TRADUCCIÓN DEL TRABAJO ORIGINAL PUBLICADO EN

REMOTE SENSING OF ENVIRONMENT 258 (2021) 112368

https://doi.org/10.1016/j.rse.2021.112368

Esta traducción cuenta con la aprobación de los autores. Para cita, referirse al documento original

Traductora: Jorgelina Brasca

Citar como: Silveira, E.M.O., V.C. Radeloff, S. Martinuzzi, G.J. Martinez Patur, L.O. Rivera, N. Politi, L. Lizarraga, L.S. Farwell, P.R. Elsen, and A.M. Pidgeon. 2021. Spatio-temporal remotely sensed índices identify hotspots of biodiversity conservation concern. Remote Sensing of Environment 258, 112368.

Índices espacio-temporales obtenidos mediante datos satelitales identifican áreas de riesgo potencial y de resiliencia ante la variabilidad climática

Eduarda M. O. Silveira[1,*], Volker C. Radeloff[1], Sebastian Martinuzzi[1], Guillermo J. Martínez Pastur[2], Luis O. Rivera[3], Natalia Politi[3], Leonidas Lizarraga[3], Laura S. Farwell[1], Paul R. Elsen[4], Anna M. Pidgeon[1]

[1] SILVIS Lab, Department of Forest and Wildlife Ecology, University of Wisconsin-Madison, 1630 Linden Drive, Madison WI 53706, USA. Email: esilveira@wisc.edu; radeloff@wisc.edu; martinuzzi@wisc.edu; apidgeon@wisc.edu
[2] Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Houssay 200 (9410) Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina. Email: gpastur@conicet.gov.ar
[3] Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Juan Bautista Alberdi 47 (Y4600DTA), Jujuy, Argentina. Email: luosvriv@gmail.com; natalia.politi@fulbrightmail.org llizarraga@apn.gob.ar
[4] Wildlife Conservation Society, Bronx NY 10460, USA. Email: pelsen@wisc.edu

* Autor para correspondencia: esilveira@wisc.edu

Resumen

Tanto la vegetación como la temperatura tienen marcados patrones fenológicos a lo largo de un año, y muchas especies se han adaptado a esos patrones. El cambio climático está alterando la fenología de la vegetación y la temperatura, con la consecuente amenaza a la biodiversidad. En general, una alta variabilidad interanual en la productividad de la vegetación y en la temperatura pone en riesgo a las especies. Sin embargo, las áreas que presentan una alta variabilidad espacial en productividad de vegetación y en temperatura pueden reducir el riesgo que sufre la biodiversidad por la alta variabilidad temporal; esto ocurre porque dichas áreas ofrecen diversas condiciones para las especies, y así fortalece la resiliencia. El objetivo general de este trabajo fue identificar áreas de riesgo potencial y resiliencia frente a la variabilidad climática mediante la caracterización de la variabilidad espacio-temporal de la productividad de la vegetación y la temperatura de la superficie terrestre. Los objetivos específicos fueron: (1) desarrollar nuevos índices a partir de datos satelitales que capten la variabilidad temporal y espacial de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre; (2) identificar áreas que están amenazadas por esta variabilidad o son resilientes; y (3) evaluar si las áreas con alta o baja variabilidad en la productividad de la vegetación también tienen alta o baja variabilidad en temperatura de la superficie terrestre. Desarrollamos nuestro método en Argentina (2,8 millones de km^2), un país con un amplio espectro de climas y biomas. Para captar el riesgo que genera la variabilidad temporal, analizamos el Índice de Vegetación Mejorado (EVI, por sus iniciales en inglés) de MODIS y la serie de tiempo de la Temperatura de la Superficie Terrestre (LST, por sus iniciales en inglés) entre 2001 y 2018, ajustamos curvas para obtener métricas estacionales y calculamos la variabilidad interanual. Para caracterizar la resiliencia frente a la variabilidad espacial, calculamos la textura de primer orden de la imagen de la productividad de la vegetación y temperatura de la superficie terrestre basados en Landsat 8 EVI y LST. El coeficiente de variación del primer día del año (DOY) en primavera logró captar satisfactoriamente la variabilidad temporal cuando el EVI y LST fueron superiores al 25% del máximo anual. La variabilidad espacial fue adecuadamente captada por el desvió estándar de la textura. La combinación de los índices espacio-temporales reveló zonas críticas de riesgo y resiliencia que difirieron espacialmente según si estaban basados en la productividad de la vegetación o en la temperatura de la superficie terrestre. Las zonas críticas de alto riesgo están concentradas en el noreste y partes del sur de Argentina, lo que sugiere que las especies se encuentran más amenazadas y que podrían beneficiarse con un mejoramiento de la resiliencia. Las regiones que tienen alta resiliencia se encuentran en el noroeste y centro-oeste, donde debe prestarse mayor atención a la protección. Nuestro estudio presenta un enfoque novedoso para la identificación de áreas de posible riesgo y resiliencia ante la variabilidad climática, que integra la variabilidad espacio-temporal de la productividad de la vegetación y la temperatura de la superficie terrestre a escalas pertinentes para la el manejo y la conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: productividad de la vegetación, temperatura, fenología, series de tiempo, textura de imágenes, Landsat, MODIS, EVI, LST.

1. Introducción

La fenología y el clima determinan los patrones de biodiversidad a grandes escalas (Jetz et al., 2019; Pereira et al., 2010). La variabilidad climática puede causar cambios en la fenología de la productividad de la vegetación y de la temperatura; el desacople entre estas variables representa un gran riesgo para las especies. La fenología de la vegetación, es decir, el momento en que ocurren las etapas clave en el ciclo anual de las plantas (p.ej. desarrollo de brotes, floración, caída de las hojas, senescencia), tiene estrecha vinculación con la variación estacional de las condiciones climáticas, especialmente de la temperatura (Fu et al., 2016; Piao et al., 2019; Wang et al., 2015), y generalmente se la caracteriza en términos de productividad de la vegetación (Helman, 2018). La variabilidad temporal de la productividad de la vegetación o de la temperatura afecta los recursos alimenticios, la supervivencia de juveniles, el reclutamiento y la migración (Allstadt et al., 2015; Loarie et al., 2009). Si bien la fenología temprana o tardía puede tener efectos negativos en las especies en cualquier momento del año (p.ej. Beresford et al., 2019), los cambios fenológicos tienen consecuencias especialmente negativas cuando ocurren durante el período reproductivo de un animal, que generalmente coincide con la temporada de crecimiento de las plantas. La fenología de la productividad de la vegetación afecta el momento en que ocurre la reproducción en las aves y los mamíferos porque la productividad está estrechamente vinculada con la disponibilidad de recursos. Por ejemplo, en plantas, la senescencia inusualmente temprana disminuye la disponibilidad de alimentos para los gusanos y otros invertebrados, los cuales a su vez son un alimento crítico para las crías y juveniles de aves y mamíferos (Ferrante et al., 2017).

Cuando las especies no pueden realizar un ajuste para seguir los cambios fenológicos (Socolar et al., 2017), las poblaciones disminuyen debido al desacople temporal entre los momentos en que los animales necesitan los recursos y la fenología de la vegetación (Pearce-Higgins et al., 2015, Plard et al., 2014; Saino et al., 201) o porque las variables climáticas se alejan de los promedios históricos (Glennon et al., 2019; González-Braojos et al., 2017). De esta manera, una alta variabilidad interanual en la fenología de la productividad de la vegetación y de la temperatura presenta una amenaza para la biodiversidad.

El riesgo que la biodiversidad enfrenta ante la alta variabilidad temporal interanual puede verse reducido por una alta variabilidad espacial mediante el fortalecimiento de la resiliencia. Por ejemplo, la variabilidad espacial en la productividad de la vegetación se encuentra asociada a la asincronicidad de las plantas (Farwell et al., 2020), y la variabilidad espacial de la temperatura puede ofrecer refugios de temperatura (Elsen et al., 2020). En efecto, la variabilidad espacial de la vegetación moldea los patrones de biodiversidad y la estabilidad del ecosistema (Levin et al., 2007) a escalas pequeñas a través de la diversidad de especies vegetales y del espectro de atributos estructurales y nutricionales asociados a dicha diversidad y, a grandes escalas, a través de la diversidad de tipos de cobertura de la tierra (Oliver et al., 2010, 2015). La alta variabilidad espacial de la temperatura se encuentra vinculada con la disponibilidad de una variedad de microclimas en áreas cercanas, los que pueden brindar refugios de temperatura (Keppel et al., 2012) al reducir la exposición a temperaturas extremas (Elsen et al., 2020). Específicamente para especies que no se desplazan, la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y temperatura aumenta las posibilidades de que algunas poblaciones o individuos puedan persistir durante eventos extremos (Keppel et al., 2012). En otras palabras, es probable que los paisajes caracterizados por variabilidad espacial sean más resilientes ante condiciones climáticas

extremas que los paisajes uniformes, y que puedan reducir el riesgo de una falta de acople entre los animales y los recursos disponibles (Oliver et al., 2015; Robinson et al., 2016; Virah-sawmy et al., 2009).

La importancia de la variabilidad temporal y espacial para la biodiversidad genera dos grandes preguntas. La primera es ¿qué áreas tienen tanto alta variabilidad temporal interanual como baja variabilidad espacial (i.e., alto riesgo y baja resiliencia), y cuáles tienen tanto baja variabilidad temporal como alta variabilidad espacial (i.e., bajo riesgo y alta resiliencia)? La segunda pregunta es ¿dónde hay áreas que tienen alto riesgo y baja resiliencia para ambas medidas? Los datos satelitales resultan adecuados para investigar dichos patrones (Estes et al., 2018) y ofrecen una oportunidad singular para desarrollar nuevos índices de variabilidad espacio-temporal, tanto para productividad de la vegetación como para temperatura, que sean apropiados para las evaluaciones de biodiversidad (Radeloff et al., 2019).

Es posible captar eficientemente la variabilidad temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura usando series de tiempo de índices de vegetación obtenidos mediante datos satelitales (Helman, 2018; Hmimina et al., 2013; Jin y Eklundh, 2014) y datos del infrarrojo térmico (Albright et al., 2011; Hengl et al., 2012). La alta resolución temporal de esas series de tiempo las hace particularmente efectivas cuando son derivadas de sensores de baja resolución, como MODIS (iniciales en inglés por Espectrorradiómetro de imágenes de media resolución). Por ejemplo, las métricas fenológicas derivadas de las series de tiempo del Índice de Vegetación Mejorado (EVI, por sus iniciales en inglés) captan la variabilidad de la productividad de la vegetación que ocurre durante un año (Deng et al., 2019; Hu et al., 2019) porque EVI está correlacionado con la productividad del dosel de la vegetación, que a su vez está relacionada con la actividad fotosintética y el área foliar (Huete et al., 2002). Comparado con otros índices de vegetación, EVI tiene la ventaja de ser relativamente resiliente ante la saturación por vegetación densa debido a su baja dependencia de la banda roja (Huete et al., 1999). Además, la inclusión de la banda azul en EVI minimiza los efectos de la atmósfera y el suelo, dando como resultado mejores estimaciones de productividad que el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI por sus iniciales en inglés; Matsushita et al., 2007). Del mismo modo, los datos satelitales brindan mediciones reales de la temperatura de la superficie terrestre (LST, por sus iniciales en inglés) a alta resolución para grandes áreas. En este sentido, con respecto a los datos de temperatura interpolados de estaciones meteorológicas, los datos derivados de detección satelital ofrecen la gran ventaja de poder incorporar errores y sesgos (Behnke et al., 2016) y en general se producen a resoluciones bajas. Los productos de LST diaria de MODIS obtenidos a partir de datos del infrarrojo térmico se encuentran disponibles desde el año 2000 hasta el presente (Lu et al., 2018); ello permite el estudio de la variación de la LST durante casi dos décadas. La LST tomada de datos satelitales indica el calor o el frío de la superficie terrestre y se basa en la temperatura media efectiva que irradian diversas superficies del suelo y del dosel (García-Álvarez et al., 2019).

Es posible calcular la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre mediante el análisis de textura (Haralick, 1979); las texturas de imágenes son medidas efectivas de aptitud de hábitat para la fauna silvestre (Bellis et al., 2008; Farwell et al., 2020; Wood et al., 2013). Las imágenes de Landsat de 30 m de resolución pueden captar tanto la variabilidad espacial de la productividad de le vegetación, cuando se las aplica a los índices de vegetación derivados de Landsat (Farwell et al., 2020; Lu y Batistella, 2005), como la variabilidad espacial de la temperatura, cuando se las aplica a bandas de temperatura (Elsen et al., 2020). Entre las distintas variables de textura de imagen que se encuentran

disponibles (Haralick, 1979), el desvío estándar de primer orden (STD; desvío estándar de valores de píxel dentro de una ventana móvil) es una medida intuitiva y eficiente para caracterizar la heterogeneidad del paisaje. Mediante el STD de los índices de vegetación se explicó hasta el 43% de la variabilidad del índice de área foliar en bosques caducifolios y de composición arbórea mixta del norte de Canadá (Wulder et al., 1998), y hasta el 57% de la variabilidad en riqueza de especies en un ecosistema de dosel abierto (St-Louis et al., 2006). Además, la textura del SDT de los datos de temperatura explicó hasta el 37% de la variabilidad en riqueza de aves en invierno en Estados Unidos de América (Elsen et al., 2020).

El objetivo general de este trabajo fue identificar áreas de riesgo potencial y de resiliencia ante la variabilidad climática mediante la caracterización de la variabilidad espacio-temporal en la productividad de la vegetación y la temperatura de la superficie terrestre. Los objetivos específicos fueron: (1) desarrollar nuevos índices derivados de datos satelitales que capten la variabilidad espacial y temporal de la productividad de la vegetación y la temperatura de la superficie terrestre; (2) identificar áreas que se encuentren en riesgo y que sean resilientes ante esta variabilidad y (3) evaluar si las áreas que tienen alta o baja variabilidad de la productividad de la vegetación también tienen alta o baja variabilidad de la temperatura de la superficie terrestre.

2. Métodos

2.1 Área de estudio

El estudio fue realizado en Argentina (2.8 millones de km^2), ubicada en América del Sur, entre 20°S y 60°S de latitud y 50°O y 80°O de longitud (Fig. 1a), sin incluir el archipiélago de las Malvinas e Islas del Atlántico Sur. Argentina tiene 18 ecorregiones (Burkart et al., 1999) que incluyen montañas, llanuras, regiones frías y cálidas, y bosques secos y húmedos (Barros et al., 2015); 15 regiones son continentales, dos son marinas y una es antártica. Nuestro análisis se basa en las ecorregiones continentales (Fig. 1b).

Argentina cuenta con diversos climas, incluyendo el tropical, árido, templado, frío y polar, determinados por amplios gradientes latitudinales y altitudinales (Ḱoppen et al., 2011). La parte norte del país se caracteriza por veranos cálidos, húmedos y lluviosos, e inviernos moderados, mientras que en la parte sur el clima es seco, con veranos cálidos e inviernos fríos. La precipitación media anual (PMA) oscila entre los 19 y los 2.580 mm, y la temperatura media anual (TMA) varía entre -10 °C y 24 °C (Fig.1c a 1d). Las temperaturas disminuyen de norte a sur, y también hay un gradiente de temperatura y precipitación de oeste a este debido al contraste topográfico entre el oeste montañoso y las llanuras del este del país (Barros et al., 2015).

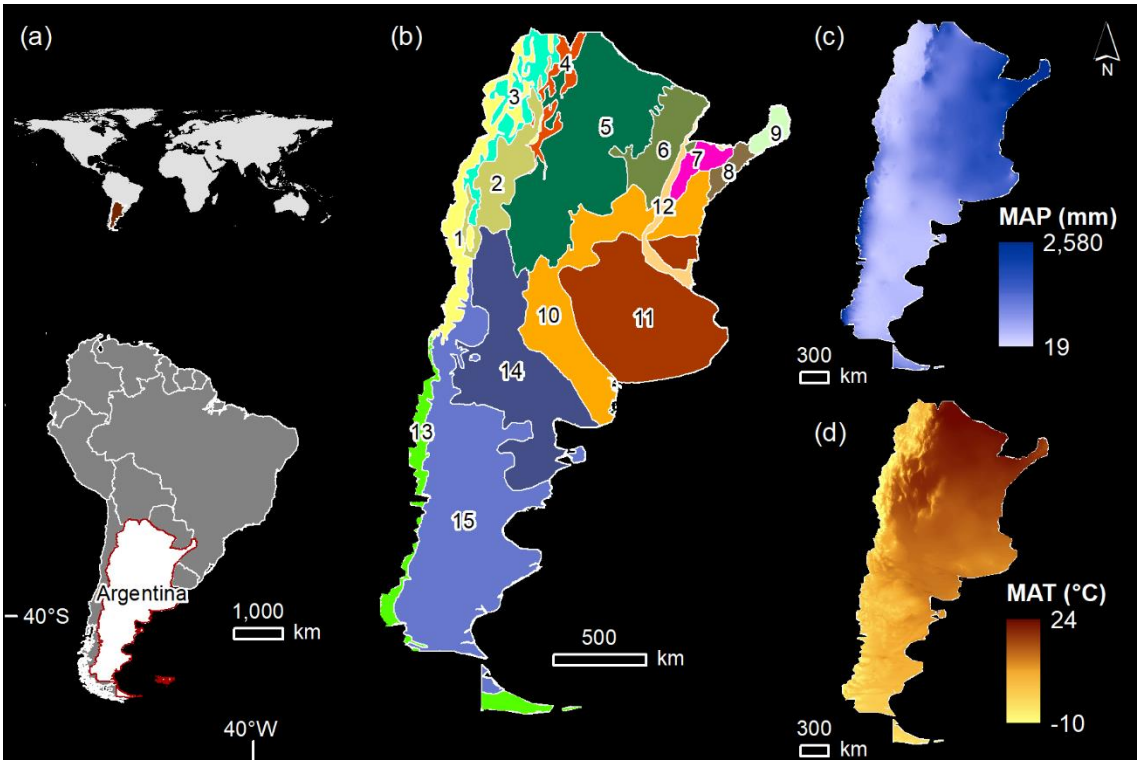

Fig. 1. Ubicación de Argentina en América del Sur (a) y características bioclimáticas de Argentina, incluyendo: (b) límites de las ecorregiones (1-Altos Andes, 2- Monte de Sierras y Bolsones, 3-Puna, 4-Yungas Australes, 5-Chaco Seco, 6- Chaco Húmedo, 7-Esteros del Iberá, 8- Sabana de la Mesopotamia, 9-Selva Paranaense, 10-Espinal, 11-Pampa, 12-Delta e Islas del Paraná, 13-Bosques Patagónicos, 14- Monte de Llanura, 15-Espeta Patagónica (Burkart et al., 1999); (c) precipitación media anual (PMA, mm.año^{-1}); y (d) temperatura media anual (TMA, °C).

2.2 Supuestos y definiciones

Desarrollamos nuestros índices a partir de datos satelitales, diseñados para identificar áreas de riesgo potencial y resiliencia ante la variabilidad climática, sobre la base de dos supuestos (Tabla 1). En primer lugar, la alta variabilidad temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre tiene un efecto negativo sobre la biodiversidad. Si la variabilidad interanual es alta, hay un alto *riesg*o de desacople. En segundo lugar, la alta variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre tiene un efecto positivo sobre la biodiversidad, ya que la variabilidad ofrece condiciones diversas en sitios cercanos, lo que aumenta la posibilidad de que haya condiciones aptas disponibles durante períodos de eventos extremos. Dichas condiciones aptas pueden ser consideradas refugios, y su presencia hace que un área sea *resiliente* ante el riesgo de alta variabilidad temporal. La variabilidad temporal y la espacial interactúan, de tal modo que, por ejemplo, hay regiones que tienen baja variabilidad temporal y alta variabilidad espacial (LH, Tabla 1). Suponemos que los paisajes que se encuentran en la categoría LH son los más favorables para la biodiversidad.

Para calcular los índices obtenidos mediante datos satelitales e identificar áreas de riesgo potencial y resiliencia ante la variabilidad climática, seguimos cuatro pasos principales: (1) procesamiento de imágenes, (2) obtención de los índices de variabilidad

temporal y espacial, (3) evaluación del patrón espacio-temporal y (4) análisis de zonas críticas (Fig. 2). Los detalles se presentan en las secciones siguientes.

Tabla 1. Posibles combinaciones de patrones de variabilidad espacial y temporal

Interacción		Variabilidad Espacial	
		Baja	**Alta**
Variabilidad temporal	**Baja**	(LL) Riesgo bajo de variabilidad temporal, pero mayor riesgo por la variabilidad climática debido a la baja heterogeneidad espacial.	(LH) Riesgo bajo porque la variabilidad temporal es baja y la resiliencia es alta. Estas son las áreas de menor riesgo para la biodiversidad.
	Alta	(HL) Alto riesgo de variabilidad temporal y baja resiliencia. Estas son las áreas de mayor riesgo para la biodiversidad.	(HH) Alto riesgo de variabilidad temporal pero resiliente debido a la alta variabilidad espacial.

2.3 Análisis temporal

Caracterizamos la variabilidad temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre sobre la base de la serie de EVI y de la serie de tiempo de LST entre 2001 y 2018 según lo capta el sensor MODIS a bordo de Terra. Para la variabilidad temporal de la productividad de la vegetación, analizamos índices de vegetación de 16 días de MODIS (MOD13Q1-collection 6; resolución de 250 m). Para la variabilidad temporal de la temperatura de la superficie terrestre, analizamos MODIS 8 de ocho días LST (MOD11A2-Collection 6; resolución de 1 km). Adquirimos imágenes de Google Earth Engine (GEE) y seleccionamos solamente datos libres de nubes de calidad óptima según los indicadores de Evaluación de Calidad de MODIS (QA). Mediante el uso del software TIMESAT 3.3 (Jönsson y Eklundh, 2004), ajustamos la serie de 19 años de EVI y LST usando un filtro de la mediana iterativa seguido de un filtro Savitzky-Golay (Savitzky y Golay, 1964). Luego calculamos seis medidas estacionales para cada año de análisis basados en las curvas obtenidas de EVI y LST (Tabla 2).

A los fines de derivar los índices de variabilidad temporal, para cada índice estacional calculamos el coeficiente de variación (CV) entre años (Tabla 2). Realizamos los análisis solo para píxeles con más de 15 observaciones válidas. Para generar distintos índices de variabilidad temporal de productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre, realizamos un análisis de selección de atributos basado en la correlación de Pearson (r) y un análisis de componentes principales de los índices de variabilidad de la productividad y de la temperatura de la superficie terrestre, respectivamente (Jolliffe, 2002; Jolliffe et al., 2016).

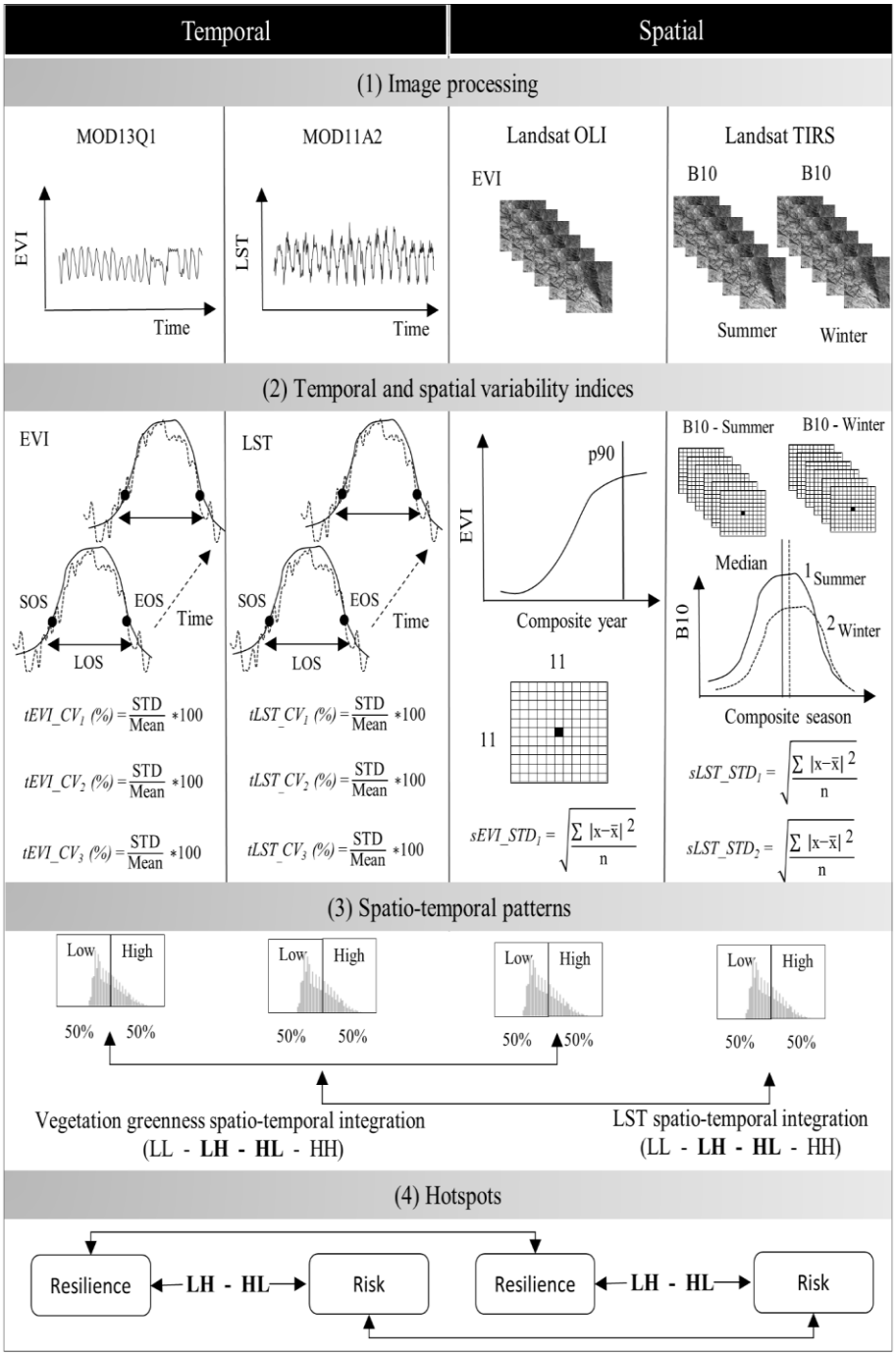

Fig. 2. Gráfico de flujo de los pasos seguidos para calcular los índices e identificar las áreas potenciales de riesgo y resilientes frente a la variabilidad climática: (1) procesamiento de imágenes de MOD13Q1 (Índices de vegetación de 16 días de MODIS), MOD11A2 (MODIS 8-day Land Surface Temperature), Landsat OLI (Operational Land Imager) y Landsat TIRS (Sensor Térmico Infrarrojo); (2) índices de variabilidad temporal (t) basados en el coeficiente de variación (CV) de las medidas de estacionalidad a partir de EVI (Índice de Vegetación Mejorado) y LST (Temperatura de la superficie terrestre), incluyendo el Inicio del período de crecimiento (SOS, por sus iniciales en inglés), el Fin del período de crecimiento (EOS, por sus iniciales en inglés) y la Duración del periodo de crecimiento (LOS, por sus iniciales en inglés); y los índices de variabilidad espacial (s) basados en el desvío estándar (STD) de EVI y B10-LST; (3) evaluación de los patrones espacio-temporales mediante la integración de valores bajos (L) y altos (H) de los índices de variabilidad espacial y temporal y (4) análisis de las zonas críticas en busca de grupos de riesgos (HL) y resiliencia (LH).

Tabla 2. Medidas estacionales e índices de variabilidad temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre calculados a partir del índice de vegetación mejorada (EVI) y de series de tiempo de temperatura de la superficie terrestre de (LST) MODIS entre 2001 y 2018.

Métrica estacional	**Descripción**	**Índice de variabilidad temporal**	**Descripción**
EVI_SOS	Inicio del período de crecimiento (SOS) calculado a partir de la serie de tiempo de EVI, definida como el primer día del año (DOY) en primavera, cuando el EVI >25% del máximo anual.	CV_EVI_SOS	Coeficiente de variación de EVI_SOS
EVI_EOS	Fin del período de crecimiento (EOS) calculado a partir de la serie de tiempo de EVI, definida como el primer DOY en otoño, cuando el EVI <25% del máximo anual.	CV_EVI_EOS	Coeficiente de variación de EVI_EOS
EVI_LOS	Duración del período de crecimiento (LOS), definido como el número de días entre las fechas de inicio y final.	CV_EVI_LOS	Coeficiente de variación de EVI_LOS
LST_SOS	DOY en primavera cuando LST es >25% del máximo anual.	CV_LST_SOS	Coeficiente de variación de LST_SOS
LST_EOS	DOY en otoño cuando LST es <25% del máximo anual.	CV_LST_EOS	Coeficiente de variación de LST_EOS
LST_LOS	Número de días entre LST_SOS y LST_EOS.	CV_LST_LOS	Coeficiente de variación de LST_LOS

2.4 Análisis espacial

Caracterizamos la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre calculando las medidas de textura de imágenes de EVI y de LST de datos de Landsat 8 nivel 1 de reflectancia de la superficie y la banda 10 de la temperatura del brillo, lo cual fue procesado en GEE (LANDSAT/LC08/C01/T1_SR). Aplicamos máscaras a los píxeles cubiertos de nubes, sombras o agua según los indicadores de QA y una máscara estática de agua derivada de las imágenes Landsat (Hansen et al., 2013).

Para la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación, calculamos el índice EVI a partir de datos de Landsat 8 nivel 1 de reflectancia de la superficie bandas 2,3 y 4. Generamos una imagen compuesta de todos los años comprendidos entre 2013 y 2018 extrayendo los percentiles 90 de EVI a fin de caracterizar el pico de productividad de la vegetación y excluir altos valores de EVI que pudiesen ser erróneos (Farwell et al., 2020). Aplicamos una ventana móvil de 11 x 11 píxeles a la imagen compuesta para calcular el desvío estándar de textura de primer orden (STD) como medida de variabilidad espacial de productividad de la vegetación.

Para la variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre, evaluamos LST a partir de la Banda 10 del

sensor de infrarrojo térmico (TIRS) de Landsat 8, provisto por USGS re-escalado estadísticamente a una resolución de 30 m. Primero seleccionamos todas las imágenes tomadas entre 2013 y 2018 durante el tercio más cálido del año (i.e., entre noviembre y febrero, de aquí en adelante denominado 'verano') y el tercio más frío del año (i.e., entre mayo y agosto, de aquí en adelante denominado 'invierno'). Luego derivamos el índice de variabilidad de la temperatura de la superficie terrestre calculando el desvío estándar de textura de primer orden (STD) dentro de una ventana móvil de 11 x 11 píxeles para cada año de análisis. Elegimos este tamaño de ventana porque reduce la influencia de píxeles sin datos debido a la contaminación de nubes a la vez que mantiene una resolución espacial relativamente alta. Sin embargo, otros tamaños de ventana generalmente producen medidas de textura de primer orden que están altamente correlacionadas (Culbert et al., 2012; St-Louis et al., 2006).

Generamos dos imágenes compuestas, una para el verano y otra para el invierno, usando los valores de mediana de los datos de verano e invierno. Al analizar valores de mediana en lugar de la media, minimizamos la posibilidad de sesgo temporal de los datos de temperatura (valores extremos y erróneamente altos/bajos) así como los vacíos debido a contaminación por nubes (Elsen et al., 2020). Integramos los periodos de verano e invierno para captar los refugios que ofrecen protección ante temperaturas extremas, tanto altas como bajas. Para ello, primero clasificamos cada una en cinco clases de cuantiles y luego combinamos estas imágenes para reflejar las posibles combinaciones de valores extremos de temperatura (Fig. S1).

2.5 Patrones espacio-temporales de productividad de vegetación y de temperatura de la superficie terrestre

Analizamos la relación entre variabilidad espacial y temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre. A tal fin, primero integramos: (a) la variabilidad temporal de la productividad de la vegetación con la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y (b) la variabilidad temporal con la variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre. Clasificamos los píxeles de cada variable en valores altos y bajos usando el método de cuantiles que distribuye un conjunto de datos en grupos que contienen un número igual de valores y nos concentramos en los cuantiles más altos (H) y los más bajos (L). De esta manera, generamos dos mapas de variabilidad espacio-temporal, uno para la productividad de la vegetación y otro para la temperatura de la superficie terrestre.

2.6 Zonas críticas de riesgo y de resiliencia ante la variabilidad climática

Empleamos las clases extremas de los mapas de variabilidad espacio-temporal para identificar zonas críticas de riesgo y de resiliencia ante la variabilidad climática. Las clases extremas son HL (alta variabilidad temporal y baja variabilidad espacial; representa las áreas potenciales de riesgo ante la variabilidad climática) y LH (baja variabilidad temporal y alta variabilidad espacial; indica las posibles áreas de resiliencia ante la variabilidad climática). Realizamos mapas de las zonas críticas mediante la búsqueda de grupos de píxeles de HL y LH, usando el estadístico Getis-Ord Gi* (Getis y Ord, 1992), de la siguiente manera:

$$G_i^* = \frac{\sum_{j=1}^{n} w_{i,j} x_j - \underline{X} \sum_{j=1}^{n} w_{i,j}}{S\sqrt{n \sum_{j=1}^{n} w_{i,j}^2 - \left(\sum_{j=1}^{n} w_{i,j}\right)^2}};$$

$$\underline{X} = \frac{\sum_{j=1}^{n} x_j}{n};$$

$$S = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^{n} x_j}{n} - \underline{X}^2}$$

donde x_j es el valor del atributo para j, $w_{i,j}$ es el peso espacial entre el atributo i y j, n es el número total de atributos. El estadístico Gi* proporciona un valor z para cada atributo del conjunto de datos (equivalente al desvío

estándar). Valores altos positivos del valor de z (>2.58, valor de confianza de 99%) indican zonas críticas. En este análisis utilizamos las ecorregiones como atributos.

3. Resultados

3.1 Variabilidad temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre

Evaluamos la variabilidad temporal de la productividad de la vegetación sobre la base de tres índices: (i) el coeficiente de variación de DOY en primavera, con un EVI de >25% del máximo anual, i.e., el inicio del periodo de crecimiento (CV_EVI_SOS), (ii) el coeficiente de variación de DOY en otoño con un EVI de <25% del máximo anual, i.e., el final del período de crecimiento (CV_EVI_EOS), y (iii) el coeficiente de variación de la duración del período de crecimiento (CV_EVI_LOS; Fig. S2). Estos tres índices se encontraron moderadamente correlacionados, con un índice *r* de correlación de Pearson que osciló entre 0.56 y 0.66 (Fig. S3).

El coeficiente de variación del inicio del período de crecimiento mostró un amplio rango de valores (Fig. S2a). En particular, CV_EVI_SOS fue bajo (CV promedio < 15%) en las siguientes ecorregiones: Chaco Seco, Selva Paranaense, Yungas Australes y Bosques Patagónicos, en las cuales prevalecen los bosques nativos. A su vez, CV_EVI_SOS fue más alto (CV promedio >25%) en las ecorregiones Pampa (caracterizada por tierras de cultivo), Delta e Islas del Paraná, Espinal (regiones central y norte), región sur de la Estepa Patagónica, región norte de los Altos Andes y la zona sur de la Puna, que se caracterizan por presencia de arbustales y pastizales. A diferencia de los patrones de CV_EVI_SOS, los patrones de CV_EVI_EOS mostraron escasa variación (Fig. S1b) en el territorio nacional (CV máximo de 12%); por lo tanto, los patrones de CV_EVI_LOS resultaron similares a los de CV_EVI_SOS (Fig. S2c). La mayor variación temporal de CV_EVI_LOS estuvo concentrada en las ecorregiones Pampa y Espinal, y en áreas pequeñas dispersas del Chaco Seco. El ACP mostró que la mayor parte de la varianza en el primer componente principal (Autovalores = 77.4%) estuvo altamente correlacionada con CV_EVI_SOS (r = 0.78; Tabla S1); en consecuencia, seleccionamos este índice para analizar la variabilidad temporal de la productividad de la vegetación.

Del mismo modo, evaluamos la variabilidad temporal de la temperatura de la superficie terrestre basándonos en: (i) el coeficiente de variación del DOY al inicio del periodo de crecimiento con una LST de >25% del máximo anual (CV_LST_SOS), (ii) el coeficiente de variación del DOY al final del periodo de crecimiento con una LST de <25% del máximo anual (CV_LST_EOS), y (iii) el coeficiente de variación del número de días entre LST_SOS y LST_EOS (Fig. S4). Los tres índices mostraron una correlación entre moderada y fuerte, con un índice *r* de correlación de Pearson que varió entre 0.69 y 0.90 (Fig. S3). En el ACP, el primer componente (CP1) explicó el 95.2% de la variabilidad y estuvo altamente correlacionado con el CV_LST_SOS (r = 0.93; Tabla S2). Las ecorregiones Selva Paranaense, Chaco Seco y Chaco Húmedo, en el norte del país, mostraron las mayores variaciones interanuales de temperatura, tal como lo muestran tanto el CV_LST_SOS como el CV_LST_EOS, aunque el CV_LST_SOS (hasta 20-40%) fue sustancialmente más alto que el CV_LST_EOS (<20%; Fig. S3a, b). Las regiones Selva Paranaense, Yungas Australes y Chaco Húmedo tuvieron la variabilidad más

alta de CV_LST_SOS (media >22%), mientras que el Monte de Sierras y Bolsones, la Estepa Patagónica y el Monte de Llanura tuvieron la variabilidad más baja. El CV_LST_LOS no mostró variaciones marcadas en el territorio del país (máximo <10%; Fig. S4c).

La comparación de la productividad de la vegetación y la temperatura muestra una correlación negativa y débil de CV_EVI_SOS y CV_LST_SOS (r = -0.19; Fig. 3a, b), y que la relación entre ellos fluctuó entre ecorregiones (Fig. 3c). Por ejemplo, en las Yungas Australes (Fig. 3-1a,b) y el Chaco Húmedo (Fig. 3-2a,b), la correlación fue moderadamente negativa (r = -0.38 y r = -0.22, respectivamente). Por el contrario, dentro las ecorregiones de los Altos Andes (Fig. 3-3a, b) y Sabana de la Mesopotamia (Fig. 3-4a, b), los índices temporales mostraron una correlación positiva moderada (r = 0.25 y r = 0.58, respectivamente).

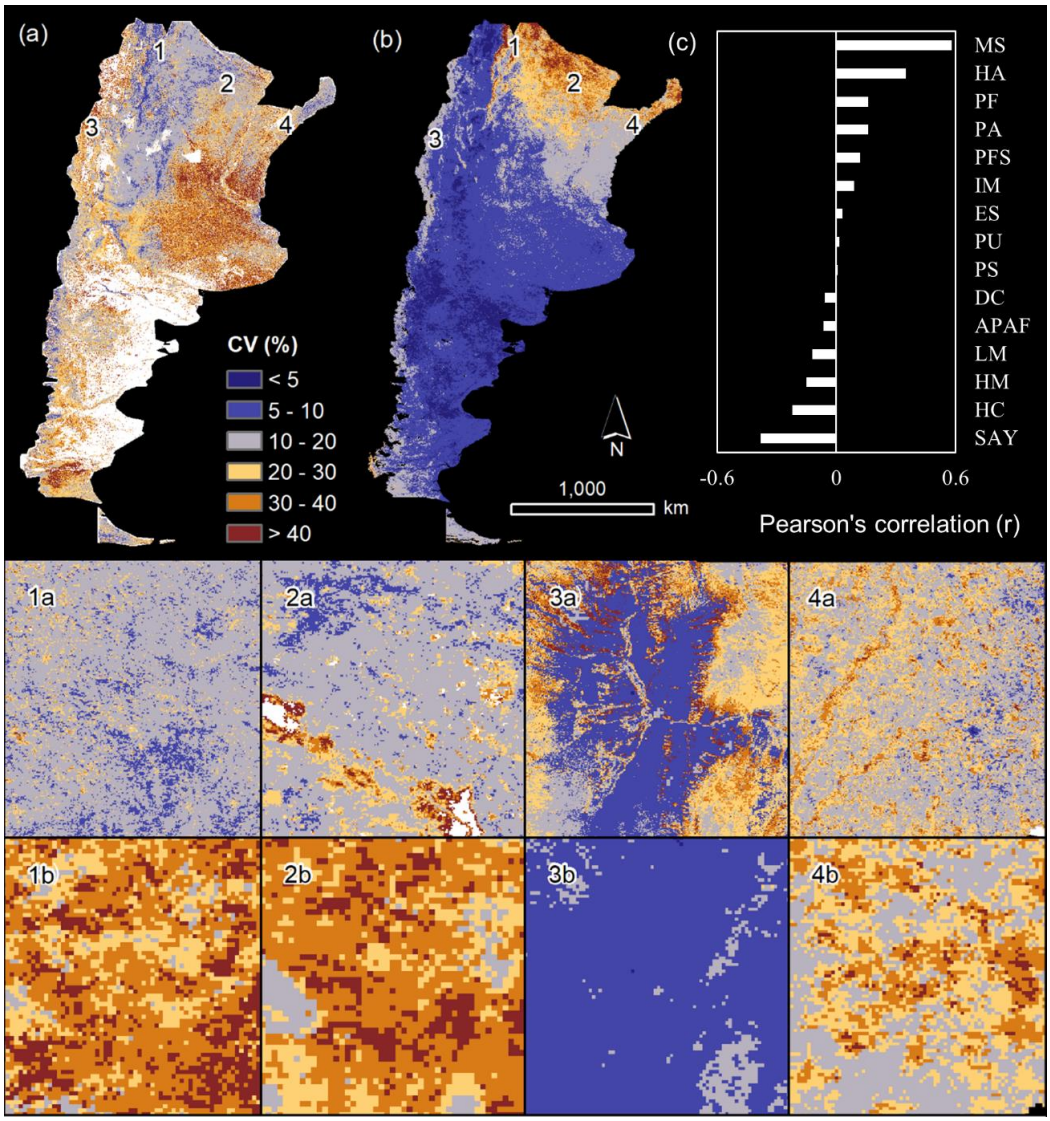

Fig. 3. Variabilidad interanual del comienzo del período de crecimiento según (a) productividad de la vegetación (CV_EVI_SOS) y (b) temperatura de la superficie terrestre (CV_LST_SOS), y (c) correlación de Pearson (r) de estos dos índices dentro de las ecorregiones. Los números (1-4) muestran patrones detallados dentro de las ecorregiones de las Yungas Australes, Chaco Húmedo, Altos Andes y Sabana de la Mesopotamia, respetivamente (fila superior:

patrones de productividad de vegetación; fila inferior: patrones de temperatura de la superficie terrestre). Las áreas en blanco dentro de los mapas indican píxeles con <15 observaciones de medidas estacionales.

3.2 Variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre

Evaluamos la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación mediante el cálculo del desvío estándar de primer orden de la textura de los valores de EVI de Landsat 8. La mayor variabilidad espacial de la vegetación en Argentina se detectó en ecorregiones cubiertas por bosques (i.e., Yungas Australes, Selva Paranaense, Bosques Patagónicos, Chaco Seco, Chaco Húmedo y Delta e Islas del Paraná) y tierras de cultivo (Pampa; Fig. 4a, b). Encontramos una correlación moderadamente positiva entre la productividad de la vegetación y el desvío estándar de la productividad de la vegetación (r = 0.34). La variabilidad espacial de la vegetación, tanto dentro de cada clase de cobertura del suelo como entre clases, varió a una alta resolución. Por ejemplo, en la Selva Paranaense, encontramos alta variabilidad espacial de la vegetación en áreas de drenaje hídrico (Fig. 4-1a,b,c). En áreas dominadas por bosques con alta cobertura del dosel en la ecorregión de las Yungas Australes, también encontramos una alta variabilidad espacial de la vegetación (Fig. 4-2a,b,c). Tal como se esperaba, en áreas dominadas por tierras de cultivo (Pampa), la variabilidad espacial de la vegetación fue alta en lugares donde los cultivos se encuentran próximos al suelo arado sin cobertura (Fig.4-3a,b,c). En los Bosques Patagónicos (Fig. 6-4a,c,d), el índice captó la variabilidad en clases homogéneas de cobertura de la tierra, lo que indica la capacidad de la textura para caracterizar la variabilidad a una alta resolución.

Las temperaturas de la superficie terrestre durante el verano y el invierno mostraron una correlación moderadamente positiva (r = 0.46). En el verano, los valores más altos de LST estuvieron concentrados en las regiones del noroeste y centro de Argentina, mientras que en el invierno, la LST aumentó de sur a norte (Fig. 5a, b). La variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre (el desvío estándar de LST en una ventana móvil de 11 x 11 píxeles) en verano e invierno también mostró una correlación positiva y moderada (r = 0.60) (Fig. 5c, d). En general, la variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre, representada por la combinación del desvío estándar en verano e invierno, fue mayor en áreas de relieve topográfico más alto (p.ej. en los Andes y la Puna) y menor en algunos sectores del Chaco Seco, Monte de Llanura, Chaco Húmedo, Espinal y Estepa Patagónica (Fig. 5e).

Finalmente, la variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre y la de la productividad de la vegetación mostraron una correlación débil en todo el territorio de Argentina (r = 0.22 sobre la base de datos de temperatura de verano y r = 0.02 sobre la base de datos de invierno). Los valores máximos se registraron en verano en la Pampa (r = 0.40), Estepa Patagónica (r = 0.37), Espinal (r = 0.35) y Monte de Llanura (r = 0.34; Tabla S3).

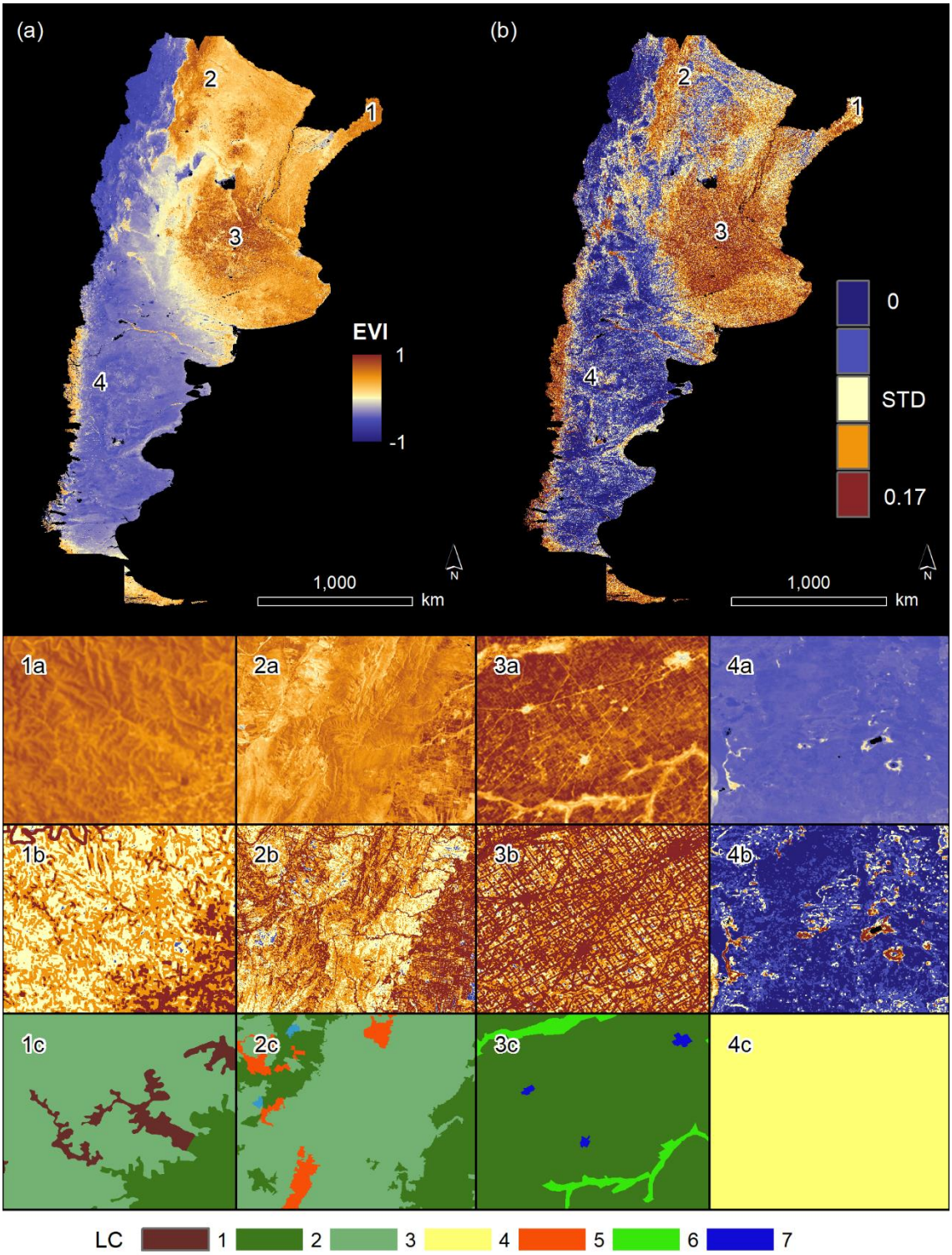

Fig. 4. (a) Índice de vegetación mejorado (EVI) derivado de datos de Landsat 8 nivel 1 de reflectancia de la superficie entre los años 2013 y 2018, (b) variabilidad espacial de la vegetación, definida como el desvío estándar de EVI captado en una ventana móvil de 11 x 11 píxeles, y (1-4) detalle de EVI, variabilidad espacial de la vegetación y cobertura del suelo (los números coinciden con las ubicaciones en mapas a escala país). Clases de cobertura del suelo (LC): clases (1) plantaciones forestales, (2) cultivos, (3) bosques nativos, (4) arbustales, (5) pastizales, (6) humedales con vegetación herbácea y (7) áreas urbanas (https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-informe_tecnico_lccs.pdf).

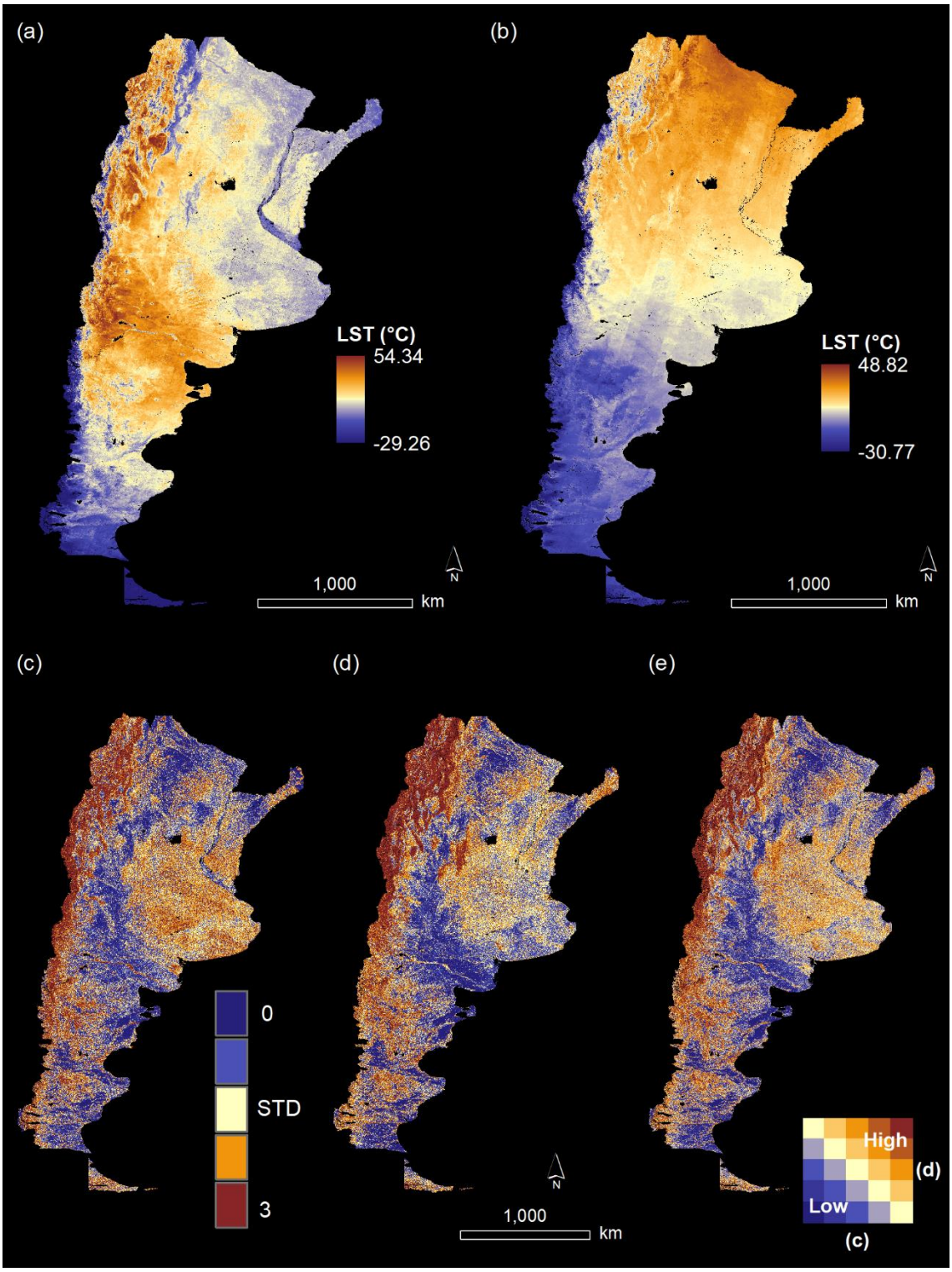

Fig. 5. (a) Temperatura de la superficie terrestre (LST) basada en B10 (temperatura de brillo) de datos de Landsat 8 TIR para verano, (b) LST basada en B10 (temperatura de brillo) de datos de Landsat 8 TIR para invierno, (c) variabilidad espacial de la temperatura, definida como el desvío estándar de LST captado en una ventana móvil de 11 x 11 píxeles, para verano, (d) invierno, y (e) interacción de la variabilidad espacial de la temperatura para verano e invierno.

3.3 Áreas de posible riesgo y resiliencia frente a la variabilidad climática

Combinamos los índices de variabilidad temporal de productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre (Fig. 6a) con sus respectivos índices de variabilidad espacial (Fig. 6b) para identificar posibles áreas que se encuentran en riesgo y que sean resilientes frente a la variabilidad climática (Fig. 6c). Las áreas que resultaron de HL (alta variabilidad temporal y baja variabilidad espacial) son las de mayor amenaza para la biodiversidad como posibles zonas críticas de riesgo, mientras que las áreas que resultaron de LH (baja variabilidad temporal y alta variabilidad espacial) son potencialmente las más resilientes (Fig 6d).

El mapa de zonas críticas basado en la variabilidad temporal y espacial de la vegetación (Fig. 6,1d) difirió considerablemente del mapa basado en variabilidad temporal y espacial de la temperatura (Fig. 6,2d). Según los índices de productividad de la vegetación, las zonas críticas de riesgo se encuentran concentradas en los Altos Andes, la Puna y los Esteros del Iberá, y las zonas críticas de resiliencia se encuentran en la Selva Paranaense y las Yungas Australes. Las zonas críticas de riesgo basadas en los índices de temperatura de la superficie terrestre resultaron muy diferentes. Por ejemplo, la Selva Paranaense, en el noreste argentino, tiene alta resiliencia según la productividad de la vegetación, pero tiene baja resiliencia según la temperatura de la superficie terrestre.

El último paso consistió en identificar las zonas críticas de alto riesgo y resiliencia derivadas de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre (Fig. 7c). Según estos análisis, las áreas de riesgo alto se encuentran en la región del norte (315.517 km^2), predominantemente en el Chaco Húmedo, Espinal, los Esteros del Iberá, la Sabana de la Mesopotamia y el Delta e Islas del Paraná, y en el sur, en una porción reducida de la Estepa Patagónica (36.190 km^2). Las áreas más resilientes se encuentran en el noroeste (133.380 km^2) y centro-oeste de Argentina (88.704 km^2), y comprenden las ecorregiones de las Yungas Australes, Bosques Patagónicos, Puna, Monte de Sierras y Bolsones, y una porción pequeña de la Estepa Patagónica.

4. Discusión

4.1 Índices de variabilidad temporal y espacial

Desarrollamos nuevos índices que captaron la variabilidad espacial y temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre que pueden ser aplicados para la conservación de la biodiversidad. Los índices cuantificaron el riesgo y la resiliencia frente a la variabilidad climática. La serie de tiempo de MODIS EVI/LST captó la variabilidad temporal y las texturas de Landsat 8 EVI/LST captaron la variabilidad espacial. Combinamos estos índices para identificar zonas de riesgo y resiliencia frente a la variabilidad climática.

La serie de tiempo de MODIS EVI/LST brindó un conjunto de datos con gran potencialidad para calcular índices temporales basados en métricas estacionales (inicio, fin y duración del período de crecimiento). La obtención de métricas mediante series de tiempo se basa en su mayoría en índices de vegetación, como EVI y NDVI (Zeng et al., 2020). No obstante, los índices de vegetación a veces no pueden detectar patrones fenológicos debido a que las variaciones en la productividad de la vegetación son bajas durante un año, especialmente en áreas donde la vegetación se encuentra muy dispersa (Liu et al., 2016) (ver áreas en blanco en la Fig. 3a). De esta manera,

la variabilidad temporal de la temperatura de la superficie terrestre desempeña un papel independiente y complementario en estudios de fenología (Gonsamo et al., 2012; Liu et al., 2016). Los cambios temporales en la temperatura, especialmente la posición temporal (el cambio en el momento en que ocurre un evento de temperatura específico) generalmente se identifican sobre la base de distribución estadística, como cambio en la media y aumento en el desvío estándar. Sin embargo, la temperatura puede variar en el tiempo sin tener cambios en la distribución estadística (Garcia et al., 2014; Loarie et al., 2009). Por ejemplo, los cambios temporales en la temperatura (i.e., desplazamientos en la fenología de la temperatura) de determinados eventos resultan en cambios en la posición temporal, pero ningún cambio en la distribución estadística, y por lo tanto los valores de la media y del desvío estándar, no se ven afectados y permanecen constantes. De este modo, los estudios que se concentran estrictamente en el cambio direccional de las medias y no en los patrones de cambio de la fenología pueden subestimar los efectos del cambio climático sobre los patrones y las respuestas de la biodiversidad (Waldock et al., 2018). En este contexto, la variabilidad temporal de la temperatura (i.e. CV_LST_SOS) puede analizarse como una nueva métrica de estacionalidad para captar la variabilidad climática.

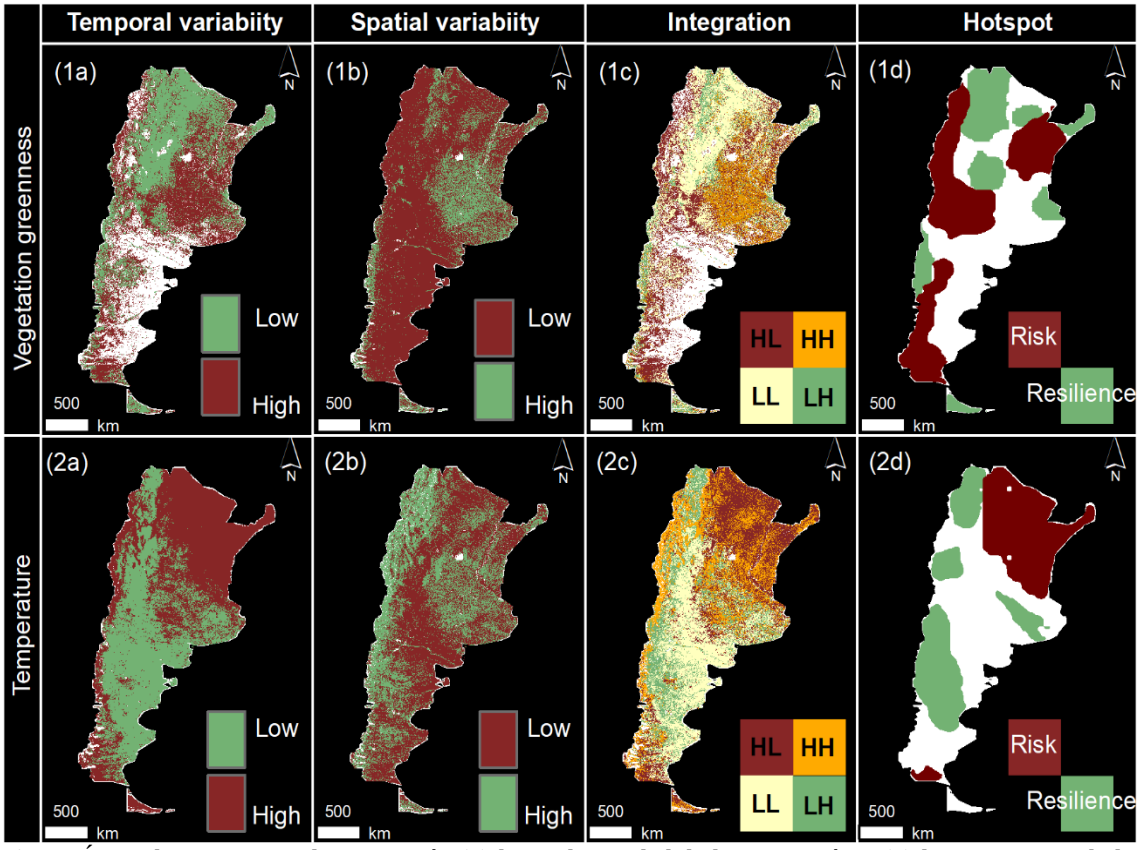

Fig. 6. Áreas de riesgo y resiliencia según (1) la productividad de la vegetación y (2) la temperatura de la superficie terrestre: (a) variabilidad temporal, (b) variabilidad espacial, (c) integración entre la variabilidad espacial y la temporal, y (d) mapas de zonas críticas según el estadístico Getis-Ord Gi*. Áreas de color blanco en (a) y (c) tuvieron pixeles con <15 observaciones de métricas estacionales.

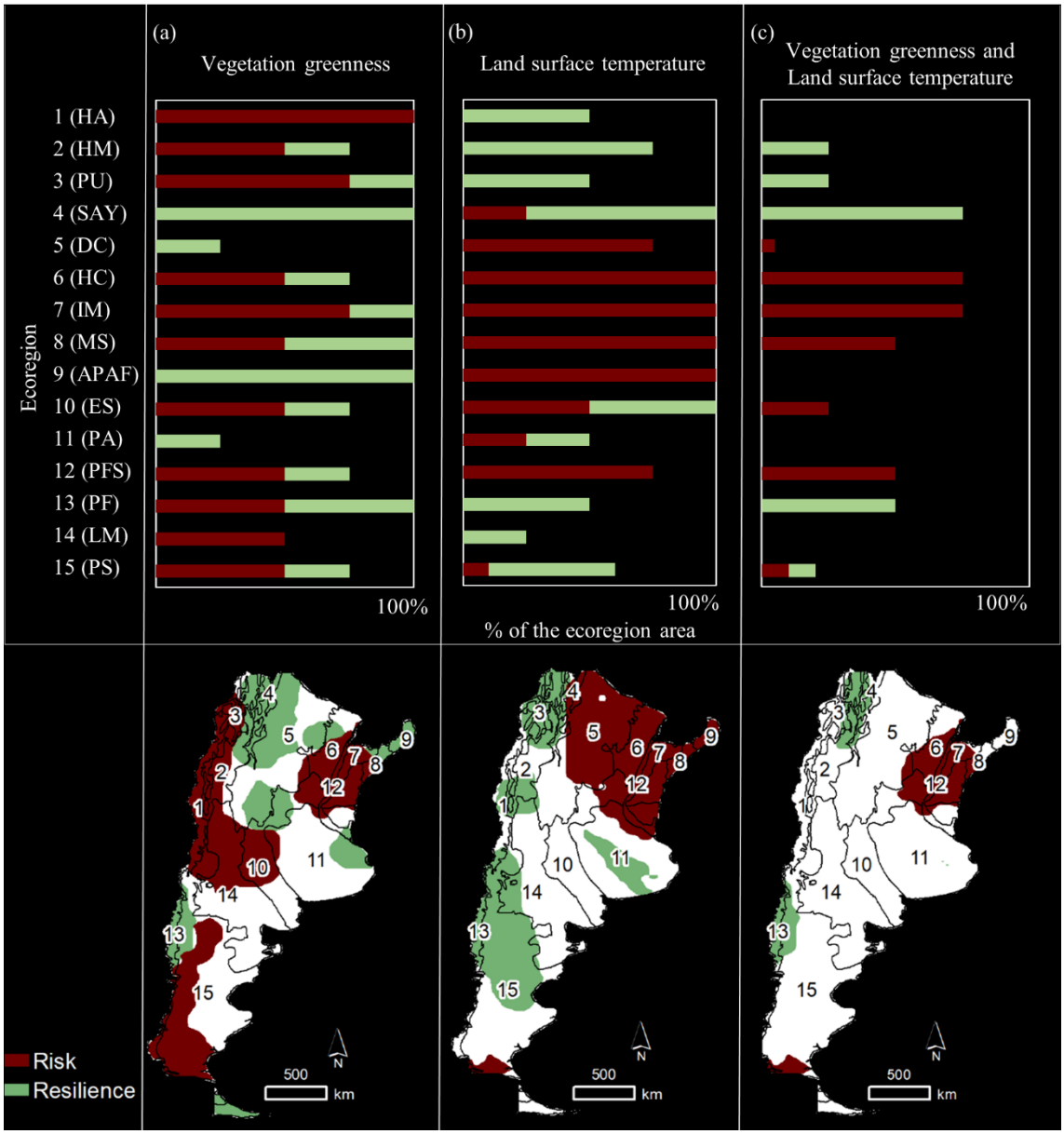

Fig. 7. Porcentaje de cada ecorregión que se encontró en riesgo o resiliente según (a) la productividad de la vegetación, (b) la temperatura de la superficie terrestre y (c) la integración de ambas variables. Abreviaturas de las ecorregiones: 1 – Altos Andes (HA), 2 –Monte de sierras y bolsones (HM), 3 - Puna (PU), 4 - Yungas Australes (SAY), 5 – Chaco Seco (DC), 6 – Chaco Húmedo (HC), 7 – Esteros del Iberá (IM), 8 – Sabana de la Mesopotamia (MS), 9 – Selva Paranaense (APAF), 10 - Espinal (ES), 11 - Pampa (PA), 12 - Delta e Islas del Paraná (PFS), 13 - Bosques Patagónicos (PF), 14 - Monte de llanura (LM), 15 – Estepa Patagónica (PS).

En el análisis encontramos diferencias en patrones temporales de productividad de la vegetación y de temperatura de la superficie terrestre en Argentina. La correlación entre CV_EVI_SOS y CV_LST_SOS resultó ser débil a baja resolución (r = -0.19) y aumentó a alta resolución. Dentro de las ecorregiones, la correlación fue moderadamente positiva (r = 0.58) a moderadamente negativa (r = -0.38). Las ecorregiones de Argentina son diversas en cuanto a características de la vegetación y propiedades del terreno. Por ejemplo, el

crecimiento de la vegetación puede adecuarse al calentamiento rápido de la temperatura y así resultar menos afectado por el cambio climático (Hikosaka et al., 2006). En la Meseta Tibetana, el desacople entre las isolíneas de la productividad de la vegetación y la temperatura se encontró asociado a efectos topográficos. La respuesta desfasada de la productividad de la vegetación se encontró relacionada con la restricción hídrica y el gradiente de elevación (An et al., 2018). En el sudoeste de China, la relación entre vegetación, temperatura y precipitaciones estuvo determinada principalmente por el tipo de vegetación, el relieve, la topografía y las condiciones climáticas (Liu et al., 2018; Wang et al., 2008), con relaciones positivas en las tierras de cultivo y en arbustales, donde la elevación fue < 1000 m.

Si bien los patrones temporales encontrados no mostraron una alta correlación espacial, se encontró una fuerte variabilidad interanual en el inicio del período de crecimiento y el aumento de temperatura en primavera entre los años 2001 y 2018. La alta variabilidad de estos valores revela áreas donde los momentos en que ocurren los eventos clave relacionados con cambios de temperatura y vegetación son asincrónicos, lo que podría tener impactos importantes en las especies que dependen de estos eventos en la primavera como señales ecológicas (p.ej., para reproducción o migración). En efecto, la alta variabilidad del comienzo de la primavera puede causar desacoples fenológicos entre animales y plantas (Thackeray et al., 2010), especialmente si la magnitud de la variación es mayor que la ocurrida en décadas previas a nuestro estudio.

La textura de la imagen basada en el desvío estándar de EVI y LST de datos de Landsat 8 captó la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre; de esta manera, se pudo identificar posibles áreas de resiliencia para la biodiversidad. La variabilidad espacial de la productividad de la vegetación tiene una fuerte influencia en los patrones de biodiversidad (Stein et al., 2014); promueve la diversidad de especies, al aumentar la cantidad de nichos disponibles (Tews et al., 2004), así como el aislamiento genético en especies con poco desplazamiento; estos factores conducen a la especiación (Thorpe et al., 2008) y aumentan la disponibilidad de microhábitats que proveen refugios a las especies para protegerse de condiciones adversas y eventos climáticos extremos (Keppel et al., 2012). En particular, este mayor acceso a la variedad de microhábitats vincula la variabilidad espacial de la vegetación con una mayor resiliencia en el contexto de cambios a corto (Piha et al., 2007) y largo plazo (Virah-sawmy et al., 2009). La variabilidad espacial de la productividad de la vegetación también aumenta la resiliencia ambiental al mitigar la pérdida de procesos ecosistémicos (Turner et al., 2013) y promover la redundancia funcional (Feit et al., 2019). Los índices de productividad de la vegetación caracterizan la productividad primaria neta (Sims et al., 2006), y las regiones con mayor productividad general pueden albergar más especies (Currie, 2020). Las medidas de textura derivadas de índices de vegetación brindan información adicional sobre la existencia de patrones espaciales de productividad y son grandes predictores de patrones de riqueza de aves (Farwell et al., 2020; St-Louis et al., 2009).

La variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre también moldea los patrones de riqueza de especies. Por ejemplo, la variabilidad espacial de la temperatura puede aumentar la riqueza de especies a través de la generación de nichos de temperatura que pueden ser usados por organismos adaptados a ambientes térmicos de características singulares (Letten et al., 2013). Además, las especies pueden usar ambientes con alta variabilidad espacial para mitigar las temperaturas extremas, minimizando la exposición a temperaturas cálidas y frías (Scheffers et al., 2014). Las áreas de alta variabilidad espacial de la temperatura también

son de especial importancia para las especies sensibles al clima, incluidas aquellas con baja capacidad de termorregulación y escasa tolerancia térmica (Elsen et al., 2020). Consideradas en conjunto, las regiones de alta variabilidad espacial de temperatura de la superficie terrestre pueden contribuir a reforzar la resiliencia de la biodiversidad frente a las amenazas relacionadas con cambios fenológicos de los regímenes de temperatura. Los resultados de nuestro trabajo muestran que, si bien en Argentina se registran cambios marcados de temperatura durante el año (Fig. 5a, b), la ubicación de las regiones con alta variabilidad espacial se mantiene relativamente constante en el curso de un año (Fig. 5c-e).

Encontramos zonas críticas de áreas resilientes (baja variabilidad temporal y alta variabilidad espacial en la productividad de la vegetación y en la temperatura de la superficie terrestre, LH) en las zonas noroeste y centro-oeste de Argentina (Fig. 7c), que abarcan las ecorregiones de las Yungas Australes, Bosques Patagónicos, Puna, Monte de Sierras y Bolsones, y una porción pequeña de la Estepa Patagónica. Estas áreas pueden llegar a ser resilientes frente a la variabilidad climática y pueden ser áreas importantes para la conservación de la biodiversidad (Kerr y Packer, 1997). Las zonas críticas de alto riesgo (áreas con alta variabilidad temporal y baja variabilidad espacial en la productividad de la vegetación y en la temperatura de la superficie terrestre, HL) en el noreste (predominantemente Chaco Húmedo, Espinal, Esteros del Iberá, Sabana de la Mesopotamia y Delta e Islas del Paraná; Fig. 7c) tienen una marcada abundancia de humedales, así como de bosques, pastizales, lagos y pantanos (Neiff, 2001). Estos ecosistemas albergan una alta riqueza de especies: más de 450 especies de plantas, 50 de peces, 40 de anfibios, 50 de reptiles, 350 de aves y 70 de mamíferos (Ginzburg y Adámoli, 2006; Neiff, 2001). Los episodios de temperaturas extremas que ocurren en el noreste de Argentina pueden tener un impacto negativo importante en las especies si no existen refugios de temperatura. Esto es particularmente preocupante en el caso de especies cuyas poblaciones ya se han visto reducidas debido a los cambios de uso del suelo. Por ejemplo, estas ecorregiones albergan al menos 22 especies de aves amenazadas o casi amenazadas a nivel mundial que dependen de pastizales, algunas en combinación con humedales colindantes (Azpiroz et al., 2012). Para mitigar los efectos adversos de la variabilidad climática sobre la biodiversidad es necesario eliminar las presiones que existen sobre los humedales (i.e., construcción de represas, cambios en el uso del suelo, drenaje, etc.; Sica et al., 2018) y fortalecer la resiliencia aumentando la heterogeneidad de la cobertura natural del suelo, que en esta región está altamente modificada (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

4.2 Implicancias para la conservación y el manejo

En las áreas de Argentina donde es obligatorio contar con planes de uso del suelo, como en los bosques (Ley Nacional de Bosques Nativos N° 26.331), realizar ajustes estratégicos en las zonas de uso del suelo ya existentes puede contribuir a mejorar la conservación de la biodiversidad (Martinuzzi et al., 2018). En Argentina, actualmente menos del 9% de la superficie terrestre se encuentra protegida (UNEP-WCMC, 2020); ello significa que sería necesario duplicar el tamaño del patrimonio actual de áreas protegidas para cumplir con los objetivos internacionales establecidos por el Convenio sobre la Diversidad Biológica (17% de las áreas terrestres y de aguas continentales). Nuestro enfoque, que consistió en integrar índices de productividad de vegetación y de temperatura de la superficie terrestre, nos permitió identificar regiones donde los ambientes bióticos y abióticos son relativamente estables a escalas interanuales y espacialmente heterogéneos a escalas de paisaje. Estas características minimizan el riesgo de los desacoples fenológicos temporales

a la vez que maximizan la resiliencia ofreciendo refugios y mitigando las temperaturas extremas para compensar la pérdida total de hábitat. Dichas regiones están ubicadas en los bosques del noroeste y centro-oeste de Argentina (Fig. 6d). La protección de estas regiones puede ser una manera eficiente de proteger los patrones actuales de biodiversidad, lo cual se puede alcanzar maximizando la variabilidad espacial de la temperatura y la vegetación, y aumentando la capacidad de adaptación al cambio climático, minimizando la variabilidad temporal de la temperatura y la vegetación (Lawler et al., 2015; Tingley et al., 2014).

Nuestro análisis también mostró áreas donde los riesgos para la conservación de la biodiversidad son menores debido a la alta o baja variabilidad espacio-temporal (las categorías HH y LL de la Fig. 6; ver también Tabla 1). Si bien los riesgos asociados a la alta variabilidad temporal pueden ser compensados en cierta medida por la mayor resiliencia que proporciona la alta variabilidad espacial —así como la falta de resiliencia asociada a la baja variabilidad espacial puede ser compensada por la variabilidad temporal— no siempre resulta claro qué factor predomina en los procesos de amenaza de las especies. Por ejemplo, las especies adaptadas a los climas que varían anualmente también suelen ser más resilientes ante la pérdida de hábitat porque están mejor adaptadas a hacer frente un ambiente cambiante en temperatura (Balmford, 1996; Srinivasan et al., 2019). De la misma manera, las especies adaptadas a hábitats de llanuras, caracterizados por variabilidad espacial de temperatura, pueden estar muy amenazadas por los cambios en la temperatura media, aun cuando los patrones fenológicos de temperatura permanecen relativamente estables en el tiempo (Colwell et al., 2008). En consecuencia, es posible que algunas regiones caracterizadas como HH o LL en nuestro análisis merezcan atención en cuanto a su conservación. No obstante, las regiones caracterizadas como de alta variabilidad temporal y baja variabilidad espacial probablemente representen los paisajes que requieran atención más urgente para su conservación.

Entre las acciones clave para promover la resiliencia se encuentran el aumento de la protección de ambientes que proveen refugio, la expansión de áreas protegidas con alta heterogeneidad espacial para mantener la complejidad estructural, así como la conexión de áreas de refugio con sistemas de corredores para reducir las barreras a los desplazamientos (Braatz, 2012; Galatowitsch et al., 2009). Estas estrategias aumentan la resiliencia de los ambientes, lo que a su vez permite que las especies se adapten a la variabilidad climática.

5. Conclusión

Los datos satelitales brindan una gran oportunidad para desarrollar nuevos índices de variabilidad espacio-temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura de la superficie terrestre; dichos índices pueden emplearse para determinar con eficiencia los paisajes que están en riesgo y los que son resilientes frente al cambio climático. En consecuencia, los cambios en el manejo de dichas regiones podrían favorecer la reducción del riesgo o el fortalecimiento de la resiliencia para minimizar la pérdida de biodiversidad. Las zonas críticas de alto riesgo son áreas donde al aumentar la resiliencia se podría tener grandes beneficios para la conservación, y las zonas de alta resiliencia representan áreas en las cuales se debe considerar seriamente la protección, con miras a mantener el patrimonio natural de biodiversidad de Argentina. Los índices obtenidos mediante datos satelitales desarrollados para Argentina se encuentran disponibles en http://silvis.forest.wisc.edu/.

Financiamiento

Agradecemos el apoyo recibido para este trabajo por National Aeronautics and Space Administration (NASA) Biodiversity and Ecological Forecasting Program (Programa de Pronóstico Ecológico y de la Biodiversidad de la NASA), proyecto 80NSSC19K0183.

Referencias

Albright, T.P., Pidgeon, A.M., Rittenhouse, C.D., Clayton, M.K., Flather, C.H., Culbert, P.D., Radeloff, V.C., 2011. Heat waves measured with MODIS land surface temperature data predict changes in avian community structure. Remote Sensing of Environment 115, 245–254. doi:10.1016/j.rse.2010.08.024

Allstadt, A.J., Vavrus, S.J., Heglund, P.J., Pidgeon, A.M., Thogmartin, W.E., Radeloff, V.C., 2015. Spring plant phenology and false springs in the conterminous US during the 21st century. Environmental Research Letters 10. doi:10.1088/1748-9326/10/10/104008

An, S., Zhu, X., Shen, M., Wang, Y., Cao, R., Chen, X., Yang, W., Chen, J., Tang, Y., 2018. Mismatch in elevational shifts between satellite observed vegetation greenness and temperature isolines during 2000–2016 on the Tibetan Plateau. Global Change Biology 24, 5411–5425. doi:10.1111/gcb.14432

Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S., Palarea, C.M., 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: A review. Journal of Field Ornithology 83, 217–246. doi:10.1111/j.1557-9263.2012.00372.x

Balmford, A., 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biolog. Tree 11, 193–196. doi:http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(96)10026-4

Barros, V.R., Boninsegna, J.A., Camilloni, I.A., Chidiak, M., Magrín, G.O., Rusticucci, M., 2015. Climate change in Argentina: Trends, projections, impacts and adaptation. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change 6, 151–169. doi:10.1002/wcc.316

Behnke, R., Vavrus, S., Allstadt, A., Albright, T., Thogmartin, W.E., Radeloff, V.C., 2016. Evaluation of downscaled, gridded climate data for the conterminous United States. Ecological Applications 26, 1338–1351. doi:10.1002/15-1061

Bellis, L.M., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., St-Louis, V., Navarro, J.L., Martella, M.B., 2008. Modeling habitat suitability for greater rheas based on satellite image texture. Ecological Applications 18, 1956–1966. doi:10.1890/07-0243.1

Beresford, A.E., Sanderson, F.J., Donald, P.F., Burfield, I.J., Butler, A., Vickery, J.A., Buchanan, G.M., 2019. Phenology and climate change in Africa and the decline of Afro-Palearctic migratory bird populations. Remote Sensing in Ecology and Conservation 5, 55–69. doi:10.1002/rse2.89

Braatz, S., 2012. Building resilience for adaptation to climate change through sustainable forest management. Building resilience for adaptation to climate change in the agriculture sector, Proceedings of a Joint FAO/OECD Workshop 23–24 April 2012 117–127. doi:ISBN 978-92-5-107373-5

Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, O., Gómez, D.A., 1999. Ecorregiones de la Argentina, Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires.

Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelús, C.L., Gilman, A.C., Longino, J.T., Cardelus, C.L., Gilman, A.C., Longino, J.T., 2008. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. Science 322, 258–261. doi:10.1126/science.1162547

Culbert, P.D., Radeloff, V.C., St-Louis, V., Flather, C.H., Rittenhouse, C.D., Albright, T.P., Pidgeon, A.M., 2012. Modeling broad-scale patterns of avian species richness across the Midwestern United States with measures of satellite image texture. Remote Sensing of Environment 118, 140–150. doi:10.1016/j.rse.2011.11.004

Currie, D.J., 2020. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness Author (s): David J . Currie Source : The American Naturalist , Vol . 137 , No . 1 (Jan ., 1991), pp . 27-49 Published by : The University of Chicago Press for The American Society 137, 27–49.

Deng, G., Zhang, H., Guo, X., Shan, Y., Ying, H., Rihan, W., 2019. Asymmetric Effects of Daytime and Nighttime Warming on Boreal Forest Spring Phenology. Remote Sensing 11. doi:10.3390/rs11141651

Elsen, P.R., Farwell, L.S., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., 2020. Landsat 8 TIRS-derived relative temperature and thermal heterogeneity predict winter bird species richness patterns across the conterminous United States. Remote Sensing of Environment 236. doi:10.1016/j.rse.2019.111514

Estes, L., Elsen, P.R., Treuer, T., Ahmed, L., Caylor, K., Chang, J., Choi, J.J., Ellis, E.C., 2018. The spatial and temporal domains of modern ecology. Nature Ecology and Evolution 2, 819–826. doi:10.1038/s41559-018-0524-4

Farwell, L.S., Elsen, P.R., Razenkova, E., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., 2020. Habitat heterogeneity captured by 30-m resolution image texture predicts bird richness across the conterminous USA. Ecological Applications. In press.

Feit, B., Blüthgen, N., Traugott, M., Jonsson, M., 2019. Resilience of ecosystem processes: a new approach shows that functional redundancy of biological control services is reduced by landscape simplification. Ecology Letters 22, 1568–1577. doi:10.1111/ele.13347

Ferrante, M., Barone, G., Kiss, M., Bozóné-Borbáth, E., Lövei, G.L., 2017. Ground-level predation on artificial caterpillars indicates no enemy-free time for lepidopteran larvae. Community Ecology 18, 280–286. doi:10.1556/168.2017.18.3.6

Fu, Y.H., Liu, Y., De Boeck, H.J., Menzel, A., Nijs, I., Peaucelle, M., Peñuelas, J., Piao, S., Janssens, I.A., 2016. Three times greater weight of daytime than of night-time temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees. New Phytologist 212, 590–597. doi:10.1111/nph.14073

Galatowitsch, S., Frelich, L., Phillips-Mao, L., 2009. Regional climate change adaptation strategies for biodiversity conservation in a midcontinental region of North America. Biological Conservation 142, 2012–2022. doi:10.1016/j.biocon.2009.03.030

García-álvarez, D., Delden, H. Van, Teresa, M., Olmedo, C., Paegelow, M., 2019. Remote Sensing Technology for Evaluation of Variations in Land Surface Temperature, and Case Study Analysis from Southwest Nigeria: Volume Eight. Springer International Publishing. doi:10.1007/978-3-030-04750-4

Garcia, R.A., Cabeza, M., Rahbek, C., Araújo, M.B., 2014. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. Science 344. doi:10.1126/science.1247579

Getis, A., Ord, J.K., 1992. The Analysis of Spatial Association. Geographical Analysis 24, 189–206.

Ginzburg, R., Adámoli, Y.J., 2006. "Situacion ambiental en el Chaco Humedo," in: "La Situacion Ambiental En El Chaco Humedo." pp. 103–113.

Glennon, M.J., Langdon, S.F., Rubenstein, M.A., Cross, M.S., 2019. Temporal changes in avian community composition in lowland conifer habitats at the southern edge of the boreal zone in the Adirondack Park, NY. PLoS ONE 14, 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0220927

Gonsamo, A., Chen, J.M., David, T.P., Kurz, W.A., Wu, C., 2012. Land surface phenology from optical satellite measurement and CO eddy covariance technique. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 117, 1–18. doi:10.1029/2012JG002070

González-Braojos, S., Sanz, J.J., Moreno, J., 2017. Decline of a montane Mediterranean pied flycatcher Ficedula hypoleuca population in relation to climate. Journal of Avian Biology 48, 1383–1393. doi:10.1111/jav.01405

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. doi:10.1126/science.1244693

Haralick, R.M., 1979. Statistical and strutural approaches to texture. Proceedings of the IEEE 67(5).

Helman, D., 2018. Land surface phenology: What do we really 'see' from space? Science of the Total Environment 618, 665–673. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.07.237

Hengl, T., Heuvelink, G.B.M., Tadić, M.P., Pebesma, E.J., 2012. Spatio-temporal prediction of daily temperatures using time-series of MODIS LST images. Theoretical and Applied Climatology 107, 265–277. doi:10.1007/s00704-011-0464-2

Hikosaka, K., Ishikawa, K., Borjigidai, A., Muller, O., Onoda, Y., 2006. Temperature acclimation of photosynthesis: Mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. Journal of Experimental Botany 57, 291–302. doi:10.1093/jxb/erj049

Hmimina, G., Dufrêne, E., Pontailler, J.Y., Delpierre, N., Aubinet, M., Caquet, B., de Grandcourt, A., Burban, B., Flechard, C., Granier, A., Gross, P., Heinesch, B., Longdoz, B., Moureaux, C., Ourcival, J.M., Rambal, S., Saint André, L., Soudani, K., 2013. Evaluation of the potential of MODIS satellite data to predict vegetation phenology in different biomes: An investigation using ground-based NDVI measurements. Remote

Sensing of Environment 132, 145–158. doi:10.1016/j.rse.2013.01.010
Hu, Q., Sulla-Menashe, D., Xu, B., Yin, H., Tang, H., Yang, P., Wu, W., 2019. A phenology-based spectral and temporal feature selection method for crop mapping from satellite time series. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation 80, 218–229. doi:10.1016/j.jag.2019.04.014
Huete, A., Didan, K., Miura, H., Rodriguez, E.P., Gao, X., Ferreira, L.F., 2002. Overview of the radiometric and biopyhsical performance of the MODIS vegetation indices. Remote Sensing of Environment 83, 195–213.
Huete, A.R., Didan, K., Van Leeuwen, W., 1999. Modis Vegetation Index. Vegetation Index and Phenology Lab 3, 129.
Jetz, W., McGeoch, M.A., Guralnick, R., Ferrier, S., Beck, J., Costello, M.J., Fernandez, M., Geller, G.N., Keil, P., Merow, C., Meyer, C., Muller-Karger, F.E., Pereira, H.M., Regan, E.C., Schmeller, D.S., Turak, E., 2019. Essential biodiversity variables for mapping and monitoring species populations. Nature Ecology and Evolution 3, 539–551. doi:10.1038/s41559-019-0826-1
Jin, H., Eklundh, L., 2014. A physically based vegetation index for improved monitoring of plant phenology. Remote Sensing of Environment 152, 512–525. doi:10.1016/j.rse.2014.07.010
Jolliffe, I.T., 2002. Principal Component Analysis (PCA), Second edi. ed. New York.
Jolliffe, I.T., Cadima, J., Cadima, J., 2016. Principal component analysis : a review and recent developments Subject Areas. Phil.Trans.R.Soc.A 374, 1–16.
Jönsson, P., Eklundh, L., 2004. TIMESAT - A program for analyzing time-series of satellite sensor data. Computers and Geosciences 30, 833–845. doi:10.1016/j.cageo.2004.05.006
Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D., Franklin, S.E., 2012. Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. Global Ecology and Biogeography 21, 393–404. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x
Kerr, J.T., Packer, L., 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. Nature 385, 252–254.
Ḱoppen, W., Volken, E., Brönnimann, S., 2011. The thermal zones of the Earth according to the duration of hot, moderate and cold periods and to the impact of heat on the organic world. Meteorologische Zeitschrift 20, 351–360. doi:10.1127/0941-2948/2011/105
Lawler, J.J., Ackerly, D.D., Albano, C.M., Anderson, M.G., Dobrowski, S.Z., Gill, J.L., Heller, N.E., Pressey, R.L., Sanderson, E.W., Weiss, S.B., 2015. The theory behind, and the challenges of, conserving nature's stage in a time of rapid change. Conservation Biology 29, 618–629. doi:10.1111/cobi.12505
Letten, A.D., Ashcroft, M.B., Keith, D.A., Gollan, J.R., Ramp, D., 2013. The importance of temporal climate variability for spatial patterns in plant diversity. Ecography 36, 1341–1349. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00346.x
Levin, N., Shmida, A., Levanoni, O., Tamari, H., Kark, S., 2007. Predicting mountain plant richness and rarity from space using satellite-derived vegetation indices. Diversity and Distributions 13, 692–703. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00372.x
Liu, H., Zhang, M., Lin, Z., Xu, X., 2018. Spatial heterogeneity of the relationship between vegetation dynamics and climate change and their driving forces at multiple time scales in Southwest China. Agricultural and Forest Meteorology 256–257, 10–21. doi:10.1016/j.agrformet.2018.02.015
Liu, Y., Wu, C., Peng, D., Xu, S., Gonsamo, A., Jassal, R.S., Altaf Arain, M., Lu, L., Fang, B., Chen, J.M., 2016. Improved modeling of land surface phenology using MODIS land surface reflectance and temperature at evergreen needleleaf forests of central North America. Remote Sensing of Environment 176, 152–162. doi:10.1016/j.rse.2016.01.021
Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B., Ackerly, D.D., 2009. The velocity of climate change. Nature 462, 1052–1055. doi:10.1038/nature08649
Lu, D., Batistella, M., 2005. Exploring TM image texture and its relationships with biomass estimation in Rondônia, Brazilian Amazon. Acta Amazonica 35, 249–257. doi:10.1590/S0044-59672005000200015
Lu, L., Zhang, T., Wang, T., Zhou, X., 2018. Evaluation of collection-6 MODIS land surface temperature product using multi-year ground measurements in an arid area of northwest China. Remote Sensing 10. doi:10.3390/rs10111852
Martinuzzi, S., Ebastian, Rivera, L., Politi, N., Bateman, B.L., De Los Llanos, E.R., Lizarraga, L., Soledad De Bustos, M., Chalukian, S., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., 2018. Enhancing biodiversity conservation in existing land-use plans with widely available datasets and spatial analysis techniques. Environmental Conservation 45, 252–260. doi:10.1017/S0376892917000455
Matsushita, B., Yang, W., Chen, J., Onda, Y., Qiu, G., 2007. Sensitivity of the Enhanced Vegetation Index (EVI) and Normalized Difference

Vegetation Index (NDVI) to topographic effects: A case study in high-density cypress forest. Sensors 7, 2636–2651. doi:10.3390/s7112636
Neiff, J.J., 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America, in: Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation. pp. 157–186.
Oliver, T., Roy, D.B., Hill, J.K., Brereton, T., Thomas, C.D., 2010. Heterogeneous landscapes promote population stability. Ecology Letters 13, 473–484. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01441.x
Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K.B., Mace, G.M., Martín-López, B., Woodcock, B.A., Bullock, J.M., 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. Trends in Ecology and Evolution 30, 673–684. doi:10.1016/j.tree.2015.08.009
Pearce-Higgins, J.W., Eglington, S.M., Martay, B., Chamberlain, D.E., 2015. Drivers of climate change impacts on bird communities. Journal of Animal Ecology 84, 943–954. doi:10.1111/1365-2656.12364
Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. Science 330, 1496–1501. doi:10.1126/science.1196624
Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I.A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M., Zhu, X., 2019. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. Global Change Biology 25, 1922–1940. doi:10.1111/gcb.14619
Piha, H., Luoto, M., Piha, M., Merilä, J., 2007. Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. Global Change Biology 13, 300–311. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01276.x
Radeloff, V.C., Dubinin, M., Coops, N.C., Allen, A.M., Brooks, T.M., Clayton, M.K., Costa, G.C., Graham, C.H., Helmers, D.P., Ives, A.R., Kolesov, D., Pidgeon, A.M., Rapacciuolo, G., Razenkova, E., Suttidate, N., Young, B.E., Zhu, L., Hobi, M.L., 2019. The Dynamic Habitat Indices (DHIs) from MODIS and global biodiversity. Remote Sensing of Environment 222, 204–214. doi:10.1016/j.rse.2018.12.009
Robinson, N.M., Leonard, S.W.J., Bennett, A.F., Clarke, M.F., 2016. Are forest gullies refuges for birds when burnt? The value of topographical heterogeneity to avian diversity in a fire-prone landscape. Biological Conservation 200, 1–7. doi:10.1016/j.biocon.2016.05.010
Savitzky, A., Golay, M.J.E., 1964. Smoothing and Differentiation of Data by Simplified Least Squares Procedures. Analytical Chemistry 36, 1627–1639. doi:10.1021/ac60214a047
Scheffers, B.R., Edwards, D.P., Diesmos, A., Williams, S.E., Evans, T.A., 2014. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. Global Change Biology 20, 495–503. doi:10.1111/gcb.12439
Sica, Y. V., Gavier-Pizarro, G.I., Pidgeon, A.M., Travaini, A., Bustamante, J., Radeloff, V.C., Quintana, R.D., 2018. Changes in bird assemblages in a wetland ecosystem after 14 years of intensified cattle farming. Austral Ecology 43, 786–797. doi:10.1111/aec.12621
Sims, D.A., Rahman, A.F., Cordova, V.D., El-Masri, B.Z., Baldocchi, D.D., Flanagan, L.B., Goldstein, A.H., Hollinger, D.Y., Misson, L., Monson, R.K., Oechel, W.C., Schmid, H.P., Wofsy, S.C., Xu, L., 2006. On the use of MODIS EVI to assess gross primary productivity of North American ecosystems. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 111, 1–16. doi:10.1029/2006JG000162
Socolar, J.B., Epanchin, P.N., Beissinger, S.R., Tingley, M.W., 2017. Phenological shifts conserve thermal niches in North American birds and reshape expectations for climate-driven range shifts. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 114, 12976–12981. doi:10.1073/pnas.1705897114
Srinivasan, U., Elsen, P.R., Wilcove, D.S., 2019. Annual temperature variation influences the vulnerability of montane bird communities to land-use change. Ecography 42, 2084–2094. doi:10.1111/ecog.04611
St-Louis, V., Pidgeon, A.M., Clayton, M.K., Locke, B.A., Bash, D., Radeloff, V.C., 2009. Satellite image texture and a vegetation index predict avian biodiversity in the Chihuahuan Desert of New Mexico. Ecography 32, 468–480. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05512.x
St-Louis, V., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., Hawbaker, T.J., Clayton, M.K., 2006. High-resolution image texture as a predictor of bird species richness. Remote Sensing of Environment 105, 299–312. doi:10.1016/j.rse.2006.07.003
Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecology Letters 17, 866–880. doi:10.1111/ele.12277
Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K.,

Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. Journal of Biogeography 31, 79–92. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x

Thackeray, S.J., Sparks, T.H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P.J., Bell, J.R., Botham, M.S., Brereton, T.M., Bright, P.W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J.M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I.D., Jones, J.T., Leech, D.I., Roy, D.B., Scott, W.A., Smith, M., Smithers, R.J., Winfield, I.J., Wanless, S., 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. Global Change Biology 16, 3304–3313. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x

Thorpe, R.S., Surget-Groba, Y., Johansson, H., 2008. The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 363, 3071–3081. doi:10.1098/rstb.2008.0077

Tingley, M.W., Darling, E.S., Wilcove, D.S., 2014. Fine- and coarse-filter conservation strategies in a time of climate change. Annals of the New York Academy of Sciences 1322, 92–109. doi:10.1111/nyas.12484

Turner, M.G., Donato, D.C., Romme, W.H., 2013. Consequences of spatial heterogeneity for ecosystem services in changing forest landscapes: Priorities for future research. Landscape Ecology 28, 1081–1097. doi:10.1007/s10980-012-9741-4

Virah-sawmy, M., Gillson, L., Willis, K.J., 2009. How Does Spatial Heterogeneity Influence Resilience to Climatic Changes? Ecological Monographs 79, 557–574.

Waldock, C., Dornelas, M., Bates, A.E., 2018. Temperature-Driven Biodiversity Change: Disentangling Space and Time. BioScience 68, 873–884. doi:10.1093/biosci/biy096

Wang, H., Ge, Q., Rutishauser, T., Dai, Y., Dai, J., 2015. Parameterization of temperature sensitivity of spring phenology and its application in explaining diverse phenological responses to temperature change. Scientific Reports 5, 1–6. doi:10.1038/srep08833

Wang, J., Meng, J.J., Cai, Y.L., 2008. Assessing vegetation dynamics impacted by climate change in the southwestern karst region of China with AVHRR NDVI and AVHRR NPP time-series. Environmental Geology 54, 1185–1195. doi:10.1007/s00254-007-0901-9

Wood, E.M., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., Keuler, N.S., 2013. Image Texture Predicts Avian Density and Species Richness. PLoS ONE 8. doi:10.1371/journal.pone.0063211

Wulder, M.A., LeDrew, E.F., Franklin, S.E., Lavigne, M.B., 1998. Aerial image texture information in the estimation of northern deciduous and mixed wood forest leaf area index (LAI). Remote Sensing of Environment 64, 64–76. doi:10.1016/S0034-4257(97)00169-7

Zeng, L., Wardlow, B.D., Xiang, D., Hu, S., Li, D., 2020. A review of vegetation phenological metrics extraction using time-series, multispectral satellite data. Remote Sensing of Environment 237, 111511. doi:10.1016/j.rse.2019.111511

UNEP-WCMC (2020). Protected Area Profile for Argentina from the World Database of Protected Areas, April 2020. Available at: www.protectedplanet.net

Material suplementario

Tabla S1. Análisis de componentes principales entre los índices temporales de productividad de la vegetación CV_EOS_EVI = coeficiente de variación de DOY en otoño con un EVI <25% del máximo anual. CV_LOS_EVI = coeficiente de variación de la duración del período de crecimiento (LOS).

Capa	Autovalor	Porcentaje de Autovalores	Acumulado de Autovalores
CP1	60,51	77,35	77,35
CP2	14,15	18,08	95,43
CP3	3,57	4,56	100
Índice	1	2	3
CV_EVI_SOS	0,78	-0,62	-0,03
CV_EVI_EOS	0,21	0,20	0,95
CV_EVI_LO	0,58	0,75	-0,29

Tabla S2. Análisis de componentes principales entre los índices de temperatura, CV_LST_SOS = coeficiente de variación de DOY al comienzo del periodo de crecimiento con una LST >25% del máximo anual, CV_LST_7EOS = coeficiente de variación de DOY en otoño con una LST <25% del máximo anual, CV_LST_LOS = coeficiente de variación del número de días entre LST_EOS y LST_SOS.

Capa	Autovalor	Porcentaje de Autovalores	Acumulado de Autovalores
CP1	21,28	95,19	95,19
CP2	0,95	4,26	99,45
CP3	0,12	0,54	100
Métrica	Componente *p*		
	1	2	3
CV_LST_25	0,93	-0,35	-0,06
CV_LST_75	0,15	0,54	-0,82
CV_LST_25_75	0,32	0,75	0,56

Tabla S3. Correlación de Pearson entre la variabilidad espacial de la productividad de la vegetación y la variabilidad espacial de la temperatura en verano e invierno.

Provincias	Verano	Invierno
Pampa	0,40	0,08
Estepa patagónica	0,37	0,19
Espinal	0,35	0,03
Monte de llanuras y bolsones	0,34	0,10
Bosques patagónicos	0,27	0,14
Altos Andes	0,20	0,01
Monte de Sierras y Bolsones	0,15	0,03
Delta e Islas del Paraná	0,15	-0,02
Chaco Seco	0,14	0,00
Chaco Húmedo	0,09	0,03
Puna	0,08	0,01
Selva Paranaense Alto	0,06	0,02
Yungas Australes	0,04	0,01
Sabana de la Mesopotamia	0,02	-0,05
Esteros del Iberá	0,00	-0,03

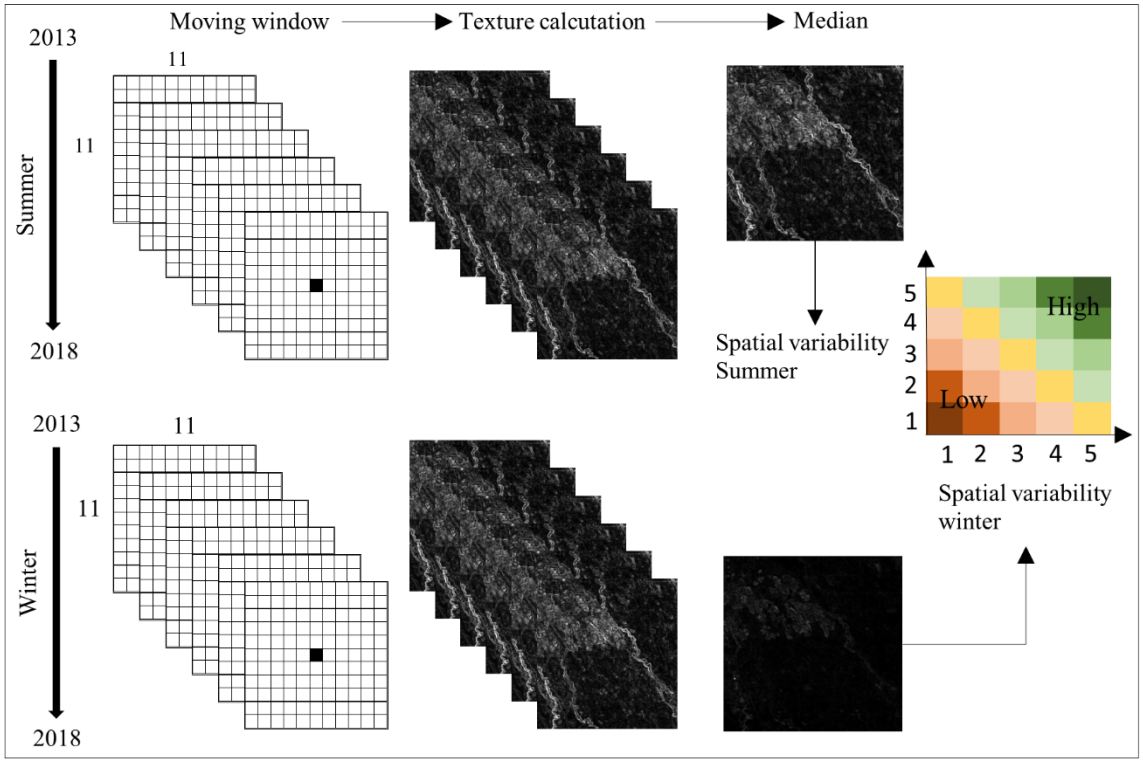

Fig. S1. Análisis de variabilidad espacial de la temperatura de la superficie terrestre en verano (noviembre a marzo) e invierno (mayo a septiembre) entre 2013 y 2018, Una ventana móvil (11x11) generó el cálculo de textura de imagen para el desvío estándar de primer orden para cada año; luego se calcularon los valores de la mediana, se clasificaron en cinco cuantiles y se los combinó en variabilidad espacial de temperatura de verano e invierno.

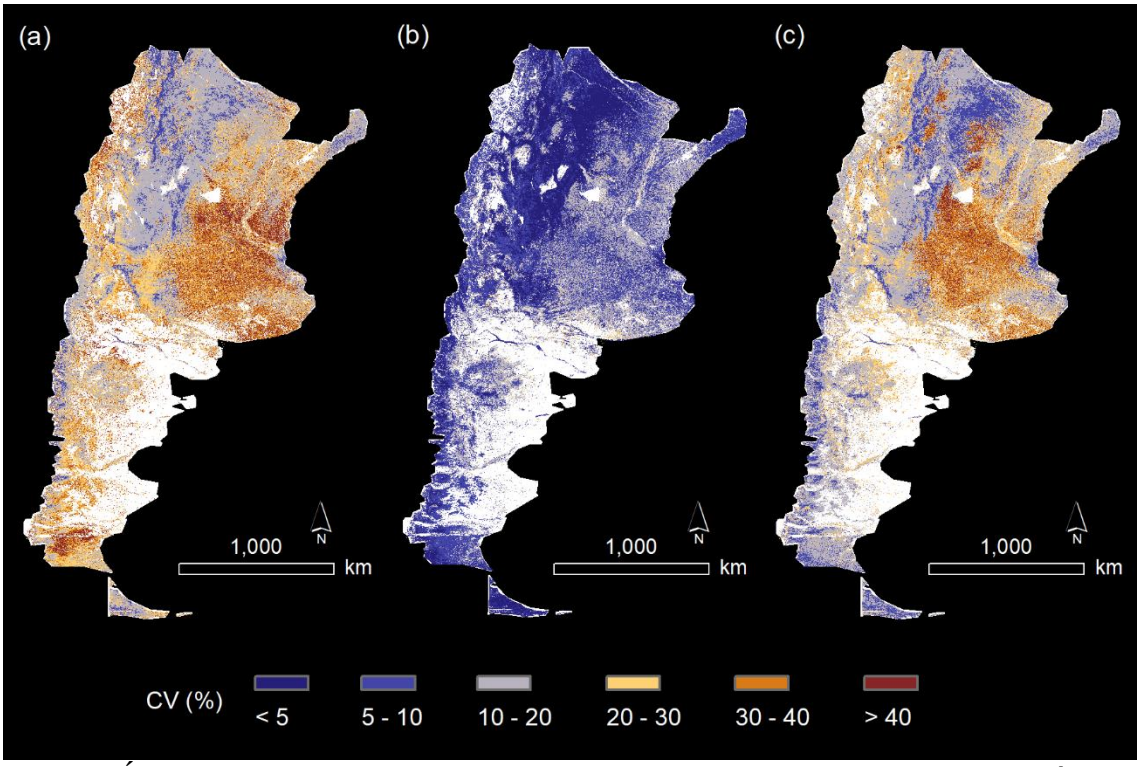

Fig. S2. Índices temporales obtenidos de datos satelitales sobre la base de métricas estacionales de productividad de la vegetación obtenidas de la serie de tiempo de EVI de MODIS: (a) coeficiente de variación (CV, %) del comienzo del período de crecimiento (CV_EVI_SOS), (b) coeficiente de variación del fin del período de crecimiento (CV_EVI_EOS), y (c) coeficiente de variación de la duración del periodo de crecimiento (CV_EVI_LOS), Áreas en blanco tuvieron menos de 15 observaciones de métricas estacionales.

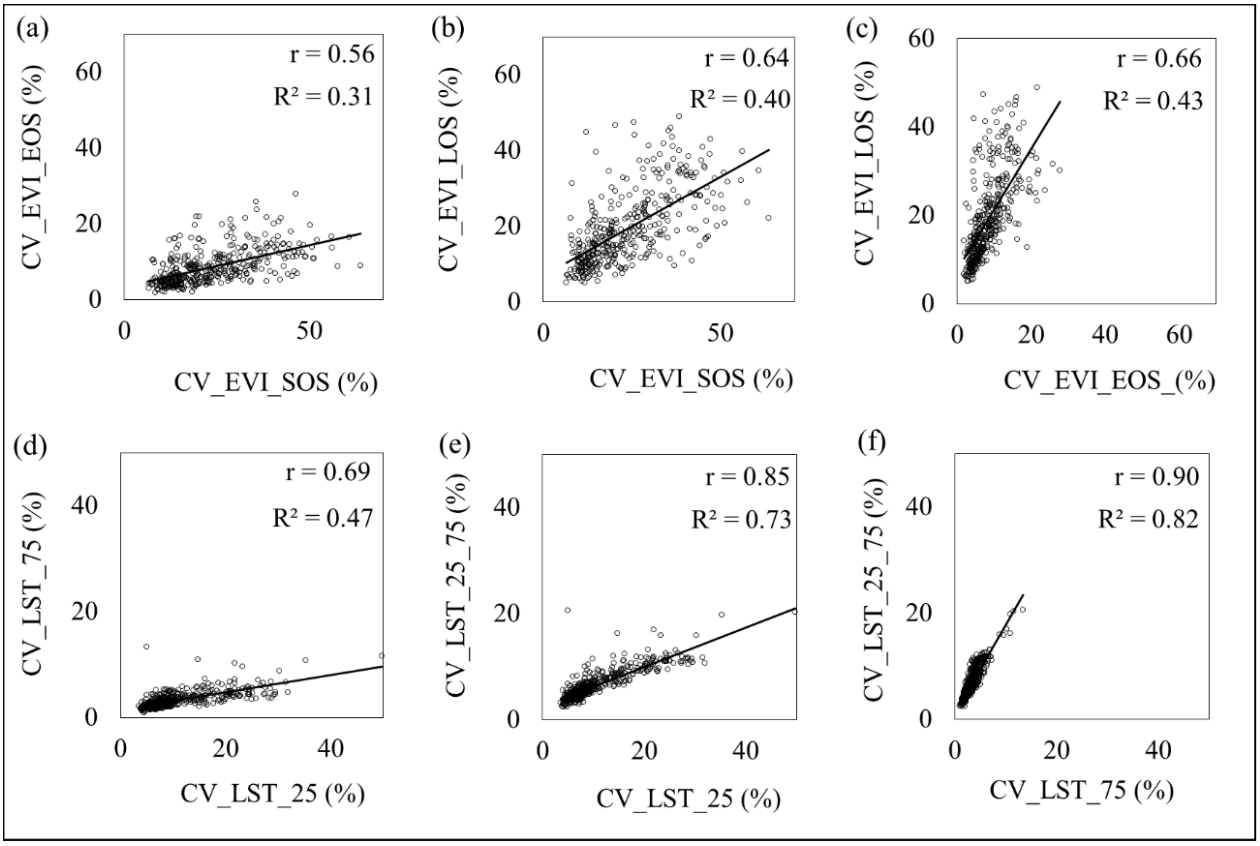

Fig. S3. Correlación de Pearson (r) y Coeficiente de determinación (R^2) entre los índices de variabilidad temporal de la productividad de la vegetación y de la temperatura: índices obtenidos de la productividad de la vegetación (a, b, c) e índices obtenidos de la temperatura (d, e, f).

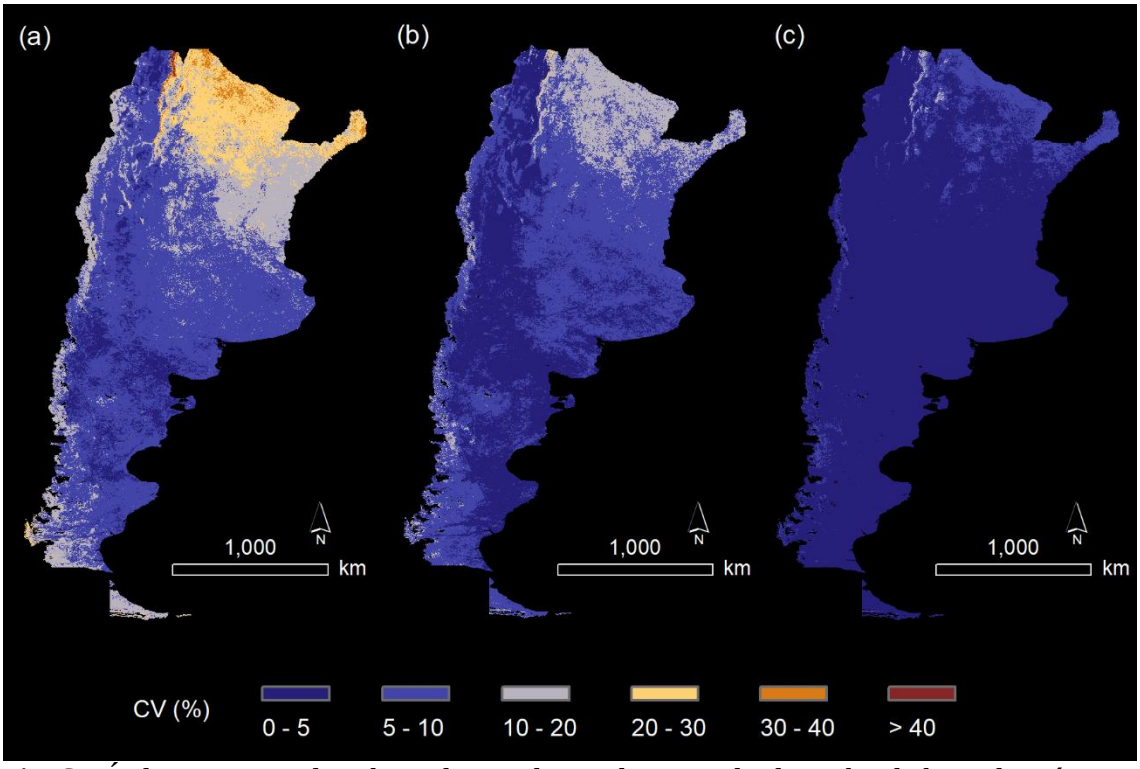

Fig. S4. Índices temporales obtenidos mediante datos satelitales sobre la base de métricas estacionales de la temperatura de la superficie terrestre (LST) obtenidas de la serie de tiempo de LST de MODIS: (a) coeficiente de variación del día del año en el que LST alcanzó el 25% del máximo (CV_LST_SOS), (b) coeficiente de variación del día del año en el que la LST alcanzó el 75% del máximo CV_LST_EOS), y (c) coeficiente de variación de la duración del período de crecimiento (LST_LOS).