estación seca depende de las lluvias previas y de la infiltración y la evapotranspiración, procesos que, a su vez, están afectados por las características del paisaje. Nuestro objetivo fue evaluar el efecto de distintas variables de paisaje sobre el rendimiento hídrico y la tasa de recesión (tasa a la que disminuye el caudal) durante la estación seca, en cuencas de alta montaña del centro de la Argentina. Seleccionamos 33 cuencas de 9-61 ha, y durante el final de la estación seca de 2017 medimos semanalmente el caudal en sus puntos de cierre durante siete semanas consecutivas. Para cada cuenca calculamos el rendimiento hídrico (mm/mes) promedio y un índice de recesión (adimensional) como la diferencia normalizada del rendimiento entre las últimas y las primeras fechas. Los paisajes extensamente ocupados por un mosaico de pajonal y roca, con pendiente y rugosidad intermedias, tuvieron los rendimientos hídricos máximos (>5 mm/mes). Por lo contrario, el rendimiento hídrico fue más bajo tanto en los paisajes suaves y cubiertos por vegetación, como en los muy ásperos (muy rugosos, escarpados y rocosos). Por su parte, la recesión fue lenta en los paisajes más ásperos y muy abrupta en los paisajes más suaves. Posiblemente, en los paisajes suaves y vegetados se pierde mucha agua por evapotranspiración, mientras que en los paisajes muy ásperos se pierde mucha agua por escorrentía después de las lluvias. Los paisajes con aspereza intermedia y un mosaico de vegetación y roca serían los que optimizan el almacenamiento, minimizando las pérdidas por evapotranspiración. Por lo tanto, para sostener el rendimiento hídrico es prioritario conservar este tipo de paisajes, evitando la erosión del suelo que genera un aumento de áreas rocosas.

[Palabras clave: agua, arroyos, estación seca, recesión del caudal, rendimiento hídrico, servicios ecosistémicos, Sierras Grandes]

ABSTRACT. *Vegetation-rock mosaics maximize water services in high-mountain areas in central Argentina.* In systems with seasonal rainfall, the dry season water yield (streamflow relative to the catchment area) depends on the antecedent rainfall as well as on infiltration and evapotranspiration, processes which, in turn, are affected by the landscape characteristics. Our objective was to evaluate the effect of different landscape variables on water yield and the recession rate (rate of decrease in streamflow) during the dry season in high-mountain catchments in central Argentina. We selected 33 catchments 9-61 ha and, during the last part of the 2017 dry season, we measured streamflow in the catchment output points once a week, for seven consecutive weeks. For each catchment, we calculated the average water yield (mm/month) and a recession index (dimensionless) as the normalized difference between the water yield of the latest and the first dates. The landscapes extensively occupied by a tussock grassland-rock mosaic, with intermediate steepness and roughness, had the highest water yields (>5 mm/month). Conversely, water yield was lower either in smooth and vegetated landscapes as in extremely rugged, steep and rocky landscapes. On the other hand, recession rate was slower in the most rugged landscapes and abrupt in the smooth landscapes. Possibly, in smooth and vegetated landscapes, high amounts of water are lost through evapotranspiration, while in the most rugged landscapes, large amounts of water are lost by runoff after rainfall. Intermediate landscapes covered by a mosaic of rock and vegetation would be those that optimize water storage, minimizing losses through evapotranspiration. Therefore, to sustain current water yields, these types of landscape must be conserved, preventing soil erosion, leading to an increase in rocky areas.

[Keywords: dry season, ecosystem services, Sierras Grandes, streamflow recession, streams, water yield]

INTRODUCCIÓN

La provisión de agua es uno de los servicios ecosistémicos más importantes que brindan las montañas (Messerli et al. 2004; Viviroli et al. 2007, 2020). En sistemas montañosos con precipitaciones estacionales, parte del agua de lluvia se almacena subterráneamente y luego se libera lentamente, alimentando a ríos y arroyos, incluso durante la época seca (Wittenberg and Sivapalan 1999; Smakhtin 2001). Al finalizar la estación de lluvias, las reservas de agua libre almacenada en el suelo y en el subsuelo van disminuyendo, y los caudales entran en una etapa de recesión, decreciendo de manera progresiva hasta alcanzar los valores mínimos hacia el comienzo de la nueva estación de lluvias (Smakhtin 2001; Bart and Tague 2017). Debido a esto, es común que en la última parte de la estación seca surjan dificultades para sostener el caudal ecológico y satisfacer la demanda de agua de la población humana que depende de estos sistemas, lo cual agudiza los conflictos sociales asociados a esta problemática, en particular si las lluvias se retrasan (Berardo 2014; Dasso et al. 2014; Cingolani et al. 2015; Pascual et al. 2015). La dinámica hídrica también puede ser muy variable en el espacio, incluso a nivel regional o local, como respuesta a factores biofísicos como el clima, la topografía, los suelos y la vegetación (Krakauer and Temimi 2011; Cingolani et al. 2015; Poca et al. 2018a). Describir esta variabilidad espacial puede ser importante para optimizar el manejo de los recursos hídricos y priorizar el tipo de ambiente que es necesario proteger o restaurar (Sánchez-Murillo et al. 2015; Zhang et al. 2022).

En el centro de Argentina, la principal fuente de agua para sostener las necesidades ecológicas y humanas depende de los ríos que nacen en las montañas que conforman las Sierras Pampeanas. En la provincia de Córdoba, dos tercios de la población se abastece del agua que proviene de las Sierras Grandes, el cordón montañoso más alto de la región (Llanes et al. 2022). Las lluvias tienen una estacionalidad marcada, con más de un orden de magnitud de diferencia entre los tres meses más secos y los tres meses más lluviosos (Cingolani et al. 2015). En consecuencia, los caudales se reducen de forma sustancial a medida que avanza la estación seca (Weber et al. 2005). Recientemente, Poca et al. (2018a) encontraron que luego de las lluvias, el agua del perfil saturado de los suelos someros de laderas y lomas dura solo unos pocos días.

En esos días, el agua va escurriendo hacia posiciones más bajas del paisaje, donde se almacena de forma más duradera. En otro estudio se encontró que el rendimiento hídrico (i.e., el caudal relativo al área de la cuenca) de la estación seca es muy variable en el espacio y depende del tipo de paisaje (Cingolani et al. 2015). Las cuencas ubicadas en paisajes relativamente llanos, con lomas y valles suaves, alta cobertura vegetal y escasos parches rocosos tienen un rendimiento hídrico alrededor de un orden de magnitud más bajo que cuencas en paisajes moderadamente ásperos; es decir, más rocosos, con lomas más escarpadas y valles más profundos. Para explicar estas diferencias, en el trabajo se sugiere que los afloramientos rocosos en las lomas de los paisajes escarpados canalizan rápidamente el agua hacia los valles, donde se almacena en el suelo profundo y escapa del alcance de las raíces de las plantas. Por lo contrario, en los paisajes más suaves y con baja rocosidad, la vegetación consumiría el agua en una proporción mayor y, al mismo tiempo, los valles tendrían suelos menos profundos y una menor capacidad de almacenamiento de agua (Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003, 2015). Si bien estos resultados indican que los paisajes moderadamente ásperos aportan más agua, en el trabajo mencionado no se abarcó todo el rango de paisajes presentes en la parte alta de las montañas. En particular, no se consideraron las cuencas ubicadas en paisajes con aspereza máxima, donde se podría perder una cantidad excesiva de agua por escorrentía superficial luego de los eventos de lluvia (Trancoso et al. 2017). Hipotetizamos que esto podría resultar en una reducción del rendimiento hídrico en la estación seca, en comparación con paisajes moderadamente ásperos, donde los parches de vegetación pueden jugar un papel importante al retener y demorar la entrega de agua, permitiendo un mejor almacenamiento (Poca et al. 2018a,b).

El sector más alto de las Sierras Grandes está experimentando una invasión creciente por especies leñosas exóticas, con alto potencial de consumo de agua, y grandes niveles de erosión del suelo asociados a la cría de ganado, procesos que amenazan a los recursos hídricos (Jobbágy et al. 2013; Cingolani et al. 2013, 2015, 2022; Giorgis et al. 2016; Poca et al. 2018a,b). Por ello, el estudio de la variabilidad espacial de la dinámica hídrica y su relación con rasgos biofísicos del paisaje puede brindar información importante para un manejo orientado a la conservación de dichos recursos. En este contexto, nos propusimos analizar el

efecto de las características del paisaje sobre el rendimiento hídrico y la tasa de recesión durante la estación seca en 33 cuencas ubicadas en las Sierras Grandes de Córdoba, ampliando el área geográfica y el rango de paisajes con respecto a estudios anteriores. Esperamos encontrar el máximo rendimiento hídrico en los paisajes con aspereza intermedia. Además, esperamos que la tasa de recesión durante la estación seca, que nunca fue evaluada antes para la región, sea más abrupta en las cuencas con más vegetación, debido a una mayor evapotranspiración, y menos abrupta en las cuencas con más proporción de roca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El paisaje del sector más alto de las Sierras Grandes de Córdoba, entre 1500 y 2789 m s. n. m. (de aquí en más, "m"), consiste en planicies con distintos niveles de disección, así como cerros y zonas de escarpe, formando lomas y valles de pendiente y rugosidad muy variable (Cabido et al. 1987). Estos paisajes están dominados por distintos tipos de pajonales, céspedes, afloramientos rocosos, superficies de roca expuesta por erosión reciente, parches de bosques o matorrales de tabaquillo (*Polylepis australis* Bitter, Rosáceas) y algunos sectores invadidos por especies leñosas exóticas. Dichos tipos de cobertura son el resultado de las características fisiográficas del terreno en combinación con el impacto ganadero y el fuego utilizado como herramienta de manejo

del forraje (Cingolani et al. 2003, 2008, 2022; Giorgis et al. 2011, 2016; Renison et al. 2015; Argibay and Renison 2018). Los suelos tienen alto contenido de materia orgánica (5 a 14% en suelos bien drenados, y hasta más del 25% en suelos inundables); tienden a ser profundos (hasta 3-4 m) en posiciones topográficas bajas y someros (<70 cm) en las posiciones topográficas altas, con texturas variando desde franco-arcillo-limosas hasta franco-arenosas (Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003; Carignano et al. 2014; Poca et al. 2018b). Parte del área está protegida por el Parque y Reserva Nacional Quebrada del Condorito, creados en el año 1997 (26000 y 12000 ha, respectivamente) (Figura 1), y por la Reserva Hídrica Provincial de Achala (117000 ha), creada en el año 1999. Esta última abarca tierras privadas y hasta el momento se han aplicado pocas medidas efectivas de conservación.

El área tiene un clima subtropical de montaña con inviernos secos y veranos templados y lluviosos. A una altitud de 2138 m, la temperatura mínima media del mes más frío (julio) es -1 °C, la máxima del mes más cálido (enero) es 20 °C, y la media anual, 9.8 °C (2010-2021, Estación Lomitas, Parque Nacional Quebrada del Condorito). La precipitación anual media del período 1992-2020, según seis estaciones meteorológicas ubicadas entre 1555 y 2380 m, varía entre 852 y 984 mm, principalmente en forma de lluvia, con el 77% concentrada entre noviembre y marzo (Tabla 1, Figura 1). En invierno hay nevadas ocasionales que cubren la superficie solo por

Tabla 1. Precipitación registrada en nueve estaciones meteorológicas, dentro del área de estudio y sus proximidades (ver ubicaciones en Figura 1)^a, ordenadas por número de años de registro y altitud. En la primera columna se indica el nombre y código (entre paréntesis) de cada estación y, a continuación el número de años hidrológicos de registro, incluyendo el período entre paréntesis, la altitud, la precipitación media histórica y, finalmente, la precipitación del año hidrológico previo a nuestras mediciones (septiembre 2016 - agosto 2017).

Table 1. Precipitation recorded at nine meteorological stations, within the study area and its vicinity (see locations in Figure 1)^a, ordered by number of recorded years and elevation. In the first column, the name and code (between brackets) of each station is indicated, and then, the number of recorded hydrological years, including the period between brackets, the elevation, historical mean precipitation and, finally, the precipitation of the hydrological year before our measurements (September 2016 - August 2017).

Nombre	N° años hidrológicos	Altitud (m s. n. m.)	Precipitación media	Precipitación 2016-2017
El Galpón (500)	28 (1992-2020)	2380	930	721
Puesto Pereyra (200)	28 (1992-2020)	2292	984	827
Ensenadas (1200)	28 (1992-2020)	2286	934	781
Cañada Larga (400)	28 (1992-2020)	1740	950	873
Puesto Garay (900)	28 (1992-2020)	1625	944	903
La Casita (300)	28 (1992-2020)	1555	852	639
Santo Tomás (100)	14 (2006-2020)	2250	893	752
Lomitas ^a	11 (2010-2021)	2138	838	629
P. de las Piedras (2600)	5 (2015-2020)	2200	785	605

^a Los datos de todas las estaciones, excepto Lomitas, fueron tomados de Colladon and Pazos (2014), Colladon (2018) y Rico (2020). En el caso de Lomitas, son datos propios de los autores

^a Data of all stations, except Lomitas, were obtained from Colladon and Pazos (2014), Colladon (2018) and Rico (2020). For Lomitas, we used our own data

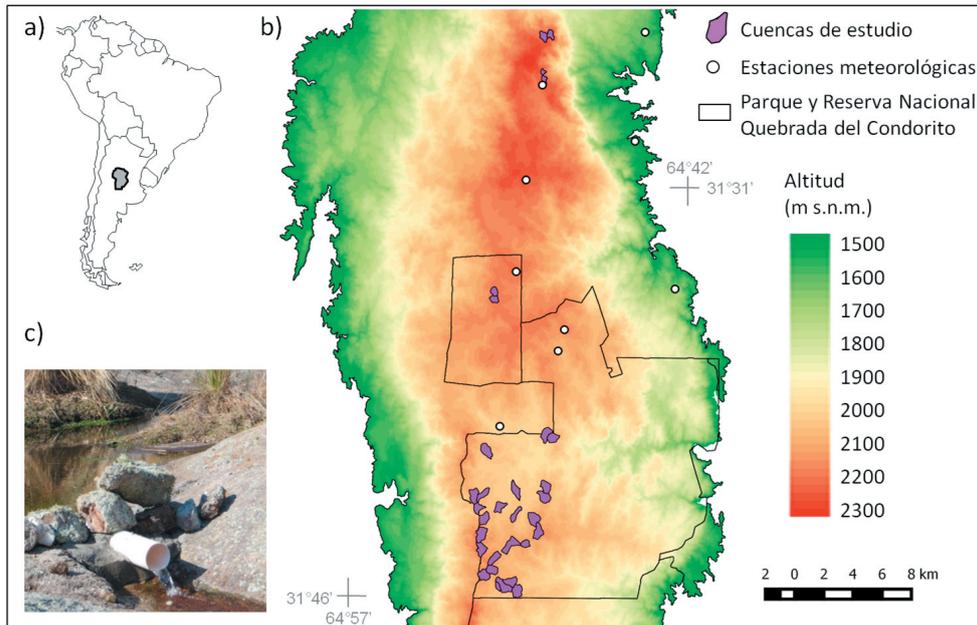


Figura 1. a) Provincia de Córdoba en Sudamérica. b) Área de estudio en la zona alta de las Sierras Grandes de la provincia Córdoba, indicando la ubicación del Parque y Reserva Nacional Quebrada del Condorito, las 33 cuencas estudiadas y las nueve estaciones meteorológicas (de norte a sur: Puesto Garay, Puesto Pereyra, La Casita, El Galpón, Santo Tomás, Cañada Larga, Ensenadas, Lomitas y Paso de las Piedras, detalles en Tabla 1). c) Tubo de PVC utilizado para medir el caudal en la mayoría de las cuencas.

Figure 1. a) Córdoba Province in South America. b) Study area in the upper sector of the Sierras Grandes in the Córdoba Province, indicating the location of the Parque y Reserva Nacional Quebrada del Condorito, the 33 study catchments and the nine meteorological stations (from North to South: Puesto Garay, Puesto Pereyra, La Casita, El Galpón, Santo Tomás, Cañada Larga, Ensenadas, Lomitas and Paso de las Piedras, details in Table 1). c) PVC tube used for streamflow measurements in most of the catchments.

unos días. La evapotranspiración potencial anual media fue estimada en 576 mm a 2286 m por Cingolani et al. (2015) utilizando el índice de Thornthwaite (1948), y en 1200 mm a 1100 m por Jobbágy et al. (2013), utilizando la base de datos climática CRU Ts v. 4.03 (Climate Research Unit, UK, New et al. 2002). En general, los meses más secos son junio, julio y agosto, pero el comienzo de la estación de lluvias puede, en ocasiones, retrasarse hasta noviembre (Cingolani et al. 2015).

El rendimiento hídrico anual estimado para los ríos originados en estas montañas es 189-410 mm/año. Es decir, entre 6-13 dm³/s por km² de cuenca (Cingolani et al. 2015 y estudios citados allí). Las lluvias intensas del verano desencadenan grandes crecientes, lo que genera picos de caudal dos órdenes de magnitud superiores a los promedios anuales (Weber et al. 2005). Durante la estación seca, los ríos y arroyos están alimentados sobre todo por agua almacenada en el suelo, ya que el lecho rocoso de granito limita la percolación profunda del agua (Beltramone et al. 2002). El rendimiento hídrico basal medio anual (descontando los picos de crecientes) fue

estimado en 43-274 mm/año para pequeñas cuencas ubicadas a 1000-1800 m (Jobbágy et al. 2013). A los 2000-2200 m de altitud, el rendimiento hídrico de la estación seca varía entre 0.1-1 mm/mes para cuencas ubicadas en paisajes suaves y con alta cobertura vegetal, y entre 6-9 mm/mes para cuencas ubicadas en paisajes moderadamente rocosos y escarpados (Cingolani et al. 2015, 2020). A diferencia del fuerte efecto del tipo de paisaje sobre el rendimiento hídrico, la variación espacial de las lluvias no mostró un efecto perceptible sobre este parámetro (Cingolani et al. 2015; Seco 2021). Sin embargo, se observó que la variación interanual del rendimiento hídrico a finales de la estación seca está afectada por las lluvias del año hidrológico inmediatamente anterior, indicando que, ante una misma condición del paisaje, la cantidad de agua que ingresa al sistema en la época de lluvias es relevante para el rendimiento de la estación seca siguiente (Cingolani et al. 2015, 2020).

Diseño experimental

Trabajamos en 33 pequeñas cuencas de 9 a 61 ha, ubicadas en la zona alta de las Sierras

Grandes de Córdoba, dentro de un sector de ~20000 ha (punto central en 31°34'38" S - 64°49'25" O) (Figura 1a). La vegetación de las cuencas consistió principalmente en pajonales, algunos parches de césped y muy pocos parches de bosques y matorrales, así como afloramientos rocosos, y zonas de roca expuesta por la erosión del suelo. Las 33 cuencas abarcaron un amplio rango de paisajes, desde aquellos muy suaves y vegetados, hasta algunos muy ásperos no evaluados en estudios anteriores.

Condiciones climáticas y mediciones de rendimiento hídrico

En base a la información de nueve estaciones meteorológicas cercanas o dentro del área de estudio (Tabla 1, Figura 1a), describimos las precipitaciones históricas y las del año hidrológico previo a las mediciones de rendimiento hídrico (setiembre 2016 - agosto 2017). A partir de una única estación (Lomitas) cercana al punto central del área de estudio describimos las temperaturas históricas (entre 2010 y 2021) y del año hidrológico de estudio.

Para medir el caudal en los puntos de cierre de cada cuenca, seleccionamos sitios donde el lecho del arroyo fuera de roca maciza. En 25 cuencas canalizamos el flujo de agua a través de tubos de PVC de 10 cm de diámetro fijados con cemento al lecho (Figura 1c). En estas cuencas estimamos el caudal cada siete días, el mismo día en todas ellas, desde el 25/7/2017 hasta el 5/9/2017. En las restantes ocho cuencas construimos un pequeño dique en forma de V y medimos el caudal entre el 13/7/2017 y el 8/9/2017, cada 14 días. Exceptuando la primera, estas mediciones se hicieron en fechas muy cercanas a alguna de las fechas de medición de las restantes 25 cuencas. Dentro del período completo de mediciones la precipitación fue de solo 2 mm, repartidos en 4 eventos de pequeñas lloviznas. No incorporamos mediciones posteriores de caudal debido al comienzo de la estación de lluvias el 10 de setiembre, con un evento de 23 mm.

En cada fecha medimos el caudal (dm^3/s) 10 veces por cuenca y luego promediamos estas mediciones para obtener un único valor. Para hacer las mediciones, colectamos agua en una bolsa estanca de 35 dm^3 , por tres segundos o más, dependiendo del flujo de agua, y cuantificamos su volumen con una probeta graduada. En el caso de las ocho cuencas

medidas cada 14 días, estimamos los valores de caudal esperados para las siete fechas en las que se midieron las otras 25 cuencas a partir de interpolaciones lineales entre las fechas anterior y posterior más cercanas. De este modo, para cada una de las 33 cuencas obtuvimos valores de caudal para 7 fechas, entre el 25/7 y el 5/9 de 2017. Para expresar los valores de caudal en términos de rendimiento hídrico por unidad de tiempo (mm/mes , considerando un mes de 30 días), transformamos las unidades y dividimos el caudal por el área de cada cuenca. Para cartografiar y calcular el área de las cuencas, primero generamos los contornos automáticamente a partir de un modelo digital de elevación con resolución de 25 m (ASTER GDEM 2009), y luego corregimos los errores sobre la base de un recorrido de campo de cada cuenca y la interpretación visual de imágenes de Google Earth®.

Variables de paisaje

Para cada cuenca estimamos 11 variables topográficas y 12 variables de vegetación (Tablas 2 y 3, respectivamente). Obtuvimos las variables topográficas a partir del modelo de elevación según Cingolani et al. (2015), y las variables de vegetación, combinando dos mapas de cobertura (Landi 2021; Cingolani et al. 2022) e imágenes satelitales. Las variables topográficas incluyeron la altitud (m s. n. m.), pendiente general (%), pendiente media (%), proporción de llanuras (%), lomas (%), valles (%) y, dentro de estos últimos, la proporción de valles profundos (%). Además, incluyeron un índice de rugosidad (adimensional) y estimadores de la insolación topográfica en el solsticio de verano ($^{\circ}$), de invierno ($^{\circ}$) y los equinoccios ($^{\circ}$). Las variables de vegetación incluyeron la proporción (%) de ocho tipos de cobertura y el índice verde normalizado (IVN) para las cuatro estaciones del año hidrológico previo a las mediciones, obtenido de imágenes Landsat (USGS 2022), que se consideró como una aproximación de la evapotranspiración (Nosetto et al. 2005; Contreras et al. 2011). Para más detalles sobre la estimación de las variables de paisaje, ver Tablas 2 y 3, y Material Suplementario 1.

Análisis de datos

Variación del paisaje entre cuencas. Para describir de modo integral la variación del paisaje en las cuencas y así facilitar la interpretación del resto de los resultados del trabajo, hicimos un análisis de componentes

Tabla 2. Variables topográficas^a utilizadas para caracterizar a las 33 cuencas. En la primera columna, para cada variable se indica el nombre completo, las unidades (cuando corresponde) y la abreviatura usada para los gráficos (entre paréntesis). En las siguientes columnas, la descripción de cada variable y su rango de variación.

Table 2. Topographic variables^a used for the characterization of the 33 catchments. In the first column, for each variable, the complete name is indicated, with the units (when applicable) and the abbreviation used for the plots (between brackets). In the following columns, the description of each variable and its variation range.

Variabla ^a	Descripción	Rango
Altitud (m s. n. m.) (Altitud)	Promedio de la altitud de todos los píxeles de la cuenca	1825-2284
Pendiente general (%) (Pendiente-G)	Diferencia entre la altitud máxima de la cuenca y la altitud mínima de la cuenca en relación a la raíz de la superficie total de la cuenca	5-26
Pendiente media (%) (Pendiente-M)	Promedio de la pendiente de todos los píxeles de la cuenca	6-26
Llanuras (%) (Llanuras)	Áreas con pendiente $\leq 4\%$ en relación con el área total de la cuenca	1-36
Lomas (%) (Lomas)	Áreas elevadas con respecto al paisaje circundante (≥ 3 m) en relación con el área total de la cuenca	28-51
Valles (%) (Valles)	Áreas deprimidas con respecto al paisaje circundante (≤ 3 m) en relación al área total de la cuenca	24-48
Valles profundos (%) (Valles-P)	Áreas muy deprimidas con respecto al paisaje circundante (≤ 9 m) en relación con el área total de valles dentro de la cuenca	3-67
Rugosidad (Rugosidad)	Desvío Estándar de un parámetro que combina la pendiente con la orientación en el entorno del píxel focal (pendiente x coseno de la orientación). Promedio de todos los píxeles de la cuenca	4-17
Insolación solsticio de verano (°) (Insolación-V)	Ángulo de incidencia solar cuando el sol está en el zenit en el solsticio del verano. Promedio de todos los píxeles de la cuenca	76-82
Insolación equinoccios (°) (Insolación-E)	Ángulo de incidencia solar cuando el sol está en el zenit en los equinoccios. Promedio de todos los píxeles de la cuenca	55-62
Insolación solsticio de invierno (°) (Insolación-I)	Ángulo de incidencia solar cuando el sol está en el zenit en el solsticio de invierno (°). Promedio de todos los píxeles de la cuenca	31-39

^a Más detalles sobre la estimación de estas variables en el Material Suplementario 1

^a More details about the estimation of these variables in the Supplementary Material 1

principales (PCA, por sus siglas en inglés). Utilizamos una matriz de 33 cuencas x 23 variables de paisaje (Tablas 2 y 3).

Rendimiento hídrico e índice de recesión.

Debido a que el rendimiento hídrico de las 33 cuencas estuvo muy correlacionado entre fechas (para todos los casos $R > 0.96$, $P < 0.0001$, $N = 33$), calculamos el promedio entre las siete fechas y lo consideramos un indicador adecuado del rendimiento en la estación seca.

Por otro lado, para reflejar la tasa a la que decayó el rendimiento durante el período de medición, independientemente del rendimiento medio, calculamos un índice de recesión (IR) como la diferencia normalizada entre las fechas iniciales y las finales (Ecuación 1).

$$IR = (RH_i - RH_f) / (RH_i + RH_f)$$

Ecuación 1

donde RH_i es el promedio del rendimiento hídrico entre las dos primeras fechas (25/7 y 1/8) y RH_f es el promedio del rendimiento

hídrico de las tres últimas fechas (22/8, 29/8 y 5/9). Decidimos usar esta métrica después de observar detenidamente los gráficos de recesión de todas las cuencas. La métrica logra suavizar el ruido de las pequeñas anomalías que presentan los valores de fechas puntuales. Los valores altos de este índice reflejan una recesión más abrupta, mientras que los valores bajos reflejan una recesión más suave (ver ejemplos en el Material Suplementario 2-Figura S2.1).

Rendimiento hídrico, índice de recesión y paisaje. Utilizamos modelos lineales generalizados univariados para analizar las relaciones entre las dos variables de respuesta (rendimiento hídrico e índice de recesión) y cada una de las variables de paisaje (incluyendo los dos ejes del PCA como variables sintéticas). Trabajamos con modelos univariados debido a que la mayoría de las variables de paisaje estaban fuertemente asociadas entre sí. Para el rendimiento hídrico asumimos una distribución gamma y utilizamos una función de enlace logarítmica, y para el índice de recesión asumimos una

Tabla 3. Variables de vegetación^a utilizadas para caracterizar a las 33 cuencas. En la primera columna, para cada variable se indica el nombre completo, las unidades (cuando corresponde) y la abreviatura usada para los gráficos (entre paréntesis). En las siguientes columnas, la descripción de cada variable y su rango de variación.

Table 3. Vegetation variables^a used for the characterization of the 33 catchments. In the first column, for each variable the complete name is indicated, with the units (when applicable) and the abbreviation used for the plots (between brackets). In the following columns, the description of each variable and its variation range.

Variable ^a	Descripción	Rango
Pajonal grueso (%) (Pajonal-G)	Pajonales gruesos y pajonales mixtos de paja gruesa con paja fina, con >5% de roca. La paja gruesa es principalmente <i>Poa stuckertii</i> , pasto de gran tamaño (hasta 1 m de altura) y hojas anchas. La paja fina incluye varias especies algo más pequeñas y con hojas más angostas	0-86
Pajonal fino (%) (Pajonal-F)	Pajonales finos con >20% de roca	0-39
Pajonal fino con roca (%) (Pajonal-FR)	Pajonales finos con o sin césped, en ambos casos con un 20-40% de roca, que incluye afloramientos y roca expuesta por erosión	1-16
Césped (%) (Césped)	Césped con cobertura variable de pajas (0-50%) y generalmente >20% de roca	0-29
Mosaico de pajonal y roca (%) (Mosaico-PR)	Pajonales finos con 40-60% de roca, principalmente afloramientos	0-38
Pajonal con roca y leñosas (%) (Pajonal-L)	Pajonales finos y gruesos con leñosas (1-30%) y 30-60% de rocas en laderas muy escarpadas	0-32
Roquedal (%) (Roquedal)	Áreas con 60-100% de roca, que incluyen afloramientos y roca expuesta por erosión, combinadas con céspedes, pajonales y pocas leñosas	0-78
Rociedad total (%) (Rociedad-T)	Proporción de roca de la cuenca, calculada a partir los promedios de roca para cada clase de vegetación, y la proporción de cada clase en las cuencas	4-68
IVN primavera 2016 (IVN-P)	Índice verde normalizado de la primavera 2016 (moda entre 21/09/2016 y 20/12/2016), a partir de imágenes Landsat 8 de resolución 30x30 m	0.14-0.25
IVN verano 2016-2017 (IVN-V)	Índice verde normalizado del verano 2016-2017 (moda entre 21/12/2016 y 20/03/2017), a partir de imágenes Landsat 8 de resolución 30x30 m	0.17-0.28
IVN otoño 2017 (IVN-O)	Índice verde normalizado del otoño 2017 (moda entre 21/03/2017 y 20/06/2017), a partir de imágenes Landsat 8 de resolución 30x30 m	0.12-0.20
IVN invierno 2017 (IVN-I)	Índice verde normalizado del invierno 2017 (moda entre 21/06/2017 y 20/09/2017), a partir de imágenes Landsat 8 de resolución 30x30 m	0.09-9.14

^a Más detalles sobre la estimación de estas variables en el Material Suplementario 1

^a More details about the estimation of these variables in the Supplementary Material 1

distribución beta y utilizamos una función de enlace logit (R Core Team 2017). Para todas las variables explicativas comparamos cuatro modelos posibles, tres modelos con un único término, y un modelo con dos términos. Los modelos con un solo término incluyeron, alternativamente, la variable en su escala original, la variable elevada al cuadrado, o la variable transformada a su ln luego de sumar 1, excepto en el caso de los ejes del PCA. En este caso, sumamos 6.535 y 4.7575 para los ejes 1 y 2, respectivamente, para que todos los valores resultantes fueran positivos y mayores a 1. El modelo con dos términos incluyó la variable en su escala original y la variable elevada al cuadrado para describir posibles relaciones unimodales. Para cada modelo calculamos la varianza explicada (r^2) a través de una regresión lineal entre los valores observados de las variables de respuesta y los valores predichos, en su escala original, y el

r^2 ajustado. Para cada variable, seleccionamos el modelo con el mayor r^2 ajustado y menor AIC. En los casos en que ambos criterios no coincidieron, reportamos los dos resultados.

RESULTADOS

Condiciones climáticas

En el año hidrológico previo a las mediciones, las precipitaciones acumuladas variaron espacialmente entre 605 y 903 mm. Estos registros estuvieron entre 24 y 5% por debajo de las medias históricas (Tabla 1). La temperatura máxima del mes más cálido (enero 2017) fue 21.3 °C y la mínima del mes más frío (julio 2017) fue 1.5 °C. Estos valores fueron 1.2 °C y 2.5 °C más altos que las medias históricas para esos mismos parámetros; es decir, el año hidrológico precedente a las mediciones fue más cálido y seco que un año promedio.

Variación del paisaje entre cuencas

Los dos primeros ejes del PCA de las 33 cuencas en función de las variables de paisaje absorbieron el 49% y 14% de la varianza, respectivamente (Figura 2). El Eje 1 describe un gradiente de aspereza del paisaje. En el extremo negativo se ubicaron las cuencas en paisajes suaves, con alta proporción de llanuras y baja rocosidad, cubiertas principalmente por pajonales gruesos y finos, y con altos valores de índice verde. En el extremo positivo del Eje 1 se ubicaron las cuencas en paisajes de aspereza máxima: es decir, muy rocosos, escarpados y rugosos, con valles profundos y baja proporción de llanuras (Figura 2c). El Eje 2 se asoció principalmente a la altitud (Figura 2a,b).

Rendimiento hídrico e índice de recesión

El rendimiento hídrico promedio de la estación seca varió entre 0.01 y 10.40 mm/mes. En dos cuencas, el flujo se detuvo y el rendimiento llegó a cero durante el período de medición. El índice de recesión varió entre 0.071, para una cuenca cuyo rendimiento fue muy estable, y 1, para una cuenca cuyo flujo decayó abruptamente, y fue registrado como

cero en las últimas tres fechas (Figura 3 y Material Suplementario 2-Figuras S2.1a,i). Ambas variables de respuesta estuvieron correlacionadas negativamente ($R=-0.65$, $P<0.0005$), aunque la relación negativa no fue lineal (Figura 3). Las cuencas que decayeron más abruptamente, con índices de recesión mayores a 0.35, tuvieron un rendimiento hídrico bajo, menor a 1.2 mm/mes. Por lo contrario, cuencas con índices de recesión menores a 0.35 tuvieron rendimientos hídricos muy variables, desde muy bajos (0.56 mm/mes) hasta muy altos (10.4 mm/mes). Para ambos grupos de cuencas por separado (aquellas con índice de recesión menor o mayor a 0.35) la correlación entre índice de recesión y rendimiento hídrico también fue negativa, pero más débil ($R=-0.43$, $P=0.07$, $N=18$, y $R=-0.54$, $P=0.04$, $N=15$, respectivamente).

Rendimiento hídrico y paisaje

El Eje 1 del PCA, que refleja la aspereza del paisaje, explicó un 57% de la variabilidad en el rendimiento hídrico, y la relación entre ambas variables fue significativa y unimodal (Figura 4a, Tabla 4). Las cuencas en paisajes con aspereza moderada-alta tuvieron los

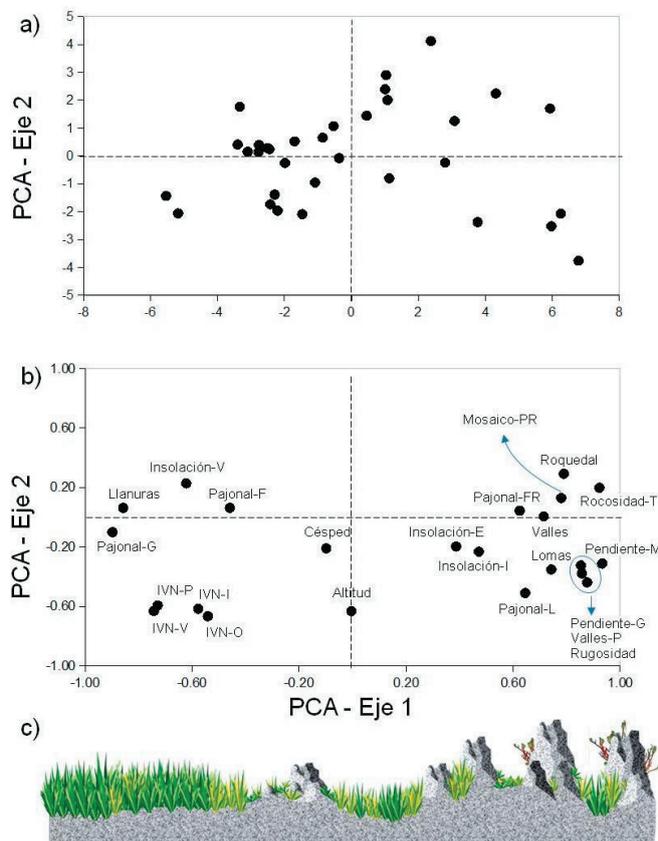


Figura 2. Análisis de componentes principales. a) Cuencas ubicadas en el espacio formado por los dos primeros ejes, que explicaron 49% y 14% de la varianza, respectivamente. b) Correlación de Pearson (R) de las variables con los ejes. Ver nombres de las variables en Tablas 2 y 3. c) Perfil esquemático mostrando las variaciones en topografía y vegetación a lo largo del gradiente de aspereza del paisaje representado por el Eje 1.

Figure 2. Principal component analysis. a) Catchments positioned in the space defined by the first two axes, which explained 49% and 14% of the variance, respectively. b) Pearson's correlation (R) of the variables with the axes. See variable names in Tables 2 and 3. c) Schematic profile of the topography and vegetation variations in the roughness gradient represented by Axis 1.

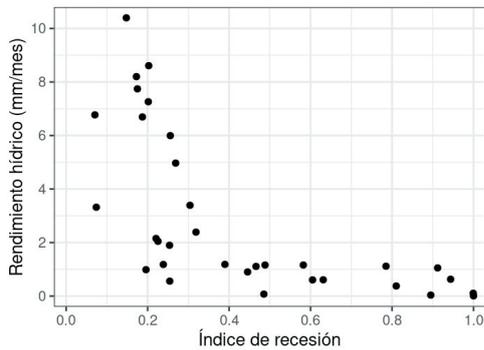


Figura 3. Relación entre rendimiento hídrico promedio en la estación seca y el índice de recesión durante el mismo período (valores altos de este índice representan una recesión abrupta y valores bajos una recesión lenta). Los puntos representan cada una de las 33 cuencas estudiadas.

Figure 3. Relationship between dry season average water yield and the recession index during the same period (high values of this index represent a steep recession and low values a slow recession). Dots represent each of the 33 study catchments.

rendimientos máximos (por lo general, >5 mm/mes), mientras que las cuencas en los paisajes muy ásperos (valores máximos en el Eje 1) tuvieron rendimientos más bajos (en general menores a 4 mm/mes), con la excepción de una única cuenca que tuvo un rendimiento muy alto (>10 mm/mes) y se desvía del patrón general. Las cuencas en los paisajes más suaves (valores mínimos en el Eje 1) tuvieron rendimientos muy bajos, en general menores a 2 mm/mes (Figura 4a). El Eje 2 no se relacionó significativamente con el rendimiento hídrico, y el mejor modelo encontrado explicó una varianza muy baja (7%) (Material Suplementario 3-Tabla S3.1).

En el caso de las variables individuales, los resultados apoyan los patrones obtenidos con el Eje 1 del PCA. La variable que mejor explicó el rendimiento hídrico (65%) fue el mosaico de pajonal fino y roca, con una relación positiva significativa (Figura 5a, Tabla 4). Las cuencas con baja proporción de superficie cubierta por este mosaico tuvieron, en general, rendimientos bajos. Los rendimientos aumentan a medida que el mosaico de pajonal y roca ocupa mayor superficie. En segundo y tercer lugar, la proporción de roca total y la pendiente media de la cuenca explicaron 42% y 40% de la variabilidad en el rendimiento hídrico, respectivamente. En ambos casos, el patrón fue unimodal, significativo y similar al obtenido con el Eje 1 del PCA (Figura 5b,c, Tabla 4). En cuarto lugar, la proporción de llanuras explicó un 36% de la variabilidad y exhibió una relación negativa significativa con

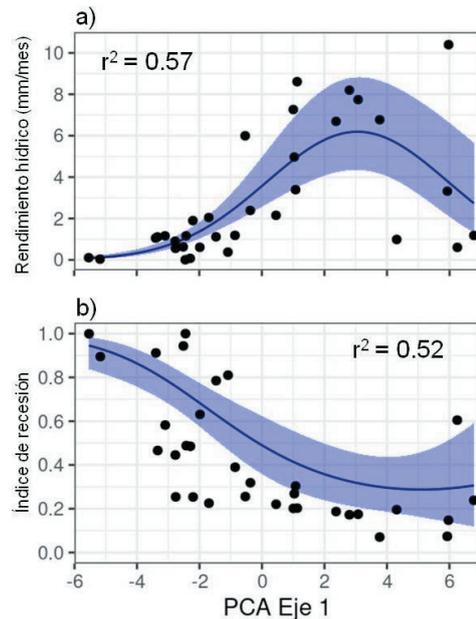


Figura 4. Rendimiento hídrico promedio en la estación seca (a) e índice de recesión (b) en función del gradiente de aspereza del paisaje (PCA Eje 1). Los puntos indican los valores observados para cada cuenca; la línea, el valor predicho por cada modelo, y la franja azul, el intervalo de confianza del 95%. Los valores del eje del PCA se reconvirtieron a su escala original para los gráficos.

Figure 4. Average water yield of the dry season (a) and recession index (b) as functions of the landscape roughness gradient (PCA Axis 1). Dots indicate the observed values for each catchment; the line, the predicted values by each model, and the blue shading, the 95% confidence interval. The values in the PCA axis were reverted to their original scale for the plots.

el rendimiento hídrico (Tabla 4). Las cuencas con menos del 15% de su paisaje cubierto por llanuras tuvieron rendimientos tanto altos como bajos, pero aquellas con mayores superficies de llanuras tuvieron siempre rendimientos bajos (Figura 5d). El resto de las variables mostraron relaciones similares o más débiles con el rendimiento hídrico, pero en todos los casos, estas fueron consistentes con los resultados ya descritos (Material Suplementario 3-Tabla S3.1). Por ejemplo, la respuesta al pajonal grueso, que cubre mayores superficies en ambientes llanos, es decreciente, con un patrón similar al observado para las llanuras, y lo mismo sucede con el índice verde de todas las estaciones.

Índice de recesión y paisaje

El Eje 1 del PCA explicó un 52% de la variabilidad en el índice de recesión (Figura 4b, Tabla 4). La relación fue negativa y significativa, indicando que en los paisajes más suaves los caudales decayeron

Tabla 4. Modelos lineales generalizados univariados que explican el rendimiento hídrico (distribución gamma y función de enlace logarítmica) y el índice de recesión (distribución beta y función de enlace logit) en función del Eje 1 del PCA (representativo de un gradiente de aspereza del paisaje) y de algunas de las variables individuales con mejor ajuste (ver Figuras 5- 7). Para cada variable indicamos el modelo seleccionado para obtener el predictor lineal y la significancia de sus coeficientes^b, en el orden en el que figuran en el modelo. No se incluye la significancia del intercepto. Se indica también la varianza explicada (r^2), el r^2 ajustado (r^2_{aj}) y el índice de información de Akaike (AIC). En los casos en que el modelo con mayor r^2_{aj} no coincidió con el modelo de menor AIC, se incluye este último también como modelo alternativo. Los resultados resumidos para las restantes variables se encuentran en el Material Suplementario 3.

Table 4. Univariate generalized linear models to explain the water yield (gamma distribution and logarithmic link function) and the recession index (beta distribution and logit link function) as a function of PCA Axis 1 (representative of a landscape roughness gradient) and some of the individual variables with best fit (see Figures 5- 7). For each variable, the selected model for the linear predictor is indicated, with the significance of the coefficients^b, in the order in which they are shown in the model. The significance of the intercept is not included. The explained variance (r^2), the adjusted r^2 (r^2_{aj}) and the Akaike information index (AIC) are also indicated. When the model with highest r^2_{aj} was different from the model with lowest AIC, this last one is also included as an alternative model. Summarized results for the remaining variables can be found in Supplementary Material 3.

Variable (X)	Modelo (predictor lineal) ^a	P ^b	r^2 (r^2_{aj})	AIC
Rendimiento hídrico				
PCA Eje 1 + 6.535	-3.604+1.132X-0.059X ²	*/*	0.57 (0.54)	113.0
Mosaico de pajonal y roca (modelo alternativo)	-0.429+0.118X-0.001X ² -0.237+0.077X	*/ns *	0.65 (0.63) 0.63 (0.62)	121.6 120.1
Rocosisdad total	-1.477+0.132X-0.001X ²	*/*	0.42 (0.38)	124.9
Pendiente media	-5.383+0.833X-0.023X ²	*/*	0.40 (0.36)	122.5
Llanuras (modelo alternativo)	1.513-0.003X ² 2.101-0.096X	* *	0.36 (0.34) 0.31 (0.29)	122.5 121.3
Índice de recesión				
PCA Eje 1 + 6.535	3.590-0.772X +0.033X ²	*/°	0.52 (0.49)	-32.2
Rocosisdad total (modelo alternativo)	5.533-1.614Ln(X+1) 3.196-0.151X+0.001X ²	* */*	0.52 (0.51) 0.51 (0.47)	-37.5 -38.1
Pajonal grueso (modelo alternativo)	-0.072+0.0006X ² -1.137+0.042X	* *	0.47 (0.45) 0.44 (0.42)	-38.7 -39.5
Mosaico de pajonal y roca	3.274-1.322Ln(X+1)	*	0.47 (0.46)	-40.3
Pendiente media	5.138-0.613X+0.015X ²	*/*	0.37 (0.32)	-28.1

^a Los valores predichos para el rendimiento hídrico (RH) y el índice de recesión (IR) a partir del respectivo predictor lineal (PL) se calculan con las siguientes funciones: $RH=e^{PL}$; $IR=1/(1+e^{-PL})$

^b Significancia estadística: *P≤0.05; °P≤0.1; ns P>0.05

^a Predicted values for the water yield (RH) and the recession index (IR) from their respective linear predictor (PL) are calculated with the following functions: $RH=e^{PL}$; $IR=1/(1+e^{-PL})$

^b Statistical significance: *P≤0.05; °P≤0.1; ns P>0.05

abruptamente (i.e., índices de recesión altos), mientras que en los paisajes más ásperos, los caudales decayeron lentamente (i.e., índices de recesión bajos). Al analizar las variables individuales, los resultados fueron consistentes con este patrón (Figura 6, Tabla 4). La rocosidad total, el mosaico de pajonal y roca, y la pendiente media mostraron una relación negativa, explicando entre 52% y 37% de la variabilidad en el índice de recesión, e indicando que los paisajes más escarpados y rocosos, pero con cierta proporción de su área cubierta por un mosaico de pajonal y roca, fueron los que tuvieron la recesión más lenta (Figura 6a,c,d, respectivamente). Por otro lado, el pajonal grueso exhibió una relación positiva, explicando entre el 44 y el 47% de la variabilidad en el índice de recesión. La recesión más abrupta se encontró en las

cuencas con alta cobertura de estos pajonales (70-90%) (Figura 6b). El resto de las variables tuvieron relaciones similares o más débiles, pero consistentes con los resultados ya descriptos (Material Suplementario 3-Tabla S3.2).

DISCUSIÓN

Los resultados de nuestro estudio en las montañas del centro de la Argentina se ajustaron a las predicciones planteadas. El rendimiento hídrico de la estación seca fue máximo en las cuencas con aspereza intermedia-alta, en particular cuando una parte importante de su paisaje está dominada por un mosaico de pajonal fino y roca. Por lo contrario, cuencas muy suaves y vegetadas, o las cuencas muy ásperas y rocosas tuvieron

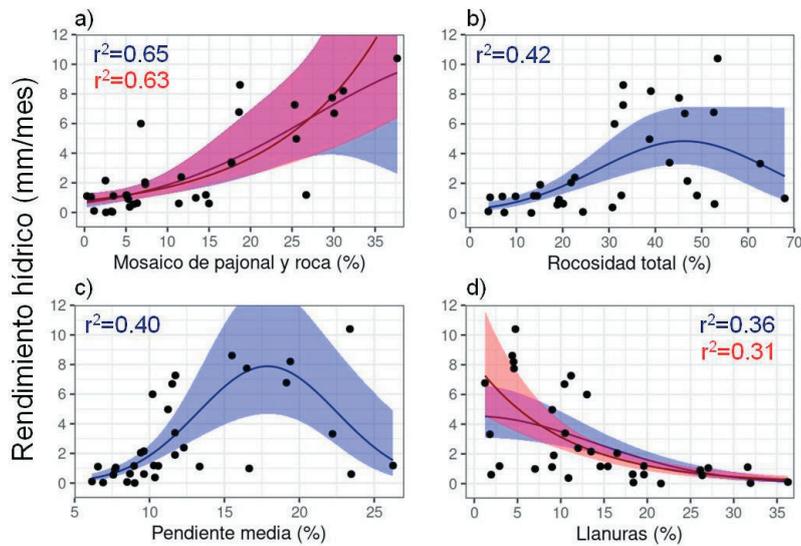


Figura 5. Relación entre rendimiento hídrico promedio de la estación seca y algunas de las variables de paisaje que mejor ajustaron, ilustrativas de los distintos tipos de respuesta encontradas: creciente (a), unimodal (b y c) y decreciente (d). Los puntos indican los valores observados para cada cuenca. Las líneas azules indican los valores predichos con el modelo que presentó el mayor r^2 , y las líneas rojas, los valores predichos con el modelo que presentó el menor AIC, en caso de que ambos no coincidirán. Las franjas azules y las rojas representan los intervalos de confianza del 95% para ambos modelos, respectivamente. En cada caso se indica la varianza explicada (r^2). Algunos intervalos de confianza están truncados para permitir la mejor visualización de los puntos y mantener la misma escala en todos los gráficos.

Figure 5. Relationship between dry-season average water yield and some of the landscape variables with best fit, illustrative of the different types of responses: increasing (a), unimodal (b and c) and decreasing (d). Points indicate the observed values for each catchment. Blue lines indicate predicted values using the model with highest r^2_{adj} , and the red lines, the predicted values using the model with the lowest AIC, when they did not coincide. Blue and red shadings show the 95% confidence intervals for both models, respectively. In each case, explained variance (r^2) is indicated. Some confidence intervals are truncated to allow a better visualization of the points and to maintain the same scale in all plots.

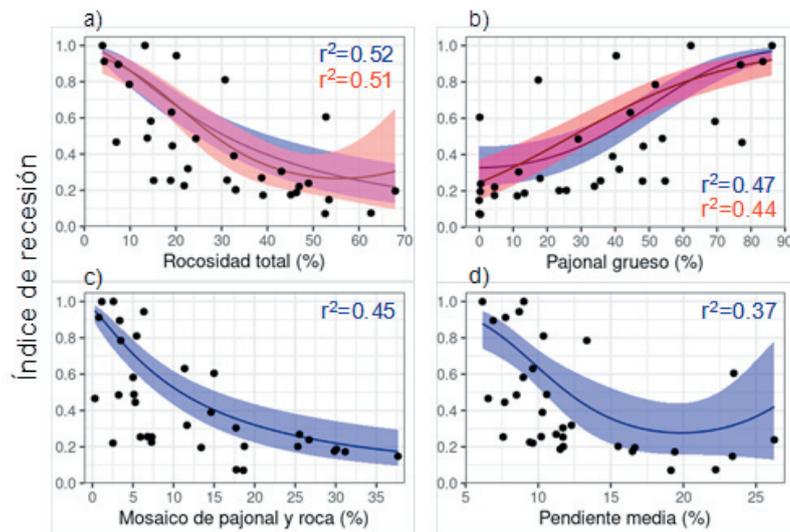


Figura 6. Relación entre el índice de recesión y algunas de las variables de paisaje que mejor ajustaron, ilustrativas de los distintos tipos de respuestas encontradas: decreciente (a, c y d) y creciente (b). Los puntos indican los valores observados para cada cuenca. Las líneas azules indican los valores predichos con el modelo que presentó el mayor r^2_{aj} , y las líneas rojas, los valores predichos con el modelo que presentó el menor AIC, en caso de que ambos no coincidieran. Las franjas azules y las rojas representan los intervalos de confianza del 95% para ambos modelos, respectivamente. En cada caso se indica la varianza explicada (r^2).

Figure 6. Relationship between the recession index and some of the landscape variables with best fit, illustrative of the different types of responses: decreasing (a, c and d) and increasing (b). Points indicate the observed values for each catchment. Blue lines indicate predicted values using the model with the highest r^2_{adj} , and red lines, predicted values using the model with the lowest AIC, when they did not coincide. Blue and red shadings show the 95% confidence intervals for both models, respectively. In each case, explained variance (r^2) is indicated.

rendimientos hídricos más bajos. Asimismo, observamos que las cuencas con mayor cobertura vegetal, en particular de pajonales gruesos, tuvieron recesiones abruptas, mientras que las cuencas más rocosas tuvieron recesiones lentas, manteniendo un caudal más estable durante la estación seca. Los resultados fueron consistentes con estudios previos en la región, donde, a lo largo de diferentes años, el rendimiento hídrico en la estación seca fue bajo en paisajes suaves y mayoritariamente cubiertos con vegetación, incrementándose en paisajes moderadamente ásperos (Cingolani et al. 2015, 2020; Seco 2021). No obstante, al ampliar el gradiente de paisajes analizados, en el presente estudio observamos que este patrón creciente no se mantiene si la aspereza sigue aumentando. En las cuencas más ásperas evaluadas aquí, donde la roca cubre más del 50% y la pendiente promedio supera el 20%, observamos una reducción en el rendimiento con respecto a paisajes algo más suaves, con la excepción de una única cuenca. Dicha cuenca (cuenca 29, Material Suplementario 4), ubicada en un paisaje muy áspero (cerca del extremo positivo en el Eje 1 del PCA), pero con alta proporción de mosaico de pajonal y roca (>35%), mostró el rendimiento máximo (>10 mm/mes).

A partir de los resultados obtenidos podemos describir tres grandes tipos de cuencas según su dinámica hídrica en la estación seca, aunque es importante enfatizar que la variación entre ellos es gradual, representando un continuo (Material Suplementario 4-Tabla S4.1 y Material Suplementario 4-Figuras S4.1 y S4.2). Las cuencas de primer tipo (Tipo 1) se caracterizan por ser muy suaves y con alta cobertura de vegetación, dominadas principalmente por pajonales gruesos de *Poa stuckertii* intercalados con pajonales finos y algunos parches de césped. Estas cuencas tuvieron un rendimiento hídrico muy bajo (en general menor a 2 mm/mes) y recesión abrupta (índices generalmente mayores a 0.35). Las cuencas del segundo tipo (Tipo 2) tienen aspereza moderada-alta, con una proporción relativamente extensa de mosaico de pajonal fino y roca. Estas cuencas tuvieron rendimientos altos (4-8 mm/mes) y recesiones lentas (índices menores a 0.35). Las cuencas del tercer tipo (Tipo 3) son las más ásperas, escarpadas y rocosas, y mostraron rendimientos intermedios a bajos (generalmente 1-4 mm/mes), y recesiones lentas (índice >0.35).

La recesión abrupta del caudal y el bajo rendimiento hídrico observado en las cuencas del primer tipo apoyan la hipótesis de que en ellas hay grandes pérdidas de agua por evapotranspiración (Wittenberg 2003). En un estudio que abarcó un área más amplia y un rango altitudinal mayor, Seco (2021) también encontró un menor rendimiento hídrico en las cuencas suaves, en comparación con cuencas moderadamente ásperas, no solo en la estación seca, sino también en la estación húmeda. En estos ambientes relativamente llanos y con abundante biomasa vegetal, el agua tiene mayores oportunidades de infiltración en el suelo, pero, posiblemente, una proporción importante de la misma es consumida y transpirada antes de llegar a los arroyos o a los valles que actúan como reservorio (Poca et al. 2018a,b). Por otro lado, muchos fondos de valle tienen suelos someros que se saturan rápidamente, lo que facilita las pérdidas por flujo laminar superficial luego de las lluvias, y promueve la evaporación directa (Cingolani et al. 2015). A su vez, en la estación seca, tanto la transpiración como la evaporación directa de los suelos inundados posiblemente aumentan las pérdidas del agua ya almacenada en los valles. Los pajonales de *Poa stuckertii* que predominan aquí, tanto en los valles como en las lomas, acumulan abundante biomasa y tienen alta productividad (Pucheta et al. 2004; Cingolani et al. 2003, 2004, 2014). Esto, junto con sus elevados índices de verdor, sugiere un consumo de agua mayor al de los pajonales finos que dominan otro tipo de paisajes (Cingolani et al. 2008, 2015). En concordancia, el potencial hídrico de las hojas de *Poa stuckertii* es mayor (menos negativo) que el de otras especies de pastos dominantes, lo cual, sumado a su mayor área foliar, también sugiere altas tasas de transpiración (Hacke et al. 2006; Cingolani et al. 2014; Poca 2016; Whitworth-Hulse et al. 2016). Resultados similares a los nuestros se encontraron en el noroeste de los Estados Unidos, donde las cuencas en ambientes más llanos y con mayor evapotranspiración mostraron curvas de recesión más abruptas (Sánchez-Murillo et al. 2015). Por otro lado, y en aparente contradicción con nuestros resultados, en un estudio hecho a lo largo de gran parte de Estados Unidos, se encontraron recesiones más lentas en cuencas con mayor cobertura de bosques (Krakauer and Temimi 2011). Los autores asignaron este resultado a una mejor infiltración y menor escorrentía en áreas boscosas. Sin embargo,

en dicho estudio solo se utilizaron datos de períodos con baja evapotranspiración. Es posible que en momentos de alta demanda evapotranspirativa, esas mismas cuencas tengan recesiones más abruptas.

En las cuencas del segundo tipo, el agua de lluvia que cae sobre la roca genera un excedente que, si la pendiente lo permite, escurre hacia los valles donde posiblemente queda almacenada. Se ha hipotetizado que los valles de estos paisajes, al ser más profundos, también tienen suelos más profundos, lo que permite que el agua permanezca fuera del alcance de las raíces (Cingolani et al. 2015). Esta hipótesis es consistente con las curvas de recesión observadas, que sugieren bajas pérdidas por evapotranspiración (Wittenberg 2003). Sin embargo, la profundidad del suelo de los valles es muy variable en todos los paisajes (Cabido et al. 1987), resaltando la necesidad de hacer mediciones sistemáticas para corroborar este aspecto. Por otro lado, Poca et al. (2018a) encontraron que en las laderas y las lomas de los ambientes escarpados, los parches de vegetación en un paisaje rocoso juegan un rol importante en el almacenamiento de agua, ya que tienen una respuesta freática rápida, pero transitoria a los pulsos de lluvia. Los autores discuten que, dada la magnitud de la tasa de descarga (150 mm/día en promedio), los parches de vegetación, en particular de pajonal fino, son efectivos para capturar y entregar el agua hacia los valles con cierto retraso, pero lo suficientemente rápido como para evitar pérdidas por evapotranspiración. Según estos autores, al retrasar la entrega de agua, las pérdidas por flujo de tormenta disminuyen, y esto redundaría en una mayor cantidad de agua almacenada en los valles para la estación seca (Poca et al. 2018a,b). La importancia de la infiltración y el almacenamiento de agua se ha destacado, entre otros, en ecosistemas de las planicies chinas, en cuencas previamente muy degradadas, donde se han rehabilitado los bosques. Al aumentar los bosques y mejorar los suelos, el rendimiento hídrico de la estación seca aumentó debido a la mejor infiltración y mayor almacenamiento (Zhang et al. 2022).

Las cuencas del tercer tipo posiblemente tengan mayores pérdidas por escorrentía después de las lluvias, en comparación con las cuencas del segundo tipo. Una parte importante de la roca encontrada en ellas es el resultado de la erosión antropogénica reciente del suelo, que ha transformado el paisaje,

originalmente consistente en un mosaico de pastizales, bosques y afloramientos rocosos, en pedregales y pavimentos rocosos de erosión, combinados con los afloramientos preexistentes (Cingolani et al. 2004, 2008, 2013; Renison et al. 2010). Parte de la erosión ha afectado también a los valles (Cingolani et al. 2004), lo cual sugiere que además de experimentar mayor escorrentía, en estos paisajes hubo una reducción en la capacidad de almacenamiento. Si bien los procesos de erosión se observaron en todos los tipos de topografía, en los sitios con pendientes más abruptas, la erosión es más rápida (Cingolani et al. 2008, 2013). Por esta razón, la mayor parte de los paisajes más escarpados evaluados tienen también más proporción de roca y menos parches de vegetación. La única cuenca que en un paisaje muy escarpado tuvo un rendimiento hídrico alto parece haber experimentado menos pérdidas de suelo por erosión, manteniendo una gran proporción de mosaico de pajonal y roca (cuenca 29, Material Suplementario 4).

Es importante considerar que gran parte de las cuencas estudiadas se localizaron en el Parque Nacional y alrededores, donde los paisajes más llanos y suaves suelen estar dominados por pajonales gruesos. En otras áreas con mayor impacto por pastoreo y fuego, este mismo tipo de topografía está dominado por céspedes, con algunas zonas de pavimentos rocosos producto de la erosión, siendo los pajonales gruesos menos extensos (Cingolani et al. 2004, 2008). Asimismo, también hay que tener en cuenta que ninguna de las cuencas estudiadas tuvo más del 40% cubierto por un mosaico de pajonal y roca, y que las cuencas en el extremo más áspero del gradiente fueron comparativamente pocas. En síntesis, para consolidar los resultados obtenidos y discriminar con mayor precisión el efecto de la topografía en sí misma del efecto de los tipos de cobertura, se debería expandir el estudio hacia combinaciones de elementos del paisaje diferentes a las estudiadas acá, como, por ejemplo, paisajes llanos, pero dominados por césped. Por otro lado, si bien las cuencas estudiadas acá tuvieron muy baja cobertura de comunidades leñosas, en un estudio previo observamos que aquellas dominadas por un mosaico de bosques, pajonales finos y afloramientos rocosos tuvieron rendimientos altos en la estación seca, comparables a los más altos registrados en el presente estudio (4-12 mm/mes para agosto, Cingolani et al. 2015).

En síntesis, al incorporar el extremo más áspero del gradiente de paisajes, nuestros resultados permitieron, en combinación con los estudios previos (Cingolani et al. 2015, 2020; Poca 2018a,b; Seco 2021), señalar a los ambientes de aspereza intermedia dominados por un mosaico de pajonales finos, bosques y afloramientos rocosos como los mejores para sostener los servicios hídricos y el caudal ecológico. En estos paisajes, la recesión de los caudales es lenta y los rendimientos se maximizan, manteniendo descargas comparativamente altas incluso en la época más seca. Cingolani et al. (2004, 2008) estimaron que ~20% de la superficie de la parte alta de las sierras consiste en roca resultante de la pérdida de suelos asociada a la ganadería y al uso del fuego como herramienta de manejo (Cingolani et al. 2013). El presente trabajo destaca la importancia de conservar el mosaico de vegetación y roca, evitando mayores pérdidas de suelos y desaparición de los parches de vegetación nativa. Una estrategia para detener estas pérdidas en los paisajes de aspereza intermedia y alta, que

son los más susceptibles, es excluir el ganado doméstico y restaurar activamente los suelos y la vegetación controlando las cárcavas y plantando especies leñosas nativas (Renison 2020). Estas medidas deberían ir acompañadas de un control activo de las plantas leñosas invasoras, que suelen avanzar más rápidamente en ausencia de ganadería (Capó et al. 2016) y son una amenaza para el recurso hídrico porque consumen más agua (Jobbágy et al. 2013; Whitworth-Hulse et al. 2020).

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a CONICET (PIP 112-201201-00164) y a la Agencia I+D+i a través del FONCyT (PICT-2018-03143) por financiar este estudio. Agradecemos también al Parque Nacional Quebrada del Condorito y a las familias Raggio, Nores, Ruiz Moreno y Salinas por los permisos para hacer las mediciones, y a Julio Domínguez, Luciana Peirone Cappri, Marco Pizzarro y Ricardo Suárez por su ayuda en los trabajos de campo. A Roberto Fernández por la lectura crítica del manuscrito y valiosos aportes para mejorar su calidad.

REFERENCIAS

- Argibay, D. S., and D. Renison. 2018. Efecto del fuego y la ganadería en bosques de *Polylepsis australis* (Rosaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en las montañas del centro de la Argentina. *Bosque* 39:145-150. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000100145>.
- ASTER GDEM Validation Team. 2009. ASTER Global DEM Validation Summary Report. METI and NASA. URL: lpdaac.usgs.gov.
- Bart, R. R., and C. L. Tague. 2017. The impact of wildfire on baseflow recession rates in California. *Hydrological Processes* 31:16-1673. <https://doi.org/10.1002/hyp.11141>.
- Beltramone, C., O. Barbeito, and S. Ambrosino. 2002. La Carta Hidrogeomorfológica de la Cuenca del Río Primero. *En* XIX Congreso Nacional del Agua, Córdoba, Argentina.
- Berardo, R. 2014. The evolution of self-organizing communication networks in high-risk social-ecological systems. *International Journal of the Commons* 8:237-258. <https://doi.org/10.18352/ijc.463>.
- Cabido, M., R. Breimer, and G. Vega. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development* 7:25-42. <https://doi.org/10.2307/3673322>.
- Capó, E. A., R. Aguilar, and D. Renison. 2016. Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biological Invasions* 18:2943-2950. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1185-3>.
- Carignano, C., D. Kröhling, S. Degiovanni, and M. Cioccale. 2014. Geomorfología. Pp. 747-822 *en* Relatorio XIX Congreso Geológico Argentino: Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba. Asociación Geológica Argentina. Córdoba, Argentina.
- Cingolani, A. M., D. Renison, M. R. Zak, and M. R. Cabido. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sensing of Environment* 92:84-97. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.05.008>.
- Cingolani, A. M., D. Renison, P. A. Tecco, D. E. Gurvich, and M. Cabido. 2008. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: A GIS approach. *Journal of Biogeography* 35:538-551. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01807.x>.
- Cingolani, A. M., M. A. Giorgis, L. E. Hoyos, and M. Cabido. 2022. La vegetación de las montañas de Córdoba (Argentina) a comienzos del siglo XXI: un mapa base para el ordenamiento territorial. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 57:51-60. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34924>.
- Cingolani, A. M., M. Poca, J. I. Whitworth-Hulse, M. A. Giorgis, M. V. Vaieretti, L. Herrero, S. Navarro-Ramos, and D. Renison. 2020. Fire reduces dry season low flows in a subtropical highland of Central Argentina. *Journal of Hydrology* 590:125538. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.125538>.
- Cingolani, A. M., M. Poca, M. A. Giorgis, M. V. Vaieretti, D. E. Gurvich, J. I. Whitworth-Hulse, and D. Renison. 2015. Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *Journal of Hydrology* 525: 178-187. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.03.041>.

- Cingolani, A. M., M. Cabido, D. Renison, and V. Solís Neffa. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14:223-232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>.
- Cingolani, A. M., M. V. Vaieretti, M. A. Giorgis, M. Poca, P. A. Tecco, and D. E. Gurvich. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16:143-153. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.04.002>.
- Cingolani, A. M., M. V. Vaieretti, M. A. Giorgis, N. La Torre, J. I. Whitworth-Hulse, and D. Renison. 2013. Can livestock and fires convert the sub-tropical mountain rangelands of central Argentina into a rocky desert? *The Rangeland Journal* 35:285-297. <https://doi.org/10.1071/RJ12095>.
- Colladon, L. 2018. Anuario pluviométrico 1912-2017. Cuenca del Río San Antonio, Sistema del Río Suquía, Provincia de Córdoba. Córdoba, Argentina. Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA).
- Colladon, L., and I. Pazos. 2014. Anuario pluviométrico 1992-2012. Cuenca del Río San Antonio, Sistema del Río Suquía, Provincia de Córdoba. Córdoba, Argentina. Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA).
- Contreras, S., E. G. Jobbágy, P. E. Villagra, M. D. Nosoetto, and J. Puigdefábregas. 2011. Remote sensing estimates of supplementary water consumption by arid ecosystems of central Argentina. *Journal of Hydrology* 397:10-22. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.11.014>.
- Dasso, C. M., E. L. Piovano, A. I. Pasquini, F. E. Córdoba, K. L. Lecomte, L. Guerra, and V. A. Campodónico. 2014. Recursos hídricos superficiales. Pp. 1209-1231 en R. D. Martino y A. B. Guerreschi (eds.). *Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino: Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba*. Asociación Geológica Argentina.
- Giorgis, M. A., A. M. Cingolani, P. A. Tecco, M. Cabido, M. Poca, and H. Von Wehrden. 2016. Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biological Invasions* 18:2017-2028. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1148-8>.
- Giorgis, M. A., P. A. Tecco, A. M. Cingolani, D. Renison, P. Marcora, and V. Paiaro. 2011. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions* 13:1423-1434. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9900-y>.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, J. K. Wheeler, and L. Castro. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26:689-701. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.6.689>.
- Jobbágy, E. G., A. M. Acosta, and M. D. Nosoetto. 2013. Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral* 23:87-96. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.2.0.1164>.
- Krakauer, N. Y., and M. Temimi. 2011. Stream recession curves and storage variability in small watersheds. *Hydrology and Earth System Sciences* 15:2377-2389. <https://doi.org/10.5194/hess-15-2377-2011>.
- Landi, M. 2021. Mapa vegetación Pampa de Achala. Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA-CONICET-UNC).
- Llanes, A. L., M. Poca, Y. G. Jiménez, G. Castellanos, B. M. Gómez, M. Marchese, N. B. Lana, M. Pascual, R. Albariño, M. P. Barral, J. Pascual, A. Clavijo, B. Díaz, N. Pessacq, and E. G. Jobbágy. 2022. ¿De dónde viene y a dónde va el agua de las ciudades? Base de datos integrada para 243 centros urbanos argentinos. *Ecología Austral* 32(3):1133-1149. <https://doi.org/10.25260/EA>.
- Messerli, B., D. Viviroli, and R. Weingartner. 2004. Mountains of the world: Vulnerable water towers for the 21st century. *Ambio* 33:29-34. <https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.29>.
- New, M., D. Lister, M. Hulme, and I. Makin. 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* 21:1-25. <https://doi.org/10.3354/cr021001>.
- Nosoetto, M. D., E. G. Jobbágy, and J. M. Paruelo. 2005. Land-use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology* 11:1101-1117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00975.x>.
- Pascual, D., E. Pla, J. A. López-Bustins, J. Retana, and J. Terradas. 2015. Impacts of climate change on water resources in the Mediterranean Basin: a case study in Catalonia, Spain. *Hydrological Sciences Journal* 60:2132-2147. <https://doi.org/10.1080/02626667.2014.947290>.
- Poca, M. 2016. Vegetación, suelos y dinámica hídrica de los ecosistemas de altura de las sierras de Córdoba, Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Poca, M., A. M. Cingolani, D. E. Gurvich, V. Saur Palmieri, and G. Bertone. 2018a. Water storage dynamics across different types of vegetated patches in rocky highlands of central Argentina. *Ecohydrology* 11:e1981. <https://doi.org/10.1002/eco.1981>.
- Poca, M., A. M. Cingolani, D. E. Gurvich, J. I. Whitworth-Hulse, and V. Saur Palmieri. 2018b. La degradación de los bosques de altura del centro de Argentina reduce su capacidad de almacenamiento de agua. *Ecología Austral* 28: 235-248. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.1.497>.
- Pucheta, E., E. Ferrero, L. Heil, and C. Schneider. 2004. Modelos de regresión para la estimación de la biomasa aérea en un pastizal de montaña de Pampa de Achala (Córdoba, Argentina). *AgriScientia* 21:23-30.
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. URL: R-project.org.
- Renison, D. 2020. Acción Serrana 1. El bosque nativo vuelve a las Sierras de Córdoba. Acción Andina, Ecosistemas Argentinos, CONICET. URL: tinyurl.com/4azftsph.

- Renison, D., I. Hensen, R. Suárez, A. M. Cingolani, P. Marcora, and M. A. Giorgis. 2010. Soil conservation in *Polylepis* mountain forests of Central Argentina: is livestock reducing our natural capital? *Austral Ecology* 35:435-443. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02055.x>.
- Renison, D., M. P. Chartier, M. Menghi, P. I. Marcora, T. C. Torres, M. Giorgis, and A. M. Cingolani. 2015. Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment. *Forest Ecology and Management* 335:139-146. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.036>.
- Rico, A. F. 2020. Anuario pluviométrico 2017-2020. Cuenca del Río San Antonio, Sistema del Río Suquía, Provincia de Córdoba. Córdoba, Argentina. Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA).
- Sánchez-Murillo, R., E. S. Brooks, W. J. Elliot, E. Gazel, and J. Boll. 2015. Baseflow recession analysis in the inland Pacific Northwest of the United States. *Hydrogeology Journal* 23:287-303. <https://doi.org/10.1007/s10040-014-1191-4>.
- Seco, A. 2021. Las montañas como tanques de agua: variación altitudinal de la oferta hídrica de la cuenca del Río Anisacate, Córdoba. Trabajos finales en Ciencia Biológicas. Facultad de Ciencias exactas físicas y Naturales. URL: <hdl.handle.net/11086/21333>.
- Smakhtin, V. U. 2001. Low flow hydrology: a review. *Journal of Hydrology* 240:147-186. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(00\)00340-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(00)00340-1).
- Thornthwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38:55-94. <https://doi.org/10.2307/210739>.
- Trancoso, R., S. Phinn, T. R. McVicar, J. R. Larsen, and C. A. McAlpine. 2017. Regional variation in streamflow drivers across a continental climatic gradient. *Ecohydrol* 10:e1816. <https://doi.org/10.1002/eco.v10.310.1002/eco.1816>.
- USGS. 2022. U.S. Geological Survey (USGS) Earth Explorer. URL: <earthexplorer.usgs.gov>.
- Viviroli, D., H. H. Dürr, B. Messerli, M. Meybeck, and R. Weingartner. 2007. Mountains of the world, water towers for humanity: Typology, mapping, and global significance. *Water Resources Research* 43:W07447. <https://doi.org/10.1029/2006WR005653>.
- Viviroli, D., M. Kumm, M. Meybeck, M. Kallio, and Y. Wada. 2020. Increasing dependence of lowland populations on mountain water resources. *Nature Sustainability* 3:917-928. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0559-9>.
- Weber, J. F., Á. N. Menéndez, and L. Tarrab. 2005. Distribución lateral de velocidades en cauces naturales. *Ingeniería del Agua* 12:1-14. URL: <hdl.handle.net/2099/2504>.
- Whitworth-Hulse, J. I., A. M. Cingolani, S. R. Zeballos, M. Poca, and D. E. Gurvich. 2016. Does grazing induce intraspecific trait variation in plants from a sub-humid mountain ecosystem? *Austral Ecology* 41:745-755. <https://doi.org/10.1111/aec.12361>.
- Whitworth-Hulse, J. I., P. N. Magliano, S. R. Zeballos, D. E. Gurvich, F. Spalazzi, and E. Kowaljow. 2020. Advantages of rainfall partitioning by the global invader *Ligustrum lucidum* over the dominant native *Lithraea molleoides* in a dry forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 290:108013. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108013>.
- Wittenberg, H. 2003. Effects of season and man-made changes on baseflow and flow recession: case studies. *Hydrological Processes* 17:2113-2123. <https://doi.org/10.1002/hyp.1324>.
- Wittenberg, H., and M. Sivapalan. 1999. Watershed groundwater balance estimation using streamflow recession analysis and baseflow separation. *Journal of Hydrology* 219:20-33. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(99\)00040-2](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(99)00040-2).
- Zhang, X., Y. Haijie, X. Fan, L. A. Bruijnzeel, Z. Cheng, and L. Baoyuan. 2022. Stability and variability of long-term streamflow and its components in watersheds under vegetation restoration on the Chinese Loess Plateau. *Hydrological Processes* 36:e14543. <https://doi.org/10.1002/hyp.14543>.