



**UNSE**

Universidad Nacional  
de Santiago del Estero

# Ciclo de carbono en biomasa de bosque con relación al régimen de disturbios en el Chaco seco Argentino



**Dante Ernesto Loto**

TESIS DOCTORAL

Facultad de Ciencias Forestales

Santiago del Estero, Argentina  
2021



Loto, Dante Ernesto

Ciclo de carbono en biomasa de bosque con relación al régimen de disturbios en el Chaco seco argentino : Tesis doctoral : Facultad de Ciencias Forestales : Universidad Nacional de Santiago del Estero / Dante Ernesto Loto. - 1a ed - Santiago del Estero : Universidad Nacional de Santiago del Estero - UNSE. Facultad. de Ciencias Forestales, 2022.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-8922-06-5

1. Disturbios. 2. Bosques Nativos. 3. Incendios Forestales. I. Título.  
CDD 581.73



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO  
Facultad de Ciencias Forestales



# **Ciclo de carbono en biomasa de bosque con relación al régimen de disturbios en el Chaco seco Argentino**

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

POR

**Dante Ernesto Loto**

Licenciado en Ciencias Biológicas - Universidad Nacional de Tucumán - 2015

Director de tesis: **Dr. Ignacio Gasparri**  
Codirector: **Dra. Sandra Bravo**

Santiago del Estero, Argentina.  
Año 2020



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO**  
**Facultad de Ciencias Forestales**



**UNSE**  
Universidad Nacional  
de Santiago del Estero



**FCF-UNSE**  
DIRECCIÓN DEL PROGRAMA DE  
POSGRADO

**TÉRMINO DE APROBACIÓN**

**TESIS DOCTORAL**

En la ciudad de Santiago del Estero, a los 27 días de mayo del 2021, siendo las 10:00 horas, se reúne el Tribunal constituido por los profesores: Dr. Marcelo Fabián Arturi (Facultad de Ciencias Agrarias-Universidad Nacional de la Plata), Dra. Stella Marys Bogino (Universidad Nacional de San Luis), y Dr. Víctor Hugo Acosta (Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero) para evaluar la Tesis Doctoral del Lic. Dante Ernesto Loto, DNI: 32.928.679, en la Defensa de Tesis, convocada mediante Resolución AD Referendum FCF N° 143/2021.

La Tesis se titula "Ciclo de carbono en biomasa de bosque con relación al régimen de disturbio en el Chaco seco, Argentina" y fue dirigida por el Dr. Ignacio Gasparri (Universidad Nacional de Tucumán) y co-dirigida por la Dra. Sandra Bravo (Universidad Nacional de Santiago del Estero).

Después de evaluar la Tesis e interrogar al doctorando, el Jurado deliberó por la APROBACIÓN, con la calificación DIEZ (10).

**Jurado de Tesis**

Dr. Marcelo Fabián Arturi

Dra. Stella Marys Bogino

Dr. Víctor Hugo Acosta



## ÍNDICE GENERAL

1.INTRODUCCIÓN.....	16
1.1Antecedentes metodológicos.....	18
2.MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
2.1Área de estudio.....	19
2.2Muestreo y recopilación de datos.....	21
2.3Estimación de biomasa aérea leñosa y carbono.....	22
2.4Rasgos funcionales y diversidad de plantas leñosas.....	23
2.5Grupos funcionales de plantas leñosas.....	25
2.6Análisis estadístico.....	26
3.RESULTADOS.....	28
3.1Muestreo y recopilación de datos.....	28
3.2Estimación de biomasa aérea leñosa y carbono.....	28
3.3Rasgos funcionales y diversidad de plantas leñosas.....	28
3.4Grupos funcionales de plantas leñosas.....	32
3.5Análisis estadístico.....	35
4.DISCUSIÓN.....	44
4.1Aspectos ecológicos de los grupos funcionales.....	44
4.2Capacidad y almacenaje de carbono en grupos funcionales.....	48
5.CONCLUSIÓN.....	54
6.ANEXO 1. TABLAS Y FIGURAS.....	55
CAPÍTULO 2. Compartimentación de carbono en biomasa leñosa y su relación con disturbios de fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal.....	62
1.INTRODUCCIÓN.....	62
2.MATERIALES Y MÉTODOS.....	65
2.1Área de estudio.....	65
2.2Muestreo e inventario forestal.....	67
2.3Estimación de biomasa leñosa y carbono aéreo .....	67
2.4Carbono en compartimentos de grupos funcionales.....	68

2.5	Indicadores de disturbios.....	69
2.6	Análisis estadísticos.....	71
3.	RESULTADOS.....	72
3.1	Inventario forestal y estimación de carbono aéreo.....	72
3.2	Carbono en compartimentos de grupos funcionales.....	73
3.3	Indicadores de disturbios.....	73
3.4	Relaciones entre carbono total e indicadores de disturbios.....	74
3.5	Relaciones entre carbono de grupos funcionales e indicadores de disturbios.....	76
3.6	Carbono total y número de grupos funcionales.....	78
4.	DISCUSIÓN.....	80
4.1	Carbono total y su relación con disturbios a nivel regional.....	80
4.2	Disturbios en relación al carbono acumulado por grupo funcionales.....	86
5.	CONCLUSIÓN.....	91
6.	ANEXO 2. TABLAS Y FIGURAS.....	92
CAPITULO 3. Efecto de los disturbios sobre la composición de grupos funcionales y el balance de biomasa en bosques del Chaco seco.....		
		99
1.	INTRODUCCIÓN.....	99
2.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	101
2.1	Área de estudio e inventario de remediación de parcelas permanentes.....	101
2.2	Estimación del balance de biomasa a nivel de parcela y grupos funcionales.....	103
2.3	Disturbios con indicadores de fuegos, ganadería y aprovechamientos forestales .....	104
2.4	Análisis estadísticos y comparaciones de modelos.....	104
3.	RESULTADOS.....	105
3.1	Remediación de parcelas permanentes.....	105
3.2	Balance de indicadores de disturbios.....	107
3.3	Efecto de los indicadores de disturbios sobre la biomasa total.....	108
3.4	Efectos de los indicadores de disturbios sobre la biomasa de grupos funcionales .....	111
4.	DISCUSIÓN.....	112
4.1	Balance de biomasa a nivel de parcela forestal.....	112
4.2	Balance de biomasa a nivel de grupos funcionales.....	116

5.CONCLUSIÓN.....	120
6.ANEXO 3. TABLAS Y FIGURAS.....	122
LINEAS EMERGENTES DE INVESTIGACIÓN.....	123
BIBLIOGRAFÍA.....	125

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Diferentes tenencias del territorio dentro del área de estudio para la instalación de conglomerados forestales permanentes (número de parcelas circulares). Valores promedios para el período de los años 1970-2000 a partir de WorldClim Global Climate Data.....	19
Tabla 2. Descripción de rasgos funcionales seleccionados y clasificación para entrada de datos.....	23
Tabla 3. Valores (promedio $\pm$ desvío estándar) de parámetros de estructura, biomasa aérea leñosa (BAL) acumulada y carbono aéreo almacenado (CAA) en todas las especies muestreadas dentro del área de estudio.....	28
Tabla 4. Valores de abundancia de rasgos funcionales en todas las especies de plantas leñosas muestreadas.....	29
Tabla 5. Abundancia de rasgos funcionales y parámetros de estructura forestal (promedios) de los grupos funcionales obtenidos por agrupamiento. *Test $\chi^2$ . **Test F con transformación logarítmica.....	32
Tabla 6. Resultado del análisis de la varianza de dos vías. Valores (promedio $\pm$ desvío estándar) de carbono aéreo acumulado (Mg/ha) por interacción grupo y rasgos funcionales. Estadísticos y tamaño del efecto (variabilidad explicada $\eta^2$ ) en análisis de la varianza.....	37
Tabla 7. Valores mínimos y máximos de las variables utilizadas y parámetros estimados de los modelos lineales generales para la determinación del carbono total acumulado. altura promedio, diámetro promedio, y densidad de individuos en las unidades de muestreo dado los grupos funcionales obtenidos (GF).....	38
Anexo Tabla 8. Coordenadas de conglomerados de parcelas permanentes instaladas en el área de estudio. Coordenadas en grados decimales, referidas a una parcela para cada conglomerado.....	58
Tabla 9. Resumen de las variables de disturbios y fuentes de datos utilizadas para clasificar las parcelas permanentes del área de estudio.....	68

Tabla 10. Descripción de grupos funcionales de plantas leñosas consideradas como diferentes compartimentos de carbono almacenado en biomasa aérea (Ver Tabla 2, Fig. 2 en Capítulo 1).....	69
Tabla 11. Detalle de modelos lineales simples comparados y correlaciones ajustadas entre las diferentes relaciones del carbono y los disturbios calculados para cada parcela.....	70
Tabla 12. Promedios de área basal total (G), densidad de individuos total (D), y carbono total (c) en relación al número de grupos funcionales encontrados en las parcelas permanentes.....	77
Tabla 13. Resumen del carbono absoluto y relativo para cada uno de los grupos funcionales dentro de las 280 parcelas permanentes.....	77
Tabla 14. Estimados de pendientes, devianza y valores de criterio de información de Akaike (AIC) en los modelos individuales que analizan el incremento y pérdida de biomasa total. (*) Indica valores significativos ( $p < 0.05$ ).....	107
Tabla 15. Comparaciones de modelos completos con los modelos individuales para analizar la respuesta del incremento y pérdida de biomasa total. Se muestran los valores de diferencia de devianzas entre los modelos comparados. (*) Valores significativos ( $p < 0.05$ ).....	107
Tabla 16. Valores de pendientes dentro de los modelos lineales generalizados por grupos, que evalúan el incremento y las pérdidas de biomasa de cada grupo funcional en función de todos los indicadores de disturbios. Solamente se muestran valores con efectos significativos sobre el incremento y pérdida de biomasa ( $p < 0.05$ ).....	109

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. (A) Ecorregión del Chaco seco en Sudamérica. (B) Área de estudio. Distribución de conglomerados permanentes en las provincias del noroeste de Argentina. Detalle del diseño muestral de los conglomerados permanentes.....	18
Figura 2. Dendrograma con agrupamiento jerárquico y valor de probabilidades incesgadas asociadas para cada uno de los grupos funcionales de planta leñosas obtenidos en base principalmente a los rasgos de forma de crecimiento, textura de hoja, y espinescencia.....	31
Figura 3. Asociación de grupos funcionales (azul) con los rasgos funcionales (rojo). Vectores con los parámetros forestales (verde) indicando correlaciones con las dimensiones del análisis de correspondencia, altura = promedio ponderada por área basal en m, CAA = carbono aérea acumulado en Mg/ha, área basal = en m <sup>2</sup> /ha, individuos = número de individuos/ha.....	33
Figura 4: Análisis de la varianza y diferencias de medias para el carbono acumulado en función de los grupos funcionales obtenidos. Asterisco muestra los grupos con diferencias de medias significativas. El punto dentro de la caja muestra el valor promedio.....	34
Figure 5. Resultados del análisis de la varianza de dos vías. La variable respuesta (carbono promedio) en función de cada grupo funcional con interacción por cada rasgo funcional. En colores los diferentes niveles dentro del rasgo funcional considerado. Puntos indica promedios y líneas indica desvío estándar.....	36
Figura 6. Relaciones alométricas del carbono total acumulado en función de la altura promedio para cada grupo funcional. La línea roja indica la tendencia promedio para cada relación.....	39
Figura 7. Relaciones alométricas del carbono total acumulado en función del diámetro promedio para cada grupo funcional. La línea azul indica la tendencia promedio en cada relación.....	40
Figura 8. Relaciones alométricas del carbono total acumulado en función de la densidad de individuos para cada grupo funcional. La línea verde indica la tendencia promedio de cada relación.....	41

- Figura 9. Área de estudio en la región del Chaco seco Argentino y ubicación de las parcelas permanentes en las provincias de Santiago del Estero, Formosa, Chaco y Salta. Los pixeles con valores en el número de fuegos tienen el tamaño de 20 x 20 km. (A) Número de fuegos para el período 2000-2012 dentro del área de estudio. (B) Densidad de bovinos en la región estimados a partir de censos de vacunación durante el año 2016 (Fernández et al. 2020). (C) Número de hornos de carbón vegetal contabilizados para el período 2003-2011 dentro del área de estudio (Rueda et al. 2015). (D) Red vial de accesibilidad y caminos en el área de estudio.....64
- Figura 10. Modelos lineales del carbono total acumulado en las parcelas en función al número de fuegos (A) y los años con fuegos (B). Solamente los años con fuegos en las parcelas mostraron una disminución significativa en el carbono.....72
- Figura 11. Modelos lineales del carbono total en función a las variables de ganadería. El número de bovinos tuvo un efecto significativo en la disminución del carbono a nivel parcela (A), mientras que la distancia a puestos ganaderos en el área de estudio, no evidenció ningún tipo de relación significativa (B).....73
- Figura 12. Modelos lineales simples del carbono total de parcela en función a las variables relacionadas con aprovechamiento forestal en el área de estudio. Se observa un incremento significativo del carbono total a medida que las distancias sean mayores hacia una ruta (C), vía (E), y cultivo (F). No se encontraron relaciones significativas para el carbono en función del número de hornos de carbón (A), distancia a hornos de carbón (B), y distancias a caminos (D).....74
- Figura 13. Correlaciones entre carbono absoluto CGF (A) y carbono relativo C%GF (B) de los grupos funcionales en relación a todas las variables de disturbio. Solamente los valores que se muestran corresponden a correlaciones de Spearman significativas ( $p < 0.05$ ), valores ausentes no dieron correlaciones significativas.....75
- Figura 14. Relación positiva significativa entre el carbono total acumulado en las parcelas y el número de grupos funcionales para el área de estudio.....77
- Figura 15. Área de estudio. (A) Región del Chaco seco argentino. (B) Caracterización climática y ubicación de parcelas permanentes instaladas en el año 2007 y remedidas entre 5 a 12 años. Los remuestreos se concentraron en el noroeste de Argentina. (C) Detalle

esquemático del tamaño y forma de una parcela permanente. En total se remidieron 156 parcelas.  .....	100
Figura 16. Balance de biomasa para el total de parcelas inventariadas en el área de estudio.	
(A) Total acumulado de biomasa medido en el inicio y final de 156 parcelas permanentes.	
(B) Dispersión de valores de incremento y pérdidas de biomasa en todo el período de remediación, la línea negra en las cajas indica el valor de la mediana, y el punto indica el valor promedio. (C y D) Frecuencia de datos para el incremento y pérdida anual de biomasa en todas las parcelas del inventario.....	104
Figura 17. Comparación de valores de acumulados de biomasa en los 6 grupos funcionales al inicio y final de la medición. No se encontraron diferencias para los grupos, excepto el grupo 3, el cual tuvo un incremento en su biomasa total acumulada durante el período..	105
Figura 18. Representación esquemática de escenarios de bosques con aumento de disturbios y la implicancia sobre el balance del carbono acumulado. (A) Esquema ideal de distribución de grupos funcionales de plantas leñosas en un ambiente con escaso aprovechamiento forestal, ganadería y fuegos. (B) Escenario con mayor presencia de fuegos, (C) con mayor ganadería, (D) presencia de cortas forestales y (E) escenario con accesibilidad hacia puestos ganaderos, caminos, rutas o cultivos.....	115

## **DECLARACIÓN**

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución”

## RESUMEN GENERAL

**Ciclo de carbono en biomasa de bosque con relación al régimen de disturbios en el Chaco seco Argentino.** Los bosques a través de la productividad de biomasa leñosa ejercen un rol clave en la dinámica de carbono en el mundo. Las especies leñosas de los bosques, a través de grupos funcionales de plantas influyen sobre esta productividad de carbono. Los disturbios como los fuegos, la ganadería y el aprovechamiento forestal afectan directamente la producción y acumulación de carbono en la biomasa de los bosques. Una gran transformación de la cobertura boscosa ocurre en el Chaco seco Argentino y los escenarios de disturbios en bosques son escasamente estudiados. Se establecieron los siguientes objetivos: a) determinar el almacenamiento de carbono en la biomasa mediante la clasificación de grupos funcionales de especies leñosas en bosques, b) analizar el carbono acumulado en bosque y por grupos funcionales en relación a un gradiente de disturbios, y c) evaluar el balance anual de acumulación de biomasa en relación a los disturbios en bosques del Chaco seco Argentino. La clasificación de las especies leñosas de bosques arrojó 6 grupos funcionales, los cuales resultaron ser representativos de la estructura de los bosques chaqueños. El gradiente de disturbios disminuye el carbono a nivel de bosque y de grupos funcionales, debido a menor áreas basal y densidad de plantas. A mayor intensidad de disturbios, se promueve el carbono acumulado en grupos funcionales de menor tamaño. El incremento de biomasa promedio para los bosques analizados fue de 3.03 Mg/ha/año y la pérdida promedio de biomasa fue de 2.45 Mg/ha/año. El incremento de biomasa disminuye con los disturbios analizados. Estos resultados se podrían considerar como herramientas para el manejo y conservación de los bosques nativos en el Chaco seco Argentino.

**ABSTRACT**

**Carbon cycle on forest biomass in relationship to the disturbances regimen in Argentine Dry Chaco.** Forests around the world through biomass productivity have a key role in carbon dynamics. Woody forest species and functional plant types increase carbon productivity, and disturbances such as fire, livestock and forest logging affect carbon storage in the above-ground biomass of forests. In the Argentine Dry Chaco region the forest covers has been transformed and its disturbance scenarios produce study gaps. The established objectives were: a) to determine the carbon storage of above-ground biomass through the classification of functional plant types of woody species in native forests, b) to analyse the carbon storage in the forest by functional plant types and its relationships with the disturbances gradient, and c) to evaluate the annual biomass storage balance against forest disturbances in Argentine Dry Chaco. The classification showed 6 functional plant types of woody species which result to be representatives of forest structures. The disturbance gradient reduces carbon at the stand level and functional plant types level due to lower basal areas and plant density. Carbon storage increases in smaller functional plant types with high disturbance intensities. The average increase in above-ground biomass of native forests was 3.03 Mg/ha/year, and average biomass loss was 2.45 Mg/ha/year. The annual biomass increase is reduced against the disturbances analyzed. These results could be considered for forest management and forest conservation in the Argentine Dry Chaco region.

## **Capítulo 1**

## **CAPITULO 1. Carbono en biomasa leñosa de grupos funcionales de especies nativas del Chaco seco**

### **1. INTRODUCCIÓN**

Para muchos ecosistemas terrestres, el concepto de balance neto de carbono (C) involucra el intercambio de carbono orgánico e inorgánico a través de la productividad primaria y la respiración, que además incluye a la erosión, fuegos, uso del suelo y cambio de cobertura vegetal, como otras formas de transferencia de C del ecosistema (Chapin et al. 2006). El rol de este elemento es central en los ciclos biogeoquímicos de ecosistemas terrestres, ya que constituye la mitad de la materia seca de los organismos vivos (Brown 1997). Los bosques ejercen un gran control en la dinámica del dióxido de carbono atmosférico a través de la productividad de biomasa aérea, que puede representar entre un 70 – 90 % del total en un ecosistema (Houghton et al. 2009, Pan et al. 2011). Debido a esto, las estimaciones de flujos de carbono en las principales formaciones boscosas del mundo, han cobrado importancia dentro de un contexto de cambio climático y aumento de las emisiones de carbono por deforestación y degradación de bosques (Pan et al. 2011, Baccini et al. 2012). Entre las principales regiones boscosas que han sido deforestadas en las últimas décadas, la región del Chaco seco en Sudamérica ocupó uno de los primeros lugares a nivel global denotado por la gran emisión de carbono de esta región (Hansen et al. 2013, Baumann et al. 2017).

Por otro lado, especies de plantas dominantes influyen fuertemente en las tasas de acumulación y recambio del carbono en ecosistemas boscosos, debido en gran parte a sus rasgos funcionales, como la forma de crecimiento principalmente (Díaz et al. 2009). Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que determinan las estrategias acerca de cómo las plantas responden a factores ambientales e influyen en las propiedades ecosistémicas (Díaz et al. 2002, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Los rasgos funcionales de las especies que componen las comunidades vegetales, son claves en la producción de biomasa y acumulación de carbono, y pueden variar para diferentes ecosistemas (Lavorel and Garnier 2002). La convergencia de múltiples rasgos funcionales determinan en gran medida procesos ecosistémicos primarios, como la productividad de carbono dentro de bosques (Reich et al. 2003, Díaz et al. 2004). Por esta razón, se ha generado en las últimas dos décadas un desarrollo del enfoque de grupos o tipos funcionales y metodologías estandarizadas para la

identificación del conjunto de especies que componen a las diferentes comunidades boscosas del mundo (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Un grupo o tipo funcional es un conjunto de especies, frecuentemente polifilético, que tienen respuestas similares al ambiente y producen efectos semejantes sobre los principales procesos ecosistémicos, incluido el ciclo de carbono (Box 1996, Díaz and Cabido 1997, Reich et al. 2003, Lavorel et al. 2007). El estudio de los grupos funcionales dentro de una comunidad es considerado el mejor enfoque para comprender su funcionamiento, su dinámica temporal y espacial, así como también la respuesta frente a disturbios (McIntyre et al. 1999).

Ante una gran transformación de cobertura natural en el Chaco seco Argentino (Vallejos et al. 2015), el desarrollo en los cálculos de carbono y biomasa, ha permitido disponer actualmente de estimaciones a diferentes niveles ecológicos en dicha región (Bonino 2006, Manrique et al. 2009, Gasparri et al. 2010, Powell et al. 2018, Conti et al. 2019). Ejemplos de esto son las ecuaciones alométricas para determinar el contenido de biomasa a nivel individuo para algunas especies forestales nativas (Gaillard de Benítez et al. 2002, 2014), arbustos (Conti et al. 2019), o las ecuaciones generales para tipos funcionales de leñosas en el Chaco árido argentino (Iglesias et al. 2012). Sin embargo, la determinación de biomasa sobre las comunidades de leñosas nativas chaqueñas, encuentra algunas limitaciones, como los modelos para el rango de tamaños y especies nativas no estudiadas. De esta manera, el enfoque por grupos funcionales de vegetación junto con las ecuaciones alométricas, han logrado un avance en otras regiones del planeta, favoreciendo el balance de costos y alcances de estas estimaciones de biomasa y carbono (Paul et al. 2016, Conti et al. 2019). La identificación de grupos funcionales de leñosas nativas en Chaco seco es escasa y las diferentes metodologías de clasificación emplean una multiplicidad de rasgos funcionales de la vegetación, muchas veces costosos en tiempo y esfuerzo (Díaz and Cabido 1997, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Algunas clasificaciones que emplean rasgos funcionales de simple determinación (i.e., rasgos de variables categóricas), podrían poner de manifiesto aspectos claves ecológicos durante la acumulación de biomasa y carbono en bosques del Chaco seco. Así el objetivo de este capítulo fue determinar la producción y capacidad de almacenaje de carbono en la biomasa de bosque mediante la clasificación de grupos funcionales de vegetación leñosa en el Chaco seco. Para esto, se plantea la hipótesis de que los grupos funcionales

de plantas leñosas que contengan especies dominantes y de grandes tamaños, favorecen una mayor acumulación de carbono.

### 1.1 Antecedentes metodológicos

En bosques tropicales (i.e., selvas lluviosas, bosques húmedos, etc.) existe un amplio avance en el estudio de la diversidad y en el conjunto de algunos rasgos funcionales para la determinación de productividad de biomasa y carbono en estos ecosistemas (Poorter et al. 2015). Sin embargo, en bosques secos las variables como los rasgos funcionales junto a indicadores de comunidad vinculados a funciones de ecosistemas como la productividad de biomasa y almacenamiento de carbono, arroja resultados diferentes a los bosques húmedos tropicales. Ejemplo de esto son las contrarias vías de desarrollo de la densidad de madera en comunidades de bosques tropicales secos y húmedos durante la sucesión secundaria (Poorter et al. 2019), las relaciones alométricas que pueden tener los árboles de diferentes formaciones boscosas (Feldpausch et al. 2011), y la importancia relativa de rasgos y estrategias adquisitivas o conservativas por parte de las especies en los bosques secos (Conti and Díaz 2013, Prado-Junior et al. 2016). Actualmente, los rasgos funcionales como la altura máxima, el diámetro del tallo y la densidad específica de la madera de las especies dominantes, han permitido explicar en buena medida, la acumulación de biomasa aérea y carbono en los bosques de la región del Chaco seco (Conti and Díaz 2013). Gran parte de estos resultados han sido motivados por el desarrollo de nuevas relaciones alométricas de árboles nativos (Iglesias and Barchuk 2010, Conti et al. 2019) y la necesidad de ajustar mejores modelos de estimación de biomasa. Sin embargo, la extrapolación de modelos para estimar carbono en biomasa sobre comunidades forestales, esta dificultada principalmente por el esfuerzo de muestreo y la necesidad obtener rasgos comunes en la región. Esto podría ser mejorado mediante la consideración de a) una distribución regional de las especies y el efecto sobre ellas, b) un amplio rango de alturas, diámetros, densidad de maderas, rasgos funcionales, y c) un mayor número de especies estudiadas. Por lo tanto, la síntesis de estas consideraciones dentro de grupos funcionales de plantas, constituye un desafío para las estimaciones de carbono sobre las comunidades de leñosas nativas. Díaz y Cabido (1997) determinaron tipos funcionales de plantas vinculados al almacenamiento de carbono a lo largo de un gradiente ambiental en el centro de Argentina denotando la importancia de los grupos 5 y 6 (árboles y arbustos principalmente), con alta capacidad de almacenamiento de carbono. Otro estudio ha

podido determinar la biomasa aérea mediante modelos que incluyen la combinación de 12 tipos funcionales y variables alométricas como diámetro y altura, realizado en el Chaco árido (Iglesias et al. 2012). Conti *et al.* (2013) desarrollaron modelos alométricos para estimación de biomasa aérea leñosa en 8 especies arbustivas no estudiadas anteriormente, logrando una gran variabilidad explicada en la estimación de sus biomásas, mediante la inclusión de rasgos como el número de tallos (i.e., simple o múltiple), el diámetro y forma de la copa. Powell *et al.* (2018), han clasificado tipologías de bosques en el Chaco seco en base a la altura total de árboles, densidad de la madera y modelos de aptitud del hábitat para 23 especies leñosas, logrando identificar fuertes influencias de estos atributos sobre la acumulación de carbono en la región. Considerando estos antecedentes, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- a) Clasificar grupos funcionales de especies de árboles nativos mediante la agrupamiento jerárquico de 4 rasgos funcionales observables a campo.
- b) Estimar el carbono y la biomasa aérea leñosa mediante ecuaciones generales establecidas para comparar y evaluar diferencias de almacenamiento de carbono entre grupos funcionales.
- c) Evaluar modelos alométricos de estimación de carbono de cada grupo funcional en el área de estudio utilizando la altura, diámetro y número de individuos.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubica al Noroeste de la región Chaco seco Argentino (Fig. 1). Representa una superficie de 216.553 km<sup>2</sup>. Abarca el sector centro-norte de la provincia de Santiago del Estero, el Este de la provincia de Salta y el Oeste de las provincias de Chaco y Formosa (S 21.9° – 28.3°, O 59.6° - 65.2°). Limita hacia el oeste con las regiones de Yungas y hacia el este con la región del Chaco húmedo (Burkart et al. 1999). El clima es semiárido, con veranos calurosos y lluviosos e inviernos secos y con heladas. La temperatura media anual es de 20° C, con temperaturas máximas que alcanzan los 40° C y temperaturas mínimas de hasta -5° C (Minetti et al. 1999). La precipitación media varía de 700 a 1000 mm anuales. Un gradiente de precipitaciones disminuye de Este a Oeste dentro de la región (Ricard et al. 2015, Powell et al. 2018). La vegetación nativa esta cubierta por bosques xerófitos, bosques abiertos y pastizales que

en conjunto forman un mosaico a escala de paisaje (Cabrera 1976). Dentro de los bosques, el dosel esta representado por especies de árboles como: *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlttdl. y *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. con alturas que alcanzan hasta los 18 m. Debajo del dosel, se encuentran las especies dentro de los géneros *Prosopis*, y *Acacia*, además *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild., como ejemplares mas frecuentes que alcanzan entre 6-12 m de altura. Los arbustos pueden alcanzar un rango entre 2-6 m de altura y constituyen el estrato mas diverso de especies leñosas en el bosque chaqueño. Las especies dominantes son: *Schinus fasciculata* (Griseb.) I. M. Johnst., *Celtis spp.*, *Atamisquea emarginata* Miers ex Hook. & Arn., *Capparis spp.*, *Larrea divaricata* Cav., entre otras (Varela 2001, Giménez et al. 2011).

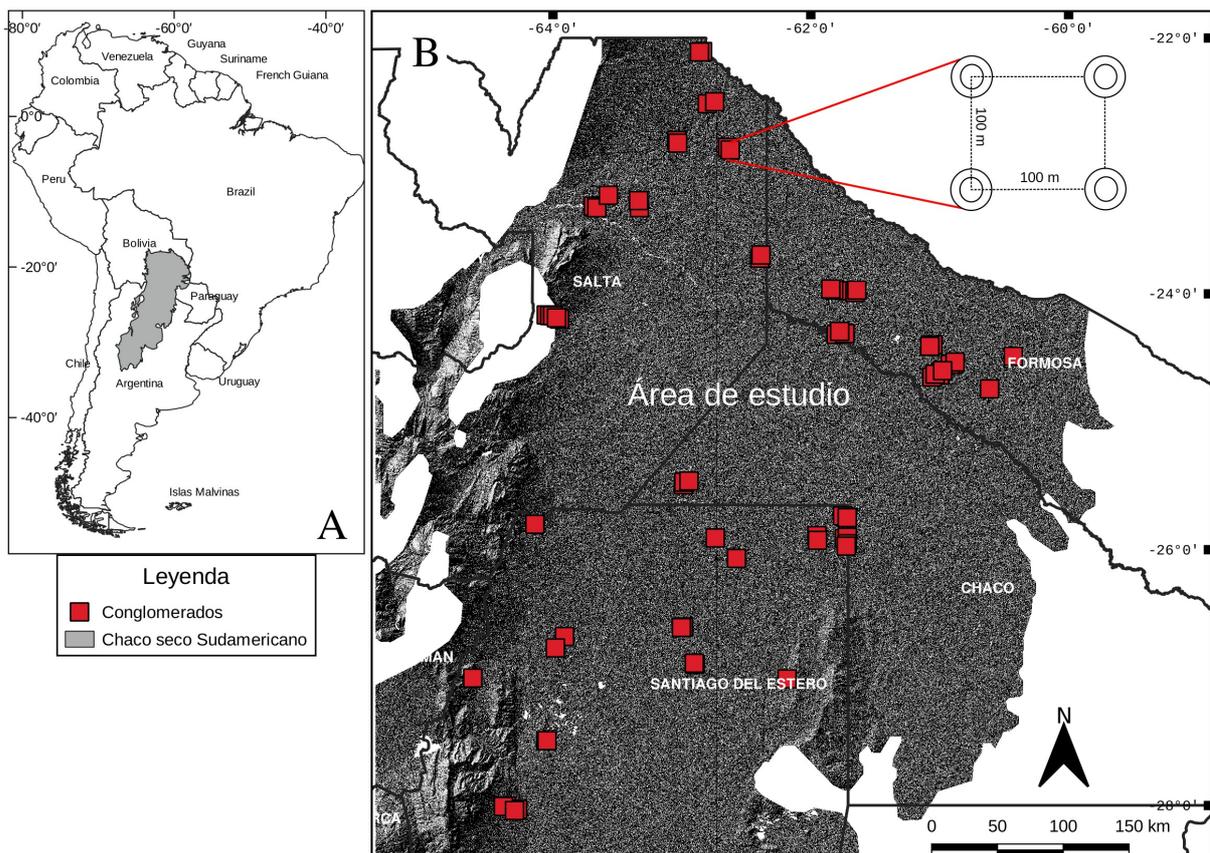


Figura 1. (A) Ecorregión del Chaco seco en Sudamérica. (B) Área de estudio. Distribución de conglomerados permanentes en las provincias del noroeste de Argentina. Detalle del diseño muestral de los conglomerados permanentes.

## 2.2 Muestreo y recopilación de datos

Se instalaron conglomerados forestales de tipo permanente a lo largo del área de estudio (Anexo 1, Tabla 8). Cada conglomerado esta formado por cuatro parcelas circulares dispuestas en los vértices de un cuadrado. Cada parcela circular esta formada por dos círculos concéntricos de 1000 m<sup>2</sup> y 500 m<sup>2</sup> de superficie respectivamente (Fig. 1B). Se midieron todas las plantas leñosas mayores a 5 cm de diámetro normal dentro de la superficie de 500 m<sup>2</sup> y todos los individuos mayores a 20 cm de diámetro normal fueron medidos dentro de la superficie de 1000 m<sup>2</sup>. No se tuvieron en cuenta las cactáceas y palmeras debido a los pocos estudios relacionados a estimaciones de biomasa en estos grupos de plantas. Se instalaron 70 conglomerados (280 parcelas circulares) tratando de cubrir diferentes situaciones de uso del territorio como: reservas de bosque nativo dentro de fincas ganaderas, áreas con sistemas silvopastoriles y lotes experimentales de producción (INTA), bosque nativo en terrenos fiscales, bosques con uso puestero, bosques conservados en área protegidas y bosques en comunidades aborígenes del Chaco seco (i.e. Wichí, Toba y Pilagá) (Tabla 1). El conjunto total de conglomerados permanentes corresponde a una serie de mediciones y remediciones realizadas en diferentes años. Así, se dispone de datos tomados a partir de 50 conglomerados instalados durante 2007 que fueron remedidos durante 2012 y 2019. Además, 20 nuevos conglomerados se instalaron durante 2017-2018.

Tabla 1. Diferentes tenencias del territorio dentro del área de estudio para la instalación de conglomerados forestales permanentes (número de parcelas circulares). Valores promedios para el período de los años 1970-2000 a partir de WorldClim Global Climate Data.

Provincia	Conglomerados instalados	Principales tenencias	Temperatura promedio (° C)	Precipitaciones promedio (mm/año)
Salta	25 (100)	Comunidades aborígenes, Área protegida, Puesto ganadero	22.9	858.0
Formosa	25 (100)	Comunidades aborígenes, Área protegida, Puesto ganadero	22.8	747.6
Chaco	3 (12)	Puesto ganadero	22.0	619.3
Santiago del Estero	17 (68)	Reservas bosque nativo, experimental y fiscal, Área protegida	21.5	647.7

### 2.3 Estimación de biomasa aérea leñosa y carbono

Se definió la biomasa aérea como la masa de vegetación leñosa viva, que se halla principalmente por encima del suelo e incluye tallos, ramas, corteza, follaje y frutos (IPCC 2006). Para las estimaciones de biomasa aérea leñosa (BAL) y carbono aéreo almacenado (CAA), se consideró el método indirecto no destructivo, el cual utiliza ecuaciones alométricas desarrolladas previamente a partir de cosechas de árboles y arbustos. Estas utilizan parámetros como la densidad básica de madera por especie, el diámetro normal y la altura total de cada individuo (Clark et al. 2001, Houghton et al. 2009). Para la realización de este estudio, se utilizó la ecuación 1 en plantas leñosas con diámetros > 10 cm desarrollada para bosques secos tropicales (Chave et al. 2005). Para individuos con diámetros entre 5 – 9.9 cm, se utilizó la ecuación 2, desarrollada para la región de Chaco Seco Argentino (Conti et al. 2019).

$$BAL = \exp(-2.187 + 0.916 \times \ln(\rho D^2 H)) \quad (1).$$

$$BAL = \exp(-2.869 + 2.564 \times \ln(DB)) \quad (2).$$

Donde: **BAL** es biomasa aérea leñosa expresada como peso seco (kg),  $\rho$  es densidad básica de madera ( $\text{g/cm}^3$ ), **D** es el diámetro normal (cm), **DB** es el diámetro basal (cm) medido a 10 cm del suelo y **H** es la altura total (m). Los valores de diámetro basal fueron obtenidos por interpolación a partir de los valores de diámetro normal mediante la ecuación  $Y_{10\text{ cm}} = a + bX_{130\text{ cm}}$ . Donde  $Y_{10\text{ cm}}$  es el valor esperado del diámetro a 10 cm del suelo o diámetro basal, *a* y *b* son coeficientes lineales de la ecuación y  $X_{130\text{ cm}}$  es el valor observado del diámetro a 130 cm del suelo o diámetro normal. Así la ecuación de interpolación empleada en este trabajo fue:  $Y_{\text{basal}} = 1.488 + 1.195 \times D \text{ (cm)}$ . Esta transformación tiene un ajuste del 95 % de la variabilidad y fue desarrollada para calcular la BAL a través de la alometría de plantas leñosas en una escala continental (Paul et al. 2016). Se utilizó bibliografía referente de la región Chaqueña para establecer los valores de densidad de madera en la mayoría de las especies leñosas nativas registradas en las parcelas permanentes (Gimenez and Moglia 2003, Conti et al. 2013). Para las especies que aún no disponen el valor de densidad de madera determinado, se completaron utilizando la tabla de caracterización de densidades de maderas nativas y comerciales Argentinas INTI-CITEMA, como así también se corroboró con la base de datos global de densidades de madera (*Global Wood Density database*) (Chave et al. 2009, Zanne 2009).

Todos los valores de densidades de maderas reportados, utilizaron el cálculo de densidad básica en g/cm<sup>3</sup> y determinadas por medio de la relación entre el peso seco de la muestra de madera (0 % humedad) y el volumen verde (volumen saturado de agua)

$$\rho = \frac{\text{Peso seco}}{\text{Volumen verde}} \quad (3).$$

Para las determinaciones de carbono aéreo almacenado (CAA) se asumió como fracción (0.47) de la BAL de cada individuo (Brown and Lugo 1984, CDM 2015). Estas estimaciones de fracción del carbono ya han sido reportadas para algunas especies frecuentes en la región Chaco seco (Bonino 2006, Conti and Díaz 2013)

#### 2.4 Rasgos funcionales y diversidad de plantas leñosas

Para la evaluación de caracteres funcionales de plantas leñosas se siguió el protocolo estandarizado de caracteres funcionales de plantas (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). El criterio para la selección de rasgos funcionales de las plantas leñosas tuvo en cuenta principalmente la arquitectura de las plantas y los órganos directamente implicados en la productividad y almacenamiento de carbono. Esto considera también un balance entre esfuerzo de muestreo y el número de variables a recolectar en el campo (Tabla 2). Los rasgos funcionales seleccionados son considerados “caracteres blandos”, características fácilmente observables sobre las plantas con posibilidades de resaltar en toda la comunidad (Díaz et al. 2002). La determinación de las especies fue realizada a campo. Las especies no determinadas fueron colectadas y analizadas en laboratorio. Se utilizaron floras y claves de familias botánicas para clasificar a nivel de género y especie dentro del área de estudio. La nomenclatura de las especies se actualizó a través de sitio web <http://www.theplantlist.org/>

Para cada individuo de las parcelas que forman los conglomerados forestales (Fig. 1), se midió la altura total (H) con clinómetro (SUUNTO clinometer) y distanciometro (*rangefinder*) aplicando el método del seno trigonométrico según el tamaño de los individuos (Larjavaara and Muller-Landau 2013). La medición del diámetro (D) fue realizada con cinta diamétrica desarrollada para mensuras forestales (Kershaw et al. 2017). Se consideró el diámetro normal de cada árbol medido a 1,30 m sobre el suelo (Thren 1993). La forma de crecimiento (FC) de las plantas leñosas se clasificó principalmente usando la altura máxima alcanzada y mediante observación de individuos en las siguientes categorías: *árbol* (mayor o igual a 5 m de altura, con un solo tallo

principal), *arbolito* (con un solo tallo principal entre 3-5 m de altura), y *arbusto* (planta menor a 3 m de altura) el cual puede portar uno o múltiples tallos ramificados desde la superficie del suelo que sostienen la copa expandida (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Las categorías *árbol* y *arbolito* exhiben un crecimiento principalmente monopodial, mientras que *arbusto* tiene un crecimiento principalmente simpodial (Font Quer 1953). El rasgo funcional consistencia de la hoja (CH) fue determinado en base a observaciones por cada individuo según la dureza y flexibilidad de la lámina foliar en hojas completamente desarrolladas. Se determinaron dos categorías: (a) *hoja herbácea* formada principalmente por láminas foliares blandas y delgadas con amplia flexibilidad (p. ej. *Schinopsis lorentzii*, *Schinus fasciculata*), y (b) *hoja coriácea* caracterizada por láminas duras, engrosadas y de flexibilidad limitada o quebradiza (p. ej. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Jodinia rhombifolia*). La espinescencia (E) se determinó como variable binaria por cada observación individual, siendo 0 la ausencia de espinas y 1 la presencia de espinas. Se consideraron como espinas a las estructuras punzantes leñosas dispuestas sobre el tallo (Font Quer 1953, Cornelissen et al. 2003). El número de tallos (NT), asignado como carácter de regeneración, fue determinado como la cantidad de tallos que se ramifican por debajo de la altura de medición del diámetro o tallos emergentes desde un mismo punto de la superficie del suelo. Se consideraron dos categorías: (a) plantas de tallo simple con 1 tallo, y (b) plantas de tallos múltiples con 2 o más tallos.

Tabla 2. Descripción de rasgos funcionales seleccionados y clasificación para entrada de datos.

Rasgos funcionales	Unidad de medida	Significado funcional	Clasificación
<i>Carácter anatómico</i>			
Densidad básica de madera (DM)	g/cm <sup>3</sup>	Dureza de leño y densidad de biomasa por unidad volumétrica	Variable continua
<i>Caracteres morfológicos</i>			
Altura (H)	m	Relacionada con límites aéreos de crecimiento de las plantas por encima del suelo.	Variable continua
Diámetro (D)	cm	Relacionado con la extensión en tamaño de la planta. Tamaño de ocupación mediante área basal	Variable continua
Forma de crecimiento (FC)	Categórica	Clasificación de plantas en cuanto a la altura desarrollada y ramificación del tallo o tallos principal/es.	“árbol”: planta >= 5 m de altura; “arbolito”: planta entre 3 y 5 m de altura. “arbusto”: planta < 3 m
Consistencia de hoja (CH)	Binaria	Clasificación de la textura de hojas fotosintéticas según dureza de los tejidos de la lámina foliar desarrollada.	“0”: hojas de textura coriácea, “1”: hojas de textura herbácea.
Espinescencia (E)	Binaria	Presencia o ausencia de espinas en el cuerpo de la planta pudiendo ser de origen caulinar o foliar.	“0”: ausencia de espinas en la planta. “1”: presencia de espinas.
<i>Carácter de regeneración</i>			
Número de tallos (NT)	Categórica	Número de tallo emergentes desde un punto y/o desarrollados desde la superficie del suelo.	“simple”: Un solo tallo sostiene la copa de la planta. “múltiple”: 2 o mas tallos sosteniendo la copa.

## 2.5 Grupos funcionales de plantas leñosas

Se realizó un análisis jerárquico de agrupamiento (*cluster analysis*) para generar grupos funcionales de plantas leñosas. Para esto se construyó una matriz de disimilitud formado por especies y sus rasgos funcionales. En cada especie se contempló la abundancia de sus rasgos funcionales medidos, forma de crecimiento, número de tallos, consistencia de hoja, espinescencia y la densidad de madera (Tabla 2). Dicha matriz se estandarizó con el método normal como medida adecuada para agrupamiento (Oksanen et al. 2017). Se utilizó la distancia de *Gower* como métrica para comparar la similitud entre especies y sus rasgos funcionales. Esta distancia permite la combinación de variables cuantitativas y cualitativas presentes en la matriz de similitud (Pla et al. 2012).

Para el agrupamiento se utilizó el método aglomerativo de *Ward*, y de esta manera construir el dendrograma (Casanoves et al. 2011). Se aplicó un remuestreo bootstrap multiescala para obtener los valores de probabilidad de los grupos obtenidos (*clusters*) dentro del dendrograma (Suzuki and Shimodaira 2006). El remuestreo se realizó sobre una simulación de 1000 dendrogramas y arroja un valor de probabilidad insesgada y uno de probabilidad por bootstrap. De esta manera se muestra la probabilidad de agrupamiento que tiene el criterio de clasificación funcional dentro de la simulación.

Se evaluaron las asociaciones entre los grupos y sus rasgos funcionales mediante un análisis de correspondencia multivariado (Oksanen et al. 2017). Se elaboró una matriz de comunidad formada por los grupos funcionales con sus abundancias de rasgos y una matriz limitante construida por los grupos obtenidos con sus parámetros de estructura forestal. Para esto se empleó el área basal (m<sup>2</sup>/ha), carbono aéreo almacenado (CAA Mg/ha), altura promedio (m) y densidad de individuos por superficie (ind/ha). El análisis de correspondencia fue corroborado en función de la proporción de inercia explicada en dos dimensiones sobre la inercia total del espacio multivariado (Greenacre 2017, Oksanen et al. 2017).

## 2.6 Análisis estadístico

Se comparó el carbono aéreo acumulado (CAA) en biomasa leñosa teniendo en cuenta principalmente los grupos funcionales obtenidos. Primero se exploraron las diferencias de medias en el CAA por cada grupo funcional obtenido con un análisis de la varianza de una vía y diferencias de medias (Ecuación 4). En segunda instancia, se evaluaron las variaciones del CAA dentro los grupos obtenidos para todos los rasgos funcionales (Ecuación 5) con un análisis de la varianza de dos vías, con diferencias de medias (Test de *Tukey*) y tamaño del efecto ( $\eta^2$ ). La variable respuesta fue el carbono acumulado (Mg/ha) en función de los grupos funcionales y su interacción con las categorías de rasgos funcionales (9 niveles de rasgos funcionales, Tabla 2). Todos los análisis de la varianza utilizaron logaritmo natural del CAA para normalizar la distribución de esta variable respuesta. Las ecuaciones puestas a prueba quedaron de la siguiente manera:

$$\ln(CAA) = \mu + \alpha_i + \varepsilon \quad (4)$$

$$\ln(CAA) = \mu + \alpha_i \times \beta_j + \varepsilon \quad (5)$$

Donde  $\ln(CAA)$  es el logaritmo natural del carbono aéreo acumulado,  $\mu$  es la media global,  $\alpha_i$  es la media para grupo funcional, donde  $i = \text{grupo funcional 1, grupo funcional 2, etc.}$ , y  $\beta_j$  son los distintos niveles de los rasgo funcionales (árbol, arbolito, arbusto, hoja herbácea, hoja coriácea, etc.), y  $\varepsilon$  es el error aleatorio del modelo.

Para las comparaciones de carbono total acumulado se utilizó el enfoque de modelos alométricos con parámetros estructurales como características de los grupos. De esta manera a través del ajuste de modelos lineales generales, se evaluó la respuesta del carbono total acumulado (CAA) como variable respuesta en función de la altura promedio, diámetro promedio y densidad total de individuos por grupo funcional. Se utilizó el logaritmo natural de la variable respuesta (CAA) normalizando la distribución de los errores residuales y homogeneidad de varianza, y las variables explicativas también se transformaron con logaritmo natural (altura promedio, diámetro promedio y densidad total de individuos). De esta manera se pudo obtener un mejor ajuste de los modelos alométricos (Feldpausch et al. 2011). Por separado se ajustaron tres modelos incluyendo la interacción de cada grupo funcional. Los modelos propuestos fueron:

$$\ln(CAA) = \ln(\bar{H}_i) \times GF_j + \varepsilon \quad (\text{modelo con alturas})$$

$$\ln(CAA) = \ln(D\bar{A}P_i) \times GF_j + \varepsilon \quad (\text{modelo con diámetro})$$

$$\ln(CAA) = \ln(N_i) \times GF_j + \varepsilon \quad (\text{modelo con densidad de individuos})$$

Donde,  $\ln(CAA)$  es el logaritmo natural del carbono aéreo acumulado,  $\bar{H}_i$  es la altura promedio en metros,  $D\bar{A}P_i$  es el diámetro promedio en centímetros,  $N_i$  es la densidad de individuos por hectárea, donde  $i$  son las observaciones dentro de cada unidad de muestreo,  $GF_j$  es cada uno de los grupos funcionales obtenidos y  $\varepsilon$  es el error aleatorio asociado a la estimación de modelo lineal. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con software libre R 3.6.0 (R Core Team 2019).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Muestreo y recopilación de datos

Se midieron un total de 6297 plantas leñosas dentro de los conglomerados. 1511 individuos fueron contabilizados para la clase 5-10 cm, para la clase 10-20 cm se obtuvieron 2445. Para las restantes clases diamétricas > 20 cm se contabilizaron 2341. El rango diamétrico registrado fue de 5 cm hasta un máximo de 104 cm. Dentro de las 280 parcelas permanentes, se obtuvo un área basal promedio de  $9.91 \pm 4.20$  m<sup>2</sup>/ha (promedio  $\pm$  desvío estándar), y un promedio de densidad de individuos de  $365 \pm 238$  ind/ha.

#### 3.2 Estimación de biomasa aérea leñosa y carbono

La biomasa promedio en las parcelas permanentes fue de  $60.37 \pm 27.63$  Mg/ha, con un máximo de 176.32 Mg/ha y un mínimo de 6.12 Mg/ha. El CAA tuvo un promedio de  $28 \pm 12.98$  Mg C/ha, con un máximo de 82.87 Mg C/ha y un mínimo 2.88 Mg C/ha. La BAL calculada a partir de las ecuaciones alométricas (Ecuaciones 1 y 2), mostró una correlación positiva fuerte con los valores de altura total ( $R^2 = 0.70$ ,  $p < 0.001$ ), diámetro normal ( $R^2 = 0.90$ ,  $p < 0.001$ ) y diámetro basal ( $R^2 = 0.96$ ,  $p < 0.001$ ). La densidad de la madera tuvo una baja asociación lineal con la BAL estimada, aunque significativa ( $R^2 = 0.19$ ,  $p < 0.001$ ). De esta manera, las variables altura, diámetro normal y diámetro basal de los individuos medidos, explicaron la variabilidad de la BAL por encima del 70 % (Anexo 1: Tabla 1, Fig. 3). Esta gran variabilidad explicada en las correlaciones, evidencia la importancia de la altura y el diámetro sobre la BAL. Así mismo, las especies con mayor BAL y carbono acumulado fueron *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol*, *B. sarmientoi* y *Prosopis nigra*. Mientras que las especies con menor BAL y carbono acumulado fueron *Capparis tweediana*, *Maytenus vitis-idaea*, *Ruprechtia apetala*, *Acacia caven* (Tabla 3).

#### 3.3 Rasgos funcionales y diversidad de plantas leñosas

Se determinaron 43 especies nativas de plantas leñosas para el total de individuos muestreados en las parcelas permanentes. Las familias botánicas más representativas fueron *Fabaceae* (15), *Capparaceae* (4) y *Anacardiaceae* (3). Las especies más abundantes fueron *A. quebracho-blanco*, *S. triflora*, *S. mistol*, *S. lorentzii*, *A. praecox* y *B. sarmientoi*. En solo 100 parcelas muestreadas sobre el total de 280 parcelas, se acumuló un 90 % de las especies registradas (Anexo 1: Fig. 1).

La altura promedio para el total de individuos fue de  $7.57 \pm 3.16$  m. El diámetro promedio de las plantas fue de  $18.39 \pm 11.53$  cm (Tabla 3). La forma de crecimiento de árboles contabilizaron 4999 individuos, arbolitos 1182 individuos y 116 individuos de arbustos (Tabla 4). Se encontraron 4050 plantas leñosas con hoja de tipo coriácea, mientras que unas 2247 plantas tuvieron hojas herbáceas (Tabla 4).

Tabla 3. Valores (promedio ± desvío estándar) de parámetros de estructura, biomasa aérea leñosa (BAL) acumulada y carbono aéreo almacenado (CAA) en todas las especies muestreadas dentro del área de estudio.

Espece	Altura (m)	Diámetro (cm)	BAL (Mg/ha)	CAA (Mg/ha)	Frecuencia relativa (%)	Densidad madera (g/cm <sup>3</sup> )
<i>Schinopsis lorentzii</i>	11.4 ± 3.4	26.3 ± 12.8	6.8 ± 7.0	3.2 ± 3.3	11.4	1.12
<i>Bulnesia sarmientoi</i>	9.5 ± 2.8	22.5 ± 9.6	4.4 ± 4.3	2.1 ± 2.0	5.2	1.15
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	9.6 ± 3.0	23.9 ± 11.5	3.9 ± 4.3	1.8 ± 2.0	20.8	0.85
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	8.6 ± 2.7	24.7 ± 13.3	3.7 ± 4.6	1.7 ± 2.2	1.3	0.80
<i>Prosopis kuntzei</i>	6.9 ± 2.2	23.3 ± 10.7	3.6 ± 2.8	1.7 ± 2.3	1.2	1.20
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	7.9 ± 2.4	22.2 ± 10.7	3.6 ± 3.4	1.7 ± 1.6	3.3	1.12
<i>Prosopis nigra</i>	7.7 ± 1.9	24.7 ± 13.3	3.6 ± 4.4	1.7 ± 2.1	4.7	0.85
<i>Aspidosperma triternatum</i>	9.3 ± 2.1	24.6 ± 10.1	3.3 ± 2.1	1.6 ± 1.0	0.1	0.80
<i>Prosopis alba</i>	8.1 ± 2.1	26.5 ± 9.5	3.2 ± 2.5	1.5 ± 1.2	2.0	0.80
<i>Ceiba insignis</i>	10.7 ± 3.1	53.9 ± 33.2	2.6 ± 2.4	1.2 ± 1.1	0.2	0.23
<i>Pisonia zapallo</i>	8.7 ± 3.6	22.6 ± 19.9	2.6 ± 4.1	1.2 ± 1.9	0.4	0.38
<i>Sarcomphalus mistol</i>	7.1 ± 2.0	20.5 ± 9.4	2.5 ± 2.8	1.2 ± 1.3	17.2	0.95
<i>Callycophyllum multiflorum</i>	10.1 ± 2.4	16.8 ± 9.9	2.5 ± 2.6	1.2 ± 1.2	0.7	0.86
<i>Sapium haematospermum</i>	11.0 ± 2.8	30.0 ± 10.6	2.4 ± 1.9	1.1 ± 0.9	0.1	0.39
<i>Pterogyne nitens</i>	9.2 ± 1.5	16.0 ± 2.2	2.3 ± 0.8	1.1 ± 0.4	0.1	0.78
<i>Prosopis ruscifolia</i>	7.6 ± 3.1	19.9 ± 9.5	2.2 ± 1.8	1.9 ± 0.9	0.2	0.80
<i>Acanthosyris falcata</i>	8.1 ± 2.0	16.2 ± 4.7	1.7 ± 0.8	0.8 ± 0.4	0.5	0.75
<i>Tabebuia nodosa</i>	7.1 ± 2.3	18.2 ± 8.4	1.6 ± 1.4	0.8 ± 0.6	3.0	0.68
<i>Mimozyanthus carinatus</i>	5.8 ± 1.8	13.9 ± 5.9	1.6 ± 1.3	0.8 ± 0.6	0.8	1.15
<i>Patagonula americana</i>	7.2 ± 2.1	15.6 ± 4.4	1.4 ± 0.9	0.7 ± 0.3	0.2	0.80
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	7.1 ± 3.0	12.4 ± 8.5	1.4 ± 1.6	0.7 ± 0.7	0.1	0.91
<i>Geoffroea decorticans</i>	7.4 ± 2.1	17.3 ± 7.7	1.4 ± 0.9	0.7 ± 0.4	0.6	0.60
<i>Acacia caven</i>	5.6 ± 0.6	13.9 ± 3.3	1.3 ± 0.6	0.6 ± 0.3	0.1	0.89
<i>Cercidium praecox</i>	6.6 ± 1.7	15.0 ± 4.8	1.3 ± 0.7	0.6 ± 0.3	1.5	0.70
<i>Jodinia rhombifolia</i>	6.1 ± 1.2	16.8 ± 5.1	1.2 ± 0.6	0.6 ± 0.3	0.2	0.71
<i>Ximenia americana</i>	5.8 ± 1.2	17.3 ± 6.9	1.2 ± 0.8	0.6 ± 0.4	0.2	0.70
<i>Acacia gilliesii</i>	5.4 ± 2.0	12.4 ± 4.6	1.2 ± 0.8	0.6 ± 0.4	0.5	1.05
<i>Acacia aroma</i>	5.2 ± 1.3	13.5 ± 4.6	1.0 ± 0.4	0.5 ± 0.2	0.3	0.94
<i>Prosopis elata</i>	4.5 ± 1.1	12.2 ± 7.2	0.9 ± 0.7	0.4 ± 0.3	0.1	0.80
<i>Bougainvillea praecox</i>	5.3 ± 1.6	13.0 ± 6.6	0.8 ± 0.6	0.4 ± 0.3	2.2	0.56
<i>Castella coccinea</i>	4.2 ± 1.9	10.2 ± 5.5	0.8 ± 1.0	0.4 ± 0.5	1.2	0.84
<i>Capparis speciosa</i>	5.3 ± 1.5	10.4 ± 3.7	0.8 ± 0.5	0.4 ± 0.2	1.2	0.77
<i>Acacia praecox</i>	5.4 ± 1.6	9.2 ± 3.8	0.7 ± 0.5	0.3 ± 0.2	3.9	0.89
<i>Salta triflora</i>	5.5 ± 1.5	9.6 ± 4.2	0.7 ± 0.5	0.3 ± 0.2	10.6	0.72
<i>Schinus fasciculatus</i>	4.7 ± 1.8	8.8 ± 3.4	0.6 ± 0.6	0.3 ± 0.3	0.4	0.80
<i>Capparis salicifolia</i>	4.1 ± 1.2	9.8 ± 3.4	0.6 ± 0.3	0.3 ± 0.2	0.6	0.80
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	3.1 ± 1.1	9.3 ± 3.4	0.6 ± 0.3	0.3 ± 0.1	0.1	0.80
<i>Ruprechtia apetala</i>	5.6 ± 0.9	8.8 ± 2.3	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.1	0.71
<i>Anadenantera colubrina</i>	6.6 ± 1.2	7.8 ± 2.3	0.6 ± 0.4	0.3 ± 0.2	0.1	0.98
<i>Celtis tala</i>	4.6 ± 1.3	8.8 ± 3.5	0.6 ± 0.4	0.3 ± 0.2	0.8	0.80
<i>Capparis retusa</i>	4.3 ± 1.4	7.3 ± 3.1	0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.1	1.4	0.72
<i>Schinus gracilipes</i>	3.1 ± 1.0	7.6 ± 2.7	0.4 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.5	0.80
<i>Capparis tweediana</i>	3.4 ± 0.5	7.2 ± 3.8	0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.1	0.1	0.80

Tabla 4. Valores de abundancia de rasgos funcionales en todas las especies de plantas leñosas muestreadas.

Especie	N.º	N.º	N.º	Hoja	Hoja	Con	Sin	Tallo	Tallo
	Árboles	Arbolitos	Arbustos	coriácea	herbácea	espina	espina	múltiple	simple
<i>Schinopsis lorentzii</i>	520	56	0	0	576	0	576	17	559
<i>Bulnesia sarmientoi</i>	278	15	0	293	0	0	293	50	243
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	990	143	4	1137	0	0	1137	28	1109
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	69	5	0	0	73	73	0	8	65
<i>Prosopis kuntzei</i>	53	9	0	0	62	62	0	3	59
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	155	19	0	0	174	0	172	45	127
<i>Prosopis nigra</i>	234	25	0	0	256	256	0	28	228
<i>Aspidosperma triternatum</i>	6	0	0	6	0	0	6	0	6
<i>Prosopis alba</i>	99	5	0	0	104	104	0	7	97
<i>Ceiba insignis</i>	15	1	0	0	16	16	0	0	16
<i>Pisonia zapallo</i>	31	4	0	0	35	0	34	4	30
<i>Sarcomphalus mistol</i>	857	111	7	974	0	973	0	168	805
<i>Callycophyllum multiflorum</i>	60	0	0	60	0	0	60	11	49
<i>Sapium haematospermum</i>	2	0	0	0	2	0	2	0	2
<i>Pterogyne nitens</i>	5	0	0	5	0	0	5	0	5
<i>Prosopis ruscifolia</i>	13	1	0	0	14	14	0	2	12
<i>Acanthosyris falcata</i>	30	1	0	0	31	31	0	0	31
<i>Tabebuia nodosa</i>	175	22	3	200	0	0	200	19	181
<i>Mimozyanthus carinatus</i>	36	8	1	0	45	45	0	7	38
<i>Patagonula americana</i>	16	0	0	0	16	0	16	0	16
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	4	1	0	0	5	0	5	0	5
<i>Geoffroea decorticans</i>	40	3	1	0	44	44	0	1	43
<i>Acacia caven</i>	3	0	0	0	3	3	0	2	1
<i>Cercidium praecox</i>	53	8	1	0	62	62	0	5	57
<i>Jodinia rhombifolia</i>	8	5	0	13	0	0	13	0	13
<i>Ximenia americana</i>	9	3	0	12	0	12	0	3	9
<i>Acacia gilliesii</i>	16	11	1	0	28	28	0	2	26
<i>Acacia aroma</i>	9	6	1	0	16	16	0	4	12
<i>Prosopis elata</i>	3	6	0	0	9	9	0	0	9
<i>Bougainvillea praecox</i>	97	64	6	0	167	167	0	9	158
<i>Castella coccinea</i>	19	48	16	83	0	83	0	7	76
<i>Capparis speciosa</i>	57	28	2	87	0	0	87	4	83
<i>Acacia praecox</i>	207	118	11	0	335	335	0	21	314
<i>Salta triflora</i>	711	274	25	1007	0	0	1007	58	949
<i>Schinus fasciculatus</i>	12	21	2	0	35	35	0	1	34
<i>Capparis salicifolia</i>	11	36	2	49	0	0	49	4	45
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	0	2	2	4	0	0	4	0	4
<i>Ruprechtia apetala</i>	5	1	0	0	6	0	6	0	6
<i>Anadenantera colubrina</i>	15	1	0	0	16	0	16	1	15
<i>Celtis tala</i>	33	29	4	0	65	65	0	3	62
<i>Capparis retusa</i>	38	69	9	116	0	0	116	4	112
<i>Schinus gracilipes</i>	4	18	18	0	40	40	0	3	37
<i>Capparis tweediana</i>	0	5	0	0	5	0	5	0	5

### 3.4 Grupos funcionales de plantas leñosas

El análisis de agrupamiento jerárquico separó en un primera etapa a plantas con hoja coriácea y hoja herbácea. En una instancia mas avanzada, el dendrograma se dividió en plantas con espinas y sin espinas. En una última instancia el rasgo funcional de forma de crecimiento definió mas detalladamente los grupos clasificados. El análisis permitió identificar 6 grupos funcionales de plantas leñosas formados por un mínimo de 3 especies y un máximo de 11 especies (Fig. 2, Tabla 5). Las variables de rasgos funcionales como el número de tallos y la densidad de madera no fueron muy evidentes en el dendrograma para agrupar las especies. Para el carácter de hojas coriáceas, se encontraron 3 grupos de los cuales un solo grupo se destacó por tener espinas. Para el rasgo funcional hoja herbácea, se determinaron 3 grupos funcionales, de los cuales 2 presentaron espinas. Las probabilidades insesgadas fueron mayores al 80 % para estos grupos obtenidos (Fig. 2). De esta manera, el grupo funcional 1 presentó hojas coriáceas con espinas determinado por las especies *S. mistol*, *X. americana* y *C. coccinea*. Contrariamente, el grupo funcional 2 tuvo hojas coriáceas y sin espinas formado por *T. nodosa*, *A. quebracho-blanco*, *C. multiflorum*, *B. sarmientoi*, *P. nitens*, *A. triternatum* y *M. vitis-idaea*, con mayor presencia de grandes árboles de tallo simple. El grupo 3 presentó también hojas coriáceas y sin espinas, pero tuvo formas de crecimiento mayormente de tipo arbolito y tallos múltiples formado por *S. triflora*, *C. speciosa*, *J. rhombifolia*, *C. salicifolia* y *C. retusa*. Estos tres primeros grupos comparten el carácter de consistencia coriácea de las hojas en un amplio rango de formas de crecimiento, ya sea desde árboles hasta arbustos. La segunda gran separación produjo otros tres grupos. El grupo 4 presentó plantas con hojas herbáceas y sin espinas formado por *R. apetala*, *P. rhamnoides*, *S. haematospermum* y *C. tweediana*, *P. americana*, *A. colubrina*, *S. lorentzii*, *P. zapallo* y *C. paraguariensis*. Por el contrario, los grupos 5 y 6 presentaron plantas de hojas herbáceas y con presencia de espinas. En el grupo 5 hubo una mayor proporción de árboles, generalmente con tallo simple formado por *P. kuntzei*, *C. praecox*, *M. carinathus*, *S. obtusifolium*, *P. nigra*, *P. alba*, *P. ruscifolia*, *C. insignis*, *A. falcata*, *G. decorticans* y *A. caven*. En el grupo 6 se encontraron mas proporción de arbolitos y arbustos espinosos de tallo múltiple con presencia de *B. praecox*, *A. praecox*, *A. gilliesii*, *C. tala*, *A. aroma*, *S. fasciculata*, *P. elata* y *S. gracilipes* (Fig. 2).

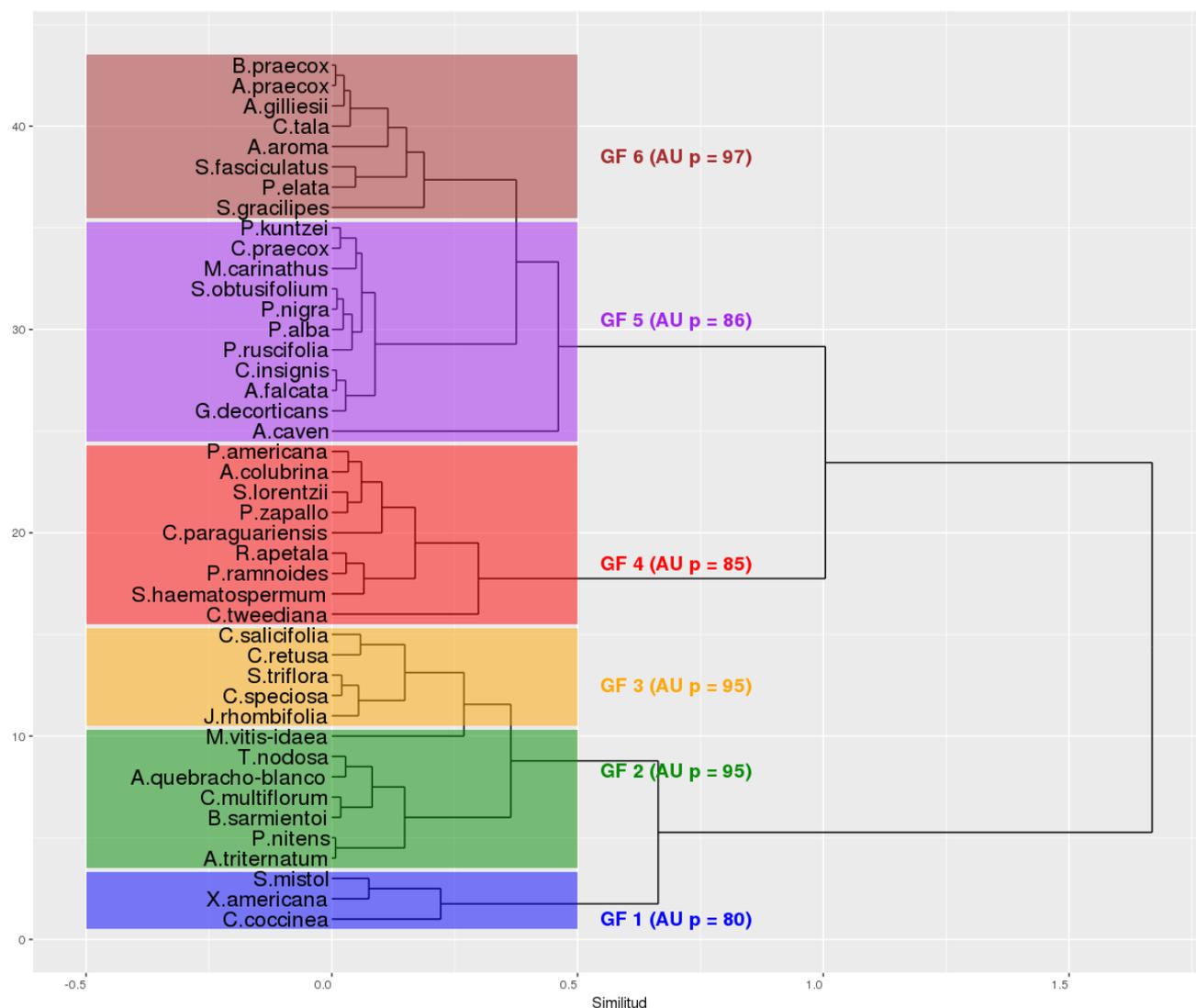


Figura 2. Dendrograma con agrupamiento jerárquico y valor de probabilidades inesgadas asociadas para cada uno de los grupos funcionales de planta leñosas obtenidos en base principalmente a los rasgos de forma de crecimiento, textura de hoja, y espinescencia.

Las asociaciones entre los 6 grupos funcionales con sus rasgos y sus parámetros estructurales (matriz limitante), se explicó en un 85 % con dos dimensiones dentro del análisis de correspondencia multivariado (Fig. 3). La proporción explicada por la dimensión 1 (eje AC1) fue del 62% y la dimensión 2 (eje AC2) del 23%. Los rasgos funcionales como espinescencia y consistencia de hoja presentaron mayor inercia para asociar a los grupos obtenidos, mientras que el número de tallos, forma de crecimiento y densidad de madera tuvieron una menor inercia en el análisis (Anexo 1: Tabla 1). De esta manera, sobre el eje AC1 los grupos funcionales 2 y 3 se asociaron con hojas coriáceas y

sin espinas. Por el contrario, los grupos 5 y 6 se asociaron con hojas herbáceas y espinas (Fig. 3). Sobre el eje AC2 se asociaron por un lado el grupo funcional 1 con hojas coriáceas y espinas. Por otro lado, el grupo 4 se asoció con hojas herbáceas y sin espinas (Fig. 3). Los parámetros estructurales de los grupos funcionales (matriz limitante) mostraron una fuerte correlación con las 2 dimensiones del análisis de correspondencia. Tanto el área basal (m<sup>2</sup>/ha), el carbono aéreo acumulado (Mg/ha) y el número de individuos (ind/ha) de los grupos funcionales obtenidos se correlacionaron positivamente con el eje AC1. Mientras que la altura promedio (m) se correlacionó fuertemente con el eje AC2 (Anexo 1: Tabla 1).

Tabla 5. Abundancia de rasgos funcionales y parámetros de estructura forestal (promedios) de los grupos funcionales obtenidos por agrupamiento. \*Test  $\chi^2$ . \*\*Test F con transformación logarítmica.

Rasgos	Grupos funcionales						test
	1	2	3	4	5	6	
Hoja herbácea	0	0	0	833	710	695	$p < 0.001^*$
Hoja coriácea	1069	1701	1273	0	0	0	
Con espinas	1069	0	0	0	710	695	$p < 0.001^*$
Sin espinas	0	1701	1273	833	0	0	
Tallo simple	891	1593	1203	766	647	652	$p < 0.001^*$
Tallo múltiple	178	108	70	67	63	43	
Árbol	884	1514	820	746	641	379	$p < 0.001^*$
Arbolito	162	180	413	87	66	273	
Arbusto	23	7	40	0	3	43	$p < 0.001^{**}$
Altura (m)	6.8	9.3	5.3	10.3	7.6	5.1	
Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	6.8	13.7	2.8	7.8	6.2	1.7	$p < 0.001^{**}$
Individuos (ind/ha)	245	359	514	188	164	222	$p < 0.001^{**}$
Frecuencia relativa	19 %	30 %	14 %	16 %	13 %	9 %	
N° de especies	3	7	5	9	11	8	

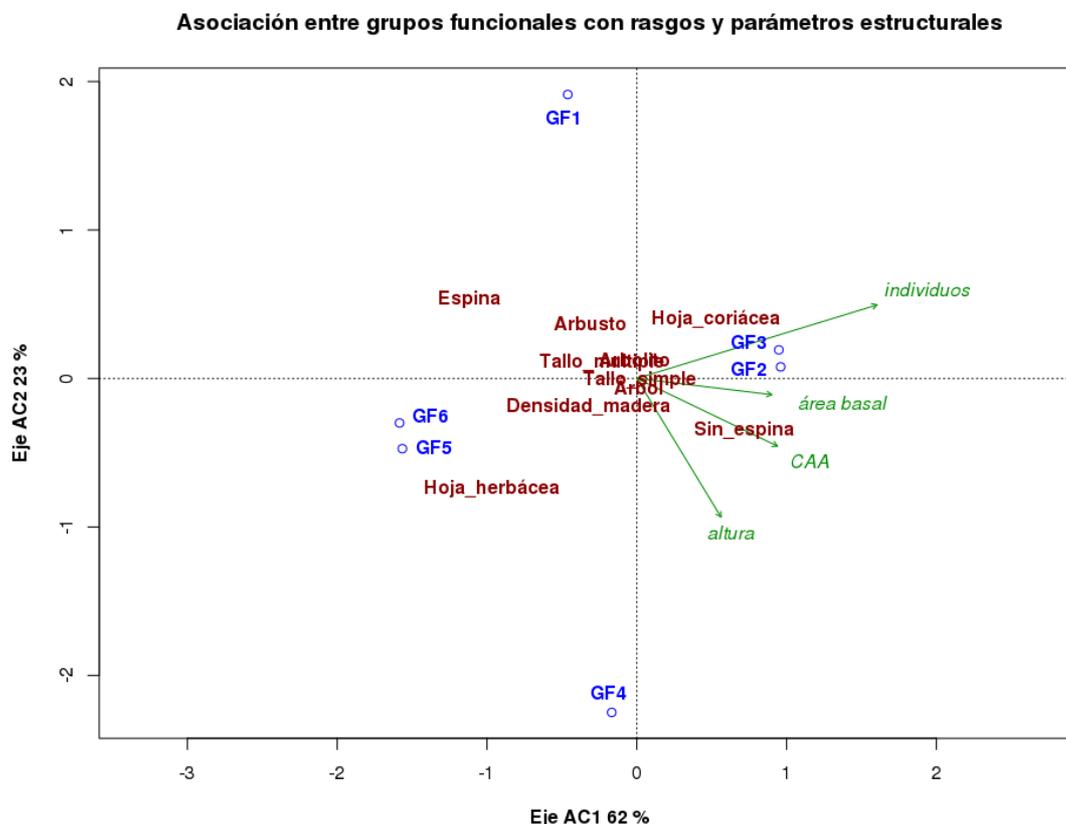


Figura 3. Asociación de grupos funcionales (azul) con los rasgos funcionales (rojo). Vectores con los parámetros forestales (verde) indicando correlaciones con las dimensiones del análisis de correspondencia, *altura* = promedio ponderada por área basal en m, *CAA* = carbono aérea acumulado en Mg/ha, *área basal* = en m<sup>2</sup>/ha, *individuos* = número de individuos/ha.

### 3.5 Análisis estadístico

El análisis de la varianza de una vía mostró diferencias significativas para la mayoría de los grupos funcionales obtenidos (Fig. 4). De esta manera, todos los individuos del grupo 4 acumularon en promedio el mayor carbono aéreo (2.58 Mg/ha). Este grupo presentó hojas de consistencia herbáceas, plantas sin espinas y dominado por formas de crecimiento de tipo árbol y arbolito únicamente. Seguido en acumulación de carbono promedio fue el grupo funcional 2 (1.69 Mg/ha), con plantas de hojas coriáceas, sin espinas y dominado por árboles y arbolitos con una escasa proporción de arbustos (Tabla 5). El grupo 5 (1.28 Mg/ha) se ubicó por debajo del grupo 2. En este último grupo se observaron plantas con hojas de consistencia herbácea, plantas con

espinas y una mayor proporción de árboles por sobre arbolitos y arbustos. El grupo 1 (1.08 Mg/ha) acumuló menos carbono en promedio que el grupo 5 (Fig. 4), y los rasgos del grupo 1 evidenciaron plantas con hojas de consistencia coriácea, con espinas y abundancia de árboles pero también de arbolitos y arbustos en proporción. Finalmente los grupos 6 (0.32 Mg/ha) y 3 (0.28 Mg/ha) acumularon el menor carbono en promedio respectivamente. Para el grupo 6, las plantas fueron de hojas herbáceas, con espinas. Para el grupo 3, las plantas fueron de hoja coriáceas y sin espinas y en ambos grupos hubo árboles, arbolitos y gran abundancia de arbustos con respecto a los demás grupos funcionales. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre el contenido de carbono promedio para estos dos últimos grupos (Fig. 4). Este análisis mostró un buen ajuste con los supuestos de normalidad y homegenidad de varianzas (Anexo 1: Fig. 3)

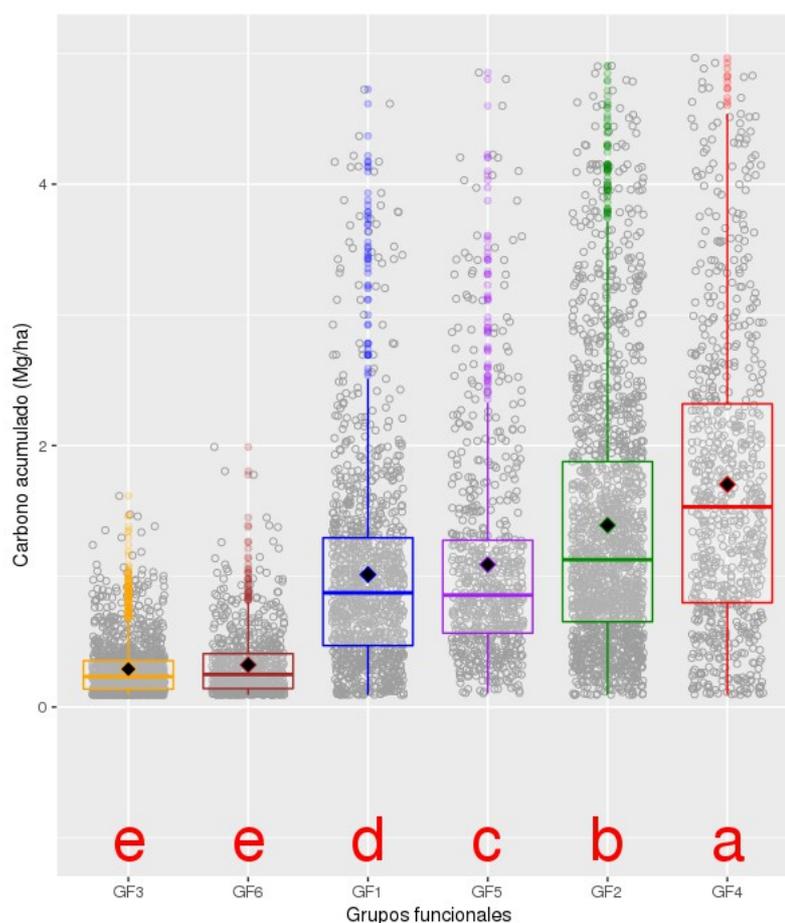


Figura 4: Análisis de la varianza y diferencias de medias para el carbono acumulado en función de los grupos funcionales obtenidos. Asterisco muestra los grupos con diferencias de medias significativas. El punto dentro de la caja muestra el valor promedio.

Dentro del análisis de la varianza de dos vías, se observó mayor carbono en formas de crecimiento de tipo árbol que en arbolitos y arbustos. Para los árboles, la tendencia de acumulación de CAA mantuvo el siguiente orden de aporte: mayor en los grupos 4 y 2, bajo en los grupos 5 y 1, y menor en los grupos 6 y 3, repitiéndose este orden también en arbolitos (Fig. 5). Sin embargo, no hubo diferencias de CAA entre los arbustos de todos los grupos (Fig. 5, Anexo 1: Tabla 2). La variabilidad explicada del CAA en función de las tres formas de crecimiento fue la mayor ( $\eta^2 = 0.52$ ) entre los grupos (Tabla 6). Los grupos funcionales mostraron una alternancia en las categorías de tipos de hojas, siendo el grupo 4 con mayor carbono acumulado y con hojas herbáceas, seguido del grupo 2 con hojas coriáceas, luego grupo 5 y 1 con hojas herbáceas y coriáceas respectivamente, y finalmente los grupos 6 y 3 con hojas herbáceas y coriáceas respectivamente, aunque en los grupos 6 y 3 no hubo diferencias significativas de CAA (Fig. 5, Anexo 1: Tabla 2). Contrariamente, el mayor contenido carbono promedio acumulado para las categorías de espinescencia estuvo concentrado en grupos no espinescentes como grupos 4 y 2, mientras que un menor contenido de carbono se concentró en grupos espinescentes, como los grupos 5 y 1 (Fig. 5). Los grupos con el menor carbono promedio acumulado tuvieron una alternancia de plantas inermes y espinescentes, como los grupos 6 y 3 respectivamente pero sin diferencias significativas entre ellos (Fig. 5, Anexo 1: Tabla 2). Tanto la textura de hojas como la espinescencia tuvieron tamaños de efecto menores ( $\eta^2 = 0.44$ , Tabla 6) sobre la variable respuesta (CAA promedio). Para el número de tallos, la tendencia de acumulación de carbono por grupos fue similar como en los restantes rasgos funcionales, manteniéndose mayor en los grupos 4 y 2, luego grupos 5 y 1, y menor en grupos 3 y 6 (Fig. 5). Sin embargo, no hubo diferencias entre tallos simples y múltiples para los grandes grupos (GF 4, GF 2 y GF 5, Fig. 5, Anexo 1: Tabla 2). Por el contrario, los tallos múltiples tuvieron significativamente mayor CAA que los tallos simples para los grupos 1, 3 y 6 (Fig. 5, Anexo 1: Tabla 2). El tamaño de efecto del número de tallos sobre el carbono acumulado fue  $\eta^2 = 0.45$  (Tabla 6).

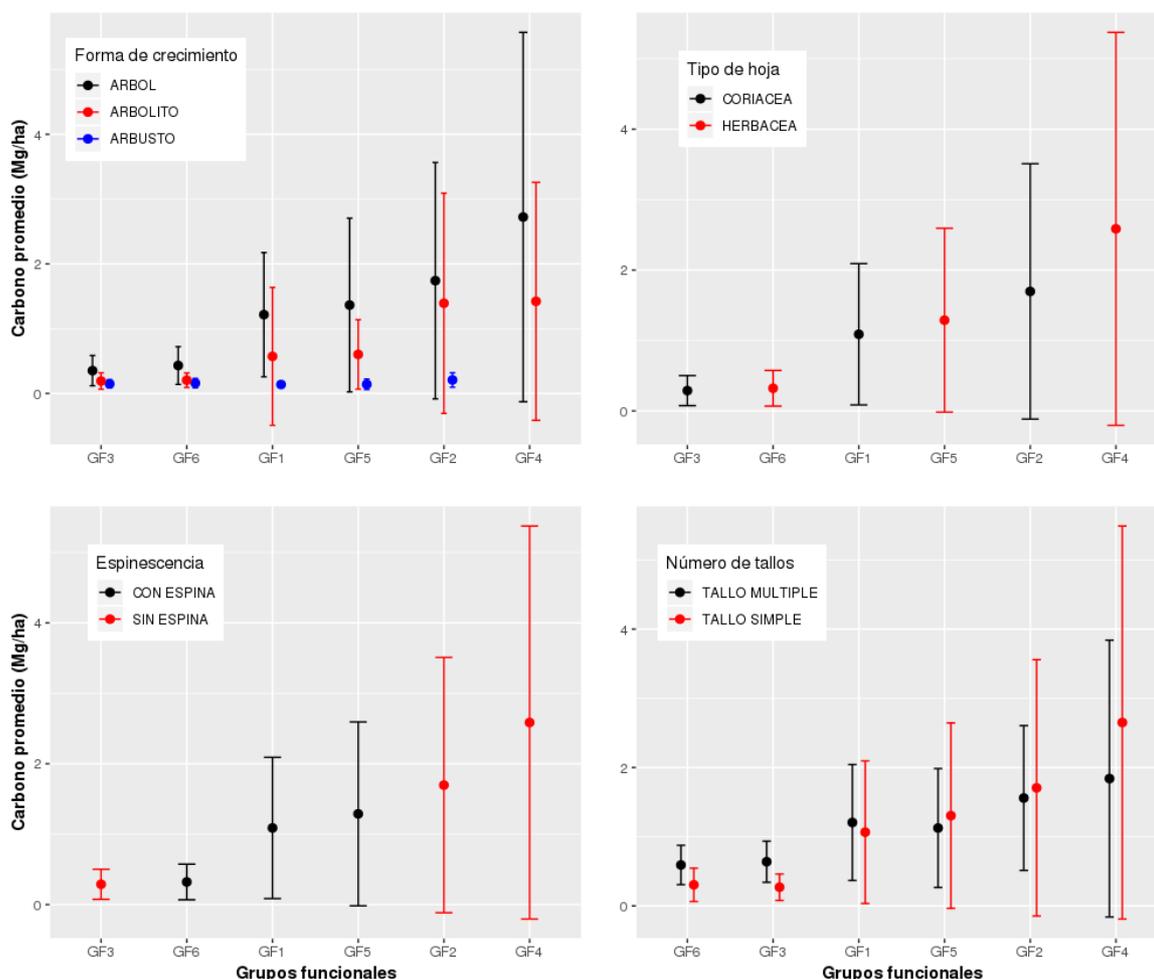


Figure 5. Resultados del análisis de la varianza de dos vías. La variable respuesta (carbono promedio) en función de cada grupo funcional con interacción por cada rasgo funcional. En colores los diferentes niveles dentro del rasgo funcional considerado. Puntos indica promedios y líneas indica desvío estándar.

En los modelos lineales generales para la estimación de carbono acumulado en función de la altura promedio, los grupos 2 y 4 evidenciaron un rápido incremento a medida que aumentan las alturas promedio, seguido de los grupos 1 y 5, mientras que los grupos 3 y 6 tuvieron el menor incremento de carbono (Tabla 7, Fig. 6). El ajuste del modelo de CAA en función de alturas promedio por grupos funcionales tuvo un ajuste bueno ( $R^2 = 0.42$ , error residual estándar = 1039.3). El modelo lineal general de carbono en función del diámetro promedio, tuvo buen ajuste ( $R^2 = 0.44$ , error residual estándar = 1015.2), donde los grupos 2 y 4 mostraron un rápido aumento, seguido de los grupos 5 y 1, mientras que los grupos 3 y 6 evidenciaron el menor incremento (Fig. 7). Finalmente el

modelo lineal de carbono acumulado en función de la densidad de individuos mostró un fuerte incremento para los grupos 4 y 2, seguido de los grupos 5 y 1, mientras que el mas bajo incremento de carbono fue para los grupos 3 y 6 (Fig. 8). Dentro de este último modelo se obtuvo el mejor ajuste y mayor variabilidad explicada ( $R^2 = 0.59$ , error residual estándar = 734.3) con respecto a los restantes modelos (Tabla 7). Los modelos se simplificaron dentro de los rangos mínimos y máximos de los parámetros de altura promedio, diámetro promedio y densidad de individuos de cada grupo funcional (Tabla 7).

Tabla 6. Resultado del análisis de la varianza de dos vías. Valores (promedio  $\pm$  desvío estándar) de carbono aéreo acumulado (Mg/ha) por interacción grupo y rasgos funcionales. Estadísticos y tamaño del efecto (variabilidad explicada  $\eta^2$ ) en análisis de la varianza.

Rasgos	Grupos funcionales						Valor F	Efecto $\eta^2$	Test
	1	2	3	4	5	6			
Árbol	1.22 $\pm$ 0.95	1.74 $\pm$ 1.82	0.35 $\pm$ 0.23	2.72 $\pm$ 2.85	1.36 $\pm$ 1.34	0.43 $\pm$ 0.29	433.8	0.52	
Arbolito	0.57 $\pm$ 1.06	1.39 $\pm$ 1.70	0.19 $\pm$ 0.12	1.42 $\pm$ 1.84	0.60 $\pm$ 0.53	0.20 $\pm$ 0.11	433.8	0.52	P < 0.001
Arbusto	0.13 $\pm$ 0.04	0.20 $\pm$ 0.11	0.14 $\pm$ 0.06	-	0.14 $\pm$ 0.08	0.16 $\pm$ 0.07	433.8	0.52	
Hoja herbácea	-	-	-	2.59 $\pm$ 2.79	1.29 $\pm$ 1.30	0.32 $\pm$ 0.25	1007	0.44	P < 0.001
Hoja coriácea	1.09 $\pm$ 1.00	1.70 $\pm$ 1.81	0.28 $\pm$ 0.21	-	-	-	1007	0.44	P < 0.001
Con espinas	1.09 $\pm$ 1.00	-	-	-	1.29 $\pm$ 1.30	0.32 $\pm$ 0.25	1007	0.44	P < 0.001
Sin espinas	-	1.70 $\pm$ 1.81	0.28 $\pm$ 0.21	2.59 $\pm$ 2.79	-	-	1007	0.44	P < 0.001
Tallo simple	1.07 $\pm$ 1.03	1.71 $\pm$ 1.85	0.27 $\pm$ 0.19	2.65 $\pm$ 2.84	1.30 $\pm$ 1.34	0.30 $\pm$ 0.24	482.7	0.45	P < 0.001
Tallo múltiple	1.21 $\pm$ 0.83	1.56 $\pm$ 1.05	0.63 $\pm$ 0.29	1.84 $\pm$ 2.00	1.13 $\pm$ 0.85	0.59 $\pm$ 0.28	482.7	0.45	P < 0.001

Tabla 7. Valores mínimos y máximos de las variables utilizadas y parámetros estimados de los modelos lineales generales para la determinación del carbono total acumulado.  $\bar{H}$  altura promedio,  $\bar{DAP}$  diámetro promedio, y  $N$  densidad de individuos en las unidades de muestreo dado los grupos funcionales obtenidos (GF).

Variable	Min. - Max.	$\beta_0$	$\beta_1$	P-valor
$\bar{H}$ de GF 1	2.5 – 14.8 m	-1.84	1.59	P < 0.001
$\bar{H}$ de GF 2	3.3 – 17.1 m	-1.84	1.75	P < 0.001
$\bar{H}$ de GF 3	2.8 – 8.5 m	-1.84	1.35	P < 0.001
$\bar{H}$ de GF 4	3.0 – 22.0 m	-1.84	1.61	P < 0.001
$\bar{H}$ de GF 5	3.0 – 13.0 m	-1.84	1.43	P < 0.001
$\bar{H}$ de GF 6	2.0 – 9.0 m	-1.84	1.14	P < 0.001
<i>Modelo final</i>	$CAA = \exp(\beta_0) \times (\bar{H})^{\beta_1}$			$R^2 = 0.42$
$\bar{DAP}$ de GF 1	5.0 – 56.1 cm	-1.85	1.03	P < 0.001
$\bar{DAP}$ de GF 2	8.1 – 50.5 cm	-1.85	1.26	P < 0.001
$\bar{DAP}$ de GF 3	5.0 – 22.0 cm	-1.85	0.96	P < 0.001
$\bar{DAP}$ de GF 4	5.3 – 57.5 cm	-1.85	1.18	P < 0.001
$\bar{DAP}$ de GF 5	6.9 – 60.4 cm	-1.85	0.95	P < 0.001
$\bar{DAP}$ de GF 6	5.2 – 27.8 cm	-1.85	0.77	P < 0.001
<i>Modelo final</i>	$CAA = \exp(\beta_0) \times (\bar{DAP})^{\beta_1}$			$R^2 = 0.44$
$N$ de GF 1	10 – 470 ind/ha	-1.65	0.74	P < 0.001
$N$ de GF 2	10 – 600 ind/ha	-1.65	0.87	P < 0.001
$N$ de GF 3	10 – 920 ind/ha	-1.65	0.47	P < 0.001
$N$ de GF 4	10 – 250 ind/ha	-1.65	0.94	P < 0.001
$N$ de GF 5	10 – 530 ind/ha	-1.65	0.75	P < 0.001
$N$ de GF 6	10 – 520 ind/ha	-1.65	0.42	P < 0.001
<i>Modelo final</i>	$CAA = \exp(\beta_0) \times (N)^{\beta_1}$			$R^2 = 0.59$

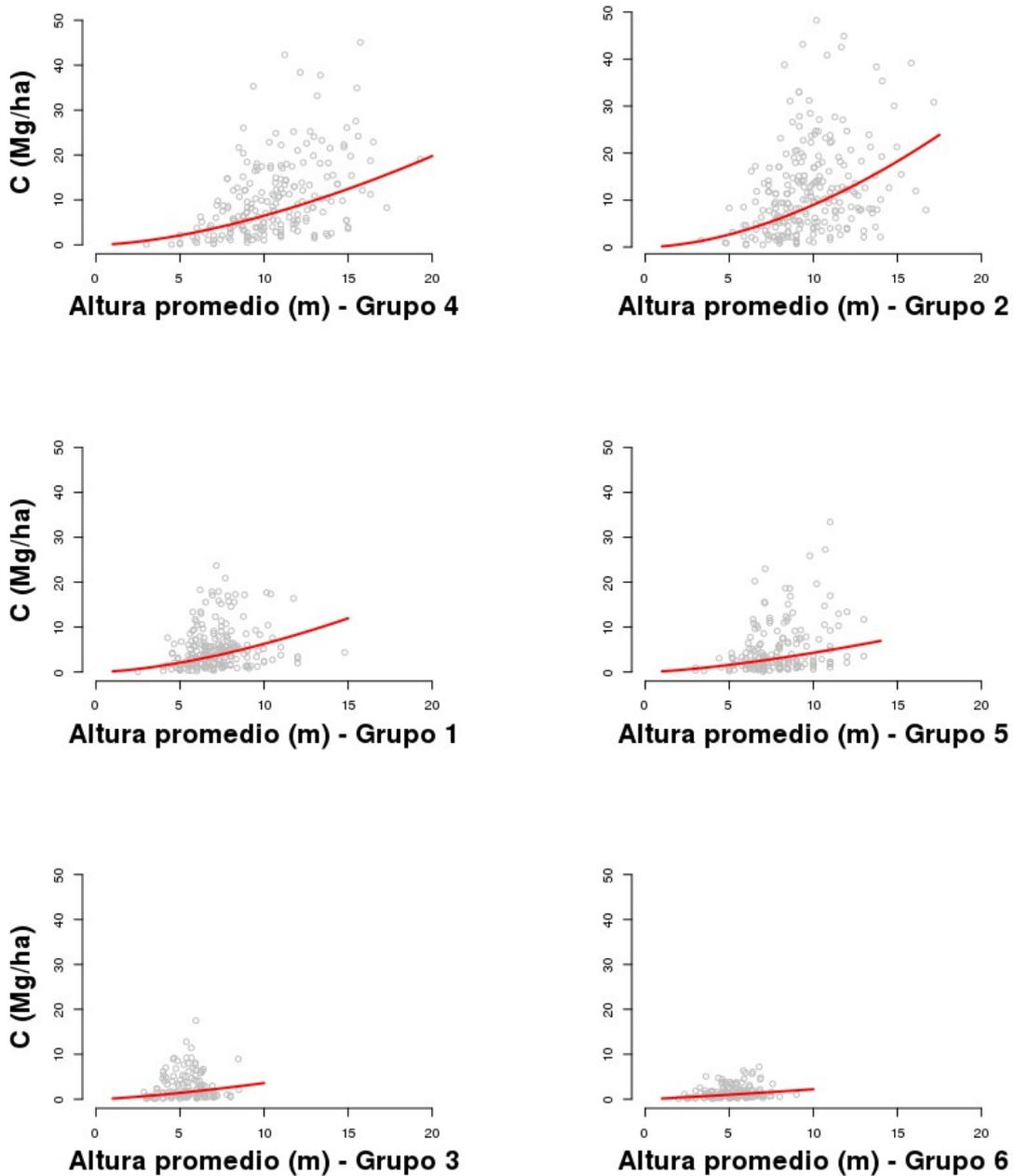


Figura 6. Relaciones alométricas del carbono total acumulado en función de la altura promedio para cada grupo funcional. La línea roja indica la tendencia promedio para cada relación.

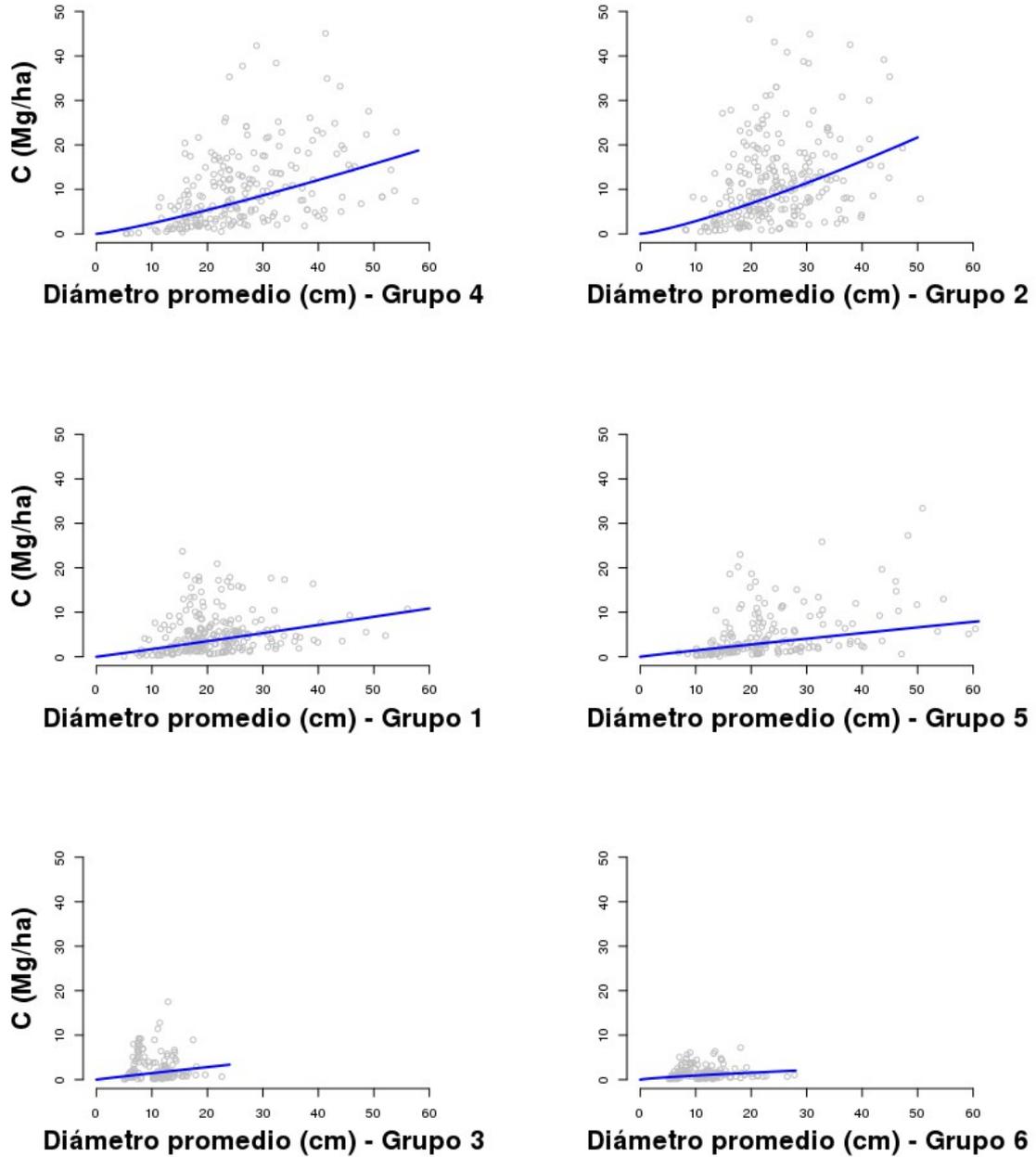


Figura 7. Relaciones alométricas del carbono total acumulado en función del diámetro promedio para cada grupo funcional. La línea azul indica la tendencia promedio en cada relación.

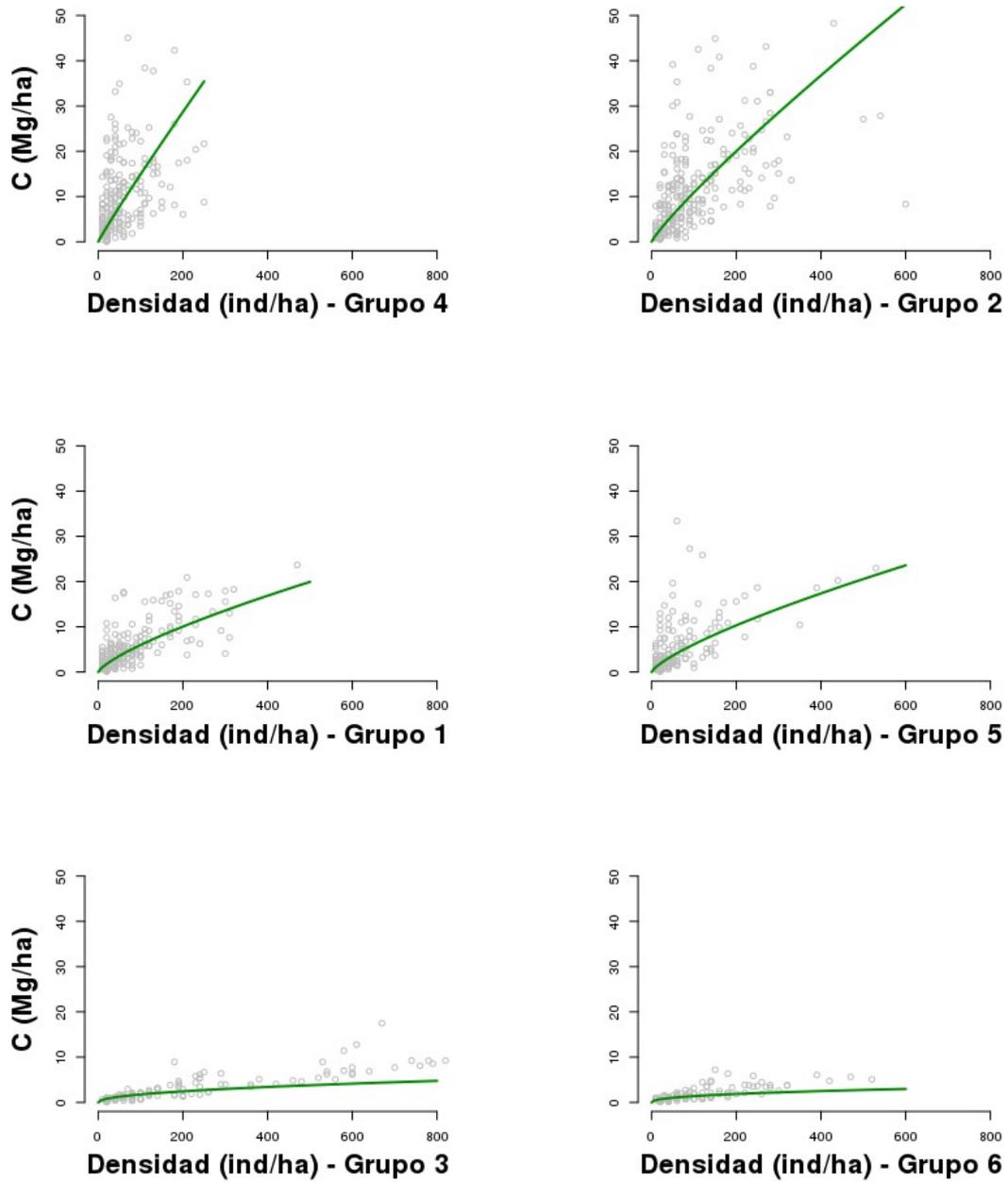


Figura 8. Relaciones alométricas del carbono total acumulado en función de la densidad de individuos para cada grupo funcional. La línea verde indica la tendencia promedio de cada relación.

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1 Aspectos ecológicos de los grupos funcionales

Los grupos funcionales se definen como un conjunto de plantas que conservan similares relaciones fisiológicas y fenológicas entre ellas (Box 1996). Por ende, un grupo funcional de plantas también puede considerarse como un conjunto de plantas que exhiben respuestas semejantes al ambiente y por lo tanto efectos sobre el ecosistema (Díaz and Cabido 1997). La simplificación de la diversidad de especies dentro de grupos funcionales puede tener ciertas ventajas a la hora de entender cuales son los principales mecanismos de las plantas frente a sus factores ambientales y de disturbios (McIntyre et al. 1999, Lavorel et al. 2007).

La clasificación de los grupos funcionales en este análisis se obtuvo mediante un análisis *a posteriori* (Díaz et al. 2002). Esto permitió centrarse en características sencillas de las plantas leñosas de bosque chaqueño, evidenciando una relación morfo-funcional para cada especie (Tabla 4). Los 6 grupos funcionales determinados en este análisis clasificaron un total de 43 especies nativas. Estos grupos mostraron características contrastantes; principalmente la consistencia de la hoja y la espinescencia fueron los rasgos de primera consideración para la separación de estos grupos, mientras que la forma de crecimiento fue el rasgo con una consideración posterior para la delimitación de los grupos.

La consistencia de la hoja (CH), fue el primer rasgo que separó la clasificación de los grupos obtenidos (Fig. 2). De esta manera, los grupos 1, 2 y 3 presentaron una consistencia foliar de tipo coriácea, mientras que los grupos 4, 5 y 6 tuvieron hojas de tipo herbáceas (Fig. 2, Tabla 5). A nivel global, las hojas esclerófilas, semi-rígidas, engrosadas o coriáceas en general son características de ambientes secos y semi-áridos, mientras que las hojas de tipo herbácea muestran una asociación en ambientes con mayores precipitaciones (Wright et al. 2004). Este patrón contrastante de consistencias foliares se ha observado en muchas especies y parecen mostrar distintos balances entre el costo de fotosíntesis (aparato fotosintético/respiración), y la producción de la estructura de la hoja (densidad de tejidos y superficie foliar). En el caso de hojas coriáceas, esto resultaría en una adaptación para continuar con el funcionamiento fotosintético por mas tiempo frente a condiciones de sequía o escasees de nutrientes (Box 1996, Wright et al. 2004). A menudo, estas hojas con mayor contenido de materia seca (i.e., hojas duras o coriáceas)

están vinculadas con lentas tasas de descomposición de hojarasca (Pérez-Harguindeguy et al. 2000, 2013). En contraposición, las hojas herbáceas (i.e., menor contenido de materia seca) están asociadas a tasas rápidas de descomposición y generalmente en ambientes productivos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Esto ha llevado a considerar en la literatura, que existen estrategias de plantas frente al ambiente y los recursos a partir de la consistencia de la hoja (Reich et al. 2003) y estas estrategias son adecuadas para explicar algunos modelos de sucesión secundaria en comunidades de plantas leñosas y herbáceas. Por ejemplo una dominancia de especies con bajo contenido de materia seca en hoja y mayor área foliar específica, ocurren en las primeras etapas de sucesión secundaria debido a una estrategia eficiente de rápida adquisición de los recursos. En etapas más avanzadas de la sucesión, predominan las especies con lento crecimiento. Es decir, especies con alto contenido de materia seca en hoja y baja área foliar específica emplean estrategia conservativa ya que tienden a conservar más eficientemente los recursos (Garnier et al. 2004).

Una gran cantidad de especies con espinas se concentraron en el grupo de hojas herbáceas más que en el grupo de hojas coriáceas (Fig. 2, Tabla 4). La aparición del rasgo espinescencia (E) en el análisis de dendrograma, muestra una separación posterior a la clasificación de la consistencia de la hoja para los grupos obtenidos, particularmente los grupos 5 y 6 fueron los que concentraron a las especies espinosas (Fig. 2). El significado ecológico de las espinas ha sido mayormente estudiado como defensas frente a la herbivoría (Milewski et al. 1991, Milton 1991, Hanley et al. 2007, Tálamo et al. 2015, Wigley et al. 2015, Mahenya et al. 2016) y muchas veces con una fuerte correlación evolutiva con vertebrados herbívoros (Charles-Dominique et al. 2016). Por ejemplo, en el Chaco seco una fuerte presión de los grandes herbívoros durante el Pleistoceno podría haber actuado como una fuerza selectiva para el desarrollo de la actual espinescencia en las plantas nativas, remarcada además con la reciente historia de herbivoría por ganado doméstico en la región (Bucher 1987). La gran presencia de arbolitos de la familia *Fabaceae*, como así también de las especies *S. fasciculatus*, *S. gracilipes* y *C. tala* presentan un mayor contenido de nutrientes en las hojas (i.e., grupo 5 y 6 con menor relación carbono/nitrógeno, Pérez-Harguindeguy et al. 2000, Wright et al. 2004), lo que podría explicar la presencia de espinas en plantas con hojas de tipo herbáceas, que generalmente son más palatables para la herbivoría (Wigley et al. 2015). Otro evento defoliador como el fuego sobre las plantas leñosas, puede favorecer la aparición de

numerosos tallos rebrotados e incrementar el número de espinas (Gowda and Raffaele 2004, Bravo et al. 2014). Sin embargo otros factores principalmente ambientales, han sido asociados con la espinescencia. Por ejemplo en el sur de África, la aridez y los sitios inundables como primera instancia determinan una mayor cobertura de plantas leñosas espinescentes, que en adición de herbivoría por mamíferos pueden mediar una adaptación en las plantas (Milton 1991).

La forma de crecimiento (FC) representó la altura dominante dentro de cada grupo funcional obtenido. A escalas regionales, los factores ambientales, principalmente condiciones de temperatura y precipitaciones, permiten diferenciar contrastantes formas de crecimiento de las plantas, por ejemplo a lo largo de un gradiente desde formas gramínoideas, árboles y arbustos hasta rosetas y plantas postradas (Díaz and Cabido 1997, Pakeman et al. 2009). Sin embargo las diferentes formas de crecimiento del bosque chaqueño, parecen recibir un débil efecto de las condiciones climáticas regionales pero fuertemente vinculadas a condiciones de disturbios (p. ej., fuegos) y micro ambiente (p. ej., suelo, luz) (Díaz et al. 1999, Müller et al. 2007). Esto último puede verse considerando el aprovechamiento de la luz como recurso en los diferentes niveles de estratos o alturas dentro de una cobertura boscosa por parte de plantas más altas sobre las más bajas (Díaz et al. 2016). Aunque la forma de crecimiento está determinado por la expresión genética en diferentes arquitecturas de plantas, el entorno y factores ambientales logran una gran variabilidad fenotípica de las formas de crecimiento en las especies (Küppers 1989, Cody 1991, Speck and Rowe 1999). Por lo tanto, otro factor determinante en los bosques de la región del Chaco Seco es la historia de perturbación sobre la vegetación leñosa (Díaz et al. 1999). Por ejemplo las formas de crecimiento arbolitos (> 3 m altura) de las especies leñosas chaqueñas en un sitio conservado es más frecuente pero en sitios con historia de disturbios promueve más la frecuencia de arbustos y sub-arbustos (< 3 m altura) (Loto and Bravo 2020). Las condiciones de entornos ambientales y disturbios en conjunto podrían explicar aún más la variabilidad de estas formas de crecimiento en plantas leñosas y otros rasgos funcionales en la región del Chaco seco, siendo este último enfoque recientemente desarrollado (Sfair et al. 2018).

Las asociaciones entre los grupos, rasgos funcionales y parámetros de estructura de bosque analizados con el enfoque multivariado han remarcado las diferencias y semejanzas de los grupos obtenidos. Por un lado los grupos funcionales 2 y 3

evidenciaron la mayor presencia de algunos rasgos funcionales relacionados a un uso más conservativo de los recursos, como hojas coriáceas y ausencia de espinas (Fig. 3). La presencia de estos dos grupos es importante ya que contienen la mayor densidad de individuos de las plantas observadas (Tabla 5, Fig 3). Sin embargo, el grupo 2 tienen mayor área basal y altura promedio, lo que tiene consecuencias importantes en la capacidad de almacenamiento de biomasa (Tabla 5). Por otro lado, los grupos funcionales 5 y 6 se asociaron con consistencias de hojas herbáceas y espinas (Fig. 3), representando plantas con estrategias de uso de los recursos de tipo adquisitivo. Aquí, el costo de producción del aparato fotosintético es menor ya que las hojas herbáceas no presentan tejidos duros pero a cambio hay una fuerte inversión en espinas leñosas para su defensa. La diferencia entre estos dos últimos grupos fue la mayor presencia de árboles del grupo 5, ya que el grupo 6 mantuvo principalmente arbolitos y arbustos (Tabla 4 y 5). Esto tiene relevancia a los fines de conservación, ya que la persistencia de las especies del grupo 5 mantendría gran capacidad de almacenamiento de biomasa.

Finalmente, los grupos funcionales 1 y 4 podrían evidenciar los extremos opuestos de usos de los recursos (i.e., adquisitivo vs conservativo, Fig. 3). El gran tamaño de las formas de crecimiento de tipo árbol (i.e., mayor altura) podría indicar una ventaja en desarrollo y productividad para el grupo 4, ya que las plantas aquí no son propensas al alcance de la herbivoría o fuegos. Probablemente otros factores como condiciones ambientales locales y escasos disturbios hayan separado el grupo 4 de manera tal que favorecen a la estrategia adquisitiva hacia un gran desarrollo de sus plantas, principalmente grandes alturas y tamaños de formas de crecimiento. Por otro lado, el grupo 1, se asoció más a los grupos 2 y 3 por presentar hojas de textura coriácea pero diferenciándose por tener espinas y una gran proporción de plantas con tallos múltiples respecto a los demás grupos (Fig. 3, Tabla 5). Nuevamente, condiciones ambientales locales desfavorables y recurrentes disturbios permitirían una mejor respuesta a la estrategia conservativa de las plantas del grupo 1. Así se estaría evidenciando plantas sujetas a herbivoría, fuegos y ubicadas en sitios poco productivos con predominio de uso conservativo de los recursos. Esto se denota en la gran proporción de plantas con tallos múltiples del grupo 1, como resultado de varios rebrotes probablemente en respuesta a disturbios, como así también en la aparición de estructuras defensivas como las espinas ante eventos defoliadores como la herbivoría y el fuego (Tabla 5, Fig. 3).

Los rasgos funcionales como el número de tallos y la densidad de la madera no tuvieron una evidente asociación con todos los grupos funcionales. Aunque se esperaba una asociación entre arbustos y de tallos múltiples contra árboles de tallos simples y mayor densidad de madera, no se encontraron asociaciones significativas con estos últimos rasgos funcionales (Fig. 3). Sin embargo, los restantes rasgos funcionales como la consistencia de hojas, espinescencia y formas de crecimiento, permitieron explicar un gran porcentaje de variabilidad (62%, eje AC1, Fig. 3) para las diferentes estrategias del uso de los recursos y productividad. Mientras que una menor variabilidad explicada (23%, eje AC2, Fig. 3) logró determinar la separación de los grupos 1 y 4 que podrían ser sensibles a los efectos de las condiciones ambientales vinculados con disturbios en los sitios.

#### 4.2 Capacidad y almacenaje de carbono en grupos funcionales

Los grupos funcionales obtenidos mostraron diferencias significativas en la acumulación de carbono (Fig 4). De la misma manera, también son indicativos de la productividad acumulada, por ejemplo la presencia de los grupos 3 o 6 (Fig. 4) tendrán contenidos de carbono potencialmente menores, mientras que con la presencia de los grupos 4 o 2 habría un mayor potencial de acumulación. El empleo de tipos funcionales de plantas ha permitido clarificar la variabilidad espacial del carbono acumulado además de lograr diferencias mas puntuales de identidad entre comunidades leñosas para la región del Chaco árido (Iglesias et al. 2012), demostrando la gran ventaja del enfoque funcional para evaluaciones de productividad en grandes áreas. No obstante, el motivo por el que los grupos funcionales logran diferentes acumulaciones de carbono ha sido discutido en las principales estrategias de plantas frente al ambiente (Grime 1974, Reich et al. 2003). Las estrategias de utilización de recursos por parte de tipos funcionales de plantas, parecen alternar en los grupos obtenidos (Fig. 4). Por ejemplo, el mayor carbono promedio acumulado en los grupos 4 y 2, revelan estrategias adquisitivas y conservativas respectivamente (Fig. 4). De la misma manera, los grupos de menor potencial, ambas estrategias se repiten. Por lo tanto, no se podría concluir cuál estrategia predomina en estos grupos a medida que disminuye o aumenta el contenido de carbono acumulado (Fig. 4). Este indicio podría visibilizar otras interacciones entre las estrategias funcionales para acumular carbono por parte de estos grupos. Por ejemplo, una mayor visibilidad de estrategias podrían deberse a las diferentes composiciones de la comunidad de especies leñosas (Conti and Díaz 2013). En este punto, la participación de grupos funcionales y

sus interacciones (i.e., abundancia relativa, cobertura, frecuencia y dominancia), favorecería esta diferenciación de las comunidades en parcelas de bosques del Chaco seco.

Dentro de los resultados de los análisis de la varianza de dos vías, la interacción entre grupos funcionales y la forma de crecimiento ha permitido explicar una amplia variabilidad para el contenido de carbono ( $\eta^2 = 52 \%$ , Tabla 6, Fig. 5). La clasificación de las formas de crecimiento contempla la altura total de las plantas, y para los bosques del Chaco seco constituye una de las principales variables asociada al contenido de carbono y biomasa leñosa (Conti and Díaz 2013). De esta manera, la clasificación de grupos mediante las categorías de árboles y arbolitos resulta útil para encontrar diferencias en el carbono acumulado, no a si para los arbustos (Fig. 5, Anexo 1: Tabla 2). Posiblemente la escasa representatividad de arbustos debido al diámetro mínimo considerado aquí (i.e., 5 cm) no logró detectar estas diferencias de carbono para grupos del estrato arbustivo. Por lo que considerar diámetros menores a 5 cm u otras variables como el diámetro de copa, y cobertura, sea adecuado para diferenciar CAA en los arbustos de grupos funcionales de la región del Chaco seco (Conti et al. 2013, Powell et al. 2018).

La variabilidad explicada de CAA en la interacción de grupos funcionales con tipo de hoja y grupos funcionales con espinescencia fue baja en ambos ( $\eta^2 = 44 \%$ , Tabla 6). La comparación por el tipo de hoja y espinescencia mantiene a los grupos 2 y 4 con los mayores promedios de CAA, seguido de los grupos 5 y 1 y los menores promedios en los grupos 6 y 3 (Fig. 5). Por un lado, hubo una alternancia desde hojas herbáceas y hojas coriáceas entre grupos a lo largo del gradiente CAA (Fig. 5). Esto reafirma los resultados de otro estudio realizado en el centro de Argentina, demostrando que los rasgos foliares no explican completamente el almacenamiento de carbono para bosques en el Chaco seco, en cambio, si lo hacen la altura total y la densidad de la madera de las plantas leñosas (Conti and Díaz 2013). En bosques tropicales, el carbono presente en los rodales naturales está asociado a plantas de gran altura tanto de estrategias conservativas como adquisitivas (Finegan et al. 2015). Sin embargo, un reciente estudio en bosques secos tropicales demuestra que el almacenamiento de biomasa (proporcional al carbono), estaría favorecido mas hacia rasgos foliares conservativos que adquisitivos (Prado-Junior et al. 2016).

Por otro lado para el rasgo de espinescencia considerado en este análisis, no se encuentra una alternancia de plantas con y sin espinas. Aquí, los grupos sin espinas (GF

4 y GF 2) mantuvieron el mayor contenido de CAA en promedio, seguido de grupos espinescentes (GF 5 y GF 1, Fig. 5). El mayor contenido de CAA debido al gran desarrollo de los grupos 4 y 2 (9-10 m de altura promedio, Tabla 5), probablemente muestra que no hay un gasto en la elaboración de espinas pero compensado quizás por una mayor tasa de crecimiento, gran volumen de tejidos, y resistencia al ambiente, logrando un mayor desarrollo de sus árboles para contener CAA. Un aspecto importante son las mejores características ecosistémicas primarias del sitio como retención de agua, ciclo de nutrientes y cobertura del suelo (Kunst et al. 2006), que permitirían una mayor ventaja para el crecimiento de especies de mayor porte. Como consecuencia estos grupos funcionales responden mejor adaptados a estas condiciones de sitio. Ejemplos de un gran desarrollo sin expresión de espinas en los grupos 4 y 2 fueron las especies *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *B. sarmientoii*, *C. paraguariensis*, *P. rhamnoides*, *P. zapallo* (Fig. 2). Seguidamente, un contenido menor de CAA ocurrió con la presencia de los grupos espinescentes 5 y 1, con menor desarrollo de la altura de sus plantas (6-7 m de altura promedio, Tabla 5, Fig. 5). Algunas de las especies más importantes de estos grupos fueron representativas del estrato intermedio e inferior como *Prosopis spp.*, *G. decorticans*, *C. praecox*, *S. obtusifolium*, *S. mistol*, *C. coccinea* entre otras (Fig. 2). Nuevamente un cambio en la frecuencia e intensidad de disturbios o historia de usos de los sitios pueden alterar procesos primarios como la erosión del suelo, frecuencia de fuegos y disponibilidad de agua (Kunst et al. 2006, Loto and Bravo 2020). Esto favorecería el establecimiento de grupos funcionales mejor adaptados a estas condiciones disturbadas con la expresión de espinas y menores tamaños. Con mucho menor contenido de CAA se encuentran los grupos 6 y 3 con y sin espinas respectivamente (Fig. 5), aunque entre ellos no hubo diferencias significativas para el contenido de CAA promedio (Anexo 1: Tabla 2). Estos grupos se caracterizaron por tener plantas de menor tamaño y las especies representativas fueron *S. triflora*, *C. retusa*, *C. salicifolia*, *B. praecox*, *A. praecox*, *A. gilliesii*, *C. tala*, *S. fasciculatus*, etc. (Tabla 5, Fig. 2). Estudios realizados en áreas pastoreadas y con aprovechamiento forestal en el Parque Nacional Copo (i.e., Chaco seco) mostraron una mayor riqueza de especies leñosas (Tálamo and Caziani 2003). Estos sitios pastoreados y con aprovechamiento de madera tendrían menores valores de CAA, por lo tanto una mayor probabilidad de riqueza de especies con y sin espinas ocupando estos sitios. Con menor cantidad de CAA posiblemente esto representa una menor calidad de sitio pero a la vez con liberación de recursos aprovechables tanto por especies inermes y espinescentes (McIntyre et al.

1999, Tálamo and Caziani 2003). Sin embargo, el análisis de la varianza muestra solo diferencias de CAA entre algunos grupos funcionales con espinas y sin espinas, lo cual no se podría explicar aún de manera directa el fenómeno de la expresión o no de espinas y su relación con el carbono acumulado. Nuevos diseños experimentales y recopilación de variables de sitio (i.e., condiciones de suelo, disturbios) podrían ayudar a comprender en mayor detalle.

El número de tallos en interacción con los grupos funcionales explicó un 45 % la variabilidad del CAA (Tabla 6, Fig 5). La interacción entre tallos simples y múltiples no tuvo diferencias significativas en acumulaciones de CAA para los grupos 4, 2, y 5, aunque hay una leve ventaja para tallos simples que tallos múltiples (Anexo 1. Tabla 4, Fig. 5). Esto explica la presencia de las especies como *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *B. sarmientoi*, *S. obtusifolium*, *P. nigra*, etc., que mostraron una mayor proporción de árboles con tallo simple que árboles o arbolitos con tallos múltiple (Tabla 4). Sin embargo, los grupos 1, 3 y 6 evidenciaron contenido de CAA inverso al resto. Estos últimos grupos acumularon mayor CAA en tallos múltiples que en tallos simples (Fig. 5) mostrando una diferencia significativa (Anexo 1: Tabla 1). Estos últimos grupos involucraron a las principales especies como *S. mistol*, *S. triflora*, *A. praecox*, etc. (Fig. 2). Si bien estas especies tienen mayor proporción de tallos simples, también cuentan con ejemplares de tallos múltiples de avanzado crecimiento (Tabla 4). Es decir, para estos últimos grupos que presentan alturas de plantas menores a 3 m, habría una mayor acumulación de carbono debido a este mayor desarrollo de tallos múltiples que de tallos simples (Tabla 3). El aspecto más importante en la presencia de plantas con tallos múltiples es la característica del sitio, principalmente los disturbios y la historia de usos (Kunst et al. 2006). La vegetación leñosa del Chaco seco responde con numerosos tallos por planta cuando los sitios han sido pastoreados, quemados, presentan erosión del suelo, escasa disponibilidad de agua y condiciones de aridez (Tálamo and Caziani 2003, Loto and Bravo 2020). Esta estrategia dentro de un contexto de historia de uso y sitios disturbados es relevante, ya que la respuesta de acumulación de carbono por vía de tallos múltiples denota la ventaja de los grupos funcionales 1, 3 y 6 por sobre las restantes especies.

Las relaciones alométricas de CAA en función de la altura y diámetro promedio por grupo funcional tuvieron diferencias significativas (Tabla 7). Los grupos 2 y 4 mostraron el mayor incremento (Fig. 6 y 7). Dentro de estos grupos, especies como *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *B. sarmientoi*, pueden alcanzar enormes tamaños (i.e., >

50 cm de diámetro y > 15 m de altura) explicando el rápido incremento de la curva CAA, aunque con tendencias significativamente diferentes, el comportamiento del aumento es similar en estos grupos (Fig. 6 y 7). Por lo tanto se logró una evidente representación del dosel debido por la gran proporción de grandes árboles presentes en los grupos 2 y 4 (Tabla 3). Entre las principales regiones boscosas del planeta, los árboles grandes especialmente de tamaños > 50 cm de diámetro, tienen grandes tasas de crecimiento de biomasa (por lo tanto de carbono) con respecto a los tamaños menores de cada especie (Stephenson et al. 2014). Para la región del Chaco seco argentino, también se asocian altos incrementos de carbono por año con tipologías de bosques de gran canopia y elevada densidad de madera (Powell et al. 2018). Por lo que se esperaba que grandes árboles de quebracho blanco, quebracho colorado, palo santo, entre otros árboles grandes, hayan tenido el mayor aumento de CAA en la regresión (Tabla 7). Los grupos 1 y 5 mostraron menor incremento de CAA (Fig. 6 y 7). Estos grupos representan a especies de menor porte que generalmente se encuentran debajo del dosel (Cabrera 1976, Powell et al. 2018). Especies como *S. mistol*, *P. nigra*, *S. obtusifolium*, etc., son frecuentes para los grupos 1 y 5 con rango de alturas y área basal menores a 7.6 m y 6.8 m<sup>2</sup>/ha en promedio respectivamente (Tabla 5). Estos límites de tamaños en las plantas restringe significativamente la acumulación de carbono para estos grupos. Dichas limitaciones se deben a diferencias en las relaciones alométricas de altura total y diámetro entre especies, pero estas alometrías pueden variar debido a condiciones edáficas y de estructura de vegetación dentro del área de estudio. Por esta razón, en las regiones tropicales, los modelos alométricos regionales o por grupos funcionales incorporan a las condiciones ambientales y a los atributos de la vegetación, logrando relaciones mas precisas y con variabilidad explicada superior al 80 % a la hora de evaluar capacidad de almacenamiento de biomasa y carbono (Feldpausch et al. 2011, Paul et al. 2016). Para muchos bosques secos tropicales inclusive en la región del Chaco seco, se han desarrollado modelos estandarizados para la estimación de biomasa en plantas leñosas a través de estas relaciones alométricas (Chave et al. 2005b, Conti et al. 2019). Esto ha llevado a incorporar a la altura total y al diámetro como las principales variables explicativas, como así también al área de copa, número de tallos y densidad de la madera, en estos modelos logrando estimaciones mas precisas de biomasa y carbono de las especies nativas (Conti and Díaz 2013, Conti et al. 2013).

En este sentido, los grupos 3 y 6 tuvieron el menor incremento de CAA en función de la altura y el diámetro de sus plantas (Fig. 6 y 7). Generalmente estos grupos ocupan el estrato bajo o arbustivo, destacándose *S. triflora*, *S. fasciculatus*, *A. gilliesii*, *C. retusa*, etc., (Fig. 2). La alometría de las plantas en estos últimos grupos fue mucho menor que los demás (i.e., menor altura total y diámetro), siendo la principal razón de su bajo incremento de CAA (Fig. 6 y 7, Tabla 7). Sin embargo un aspecto importante de esta menor alometría de los grupos 3 y 6 es la gran frecuencia de arbolitos y arbustos con tallos múltiples (Tabla 5), que generalmente están vinculados con disturbios e historias de usos (Díaz et al. 1999, Loto and Bravo 2020), por lo que sería otro factor influyente del menor incremento de carbono (Fig. 6 y 7).

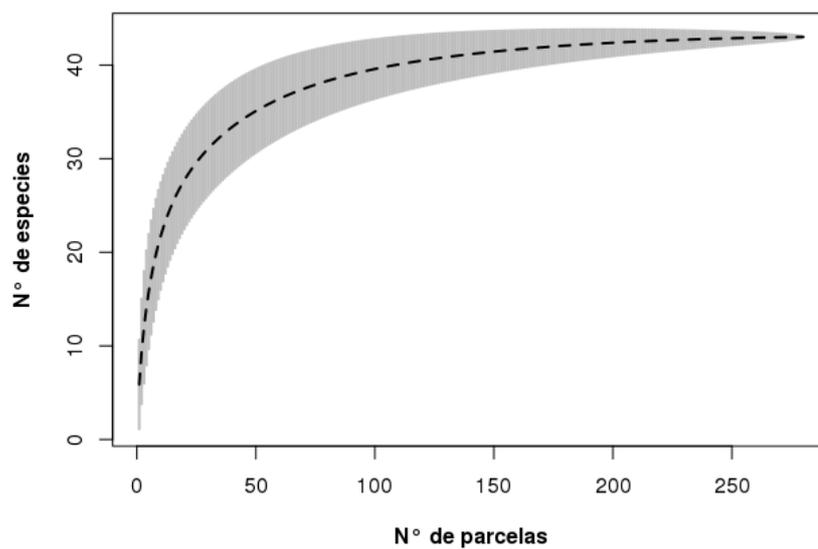
Un hallazgo importante fueron las grandes diferencias entre grupos para el modelo alométrico del CAA en función de la densidad de individuos (Fig. 8). Por ejemplo los grupos 4 y 2 tuvieron un rápido incremento del CAA, rondando los 20 Mg/ha con 200 individuos por hectárea (Fig. 8). Con menor CAA los grupos 5 y 1 incorporaron alrededor de 10 Mg/ha con 200 individuos/hectárea, mientras que los grupos 3 y 6 a medida que aumentaron los 200 individuos/hectárea nunca superaron los 5 Mg/ha de CAA (Fig. 8). Esto resalta la eficiencia del agrupamiento funcional de plantas leñosas obtenido aquí como indicador de la capacidad de almacenamiento de carbono de los diferentes grupos. Dicho de otra manera, con pocos individuos de los grupos 4 o 2, se logra acumular grandes cantidades de carbono para un sitio determinado y contrariamente con muchos individuos de los grupos 3 o 6 no se logra incrementar sustancialmente el CAA (Fig. 8). Este resultado apoya a la hipótesis de proporción de masa, (*mass ratio hypothesis*), donde grandes efectos dentro de ecosistemas involucran mayor participación de las especies dominantes en la síntesis y aporte para el flujo de los recursos (Grime 1998). En estudios previos de almacenamiento de carbono para bosques del Chaco seco en el centro de Argentina se reporta evidencia a la hipótesis de proporción de masa por características de las especies dominantes (Conti and Díaz 2013). De esta manera, los grupos 4 y 2 se considerarían dominantes con el mayor aporte de carbono, seguido por los grupos 5 y 1, y con menor contribución los grupos 3 y 6, como plantas subordinadas (Fig. 8). Mayor y menor participación de ciertos grupos dentro del área de estudio, como primera instancia, pueden estar fuertemente controlados por condiciones ambientales como aridez, posición topográfica y tipo de suelo, y condiciones de disturbios (Kunst et al. 2006). Sin embargo, en una segunda instancia, la participación de los grupos 5 y 6

pueden facilitar la densidad de individuos entre ellos, pero sin lograr un gran aporte de carbono acumulado. Ejemplo de estos son las interacciones de procesos de facilitación de recursos entre plantas (Barchuk et al. 2005, Tálamo et al. 2015), micro ambientes aprovechados por otras plantas (i.e., especies tolerantes a la sombra del dosel), o incluso competencia (Brassiolo and Pokorny 2000).

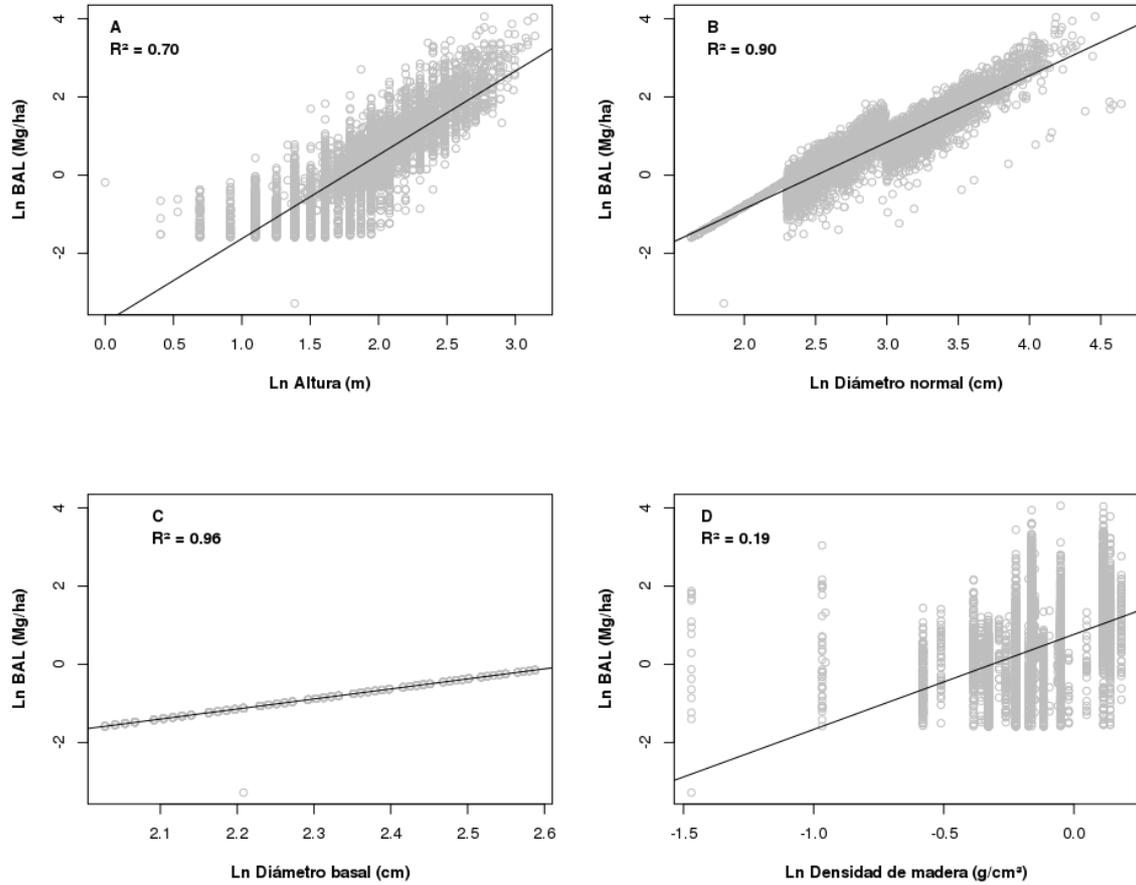
## 5. CONCLUSIÓN

El área de estudio incluyó especies frecuentes a nivel de región como *A. quebracho-blanco*, y *S. lorentzii*, aunque también captura situaciones locales con condiciones ambientales particulares para especies poco frecuentes como *C. multiflorum*, *P. zapallo*, *B. sarmiento*. El análisis de agrupamiento funcional continuará sujeto a criterio de obtener múltiples combinaciones de grupos funcionales. Sin embargo, entre el balance por identificar el aporte relativo de carbono acumulado, el análisis aplicado en este capítulo, logra obtener los grupos funcionales de plantas leñosas más representativos de la estructura y funcionamiento en las parcelas forestales del área de estudio. Donde los grupos funcionales 2 y 4 logran acumular las máximas cantidades de carbono, seguido de los grupos 1 y 5, y con menor cantidad de carbono se clasificaron los grupos 3 y 6. Las capacidades de acumulación de carbono de estos grupos está determinada en gran medida por las potenciales relaciones alométricas de tamaño de sus plantas (altura y diámetro principalmente), pero además por el grado de participación en la comunidad como es la densidad o abundancia de sus individuos. Donde bajas abundancias de los grupos 4 y 2 tiene un gran efecto en el carbono acumulado, seguido de los grupos 1 y 5, sin embargo altas abundancias de plantas de los grupos 3 y 6, no mejorarían los valores de carbono y biomasa en los sitios. Esto tiene relevancia al momento de relativizar algunos grupos funcionales en el proceso de acumulación de carbono de los bosques del Chaco seco. Sumado a esto, diferentes condiciones de sitio como historia de uso y frecuencia de disturbios de las unidades, pueden ser una fuente de variación en las formas de crecimientos de las plantas (i.e., árboles, arbolitos y arbustos), y en la abundancia relativa de las especies. Sin embargo las relaciones y tendencias encontradas aquí en los 6 grupos, son robustas por las contribuciones parciales de carbono aéreo acumulado (Fig. 6, 7 y 8, Tabla 7).

6. ANEXO 1. TABLAS Y FIGURAS.

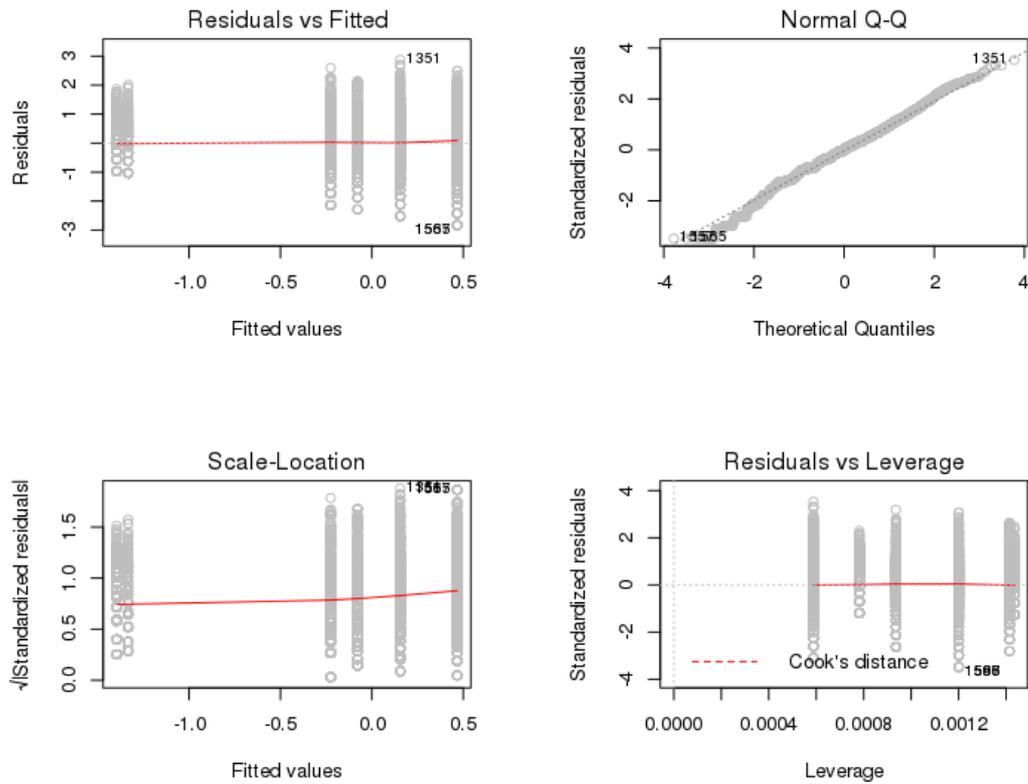


Anexo Figura 1: Curva de acumulación de especies según la cantidad de parcelas permanentes instaladas en el área de estudio.



Anexo Figura 2. Correlaciones lineales entre Biomasa aérea leñosa y altura máxima, diámetro basal, diámetro normal y densidad de madera. Todas las variables explicativas tuvieron significancia estadística  $p < 0.001$ .

**Valores residuales del análisis de la varianza  
Ln(CAA) en función de grupos funcionales**



Anexo Figura 3. Distribución de valores residuales y supuestos en modelo de análisis de la varianza de una vía para el carbono aéreo acumulado según los grupos funcionales

Anexo Tabla 1: Valores de vectores en el análisis multivariado mostrado para los ejes AC1 y AC2. Los valores en paréntesis es el porcentaje de varianza explicada en por cada eje sobre la varianza total del análisis de correspondencia. En la sección final de la tabla, se muestran valores de correlación con los ejes de correspondencia entre los parámetros estructurales de los grupos funcionales obtenidos

Variable	AC1 (62 %)	AC2 (23 %)
Tallo múltiple	-0.22	0.10
Tallo simple	0.02	-0.00
Hoja coriácea	0.52	0.40
Hoja herbácea	-0.95	-0.73
Espinas	-1.11	0.52
Sin espinas	0.72	-0.34
Densidad de madera	-0.31	-0.18
Árbol	0.01	-0.04
Arbolito	-0.02	0.15
Arbusto	-0.30	0.42
GF1	-0.46	1.91
GF2	0.96	0.07
GF3	0.94	0.18
GF4	-0.16	-2.24
GF5	-1.56	-0.47
GF6	-1.58	-0.30
Área basal	0.46	-0.02
Altura	0.19	-0.55
N.º individuos	0.91	0.38
CAA	0.46	-0.23

Anexo Tabla 2. Diferencias de medias para la interacción de cada grupo y los rasgos funcionales, como resultado del análisis de la varianza de dos vías. Letras diferentes dentro de las categorías de rasgos muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$ )

Grupo	Rasgo funcional	CAA promedio (Mg/ha)	Tukey test
1	ARBOL	0.97	C
2	ARBOL	1.22	B
3	ARBOL	0.29	G
4	ARBOL	1.75	A
5	ARBOL	1.00	C
6	ARBOL	0.35	F
1	ARBOLITO	0.35	FG
2	ARBOLITO	0.76	D
3	ARBOLITO	0.17	H
4	ARBOLITO	0.68	DE
5	ARBOLITO	0.45	EF
6	ARBOLITO	0.18	H
1	ARBUSTO	0.13	H
2	ARBUSTO	0.18	GH
3	ARBUSTO	0.14	H
4	ARBUSTO	0.00	-
5	ARBUSTO	0.13	H
6	ARBUSTO	0.15	H
1	HOJA CORIACEA	0.79	D
2	HOJA CORIACEA	1.15	B
3	HOJA CORIACEA	0.23	E
4	HOJA HERBACEA	1.58	A
5	HOJA HERBACEA	0.92	C
6	HOJA HERBACEA	0.25	E
1	ESPINA	0.79	D
2	SIN ESPINA	1.15	B
3	SIN ESPINA	0.23	E
4	SIN ESPINA	1.58	A
5	ESPINA	0.92	C
6	ESPINA	0.25	E
1	TALLO SIMPLE	0.75	DE
2	TALLO SIMPLE	1.14	B
3	TALLO SIMPLE	0.22	F
4	TALLO SIMPLE	1.60	A
5	TALLO SIMPLE	0.92	CD
6	TALLO SIMPLE	0.24	F
1	TALLO MULTIPLE	1.01	BC
2	TALLO MULTIPLE	1.30	AB
3	TALLO MULTIPLE	0.58	E
4	TALLO MULTIPLE	1.39	AB
5	TALLO MULTIPLE	0.94	BCD
6	TALLO MULTIPLE	0.54	E

Anexo Tabla 8. Coordenadas de conglomerados de parcelas permanentes instaladas en el área de estudio. Coordenadas en grados decimales, referidas a una parcela para cada conglomerado.

<b>Conglomerado</b>	<b>Latitud</b>	<b>Longitud</b>	<b>Conglomerado</b>	<b>Latitud</b>	<b>Longitud</b>
01'	-24.48827	-60.42933	36'	-25.92587	-61.72432
02'	-24.54995	-60.89284	37'	-25.89045	-61.95266
03'	-24.55193	-60.91814	38'	-25.92738	-61.94815
04'	-24.53346	-60.88041	39'	-25.91389	-61.74074
05'	-24.39856	-61.05341	40'	-25.90365	-61.71731
06'	-24.41025	-61.07714	41'	-25.95443	-61.71722
07'	-24.74341	-60.61283	42'	-25.74317	-61.73576
08'	-23.97701	-61.68313	43'	-25.73659	-61.75424
09'	-23.98956	-61.65747	44'	-25.75039	-61.71754
10'	-23.97117	-61.6431	45'	-25.97306	-61.72509
11'	-23.97141	-61.8225	46'	-24.61292	-60.99412
12'	-23.96274	-61.8451	47'	-24.63494	-61.00168
13'	-24.31763	-61.80307	48'	-24.65104	-61.06043
14'	-24.3109	-61.73565	49'	-24.62859	-61.03581
15'	-24.29393	-61.77607	50'	-24.60085	-60.97754
16'	-22.51367	-62.8032	51'	-27.00448	-64.62276
17'	-22.49818	-62.74586	52'	-28.00384	-64.36336
18'	-22.10577	-62.84017	53'	-28.0307	-64.2752
19'	-22.10931	-62.86415	54'	-27.01155	-62.18431
20'	-22.85525	-62.64544	55'	-28.00857	-64.38522
21'	-22.8748	-62.62514	56'	-27.49542	-64.05741
22'	-23.31482	-63.68773	57'	-27.49378	-64.04718
23'	-23.32778	-63.66051	58'	-28.0406	-64.29887
24'	-23.32677	-63.33022	59'	-26.67949	-63.91099
25'	-23.27124	-63.33603	60'	-26.76894	-63.98211
26'	-23.22975	-63.57039	61'	-25.80221	-64.14111
27'	-22.80025	-63.0407	62'	-26.06909	-62.57684
28'	-22.82233	-63.03275	63'	-25.90899	-62.74176
29'	-23.72245	-62.39658	64'	-26.60487	-62.98783
30'	-23.69678	-62.38699	65'	-26.60948	-63.0042
31'	-24.16512	-64.05249	66'	-26.8974	-62.8978
32'	-24.1705	-64.02621	67'	-26.88836	-62.9044
33'	-24.17078	-64.00331	68'	-25.4935	-62.98863
34'	-24.19774	-63.94989	69'	-25.47294	-62.98523
35'	-24.18796	-63.97317	70'	-25.46381	-62.94563

## Capítulo 2

## **CAPÍTULO 2. Compartimentación de carbono en biomasa leñosa y su relación con disturbios de fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal**

### **1. INTRODUCCIÓN**

Los disturbios ecológicos son considerados eventos discretos que introducen cambios en las comunidades de plantas (Keddy 2012). Estos disturbios influyen en la productividad primaria, el ciclado de nutrientes y la acumulación de biomasa (Sousa 1984, Zermeño-Hernández et al. 2015), modulando además, la dinámica de la comunidad actuando como fuerzas selectivas en la composición de especies (White 1979). En este sentido, el clima y los gradientes de usos del suelo ejercen presión sobre la comunidad de plantas favoreciendo grupos particulares de especies (Arnan et al. 2007, Laliberté et al. 2010). El manejo del territorio y las actividades de uso de comunidades boscosas implican disturbios sobre la vegetación, tales como el pastoreo por ganadería, aprovechamientos forestales y fuegos. Sin embargo, muchas veces estos disturbios no implican una transformación de la cobertura vegetal y sus impactos son escasamente estudiados en muchas regiones del mundo (Erb et al. 2018).

El carbono aéreo acumulado de un bosque es la fracción de aproximadamente el 50 % de la biomasa aérea, la cual está definida como la masa de material vivo y madera en las plantas vivas generalmente expresado como peso seco (Chapin et al. 2006, IPCC 2006). Para diferentes regiones forestales del mundo, la biomasa tiene un rol fundamental en el balance de carbono debido principalmente a que estas regiones son potenciales sumideros y fuentes de carbono de la atmósfera terrestre (Pan et al. 2011). Durante la última década, las emisiones de carbono originadas por deforestación han recibido atención a nivel global (DeFries et al. 2010, Baccini et al. 2012, IPCC 2014). Sin embargo, otro factor importante en las emisiones de carbono es el fenómeno de degradación forestal que implica estructuras de bosques alteradas, desbalances de biodiversidad y una disminución en la capacidad del bosque para proporcionar servicios ecosistémicos (Díaz et al. 2007, Sasaki and Putz 2009, Vásquez-Grandón et al. 2018, Ali 2019). Aunque la mayoría de los conceptos de degradación de bosques contemplan la estructura y funcionamiento forestal, en la práctica, las magnitudes de cambio y umbrales son difíciles de cuantificar los valores que conducen a una degradación de bosques (Sasaki and Putz 2009, Vásquez-Grandón et al. 2018). En este contexto, las

estimaciones de carbono tanto en escenarios de degradación forestal como en bosques mejor conservados, pueden proveer información para definir los valores umbrales de intervención que garanticen el funcionamiento de ecosistemas boscosos.

La productividad primaria de los bosques en todo el mundo, se refleja en el almacenamiento del carbono (Clark et al. 2001*b*, Chapin et al. 2006, IPCC 2006). Disturbios como el fuego, el pastoreo por ganadería y el aprovechamiento forestal influyen sobre esta productividad primaria de bosques (Erb et al. 2017). A nivel global, el fuego y el uso del suelo antropogénico, reducen el almacenamiento de carbono de la vegetación, la productividad primaria neta y el tiempo de retorno (Lasslop et al. 2020). De igual manera, el pastoreo por ganado consume en promedio un 15 % a nivel global la productividad primaria en las áreas pastoreadas, y muchas veces este consumo viene acompañado por cambios de uso del suelo y extensión de áreas con pasturas (Fetzel et al. 2017). Los aprovechamientos forestales pueden comprometer hasta 45 años para recuperar el 80 % del carbono perdido por cosecha de árboles en bosques tropicales (Blanc et al. 2009). Además, los cambios de usos del territorio causados por el manejo humano, pueden interactuar con disturbios naturales provocando cambios que alteran los legados biológicos y ambientes físicos de los ecosistemas (Johnstone et al. 2016), que inciden directamente sobre la dinámica de carbono. Aunque el balance del carbono fue estudiado a nivel global y en bosques tropicales, los bosques secos han sido menos evaluados en términos de balance de carbono (Tahmasebi et al. 2017). Muchos de estos ecosistemas secos experimentan fuerte presión por degradación y deforestación (Lal 2004).

En las últimas décadas, la región del Chaco seco enfrenta procesos de alta deforestación con impactos en las emisiones de carbono (Gasparri et al., 2008; Hansen et al., 2013; Baumann et al., 2017). Los bosques del Chaco seco se encuentran en diversos usos del suelo, que van desde avance de la frontera agrícola, ganadería productiva (i.e., pasturas y sistemas silvopastoriles), ganadería de subsistencia como los puestos ganaderos, extracción de leña, carbón vegetal, y aprovechamiento selectivo de maderas valiosas (Grau et al. 2005, 2008, Rueda et al. 2015, Loto et al. 2018, Fernández et al. 2020). Las primeras evaluaciones sobre la dinámica de la vegetación en el Chaco seco a través de los disturbios relacionan la degradación de bosques con el sobre pastoreo extensivo (Morello & Saravia Toledo, 1959; Bucher, 1987; Adamoli et al., 1990), las diferentes etapas históricas de extracción de los recursos madereros (Morello et al.

2005), y el uso irrestricto del fuegos combinado con las prácticas ganaderas y agrícolas (Kunst, 2011). Los principales resultados de estas evaluaciones destacan una degradación de las estructuras forestales a través de la disminución de frecuencia y abundancia de las principales especies de árboles del Chaco seco como *Schinopsis lorentzii*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bulnesia sarmientoi*, *Caesalpinia paraguariensis*, entre otras (Tálamo & Caziani, 2003; Bonino & Araujo, 2005; Cardozo et al., 2011; Loto et al., 2018). Los fuegos, la ganadería y el aprovechamiento forestal tienen efectos de disminución de carbono acumulado principalmente a nivel de abundancia de individuos y tipos de cobertura de la vegetación chaqueña (Bonino, 2006; Conti et al., 2014; Gasparri & Baldi, 2013). No obstante, la vegetación manifiesta respuestas antes los disturbios logrando un incremento de carbono que puede estar regido por cambios en la participación de diferentes compartimentos de las especies del bosque. La evaluación del carbono total acumulado a través de los compartimentos de grupos funcionales de leñosas, puede constituir una herramienta valiosa para comprender la respuesta y la dinámica de la vegetación en relación a los disturbios y la acumulación de carbono (Iglesias et al., 2012; Conti & Díaz, 2013). Esto se puede entender como un proceso de disturbios de bosques en donde existe una pérdida de carbono total, pero también una relocalización de carbono (i.e., compartimentos). Donde algunos grupos funcionales de plantas leñosas pierden y otros ganan carbono almacenado, compensando parcial o totalmente las pérdidas.

Particularmente, el carbono de algunos grupos funcionales puede verse reducido a mayor intensidad de estos disturbios, pero otros grupos funcionales de plantas leñosas podrían acumular carbono bajo estas mismas condiciones. En el presente capítulo, se plantea el objetivo de analizar el carbono total acumulado en bosque y por grupos funcionales de plantas leñosas en relación a un gradiente de fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal para la región del Chaco seco Argentino. Para esto se plantea evaluar la hipótesis de que altos niveles de indicadores de fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal disminuyen el carbono en bosques. Esta disminución de carbono ocurre en grupos funcionales con plantas de mayor tamaño, que son parcialmente compensados por grupos de plantas de menor tamaño.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubicó en el centro-norte de la región del Chaco seco Argentino, incluyendo a las provincias de Salta, Formosa, Chaco y Santiago del Estero (Fig. 9). Se trabajaron con los conglomerados permanentes como unidades de muestreo (i.e., bloque de 4 parcelas circulares, Fig. 9A), contabilizando un total de 280 parcelas forestales permanentes (70 conglomerados); extendiéndose desde 21° hasta 28° latitud Sur y 61° a 64° longitud Oeste (Fig. 9). A escala regional, el área de estudio presenta un clima semiárido, veranos calurosos y lluviosos e inviernos secos y con heladas. Los datos climáticos analizados para el período de años 1970-2000 muestran una temperatura media anual de 22.3 ° C y precipitaciones promedios anuales entre 600 y 900 mm/año, WorldClim.org (Fick and Hijmans 2017). La vegetación leñosa pertenece al dominio Chaqueño donde predominan unidades de bosques xerófilos, bosques abiertos o parques y pastizales pirógenos (Cabrera 1976). Si bien la pendiente del terreno en la región es suave, de acuerdo a la elevación, se pueden diferenciar comunidades como: bosque alto dominado por especies las *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii* y *Bulnesia sarmientoi*, en sitios frecuentemente inundables se encuentran comunidades serales con predominio de *Acacia aroma*, *Prosopis ruscifolia*, *Tabebuia nodosa*, o en suelos salitrosos prosperan *Suaeda divaricata*, *Allenrolfea vaginata*, *Geoffroea decorticans*, y comunidades de pastizales con predominio de especies como *Pennisetum frutescens*, *Andropogon condensatum*, *Panicum pilcomayense*, etc., donde todas estas unidades forman un mosaico a escala regional (Cabrera 1976, Grau et al. 2015). En los últimos 30 años, el área de estudio ha tenido cambios en el régimen climático y los disturbios naturales principalmente en la frecuencia de fuegos, y la transformación e intensificación de usos de la tierra (Bravo et al., 2010; Vallejos et al., 2015; Baumann et al., 2017; Gasparri et al., 2008). Esto se ve reflejado en un mosaico a nivel de paisaje y a escala local (Carranza et al. 2015). De esta manera, la ocurrencia casi simultánea de los principales disturbios (i.e., fuegos, ganadería, cortas selectivas, etc.), son difícilmente identificables en el espacio, excluyendo las posibilidades de encontrar sitios con un solo tipo de régimen perturbación.

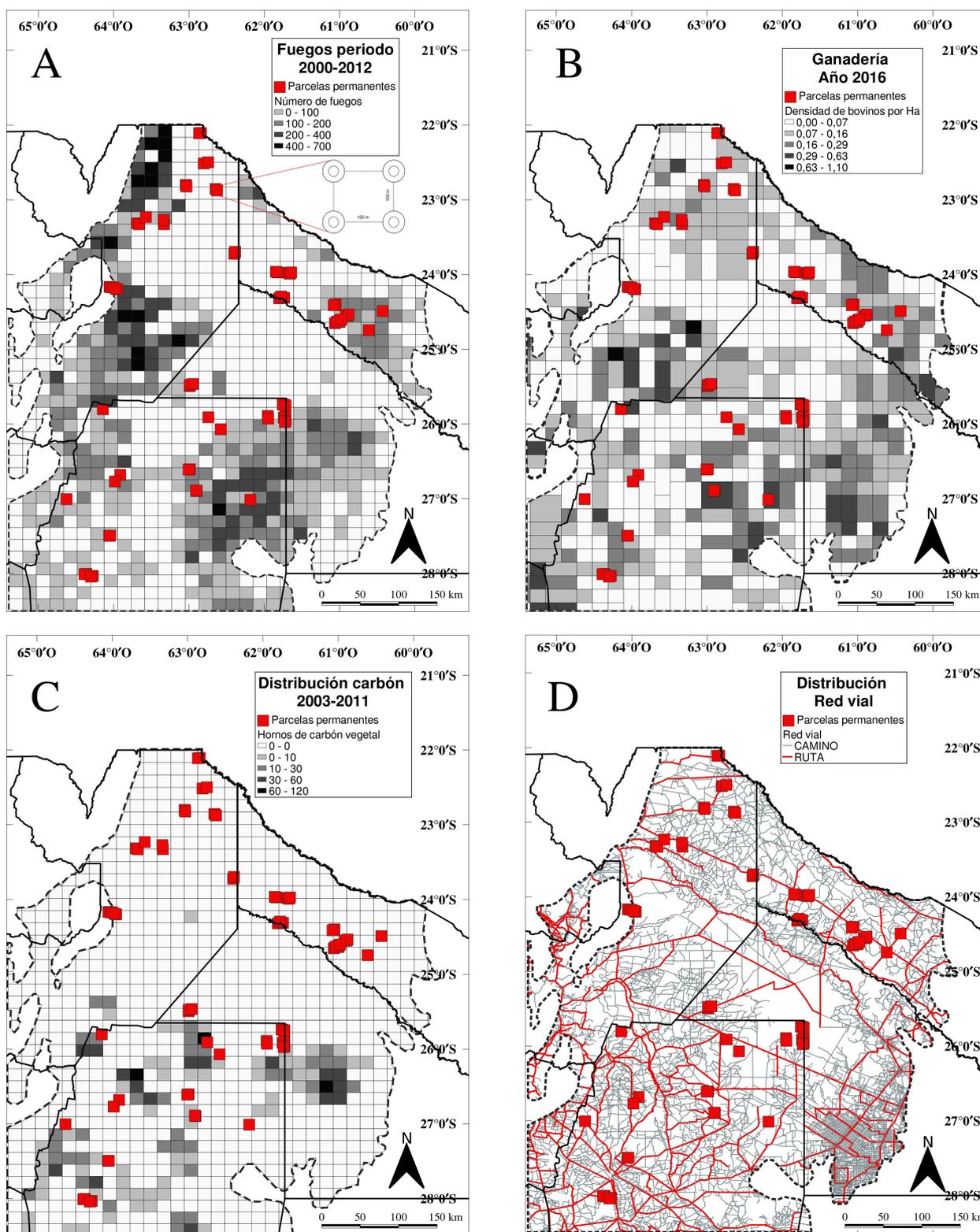


Figura 9. Área de estudio en la región del Chaco seco Argentino y ubicación de las parcelas permanentes en las provincias de Santiago del Estero, Formosa, Chaco y Salta. Los pixeles con valores en el número de fuegos tienen el tamaño de 20 x 20 km. (A) Número de fuegos para el período 2000-2012 dentro del área de estudio. (B) Densidad de bovinos en la región estimados a partir de censos de vacunación durante el año 2016 (Fernández et al. 2020). (C) Número de hornos de carbón vegetal contabilizados para el período 2003-2011 dentro del área de estudio (Rueda et al. 2015). (D) Red vial de accesibilidad y caminos en el área de estudio.

## 2.2 Muestreo e inventario forestal

Se trabajó con el conjunto total de 280 parcelas permanentes instaladas en el área de estudio, distribuidas en las provincias de Santiago del Estero, Formosa, Chaco y Salta (Fig. 9). Este conjunto de parcelas permanentes presentan mediciones y remediciones abarcando diferentes años de observaciones y registro de datos. De esta manera, 100 parcelas fueron medidas en el año 2007, 100 parcelas en el año 2012, y 80 parcelas medidas durante los sucesivos años 2016, 2017 y 2018. Se ubicaron estas unidades de observación en sitios de áreas protegidas, comunidades aborígenes, campo experimental, reservas privadas de fincas ganaderas y agrícolas y terrenos fiscales. Las parcelas permanentes tienen forma circular con dos superficies concéntricas de muestreo: una superficie 1000 m<sup>2</sup> donde se registraron únicamente los diámetros normales y las especies de árboles > 20 cm de diámetro, y una superficie de 500 m<sup>2</sup> donde se midieron los diámetros normales de todas las plantas leñosas > 5 cm de diámetro (Fig. 9A).

## 2.3 Estimación de biomasa leñosa y carbono aéreo

Se calcularon las cantidades de biomasa leñosa y carbono aéreo de las plantas registradas mediante ecuaciones alométricas desarrolladas para bosques secos tropicales, subtropicales (Chave et al. 2005) y para la región del Chaco seco (Conti et al., 2019). Estas ecuaciones alométricas emplearon únicamente los parámetros de diámetro normal del tallo (cm) y densidad básica de la madera para cada especie (g/cm<sup>3</sup>). La densidad de la madera fue obtenida a través de listado de densidades básicas de maderas determinadas para especies nativas del Chaco seco (CITEMA 2003, Giménez and Moglia 2003, Zanne et al. 2009).

$$BAL = \rho \times \exp(-0.0667 + 1.784 \ln(DAP) + 0.207 (\ln(DAP))^2 - 0.0281 (\ln(DAP))^3) \quad (1).$$

$$BAL = \exp(-2.869 + 2.564 \ln(DB)) \quad (2).$$

Donde, la ecuación 1 representa el cálculo de biomasa aérea leñosa (*BAL*) de cada árbol, utilizando los parámetros de densidad básica de madera ( $\rho$ ), diámetro normal (*DAP*) y diámetro basal (*DB*). La ecuación 1 fue empleada para árboles con diámetro > 10 cm (Chave et al. 2005). La ecuación 2 en cambio, fue desarrollada y empleada para el rango de diámetro 5 – 10 cm (Conti et al. 2019). Esta última utilizó el diámetro basal del tallo, el cual se estimó a través de interpolación a partir del diámetro normal con  $Y_{basal} = 1.488 + 1.195 * DAP$ . Esta interpolación tiene un ajuste del 95 % de la variabilidad y fue

desarrollada para grupos funcionales de plantas leñosas a nivel continental (Paul et al. 2016). A partir de la biomasa aérea obtenida se asumió un 47% de ésta, como cantidad de carbono almacenado para cada planta (Brown and Lugo 1984, CDM 2015). Finalmente, con la sumatoria del carbono de cada individuo por parcela se obtuvo el carbono total acumulado ( $C_{TOTAL}$ ).

#### 2.4 Carbono en compartimentos de grupos funcionales

Se utilizaron como compartimentos del carbono total de la parcela a los grupos funcionales de plantas leñosas obtenidos en el capítulo anterior (ver Fig. 2 en Capítulo 1). Estos grupos representan de forma resumida y compacta la información funcional de las especies de árboles en las parcelas permanentes del área de estudio (Tabla 10). De esta manera, se estimó la biomasa aérea de cada individuo a través de la ecuaciones 1 y 2, y se asignó a cada especie el grupo funcional correspondiente según el método multivariado de clasificación jerárquica de los rasgos funcionales para cada especie (ver Materiales y Métodos en Capítulo 1). A partir de la biomasa aérea estimada, se consideró el contenido de carbono como fracción del 47 % de esta biomasa (CDM 2015). Se calculó el carbono absoluto acumulado (Mg/ha) de cada grupo como la sumatoria de todos los árboles pertenecientes al grupo funcional dentro de cada parcela permanente. Además, se calculó el carbono relativo (%) de cada grupo funcional en relación al carbono total acumulado por parcela, utilizando las siguientes fórmulas:

$$C_{GF} = \sum x_1 + x_2 + \dots + x_n \qquad C\%_{GF} = \frac{C_{GF}}{C_{TOTAL}}$$

Donde,  $C_{GF}$  es el carbono absoluto acumulado por cada grupo funcional en una parcela en Mg/Ha,  $x_n$  son los individuos pertenecientes a cada grupo,  $C\%_{GF}$  es el carbono acumulado por cada grupo funcional relativo al  $C_{TOTAL}$  que es el carbono total acumulado en cada parcela. La primer variable se aproxima al carbono que acumula cada grupo debido principalmente a características intrínsecas y atributos funcionales de sus especies, mientras que la segunda variable aproxima las contribuciones de carbono de cada grupo funcional en relación al total acumulado en la parcela, pero condicionado por características de desempeño, interacción con otros grupos y las condiciones ambientales de cada sitio.

## 2.5 Indicadores de disturbios

Para cada parcela se registraron los indicadores de disturbios, principalmente fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal a escala regional dentro del área de estudio (Fig. 9). Los fuegos se registraron a partir de las observaciones del sensor remoto MODIS utilizando los productos *MOD14A2* procesados para anomalías térmicas y fuegos obtenidos de las plataformas web de datos ORNL-DAAC (Giglio & Justice, 2015; ORNL DAAC, 2018). Los eventos de anomalías térmicas y fuegos registrados por este sensor se realizan sobre una unidad de superficie mínima de 1 km<sup>2</sup> cada 8 días. De esta manera, se cuantificó el número de fuegos alrededor de 25 km<sup>2</sup> para cada parcela y durante un período 8 años para cada parcela, siendo el año inicio de este período igual a 8 años anteriores hasta la fecha de medición a campo de la parcela, por lo tanto se registraron 5 períodos de observación de fuegos en las parcelas. También se calcularon la cantidad de años con y sin fuegos por parcela (Tabla 9).

La intensidad de uso ganadero se estimó mediante registros de vacunación realizados por SENASA, el registro Nacional de Sanidad de Productores Pecuarios y evaluaciones de clima, cobertura del territorio, suelos y variables económicas para toda la región del Chaco seco Argentino (Fernández et al., 2020). De esta manera, se estimó la densidad de ganado (unicamente bovinos) en una superficie mínima de 400 km<sup>2</sup> alrededor de cada parcela permanente (Fig. 9B, Tabla 9).

Por último, se consideraron las variables relacionadas al aprovechamiento forestal en el área de estudio (Fig. 9C y 9D). Se calcularon distancia a hornos de carbón vegetal mapeados para el Chaco seco a nivel regional. El mapeo de hornos utilizó imágenes satelitales de alta resolución en áreas con una disponibilidad de escenas > 10 % ([www.googleearth.com](http://www.googleearth.com)) para el período de años 2003-2011 (Rueda et al. 2015). Además se calculó el número de hornos en un radio de 15 km alrededor de cada parcela (Fig. 9C). Por otro lado, se estimaron las distancias desde cada parcela permanente hacia rutas, caminos, vías, cultivos y puestos ganaderos (Fig. 9D, Tabla 9). Estas últimas variables fueron mapeadas y validadas a nivel regional en el norte del Chaco seco Argentino (Grau et al. 2008, Baumann et al. 2018).

Tabla 9. Resumen de las variables de disturbios y fuentes de datos utilizadas para clasificar las parcelas permanentes del área de estudio.

<b>Disturbio</b>	<b>Variable</b>	<b>Período</b>	<b>Referencia</b>
Fuegos	N.º de fuegos	2000-2018	(ORNL DAAC 2018)
	Años con fuegos	2000-2018	(ORNL DAAC 2018)
	Años sin fuegos	2000-2018	(ORNL DAAC 2018)
Ganadería	N.º de bovinos	2016	(Fernández, et al., 2020)
Aprovechamiento forestal	Distancia a puestos	2018	(Grau et al. 2008)
	N.º de hornos de carbón	2003-2011	(Rueda et al. 2015)
	Distancia a hornos	2003-2011	(Rueda et al. 2015)
	Distancia a caminos	2018	(Baumann et al. 2018)
	Distancia a rutas	2018	(Baumann et al. 2018)
	Distancia a vías	2018	(Baumann et al. 2018)
	Distancia a cultivos	2018	(Baumann et al. 2018)

Tabla 10. Descripción de grupos funcionales de plantas leñosas consideradas como diferentes compartimentos de carbono almacenado en biomasa aérea (Ver Tabla 2, Fig. 2 en Capítulo 1)

Grupo funcional	Especies dominantes	Atributos funcionales	Ambiente, disturbio y usos
1	<i>Sarcomphalus mistol</i> , <i>Ximena americana</i>	Árboles y arbolitos espinosos de hojas coriáceas o de textura cartácea.	Especies adaptadas a condiciones de extrema sequía y aridez. Una sola especie dominante y muy frecuente en los bosques del Chaco seco ( <i>S. mistol</i> ).
2	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> , <i>Bulnesia sarmientoi</i> , <i>Tabebuia nodosa</i> , etc.	Árboles inermes, de dosel, con hojas generalmente rígidas y coriáceas. Con gran capacidad de acumulación de carbono.	Especies dominantes en el dosel del bosque chaqueño. Árboles de madera dura, con importancia económica para aprovechamiento forestal y producción de carbón.
3	<i>Salta triflora</i> , <i>Capparis retusa</i> , <i>Capparis speciosa</i> , etc.	Arbolitos o arbustos altos, sin espinas, con múltiples tallos desde la base. Hojas coriáceas.	Grupos de plantas leñosas frecuentemente en sitios abiertos, de suelos desnudos e inundables. Colonizadoras tardías.
4	<i>Schinopsis lorentzii</i> , <i>Caesalpinia paraguariensis</i> , <i>Patagonula americana</i> , etc.	Árboles, de dosel sin espinas. Hojas con textura herbáceas y/o membranáceas. Gran capacidad para acumular carbono.	Habitan en suelos profundos desarrollando grandes alturas. En etapas de crecimiento son palatables. Algunas especies son fuertemente aprovechadas para postes y carbón.
5	<i>Prosopis nigra</i> , <i>Prosopis alba</i> , <i>Prosopis ruscifolia</i> , <i>Sideroxylon obtusifolium</i> , etc.	Mayormente arbolitos, con espinas. Hojas compuestas, herbáceas.	Especies muy frecuentes en la región de Chaco seco. Árboles de gran importancia forrajera para ganado (hojas y frutos) y múltiples usos en la región (madera y leña). Adaptadas a condiciones de aridez, suelos salinos. Algunas especies freatófitas.
6	<i>Bougainvillea praecox</i> , <i>Acacia praecox</i> , <i>Celtis tala</i> , etc.	Arbustos y arbolitos del estrato inferior, densamente espinosos y múltiples tallos ramificados desde la base, muchas veces apoyantes. Hojas herbáceas.	Plantas leñosas de porte pequeño a mediano. Colonizadoras tempranas en sitios muy degradados, abiertos y/o debajo del dosel.

## 2.6 Análisis estadísticos

Para analizar las diferentes relaciones entre el carbono acumulado y los indicadores de disturbios, se ajustaron modelos lineales planteados en dos niveles de observación. El primer nivel incluye modelos lineales simples para analizar la relación del carbono total acumulado por parcela (i.e., variable respuesta), en función al número de fuegos, años con fuegos, número de bovinos, el número de hornos, y las distancias a los hornos de carbón, puestos, cultivos, caminos, rutas y vías ferroviarias (i.e., variables explicativas, Tabla 11). Se exploraron relaciones de tipo lineal, logarítmicas y no-lineales

a fin de obtener el mejor ajuste de la variable carbono acumulado en función a las magnitudes de los indicadores de disturbios. Para esto se tuvieron en cuenta los parámetros como el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y el error estándar residual (EER) de cada modelo ajustado. Se corroboraron los supuestos de varianza homogénea y distribución normal de los errores residuales para cada modelo lineal simple.

Se analizó un modelo lineal simple cuadrático entre el carbono total acumulado y el número de grupos funcionales encontrados en cada parcela permanente. Previamente se corroboraron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Por otro lado, en el segundo nivel se analizó el carbono acumulado de los grupos funcionales utilizando correlaciones no paramétricas de *Spearman* entre el carbono absoluto ( $C_{GF}$ ) contra las variables disturbios y el carbono relativo ( $C\%_{GF}$ ) contra las variables disturbio (Tabla 11).

Tabla 11. Detalle de modelos lineales simples comparados y correlaciones ajustadas entre las diferentes relaciones del carbono y los disturbios calculados para cada parcela.

Modelo	Tipo de relación	Variable respuesta	Variable explicativa
$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \varepsilon$	Lineal	Carbono total por parcela	Fuegos, Ganadería y Aprovechamiento forestal
$Y = \beta_0 + \beta_1 \ln(X) + \varepsilon$	Logarítmica	Carbono total por parcela	Fuegos, Ganadería y Aprovechamiento forestal
$Y = \beta_0 + \beta_1 \sqrt{X} + \varepsilon$	Cuadrática	Carbono total por parcela	Fuegos, Ganadería y Aprovechamiento forestal
$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2 + \varepsilon$	Polinómica	Carbono total por parcela	Fuegos, Ganadería y Aprovechamiento forestal
$\rho = 1 - \frac{6 \sum_i d_i^2}{n(n^2 - 1)}$	Correlación Spearman	Carbono absoluto de grupo funcional por parcela	Fuegos, Ganadería y Aprovechamiento forestal
$\rho = 1 - \frac{6 \sum_i d_i^2}{n(n^2 - 1)}$	Correlación Spearman	Carbono relativo de grupo funcional por parcela	Fuegos, Ganadería y Aprovechamiento forestal
$Y = \beta_0 + \beta_1 \sqrt{X} + \varepsilon$	Cuadrática	Carbono total por parcela	Número de grupos funcionales por parcela

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Inventario forestal y estimación de carbono aéreo

Para todo el inventario forestal de las 280 parcelas permanentes, el carbono promedio fue de  $46.7 \pm 19.0$  Mg/Ha, con un mínimo de 4.3 y máximo de 128.4 Mg/ha. La densidad promedio de árboles fue de  $348 \pm 202$  ind/Ha, registrando un mínimo de 20 y un máximo de 1070 ind/Ha. El rango de diámetros de los árboles registrados fue de 5 – 104

cm, con un promedio de  $19.2 \pm 11.2$  cm. Se determinaron en total 45 especies nativas de árboles, donde *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *Sarcomphalus mistol*, *Bulnesia sarmientoi* y *Prosopis nigra* fueron dominantes y acumularon la mayor cantidad de carbono, mientras que *Ruprechtia apetala*, *Sapium haematospermum*, *Maytenus vitis-idaea*, *Capparis tweediana* y *Acacia albicorticata* fueron las especies menos dominantes con mínimos valores de carbono acumulado en todo el inventario.

### 3.2 Carbono en compartimentos de grupos funcionales

Los grupos funcionales con mayor carbono absoluto ( $C_{GF}$ ) y relativo ( $C\%_{GF}$ ) en promedio fueron los grupos 2 y 4 (15.9 y 11.7 Mg/Ha respectivamente), seguidos de los grupos 1 y 5 (8.7 y 6.8 Mg/Ha), mientras que los grupos 3 y 6 tuvieron el menor contenido de carbono absoluto y relativo en promedio (2.0 y 1.4 Mg/Ha). Los grupos con mayor frecuencia fueron los grupos 2 (245 parcelas), grupo 1 (216 parcelas), grupo 4 (209 parcelas), grupo 5 (182 parcelas), grupo 6 (144 parcelas) y grupo 3 (132 parcelas).

### 3.3 Indicadores de disturbios

Dentro del período de 8 años de observación de fuegos, el 40 % de las parcelas no presentaron eventos de fuegos, un 50 % de las parcelas tuvieron entre 1 a 8 eventos de fuegos y un 10% de parcelas tuvieron más de 10 fuegos en el período (Anexo 2: Fig. 4A). Se observó un 7 % de las parcelas con 6 y 7 años de fuegos consecutivos, un 52 % de parcelas tuvieron 1-5 años con fuegos y un 40 % de parcelas restantes no presentaron años con fuegos (Anexo 2: Fig. 4D). Un 47 % de las parcelas registraron una densidad baja en el número de bovinos entre 0-0.04 bovinos/Ha, 28 % de parcelas tuvieron densidades de 0.05-0.09 bovinos/Ha, mientras que solo 25 % de parcelas presentaron densidades  $> 0.10$  bovinos/Ha (Anexo 2: Fig. 5A). El 75% de las parcelas se encontraron a menos de 10 km de distancia de los puestos ganaderos en el área de estudio (Anexo 2: Fig. 5D). Se observaron únicamente 48 de un total de 280 parcelas que tuvieron entre 1 a 21 hornos de carbón en sus alrededores (Anexo 2: Fig 6A). Se determinó que 75% de las parcelas se encuentran a menos de 100 km de distancia hacia un horno de carbón (Anexo 2: Fig 6D), sin embargo este número y distancia de hornos de carbón puede ser variable debido al recuento en zonas con escasa disponibilidad de imágenes satelitales de alta resolución (ver Materiales y Métodos: Indicadores de disturbios). El 90% de las parcelas se encontraron a menos de 80 km de distancia hacia una ruta (Anexo 2: Fig 6G). 75% de los parcelas se distanciaron de un camino a menos de 3 km de distancia (Anexo

2: Fig 7A), mientras que las distancia a vías férreas fueron mayores entre las parcelas ya que en promedio se distanciaron unos 25 km (Anexo 2: Fig 7D). El 75% de las parcelas estuvieron distanciadas de un cultivo a menos de 3 km (Anexo 2: Fig. 7G).

### 3.4 Relaciones entre carbono total e indicadores de disturbios

Los modelos lineales entre el carbono total y los indicadores de disturbios mostraron un ajuste óptimo en cuanto a la distribución normal y homogeneidad de errores (Anexo 2: Tabla 3). El carbono total acumulado ( $C_{TOTAL}$ ) en función del número de fuegos fue marginalmente significativo ( $p = 0.06$ , Fig. 10A), y mostró una tendencia negativa no-lineal con el aumento de fuegos en las parcelas. La relación  $C_{TOTAL}$  y años con fuegos dentro del período de 8 años fue lineal negativo significativa ( $p < 0.05$ , Fig. 10B), con una tendencia a disminución del carbono de parcela a medida que aumenta el número de años con fuegos.

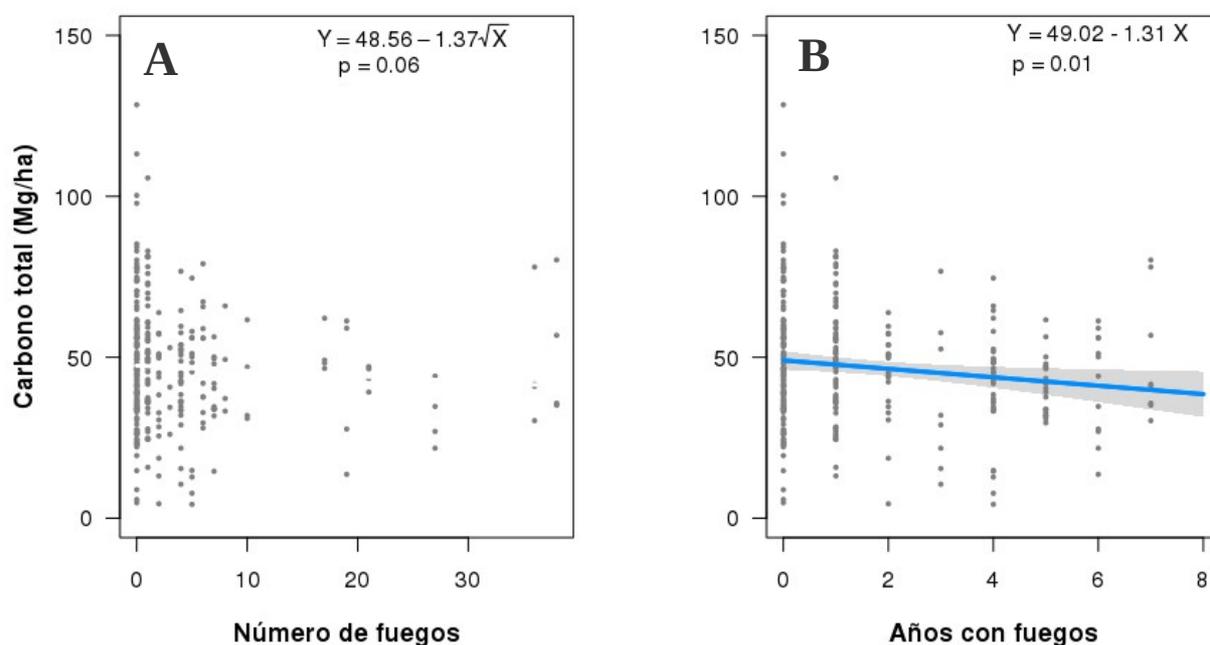


Figura 10. Modelos lineales del carbono total acumulado en las parcelas en función al número de fuegos (A) y los años con fuegos (B). Solamente los años con fuegos en las parcelas mostraron una disminución significativa en el carbono.

Para el carbono en función de las variables de intensidad de ganadería, solo el número de bovinos mostró una relación negativa significativa de tipo lineal ( $p < 0.05$ , Fig. 11A), mientras que la distancia a puestos ganaderos no tuvo efecto significativo sobre el  $C_{TOTAL}$  en ningún tipo de relación lineal o no-lineal ( $p > 0.05$ , Fig. 11B).

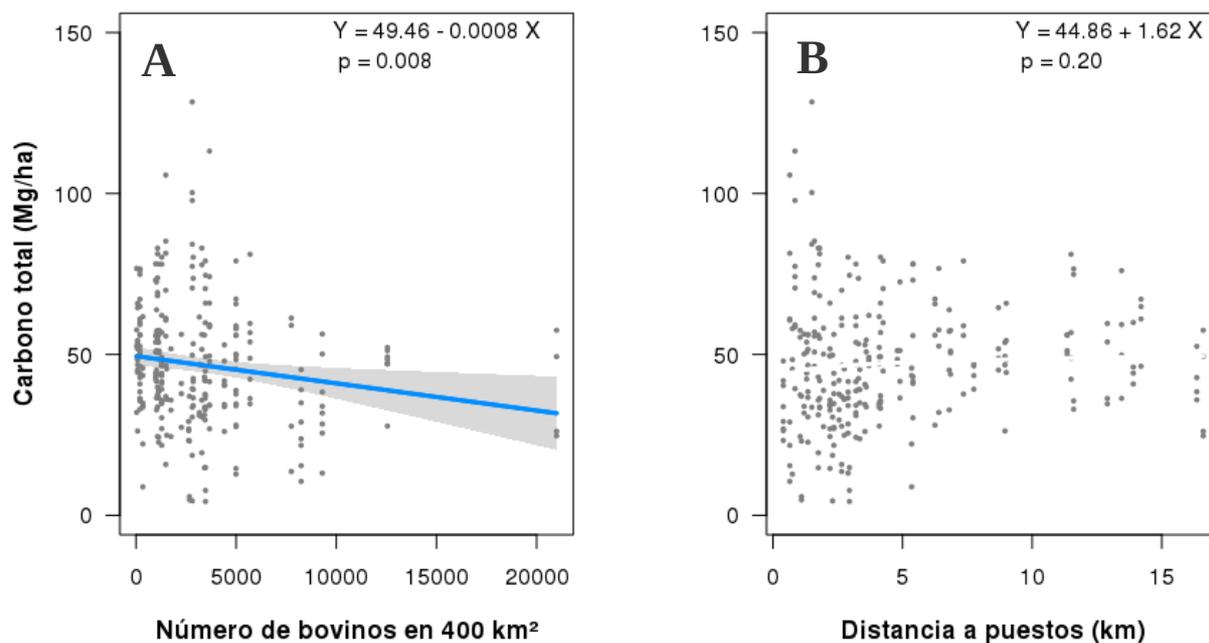


Figura 11. Modelos lineales del carbono total en función a las variables de ganadería. El número de bovinos tuvo un efecto significativo en la disminución del carbono a nivel parcela (A), mientras que la distancia a puestos ganaderos en el área de estudio, no evidenció ningún tipo de relación significativa (B)

El número de hornos alrededor de las parcelas no tuvo un efecto significativo en ningún tipo de relación del modelo sobre el carbono total ( $p > 0.05$ , Fig. 12A), de la misma manera la distancia a hornos tampoco tuvo un efecto significativo sobre el carbono acumulado en las parcelas ( $p > 0.05$ , Fig. 12B). La distancia a rutas tuvo un efecto positivo significativo sobre el  $C_{TOTAL}$ , mostrando una relación logarítmica ( $p < 0.05$ , Fig. 12C), sin embargo en la distancia a caminos no se encontró una relación significativa con el carbono ( $p > 0.05$ , Fig. 12D). La distancia a vías y hacia cultivos mostraron relaciones positivas significativas, de tipo logarítmicas en relación al  $C_{TOTAL}$  ( $p < 0.05$ , Fig. 12E, 12F).

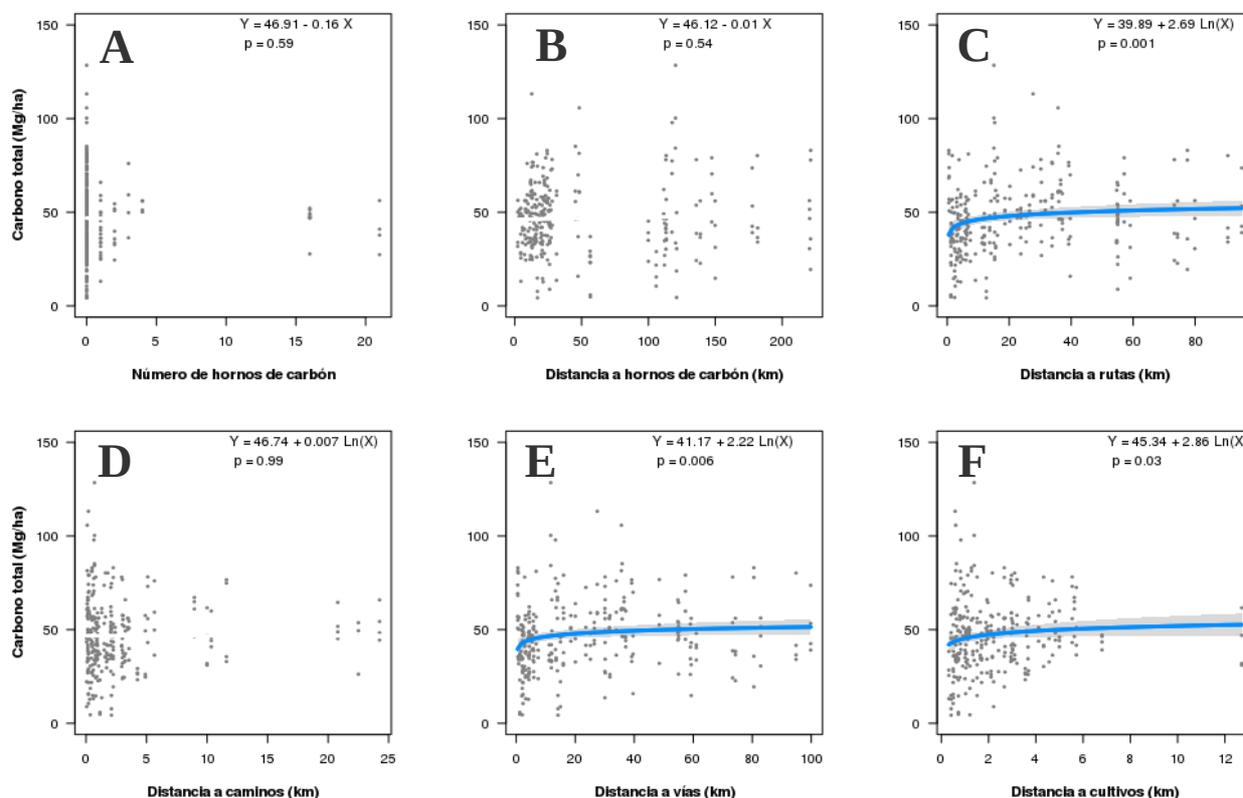


Figura 12. Modelos lineales simples del carbono total de parcela en función a las variables relacionadas con aprovechamiento forestal en el área de estudio. Se observa un incremento significativo del carbono total a medida que las distancias sean mayores hacia una ruta (C), vía (E), y cultivo (F). No se encontraron relaciones significativas para el carbono en función del número de hornos de carbón (A), distancia a hornos de carbón (B), y distancias a caminos (D).

### 3.5 Relaciones entre carbono de grupos funcionales e indicadores de disturbios

El carbono absoluto y relativo de los grupos funcionales mostró variabilidad a lo largo de todas las parcelas permanentes (Tabla 13). Los grupos funcionales 2 y 4 tuvieron mayor carbono absoluto acumulado, seguido por los grupos 1 y 5, por último los grupos 3 y 6 fueron los que menos carbono acumularon (Tabla 13). Se repitió el mismo orden de grupos para los valores de carbono relativo, donde los grupos 2 y 4 aportaron en promedio el 57 % del carbono relativo por parcela, mientras que los grupos 1 y 5 contribuyeron con el 33 % del carbono relativo, y los grupos 3 y 6 aportaron solamente menos del 10 % del carbono relativo restante (Tabla 13).

El carbono absoluto de cada grupo funcional ( $C_{GF}$ ) mostró correlaciones significativas (Fig. 13A). Así, en número de bovinos mostró una asociación negativa con el carbono absoluto del grupo 1 ( $\rho = -0.17$ ). La distancia a hornos tuvo una correlación

negativa con  $C_{GF}$  del grupo 1 ( $\rho = -0.20$ ), y grupo 4 ( $\rho = -0.19$ ). La distancia a caminos fue asociada negativamente al carbono absoluto de los grupos 3 ( $\rho = -0.17$ ), grupo 5 ( $\rho = -0.17$ ) y grupo 6 ( $\rho = -0.15$ ). La distancia a puestos y a cultivos fueron negativas para el grupo funcional 5 ( $\rho = -0.26$ ,  $\rho = -0.16$  respectivamente). En cuanto a las correlaciones positivas, la distancia a hornos fue significativa para el grupo 2 ( $\rho = 0.18$ ), grupo 3 ( $\rho = 0.20$ ), y grupo 5 ( $\rho = 0.13$ ). La distancia a rutas tuvo una única asociación positiva con el carbono absoluto del grupo 2 ( $\rho = 0.17$ ). La distancia a caminos se asoció significativamente con el grupo 1 ( $\rho = 0.26$ ) y grupo 4 ( $\rho = 0.21$ ). La distancia a vías se asoció únicamente con el grupo 2 ( $\rho = 0.18$ ), y la distancia a puestos mostró correlaciones positivas con el grupo 1 ( $\rho = 0.19$ ) y grupo 4 ( $\rho = 0.16$ ). Finalmente, la distancia a cultivos fue significativa para el grupo 1 ( $\rho = 0.16$ ). Las variables como el número de fuegos, años con y sin fuegos, y número de hornos de carbón no tuvieron correlaciones significativas el carbono absoluto acumulado de los grupos funcionales (Fig. 13A).

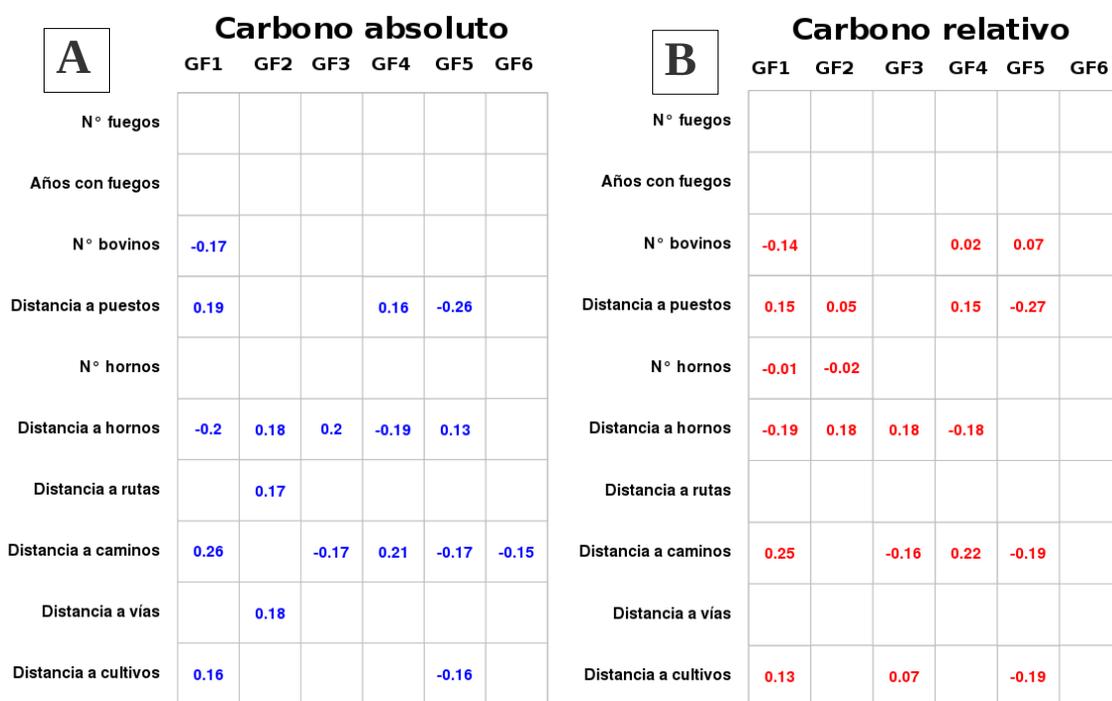


Figura 13. Correlaciones entre carbono absoluto  $C_{GF}$  (A) y carbono relativo  $C\%_{GF}$  (B) de los grupos funcionales en relación a todas las variables de disturbio. Solamente los valores que se muestran corresponden a correlaciones de Spearman significativos ( $p < 0.05$ ), valores ausentes no dieron correlaciones significativas.

El carbono relativo de los grupos funcionales ( $C\%_{GF}$ ) mostró correlaciones significativas (Fig. 13B). De esta manera, el número de bovinos fue asociada negativamente con el carbono relativo del grupo 1 ( $\rho = -0.14$ ,  $C\%_{GF\ 1}$ , Fig. 13B). De igual manera el número de hornos mostró una correlación negativa leve pero significativa con el carbono relativo del grupo 1 ( $\rho = -0.01$ ) y grupo 2 ( $\rho = -0.02$ ,  $C\%_{GF\ 2}$ , Fig. 13B). La distancia a hornos fue asociada negativamente con el grupo 1 ( $\rho = -0.19$ ), y grupo 4 ( $\rho = -0.18$ ,  $C\%_{GF\ 4}$ , Fig. 13B). La distancia a caminos se asoció negativamente con el carbono relativo del grupo 3 ( $\rho = -0.16$ ,  $C\%_{GF\ 3}$ , Fig. 13B), y grupo 5 ( $\rho = -0.19$ ,  $C\%_{GF\ 5}$ , Fig. 13B). La distancia a puestos y a cultivos fueron correlacionadas negativamente con el grupo 5 ( $\rho = -0.27$ ,  $\rho = -0.19$  respectivamente). Entre las correlaciones positivas, el número de bovinos fue asociado levemente con el carbono relativo del grupo 4 ( $\rho = 0.02$ ), y grupo 5 ( $\rho = 0.07$ ), mientras que la distancia a hornos fue significativa para los grupos 2 ( $\rho = 0.18$ ) y 3 ( $\rho = 0.18$ ). La distancia a caminos se asoció positivamente con el carbono relativo del grupo 1 ( $\rho = 0.25$ ) y grupo 4 ( $\rho = 0.22$ ). La distancia a puestos ganaderos se correlacionó positivamente con los grupos 1 ( $\rho = 0.15$ ), 2 ( $\rho = 0.05$ ), y 4 ( $\rho = 0.15$ ). Finalmente, la distancia a cultivos se asoció con el grupo 1 ( $\rho = 0.13$ ), y grupo 3 ( $\rho = 0.07$ ). A diferencia del carbono absoluto ( $C_{GF}$ ), no se encontraron correlaciones significativas con el carbono relativo del grupo 6 ( $C\%_{GF\ 6}$ ), y nuevamente las variables de disturbio que tuvieron correlaciones significativa con el carbono relativo fueron: el número de fuegos, los años con y sin fuegos (Fig. 13B).

### 3.6 Carbono total y número de grupos funcionales

Por otro lado, el carbono total de cada parcela mostró una relación positiva significativa con el número de grupos funcionales encontrados en las parcelas a partir del modelo lineal cuadrático (Fig. 14, Tabla 12). Este tipo de relación fue cuadrática y tuvo un buen ajuste para el modelo (Anexo 2: Fig. 8). El carbono total incrementó a medida que aumentó el número de grupos funcionales en las parcelas, y esto fue acompañado por crecientes áreas basales y densidades de individuos en promedio (Tabla 12).

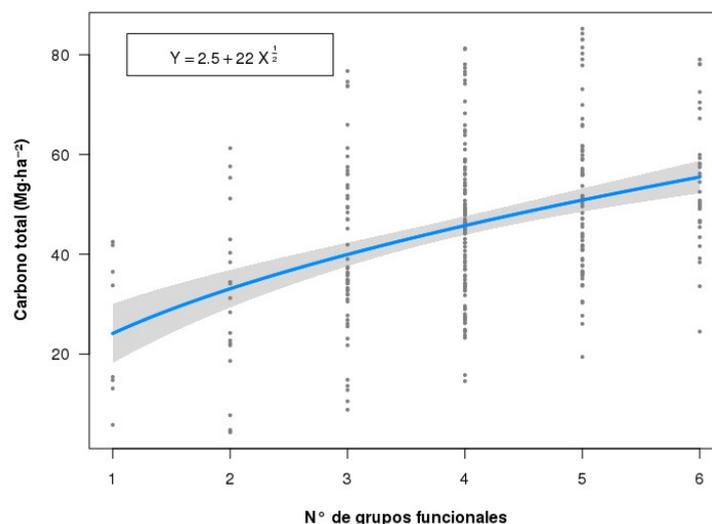


Figura 14. Relación positiva significativa entre el carbono total acumulado en las parcelas y el número de grupos funcionales para el área de estudio.

Tabla 12. Promedios de área basal total (G), densidad de individuos total (D), y carbono total (c) en relación al número de grupos funcionales encontrados en las parcelas permanentes.

Número de grupos funcionales	G (m <sup>2</sup> /ha)	D (ind/ha)	C (Mg/ha)
1	6.6	236	31.5
2	7.2	253	30.3
3	8.5	251	40.6
4	9.9	333	46.7
5	12.3	440	54.5
6	11.7	437	54.1

Tabla 13. Resumen del carbono absoluto y relativo para cada uno de los grupos funcionales dentro de las 280 parcelas permanentes.

	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6
Promedio de carbono absoluto (promedio ± desvío estándar) en Mg/ha	8.7 ± 9.3	15.9 ± 15.2	2.0 ± 3.9	11.7 ± 12.8	6.8 ± 10.9	1.4 ± 2.1
Rango de carbono absoluto (min – max) en Mg/ha	0.0 – 41.7	0.0 – 80.2	0.0 – 28.8	0.0 – 65.4	0.0 – 72.0	0.0 – 10.5
Promedio de carbono relativo	18 %	33 %	4 %	24 %	15 %	3 %

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1 Carbono total y su relación con disturbios a nivel regional

El carbono total obtenido se encuentra dentro del rango de valores descripto para la región del Chaco seco Argentino (Gasparri & Baldi, 2013). Además, los cambios en el carbono total logró representar la estructura forestal de las diferentes comunidades de bosque chaqueño bajo los efectos de la mayoría de los disturbios a nivel de parcela. Estudios anteriores han reportado cambios de la estructura forestal del Chaco seco, como producto de aprovechamientos forestales durante décadas pasadas, muestran una disminuida área basal y densidad de individuos para las especies mas importantes de árboles (i.e., *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *C. paraguariensis*), y un incremento para las especies arbustivas tales como *M. carinanthus*, *A. aroma*, *A. furcatispina*, *Capparis spp.* (Tálamo & Caziani, 2003; Bonino & Araujo, 2005). Otros estudios recientes, han demostrado que las estructuras forestales degradadas en el Chaco seco, el carbono almacenado disminuye bajo condiciones de fuegos, aprovechamientos forestales y pastoreo por ganado (Bonino, 2006; Conti et al., 2014). En línea con los anteriores estudios, los resultados de esta tesis demuestran que el carbono total del bosque chaqueño a nivel de parcela, disminuye con el aumento del número de bovinos, los años con fuegos (Fig. 10), y que además el carbono total aumenta con la distancia a rutas, vías ferroviarias y cultivos (Fig. 12). Aunque algunos de estos disturbios como el número de fuegos, distancia a puestos ganaderos, número de hornos, distancia a hornos de carbón y distancia a caminos no mostraron un efecto significativo sobre el carbono total, las tendencias de estos, fueron evidentes.

La tendencia de disminución del carbono total en las parcelas con un mayor número de fuego (Fig. 10A), evidencia la propia naturaleza del consumo de biomasa por parte de este disturbio. Los registros del sensor MODIS-FIRMS de áreas quemadas para el Chaco árido y semiárido han demostrado diferencias significativas en el número de fuegos bajo coberturas de bosque, arbustal y pastizal para un período de 11 años (Landi et al. 2017). Probablemente las limitaciones del sensor MODIS-FIRMS para la clasificación de fuegos activos sobre una matriz de paisaje del Chaco seco, la detección del tamaño de los fuegos, y el nivel de resolución espacial utilizado para capturar la escena (i.e., 25 km<sup>2</sup>), pudieron haber afectado el verdadero número fuegos en el terreno (Justice et al., 2002; Giglio et al., 2003; Klerk, 2008). Sin embargo, valores mayores a 30 fuegos, indican que la densidad de individuos no supera los 400 ind/ha (Anexo 2: Fig. 4C,

no significativo), por lo que esto puede afectar la cantidad de carbono total. Se puede entender esto como un análisis de contexto del paisaje en donde se encuentra cada parcela permanente. En contextos de paisajes con mayor abundancia y frecuencia de fuegos, tienden a presentar menor carbono total. Tanto el área basal como la densidad de plantas reflejan estimaciones a escalas de nivel de rodal o de hectárea, lo cual es mucho menor a la resolución espacial utilizada aquí para fuegos activos de MODIS-FIRMS (i.e., 25 km<sup>2</sup>). Se considera que serían necesarios estudios como el mapeo de áreas quemadas para determinar el grado de pérdida de carbono por número de fuegos (Landi et al. 2020).

Por otro lado, la variable de años con fuegos disminuyó significativamente el carbono total en las 280 parcelas del área de estudio, aún para un período de tiempo relativamente corto (i.e., 8 años, Fig. 10B). Algunos estudios en ecología de fuegos incluyen décadas como dimensión temporal para el análisis de fluctuaciones del fuego y cambios en la vegetación (Bravo et al., 2010; Kunst et al., 2014). Estas escalas temporales de fuego son importantes para la región del Chaco seco, ya que los diferentes tipos de vegetación y sus efectos, son modelados durante estos largos regímenes de fuegos (Morello & Adamoli, 1974; Kunst, 2011). El fuego como disturbio, consume biomasa y puede alterar la estructura de la comunidad de plantas cambiando la composición de especies. Dentro de la región del Chaco seco, en los pastizales naturales la frecuencia de fuegos es relativamente alta comparada con las comunidades de especies leñosas (Kunst et al., 2006). Estas elevadas frecuencias de fuegos provocan una fisonomía de paisajes de tipo sabana con dominancia de pastos y pocos árboles y arbustos (Bravo et al., 2001). Se ha observado que la exclusión del fuego, incluso bajas frecuencias de fuegos durante 4 décadas en sabanas de Sudáfrica, incrementa el carbono almacenado de estos paisajes, a través principalmente de la dominancia y supervivencia de grandes árboles, ya que altas frecuencias mantienen la dominancia de pequeños árboles resistentes al fuego (Higgins et al. 2007). En la región del Chaco serrano argentino, sitios con > 20 años de fuegos mostraron una disminuida riqueza de especies y cambios en la composición definido principalmente por especies indicadoras de fuegos (Carbone et al. 2017). En este capítulo, la disminución del carbono total observada a mayor número de años con fuegos (i.e., > 4 años, Fig. 10B), resultó una información valiosa para el manejo de bosques sujetos a actividad ganadera, donde las quemadas prescritas se proponen como herramientas de control del estrato arbustivo.

Además, las variables años con fuegos y número de fuegos mantuvieron una correlación positiva fuerte entre si ( $\rho = 0.79$ , Anexo 2: Tabla 3), debido a que en los años con fuegos se generan más focos de fuegos activos registrados indicando que el paisaje de estas comunidades vegetales son propensas y resilientes a este disturbio (Fig. 9). Elevadas frecuencias de fuegos parecen mantener estructuras forestales y composiciones de especies con menor capacidad para almacenar carbono total. Sin embargo, este corto período de 8 años aquí analizado, puede ser el reflejo de una larga historia de dinámica de fuegos. Otras herramientas como la dendrología y la dendrocronología de especies nativas chaqueñas (Bravo et al., 2008), serán necesarias para una completa caracterización de la historia de fuegos.

El número de bovinos redujo el carbono total (Fig. 11A). Este contenido de carbono fue muy variable a bajos niveles de densidad (i.e., 0-2500 cabezas de ganado en 400 km<sup>2</sup>), pero en densidades mayores a 5000 bovinos el carbono total promedio disminuyó significativamente. Los efectos de esta disminución pueden deberse no solo a la intensidad de pastoreo, sino también a la historia del entorno ambiental transformado bajo los sistemas ganaderos. La ganadería en el Chaco seco se concentra actualmente en los bordes Este y Oeste de la región, especialmente en zonas de mayores precipitaciones y coincidente con las fronteras de deforestación (Piquer-Rodríguez et al., 2015; Fernández et al., 2020). Las densidades de bovinos estimadas a partir de censos de vacunación de SENASA 2016 para la región, representan etapas de intensificación mas que de expansión de la actividad (Grau et al., 2008; Fernández et al., 2020). Históricamente, estas áreas con mayores concentraciones de bovinos, parecen ejercer una alta presión de pastoreo sobre bosques (Bucher & Huszar, 1999). El incremento en la transformación del paisaje conducen a menores coberturas y disminución de la productividad primaria neta del bosque en el Chaco seco (Gasparri & Grau, 2009; Baldi et al., 2013). A largo plazo, el resultado de estas áreas densas con intensificación de producción ganadera podría estar traducido en legados de estructuras boscosas con escaso potencial acumulativo de carbono (Anexo 2: Fig 5B).

Morello y Saravia Toledo (1959) documentaron que en la región occidental del Chaco seco Argentino el grado de disturbio por ganadería sobre las comunidades boscosas esta determinado por el número de animales, la antigüedad y las distancias entre puestos ganaderos. La herbivoría bajo coberturas de bosque afecta en las etapas juveniles de las principales especies del dosel (i.e., *S. lorentzii*, *B. sarmientoj*, *C.*

*paraguariensis*, etc.), pero a la vez favorece la germinación y propagación de especies leñosas arbustivas, con tallos numerosos y en general espinescentes como por ejemplo *Acacia aroma*, *Acacia furcatispina*, *Acacia praecox*, *Prosopis ruscifolia*, *Geoffroea decorticans*, *Celtis spp.*, etc., (Morello & Saravia Toledo, 1959; Bucher, 1987; Tálamo & Caziani, 2003; Mazzini et al., 2018), con una menor capacidad de almacenamiento de carbono. La cobertura de leñosas en las áreas con ganado forma una fisonomía distinta en las cercanías a las fuentes de agua donde los bovinos se concentran, con gran porcentaje de suelo desnudo, con presencia de *P. nigra*, *Prosopis ruscifolia*, *Celtis spp.*, *Geoffroea decorticans* y otros grupos de especies herbáceas generalmente *Bromelia serra*, cactáceas, gramíneas y compuestas anuales (Morello and Saravia Toledo 1959). Este patrón de interacción entre la ganadería y la vegetación circundante alrededor de la fuente de agua se ha denominado patrones de biosfera y ha sido estudiado para la región del Chaco seco (Macchi and Grau 2012). A medida que la distancia a la fuente de agua aumenta, hay mayor cobertura de suelo, densidad de plantas, reclutamiento y riqueza de las especies (Trigo et al. 2017). Bajo este gradiente de degradación vegetal, una mayor presión de herbivoría sobre leñosas juveniles compromete la estructura de la vegetación y el almacenamiento de carbono a largo plazo.

A través de largos períodos de ganadería (i.e., décadas), puede producirse un incremento de comunidades de plantas resistentes a la herbivoría, con especies de menor cobertura y tamaño de planta, aún de aquellas correspondientes a especies arbóreas de primera magnitud (Adamoli et al., 1990; Tálamo & Caziani, 2003; Trigo et al., 2017), y baja potencialidad de almacenamiento de carbono. Los resultados aquí obtenidos, pueden deberse entonces a un efecto combinatorio del número de bovinos junto con una historia de transformación e intensificación de la ganadería en grandes superficies de bosques del Chaco seco (Grau et al., 2008; Fernández et al., 2020). Se encontró una disminuida área basal total de las parcelas forestales relacionada con el mayor número de bovinos (Anexo 2: Fig. 5B), y esto probablemente muestra un legado de estructuras boscosas de menores tamaños, que conlleva a menores cantidades de carbono total acumulado (Fig, 11A).

La distancia hacia puestos no tuvo efecto significativo sobre el carbono total acumulado. Sin embargo, se detectó la tendencia positiva de dispersión de los valores del aumento de carbono a mayores distancias de puestos (Fig. 11B), en coincidencia con estudios anteriores (Gasparri et al., 2010; Baumann et al., 2018). Los patrones de

piosfera a distancias relativamente cercanas de los puestos ganaderos (< 2 km), son evidentes en la degradación vegetación (Macchi and Grau 2012, Trigo et al. 2017). A mayores distancias de puestos ganaderos (> 5 km, Fig. 12B), la cobertura boscosa aumenta y se estabiliza (Gasparri et al. 2010, Baumann et al. 2018). Probablemente otros factores como la ubicación de las parcelas sobre áreas con recientes o largas historias de uso puestero pudieron influir en este resultado, como así también, los cambios del bosque por abandono y creación de puestos ganaderos a lo largo de > 30 años dentro del área de estudio (Grau et al. 2008). Además los espacios inter-puestos pudieron también influir aumentando la variabilidad de las estructuras boscosas y su carbono total, ya que estos espacios constituyen un área mayor para el pastoreo del ganado entre puestos vecinos (Grau et al., 2008; Gasparri et al., 2010).

El efecto positivo significativo de la distancia a rutas, vías ferroviarias y cultivos sobre el carbono acumulado, puede estar relacionado a la accesibilidad de las áreas de bosques y las posibilidades de explotación forestal (Fig. 12C, 12E, 12F). Esto crea un gradiente de intensidad de disturbios entre las comunidades boscosas y áreas cultivadas, rutas y vías (Gasparri et al., 2015). Las distancias a vías y rutas se correlacionaron entre si ( $\rho = 0.87$ , Anexo 2: Tabla 3), y esto tuvo que ver con la misma ubicación espacial de las parcelas a las principales vías ferroviarias (FC Belgrano) paralelas a las principales rutas que atraviesan la región (Fig. 9D, RN 34, RN 16, RN 81). Entre 1 - 2 km de distancia hacia rutas, vías y cultivos se observa una disminución en el carbono total, sin embargo, conforme aumenta la distancia, el contenido de carbono aumenta abruptamente y se estabiliza (Fig. 12C, 12E, 12F). Este tipo de relación toma la forma de una curva logarítmica, con un umbral de valores mínimos donde las distancias a rutas, vías ferroviarias y cultivos reducen significativamente el carbono. Sobre pasado ese umbral, el contenido de carbono aumenta rápidamente y se estabiliza. Las áreas ubicadas en estos primeros kilómetros muestran comunidades vegetales degradadas con fisonomía abierta, con menores densidades de plantas y de menor área basal (Anexo 2: Fig. 6H, 6I, 6E, 7F, 7H, 7I), y un gran porcentaje de suelo desnudo (i.e., caminos, áreas despejadas, áreas cultivadas, desmontes, etc.), esto asociado a un menor carbono total acumulado en estas condiciones (Gasparri et al., 2008; Gasparri et al., 2010; Macchi & Grau, 2012). Los alrededores a vías y rutas en el pasado han tenido un fuerte aprovechamiento de grandes árboles con la construcción y desarrollo de ferrocarriles y la actividad forestal de taninos (Morello et al. 2005), y actualmente para extracción de leña, carbón y mantenimiento de

las mismas. De forma similar, los cultivos y sus prácticas asociadas tienen un efecto en la disminución de la cobertura de árboles y arbustos, principalmente a través de la eliminación mecanizada, el uso del fuego y herbicidas para el mantenimiento de lotes y caminos (Gasparri et al., 2015; Baumann et al., 2018). La utilización de predictores como la distancia a caminos, rutas y vías ferroviarias han mostrado fuertes relaciones con el aprovechamiento forestal y la degradación de bosques (Laurance et al. 2002, Baldi et al. 2013). Nuevas metodologías como el procesamiento de imágenes satelitales de Landsat podrían mejorar el monitoreo de aprovechamientos forestales selectivos en millones de kilómetros cuadrados de bosque (Asner et al. 2005).

La ausencia de un efecto significativo del número y la distancia a hornos de carbón sobre el carbono acumulado en las parcelas (Fig. 12A, 12B), puede estar relacionado al mapeo de hornos de carbón únicamente con imágenes de alta resolución disponible para algunas áreas de la región del Chaco seco (ver Indicadores de disturbios). Mas allá de este resultado, la actividad carbonera en el Chaco seco Argentino muestra una extracción de madera de 10-20 Tn/Ha alrededor para un solo horno, lo cual representa entre 12.5 y 25 % de la biomasa de estos bosques, indicando que en mayor densidad de hornos, la biomasa de bosque es menor (Rueda et al. 2015). La distancia a caminos no se asoció con el carbono total en las parcelas (Fig. 12D). Esta última relación, aunque no fue significativa, parece mostrar la misma tendencia que distancia a rutas. Sin embargo, la escasa correlación entre distancias a caminos y rutas (Anexo 2: Tabla 3), parece diferenciarse en los patrones de presión sobre el bosque nativo. Probablemente y a diferencia de las rutas, los caminos no necesariamente muestran gradientes de degradación sobre el bosque (Fig. 9D). Ejemplos son algunos caminos cercanos a estructuras forestales con gran cantidad de carbono acumulado y se pueden encontrar en comunidades aborígenes, parques y reservas nacionales, reservas de bosques en fincas. Estos caminos no necesariamente tienen un uso constante, sino mas bien mantienen usos estacionales, permitiendo menores niveles de disturbios cercano a los bosques (Laurance et al. 2002). Sin embargo, enfoques metodológicos con mediciones a terreno, podrían mejorar y aclarar aún mas esta últimas relaciones con el carbono forestal.

#### 4.2 Disturbios en relación al carbono acumulado por grupo funcionales

El carbono total se dividió en compartimentos de carbono representados por los grupos funcionales de plantas presentes en cada parcela. A medida que el carbono total acumulado de las parcelas fue aumentando, también se incrementó el número de grupo funcionales presentes en estos sitios (Fig. 14). Las parcelas con bajo contenido de carbono total (aproximadamente 20-30 Mg/ha) estuvieron representadas por 1-2 grupos, mientras que altos contenidos de carbono total (> 40 Mg/ha), tuvieron entre 5-6 grupos funcionales como valores máximos (Fig. 14, Tabla 12). Este rápido incremento del carbono total estuvo acompañado por los aumentos del área basal y densidad de individuos total de la parcela (Tabla 12). Esto puede indicar que menores áreas basales y pocos individuos por hectáreas pueden representar 1-2 grupos funcionales en sitios con condiciones ambientales limitadas (i.e., pocas precipitaciones, suelos pobres, etc.) o degradados (i.e., disturbios recurrentes). A medida que el número de grupos funcionales aumenta, también lo hacen las estructuras forestales de las parcelas, y por lo tanto también el carbono total en sitios con mejores condiciones ambientales y menos degradados. Hasta el momento esta relación entre el carbono total y el número de grupos funcionales de plantas leñosas en el Chaco seco dentro del área de estudio no ha sido explorada en trabajos anteriores (Fig. 14). Sin embargo, algunos antecedentes para el Chaco árido, la abundancia de tipos y rasgos funcionales de leñosas tiene una importante contribución al carbono total de estos bosques, y la variabilidad de estos fueron atribuidos a cambios en las precipitaciones, disturbios y diferentes historias de usos del suelo (Iglesias et al., 2012; Conti & Díaz, 2013). De acuerdo a esto, la clasificación de grupos funcionales de plantas leñosas obtenida aquí, tiene relevancia para el análisis del carbono total considerando además su variabilidad a través de gradientes ambientales y de disturbios para la región del Chaco seco.

El carbono absoluto en todos los grupos funcionales fue el resultado de la sumatoria del peso de todos sus individuos por parcela, lo cual refleja los atributos funcionales. Por otro lado, el carbono relativo esta asociado con la contribución de cada grupo funcional sobre el total de cada parcela y sus valores reflejan además de los atributos de cada grupo, la interacciones con los demás miembros de otros grupos como lo es la competencia, la condiciones ambientales limitantes, la disponibilidad de recursos y la capacidad para responder ante disturbios. Por lo tanto ambas variables (i.e., carbono absoluto y relativo) pueden verse acentuadas frente a los disturbios y reflejar efectos

puntuales sobre algunos grupos funcionales de leñosas. De esta manera, los grupos 2 y 4 tuvieron grandes cantidades de carbono absoluto y relativo, lo que indica una gran frecuencia y dominancia de estos últimos en las parcelas, seguido de los grupos 1 y 5, mientras que los grupos 3 y 6 tuvieron la menor cantidad de carbono absoluto y relativo (Tabla 13). Esta tendencia fue esperable, debido a la presencia y atributos de las principales especies de cada grupo, donde *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol*, *P. nigra*, *S. triflora* y *A. praecox*, mantienen la misma tendencia en estructuras forestales del Chaco seco (López de Casenave et al., 1995; Tálamo & Caziani, 2003; Bonino & Araujo, 2005; Powell et al., 2018; Loto & Bravo, 2020). Así, se encontraron correlaciones significativas del carbono absoluto y relativo de los grupos funcionales con los indicadores de disturbios (Fig. 13). Aunque estos coeficientes de correlaciones en general fueron bajos, la detección de estas asociaciones a nivel regional tiene relevancia en la variabilidad del carbono de las principales especies y grupos funcionales de leñosas en el Chaco seco.

El número de bovinos se correlacionó negativamente con el carbono absoluto y relativo del grupo funcional 1 dominado por las especies *S. mistol*, *X. americana* y *C. coccinea* (Fig. 13). El carbono de este grupo puede estar relacionado ramoneo y la herbivoría. Además, la presencia de espinas como rasgo vinculante frente a la herbivoría (Hanley et al. 2007, Charles-Dominique et al. 2016), puede estar relacionada a una mayor presión de pastoreo debido al número de bovinos, y favorecer una mayor frecuencia de formas de crecimiento de tipo arbolitos y arbustos espinescentes con menor potencial de acumulación de carbono.

Por otro lado, las correlaciones positivas significativas entre el número de bovinos y el carbono relativo de los grupos 4 y 5 (Fig. 13), parecen indicar mayor crecimiento de estos grupos de plantas ya establecidas en las parcelas con gran número de bovinos. En estos últimos grupos las especies predominantes fueron *S. lorentzii*, *C. paraguariensis*, *P. americana*, *P. nigra*, *P. alba*, *P. kuntzei*, *S. obtusifolium*, etc. En estos sitios, el rol de los árboles que han escapado al peligro de ramoneo (Brassiolo and Pokorny 2000), es decir árboles de alturas > 2 m y árboles de gran altura, pueden continuar creciendo y desarrollar mayores tamaños, debido a una menor competencia (menor densidad de plantas), y liberación de recursos como fue observado en los patrones de piosfera del Chaco seco (Macchi and Grau 2012, Trigo et al. 2017). De esta manera, el carbono de los grupos 4 y 5 tuvo ganancia en estos altos niveles de ganadería. La presencia de grandes

árboles, implica una enorme contribución de carbono acumulado en sistemas ganaderos (Lindenmayer et al., 2012; Fernández et al., 2020), por un lado atribuido a la longevidad de estos grupos funcionales de plantas leñosas (Bravo et al., 2008), pero la dinámica natural de la vegetación puede verse comprometida por las dificultades que conlleva si el manejo ganadero no es controlado.

La distancia a puestos ganaderos muestran correlaciones positivas para el carbono absoluto y relativo de los grupos 1, 2 y 4, lo que sugiere la importancia del manejo ganadero ajustado a las características funcionales de la vegetación leñosa. Estos últimos grupos fueron dominados por *S. mistol*, *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, y *C. paraguariensis*, etc. Esto refiere al hecho de encontrar bosques poco pastoreados y con mejores estructuras forestales cuando la distancia al puesto ganadero aumenta (Macchi and Grau 2012). Por lo tanto, los bosques mas alejados de los puestos tienen mas probabilidades de presencia de los grupos 1, 2 y 4. Sin embargo, el carbono absoluto y relativo del grupo funcional 5 se correlacionó negativamente con la distancia a puestos (Fig. 13). Esta correlación negativa, indica un mayor aporte de carbono absoluto y relativo del grupo 5 en cercanías al puesto ganadero, y compensa en parte la pérdida de carbono de los grupos 1, 2 y 4 cercanos a los puestos. Dentro de este último grupos se destacan las especies con calidad de madera como *P. nigra*, *P. alba*, *P. kuntzei*, y además especies de rápido crecimiento adaptadas a condiciones de aridez como *G. decorticans*, *A. caven*, *M. carinathus* y *C. praecox*. La dispersión y propagación a través del ganado, además de los múltiples usos madereros y forrajeros de estas últimas especies, indicaría la mayor participación en acumulación de carbono cercana a los puestos ganaderos (Morello and Saravia Toledo 1959, Trigo et al. 2017).

El número de hornos solo mostró correlaciones negativas con el carbono relativo de los grupos 1 y 2 (Fig. 13). Aunque las correlaciones negativas fueron significativas, los coeficientes muestran una débil correlación ( $\rho = -0.01$  y  $\rho = -0.02$  respectivamente). Probablemente en pocas parcelas estos dos grupos disminuyeron sus cantidades de carbono debido a la cosecha de estas especies para la actividad carbonera. Las especies de los grupos 1 y 2, particularmente *S. mistol* y *A. quebracho-blanco*, son frecuentemente seleccionados para carbón vegetal (Rueda et al. 2015). La distancia a hornos de carbón mostró correlaciones positivas con el carbono absoluto y relativo de los grupos 2, 3 y 5. Aunque no se detectó una relación significativa entre la distancia a hornos de carbón con el carbono total de parcela (Fig. 12B), estas correlaciones positivas, demuestra que la

presencia de las especies más importantes de estos grupos 2, 3 y 5 parece incrementar el carbono acumulado a medida que se alejan de los hornos de carbón vegetal (Fig. 13). Sin embargo el carbono absoluto de los grupos 1 y 4 tuvieron correlaciones negativas con la distancia a hornos, debido quizás a la presencia de grandes árboles remanentes no seleccionados por actividad carbonera. Las evaluaciones de los efectos de la actividad carbonera en la región del Chaco seco muestran algunos vacíos de información. La distribución de parcelas en el área de estudio no lograron detectar el impacto de la cercanía de los hornos de carbón, siendo más bien un análisis de efectos a nivel de paisaje. Un muestreo con mayor número de parcelas en regiones con gran actividad carbonera podría arrojar resultados más claros para el balance de carbono por grupos funcionales.

La distancia a rutas y vías ferroviarias, fueron positivamente correlacionadas con el carbono absoluto del grupo funcional 2 (Fig. 13A). Las especies del grupo 2 como *A. quebracho-blanco*, *B. sarmientoii*, *T. nodosa*, *C. multiflorum*, etc., fueron dominantes, pudiendo alcanzar tamaños más grandes en diámetro y altura en muchas parcelas del área de estudio. Alejados de las rutas y vías ferroviarias, estos grandes árboles fueron más frecuentes con enormes contribuciones de carbono absoluto (Tabla 13, Anexo 2: Fig. 7H, 7E). La distancia a caminos fue variable para algunos grupos, ya que se encontró correlación positiva con carbono absoluto y relativo de los grupos 1 y 4 (Fig. 13A). Sin embargo, se encontraron correlaciones negativas entre el carbono absoluto y relativo de los grupos 3, 5 y 6 (Fig. 13). De manera similar con las distancias a puestos ganaderos, estas correlaciones negativas con distancia a caminos, parecen favorecer la presencia y acumulación de carbono en especies con menor tamaño como *Capparis retusa*, *Capparis salicifolia*, *Capparis tweediana*, *M. carinatus*, *C. praecox*, *B. praecox*, *A. aroma*, *C. tala*, *S. fasciculata* (grupos 3, 5, y 6), cercanas a caminos y adaptadas a condiciones de mayor radiación, espacios abiertos y aridez (Kunst et al., 2012; Loto & Bravo, 2020). Mientras que las principales especies de los grupos 1 y 4 como *S. mistol* y *S. lorentzii*, se encuentran distanciados de los caminos y con gran cantidad de carbono. La distancia a cultivos se correlacionó positivamente con el carbono absoluto y relativo de los grupos funcionales 1 y 3 (Fig. 13), mientras que fue negativamente correlacionada con el carbono absoluto relativo del grupo 5 (Fig. 13B). Al igual que la distancia a caminos, las actividades de mantenimiento de lotes y remoción de cobertura leñosa cercana a los cultivos parece afectar las especies de los grupo 1 y 3, no obstante favorece el desarrollo

del carbono en las especies del grupo 5, las cuales son principalmente leguminosas. Algunos remanentes de bosques que quedan en propiedades con agricultura, parecen recuperar carbono mediante el crecimiento de las especies del grupo 5 en cercanías a cultivos. De esta manera, mayores análisis son requeridos para comprender los principales efectos de la distancia a cultivos sobre estos últimos resultados.

El número de fuegos y los años con fuegos, no tuvieron correlaciones significativas con el carbono absoluto y relativo de ningún grupo funcional (Fig. 13). Probablemente a este nivel de análisis, las cantidades y recurrencias de fuegos analizadas aquí, muestra diferentes composiciones de especies y de grupos funcionales (Carbone et al. 2017), con cantidades de carbono variables que no se correlacionan con estos indicadores de disturbios. Alternativas de metodología como la cuantificación de áreas quemadas y una mayor ventana temporal de años con fuegos (i.e., > 8 años), podría mejorar las variaciones entre el carbono de los grupos funcionales y los disturbios por fuegos.

Las correlaciones analizadas aquí muestran una aproximación sencilla para entender la variación del contenido de carbono en los grupos funcionales de planta leñosas (Fig. 13). Sin embargo, estas correlaciones confirman de manera evidente los fenómenos y patrones observables de los grupos funcionales de leñosas nativas en relación a indicadores de disturbios dentro de la región del Chaco seco. Alternativas en la metodología como la subdivisión de grupos funcionales por clases de tamaños podría mejorar las asociaciones con los indicadores de disturbios. Esto es debido a que los tamaños juveniles de planta, a diferencia de los árboles adultos, tienen otros comportamientos de acumulación de carbono frente al ambiente, los disturbios y los diferentes usos del suelo.

En el área de estudio los indicadores de disturbios y usos del suelo ocurren de manera simultánea sobre las comunidades boscosas del Chaco seco, por lo que la diferenciación de los efectos de manera independiente puede resultar difícil de dilucidar. Se asumieron algunos indicadores de disturbio y usos del suelo dentro de las principales categorías (fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal). Sin embargo, la inclusión de otros indicadores como áreas quemadas, cortas forestales selectivas, manejo ganadero, podría mejorar la variabilidad y las relaciones del carbono a nivel de rodal y de grupos funcionales. Por otro lado, estos indicadores de uso del suelo en el área de estudio (i.e., hornos de carbón vegetal, número de bovinos, distancia a cultivos), no necesariamente

implican un constante uso tradicional en la región, y contemplar la intensificación y avance tecnológico de estas actividades es importante para observar las respuestas sobre el carbono de las comunidades boscosas chaqueñas. Debido a esto, en la última década hubo un avance en los estudios a nivel local y regional para determinar los efectos de los disturbios y actividades productivas sobre las comunidades leñosas, como por ejemplo los efectos de rolado para prácticas silvopastoriles (Kunst et al., 2012; Ledesma et al., 2018), manejo del pastoreo (Cavallero et al. 2019), aprovechamiento forestal (Tálamo et al., 2020), y las diferentes historias de manejo o conservación en bosques del Chaco seco (Loto & Bravo, 2020).

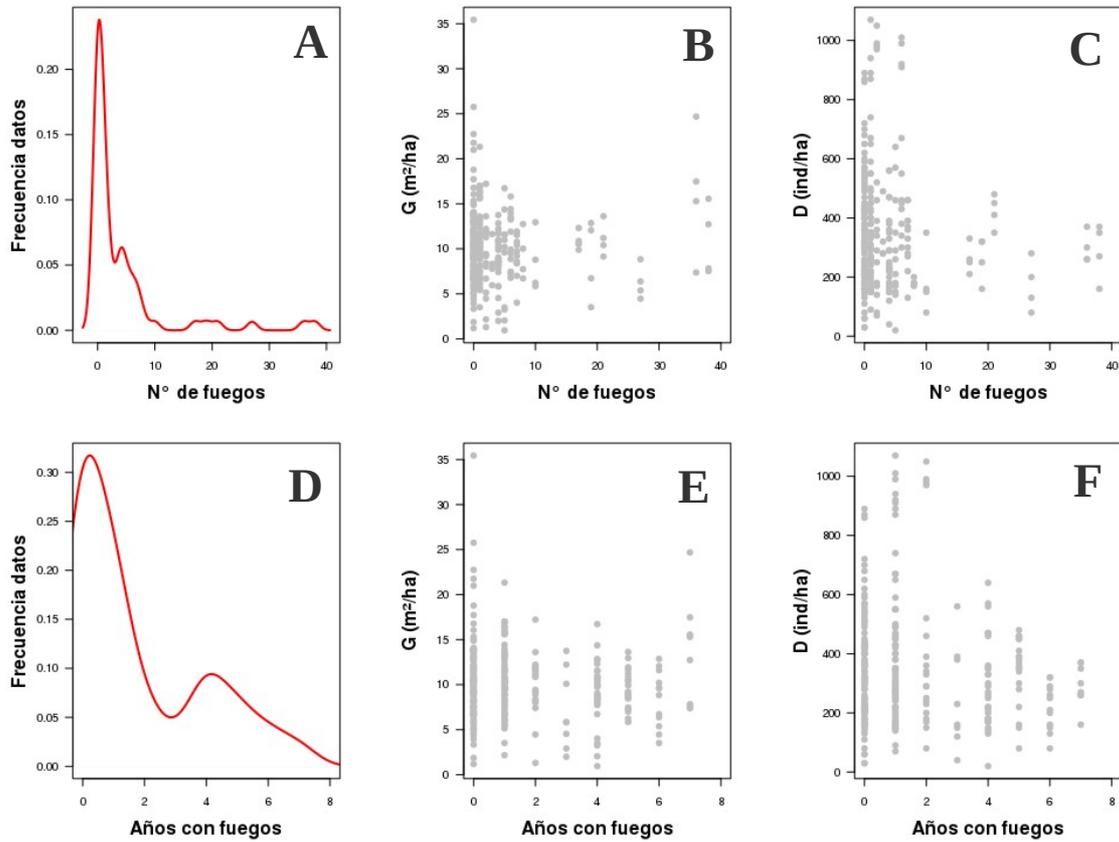
## **5. CONCLUSIÓN**

Las relaciones de la variación en el carbono a nivel de parcela como el carbono a nivel de grupos funcionales han permitido resaltar diferentes efectos de los indicadores de disturbios considerados aquí. La caracterización de los disturbios permitieron identificar patrones de variación del carbono tanto a nivel regional como a nivel local. Las variaciones del carbono total en función de los disturbios fueron principalmente de tipo lineal y logarítmicas, indicando que algunos disturbios pueden tener un efecto constante (i.e., lineal), o un efecto con valores umbrales (i.e., logarítmica). En general, el carbono total de las parcelas mostró una disminución a medida que el gradiente de intensidad de disturbios fue mayor, y esta disminución del carbono estuvo acompañada por menores estructuras forestales (área basal y densidad de individuos). Sin embargo, el carbono total dividido en compartimentos de grupo funcionales de plantas leñosas mostró variaciones importantes. Por un lado, el número de grupos funcionales incrementó el carbono total pero no de manera constante. Por otro lado, la mayor intensidad de disturbios disminuye el carbono acumulado en grupos funcionales con importancia forestal (grupos 1, 2 y 4), pero fomenta la participación y acumulación de carbono en los restantes grupos funcionales (grupos 3, 5 y 6). Una independencia de efectos de los disturbios a través de la metodología, mejorarían los mecanismos de respuesta del carbono en las comunidades boscosas en el Chaco seco.

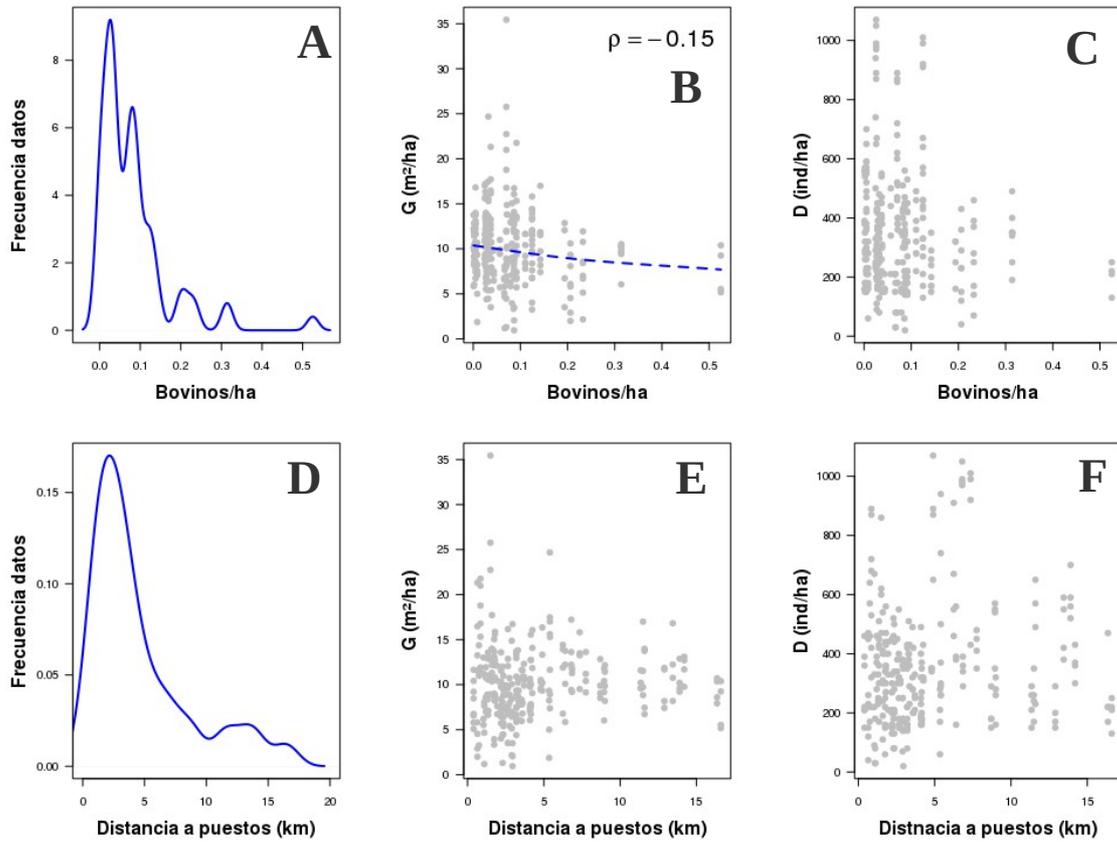
**6. ANEXO 2. TABLAS Y FIGURAS**

Anexo. Tabla 3. Matriz de correlaciones simples unicamente entre las variables indicadoras de fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal dentro del área de estudio. Valores dados corresponden al coeficiente de correlación de *Pearson*.

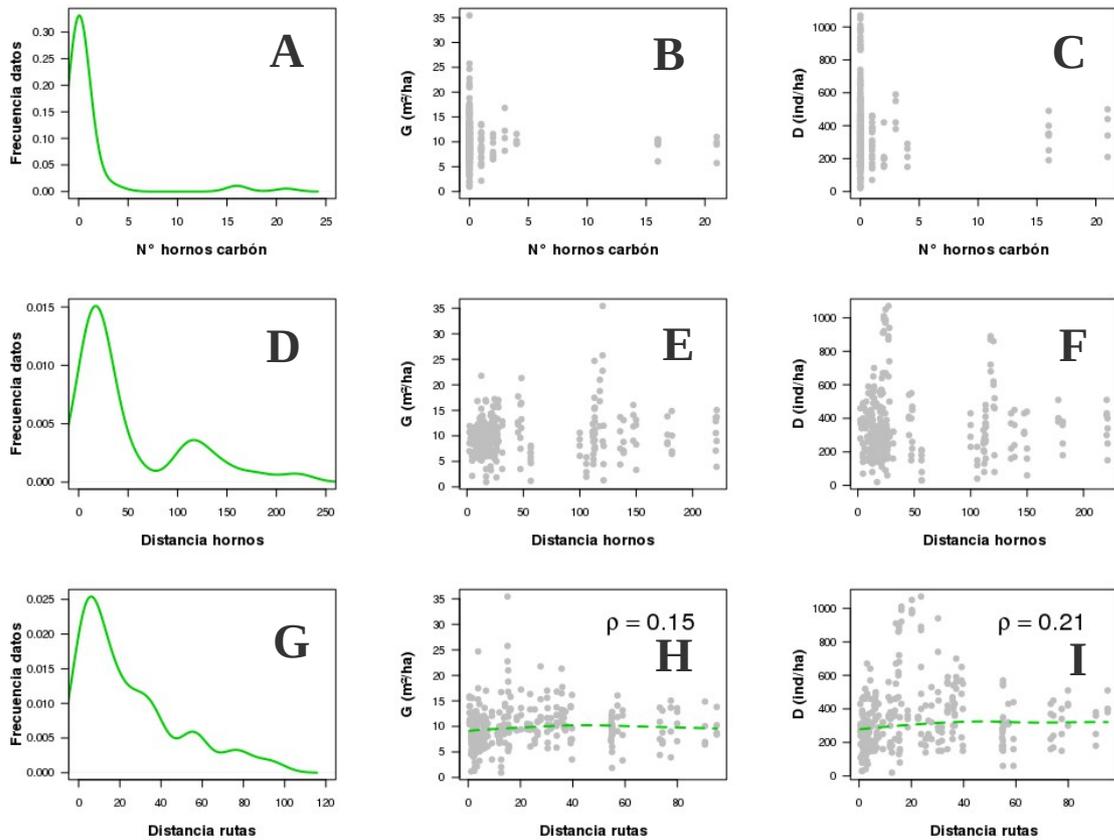
	N.º de fuegos	Años con fuegos	N.º de bovinos	Distancia a puestos	N.º de hornos	Distancia a hornos	Distancia a rutas	Distancia a caminos	Distancia a vías	Distancia a cultivos
N.º de Fuegos	1									
Años con fuego	0.79	1								
N.º de bovinos	-0.05	-0.01	1							
Distancia a puestos	-0.02	0.00	0.01	1						
N.º de hornos	-0.10	-0.09	0.29	-0.01	1					
Distancia a hornos	0.15	-0.09	-0.10	-0.29	-0.21	1				
Distancia a rutas	-0.34	-0.42	-0.23	0.05	-0.08	0.50	1			
Distancia a caminos	-0.07	-0.05	-0.20	0.44	-0.05	-0.19	0.25	1		
Distancia a vías	-0.28	-0.30	-0.17	0.04	-0.18	0.48	0.87	0.25	1	
Distancia a cultivos	0.12	0.05	-0.21	0.32	-0.01	-0.08	0.10	0.41	0.13	1



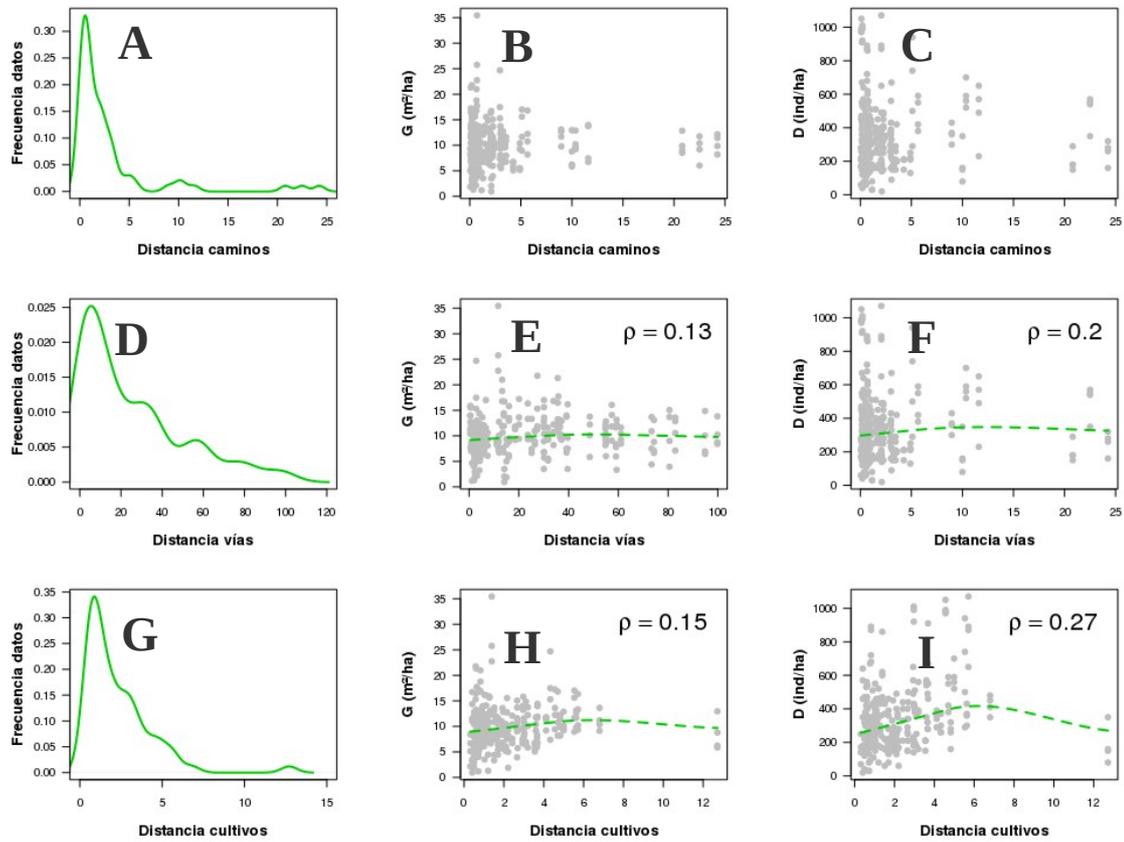
Anexo. Figura 4. Distribución de datos para el número de fuegos (A), y su correlación con área basal (B) y el número de árboles de cada parcela (C). Distribución de datos para la variable años con fuegos (D) y sus correlaciones con área basal (E) y el número de árboles total por parcela (F).



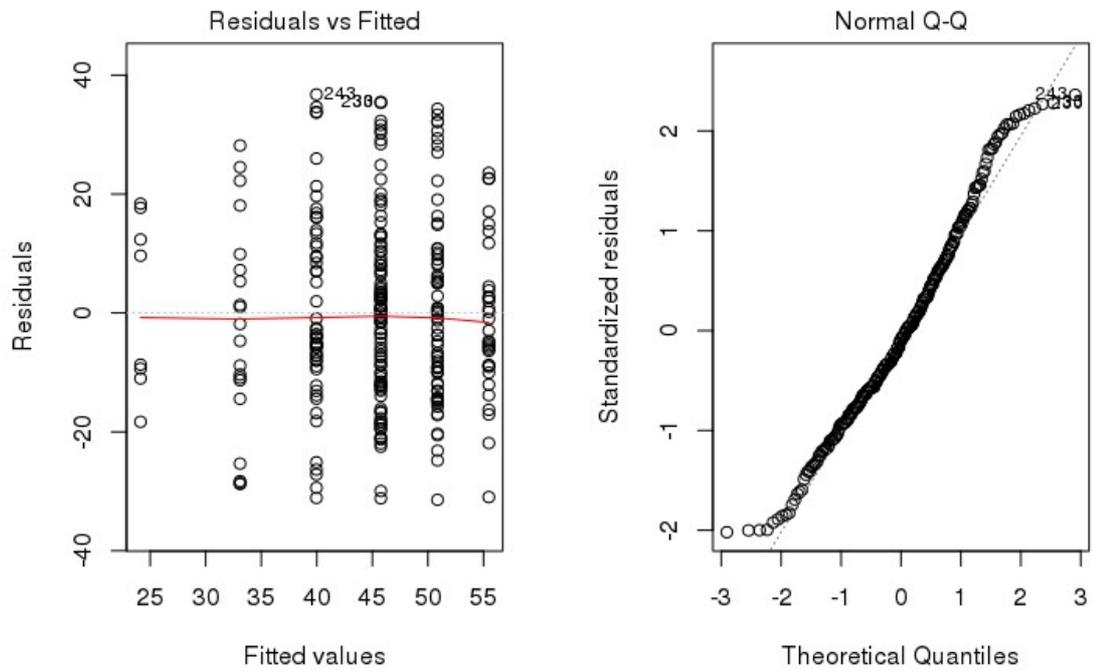
Anexo. Figura 5. Frecuencia de para el número de bovinos por hectárea y sus correlaciones con (B) área basal que muestra una asociación significativamente negativa y (C) densidad de árboles total por parcela. (D) Frecuencia de datos para la variables distancia a puestos ganaderos y sus correlaciones con (E) área basal total y (F) número de árboles por parcela. Línea punteada representa tendencia de la asociación significativa.



Anexo. Figura 6. (A) Frecuencia de datos del número de hornos en el área de estudio y sus correlaciones con (B) área basal total y (C) número de árboles en cada parcela. (D) Frecuencia de datos de las distancias a hornos de carbón y la asociación con (E) área basal total y (F) número de individuos en cada parcela. (G) Frecuencia de datos para la variable distancia a rutas que se correlacionó positivamente con (H) área basal total y (I) número de árboles por parcela. Las líneas punteadas representan la tendencia de la asociación significativa.



Anexo. Figura 7. (A) Frecuencia de datos para la variable distancia a caminos y sus asociación con las variables de (B) área basal y (c) densidad de árboles por parcela. (D) Frecuencia de datos para las distancias a vías férreas dentro del área de estudio y sus relaciones con (E) área basal y (F) número de árboles por parcela, que muestran correlaciones significativamente positivas. (G) Frecuencia de datos para la variable de distancias a cultivos y sus correlaciones positivas significativas con (H) área basal y (I) densidad de individuos por parcela. Las líneas punteadas representan la tendencia de la asociación significativa.



Anexo. Figura 8. Ajuste del modelo lineal del carbono total en función del número de grupos funcionales (Fig. 14). Las figura de la izquierda muestra la dispersión de valores residuales observados contra valores ajustados del modelo (homogeneidad). La figura de la derecha muestra la dispersión normal de los valores residuales estandarizados.

### **Capítulo 3**

### **CAPITULO 3. Efecto de los disturbios sobre la composición de grupos funcionales y el balance de biomasa en bosques del Chaco seco**

#### **1. INTRODUCCIÓN**

La problemática del cambio climático y calentamiento global condiciona el ciclo de carbono global y la emisión de CO<sub>2</sub> a la atmósfera (IPCC 2014), por lo que los nuevos enfoques de análisis y estudios involucran este ciclo de carbono en todo el mundo. En este sentido los bosques son considerados unas de las formaciones vegetales más importantes en la dinámica del ciclo de carbono global (Houghton et al. 2009). Los bosques tropicales por su estado de conservación y la magnitud del depósito de biomasa aérea, constituyen áreas de interés, ya que participan en el balance de carbono global de manera significativa actuando como “sumideros”, pero también como “fuentes” de liberación de gases hacia la atmósfera por deforestación (Canadell et al. 2007). Por esto, resulta de esencial importancia comprender la dinámica de productividad y pérdida de biomasa y carbono en las formaciones boscosas. Algunos autores han propuesto el término de balance neto de carbono ecosistémico (NECB, por sus siglas en inglés), para referirse a la cantidad total de carbono que ingresa menos el total de carbono que se pierde en un ecosistema sobre un intervalo de tiempo específico (Chapin et al. 2006). Este término engloba a la productividad primaria neta (PPN) como término exclusivo de procesos de fotosíntesis y respiración de un ecosistema, y además tiene en cuenta también las pérdidas por agentes físicos, biológicos y antropogénicos (Chapin et al. 2006). Sin embargo, las mediciones directas a terreno de estos componentes resulta poco práctico, y se requieren de aproximaciones conceptuales de trabajo para la estimación de este balance de carbono (Clark et al. 2001). Entre las principales metodologías, la remediación de parcelas permanentes de bosques en diferentes intervalos de tiempo, forman parte de las mediciones a campo para la estimación del incremento y pérdida de biomasa y carbono total (Clark et al. 2001).

La pérdida de bosques esta fuertemente relacionada con las demandas de productos por parte de las ciudades y productos agrícolas internacionales, mas que las presiones directas de la población rural (DeFries et al. 2010). Gran parte de los bosques naturales tropicales, se usan de manera regular para cortas selectivas de maderas de alto valor, lo cual en muchas ocasiones deja áreas aprovechadas vulnerables a procesos

tales como incendios, cacería o deforestación (Edwards et al. 2014). También a la vez, se busca conservar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de los bosques, por lo cual el concepto de degradación se vuelve central para iniciativas como la reducción de las emisiones de carbono por deforestación y degradación de bosques como REDD+ (Sasaki and Putz 2009). Sin embargo, los bosques secos han sido menos estudiados en comparación con los bosques tropicales (Tahmasebi et al. 2017), y en algunas regiones, están sujetos a altas tasas de deforestación a nivel global (Baccini et al. 2012).

La región del Chaco seco constituye una de las ecorregiones más extensas de bosques secos en Sudamérica, cubriendo 1.2 millones de km<sup>2</sup>, a lo largo del oeste de Paraguay, sudeste de Bolivia, sudoeste de Brasil y norte de Argentina (Powell et al. 2018). En las últimas décadas, esta región ha experimentado fuertes transformaciones, principalmente a través de la expansión e intensificación agrícola, la ganadería y el remplazo de bosques por pasturas, elevando significativamente los niveles de emisiones de carbono (Gasparri et al. 2008). En este punto, es escaso el conocimiento acerca del balance de carbono y biomasa que existe en los bosques del Chaco seco. Algunos antecedentes indican una reducción del carbono total almacenado en la estructura forestal en función de los cambios de usos del suelo y transformaciones (Bonino 2006, Gasparri and Baldi 2013, Conti et al. 2014). No obstante, los incrementos y pérdidas de biomasa a través de remediciones de parcelas de bosques no ha sido analizada hasta el momento en la región del Chaco seco. Mas aún, la relaciones con los indicadores de disturbios como la ganadería, el aprovechamiento forestal y los fuegos, no tienen determinado aún, el efecto que ejercen sobre este balance de biomasa. Además, la determinación de grupos funcionales de plantas leñosas permite este análisis a nivel regional (Iglesias et al. 2012). A partir de esto, el objetivo planteado para este capítulo fue evaluar el efecto de los disturbios sobre el balance de biomasa de grupos funcionales, mediante la remediación de parcelas permanentes en bosques del Chaco seco Argentino. La hipótesis planteada fue que la ganadería, el aprovechamiento forestal y los fuegos disminuyen el incremento de biomasa por año, afectando grupos funcionales de mayor tamaño y favoreciendo a grupos de menor tamaño. Los disturbios como modeladores de grupos funcionales y fisonomías, estarían fuertemente asociados a historias de usos y ambiente en la región.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Área de estudio e inventario de remediación de parcelas permanentes

El área de estudio se ubicó en el noroeste de Argentina (Fig. 15). El área incluye a las provincias de Salta, Formosa, y Santiago del Estero (Fig. 15). A escala regional, el área de estudio presenta un clima semiárido, veranos calurosos y lluviosos e inviernos secos y con heladas. Los datos climáticos analizados para el período de años 1970-2000 muestran una temperatura media anual de 22.3° C y precipitaciones promedios anuales entre 600 y 900 mm/año, WorldClim.org (Fig. 15B, Fick & Hijmans, 2017). La vegetación pertenece al dominio Chaqueño donde predominan unidades de bosques xerófilos, bosques abiertos o parques y pastizales pirógenos (Cabrera 1976). Las especies dominantes de árboles son *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii* y *Bulnesia sarmientoi*, los arboles bajos tienen un predominio de las especies de *Sarcomphalus mistol*, *Prosopis nigra*, *Tabebuia nodosa*, y arbustos como *Salta triflora*, *Acacia aroma*, *Schinus fasciculatus*, *Celtis spp*, y comunidades de pastizales con predominio de especies como *Pennisetum frutescens*, *Andropogon condensatum*, *Panicum pilcomayense*.

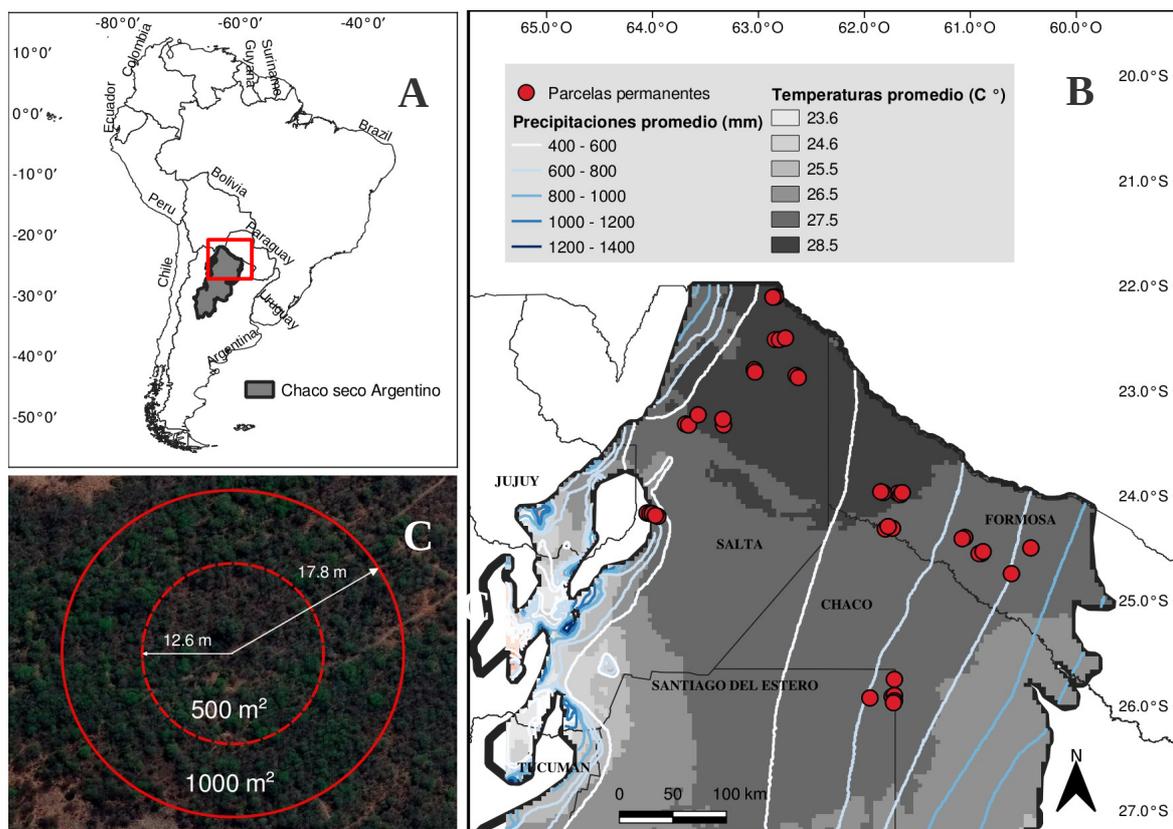


Figura 15. Área de estudio. (A) Región del Chaco seco argentino. (B) Caracterización climática y ubicación de parcelas permanentes instaladas en el año 2007 y remedidas entre 5 a 12 años. Los remuestreos se concentraron en el noroeste de Argentina. (C) Detalle esquematizado del tamaño y forma de una parcela permanente. En total se remidieron 156 parcelas. |

Sobre la base de red de parcelas permanentes instaladas en el área de estudio (Fig. 15B), se trabajó únicamente con parcelas que fueron remedidas durante un período comprendido entre 5-12 años. Todas parcelas permanentes se instalaron durante el año 2007. Algunas de estas parcelas fueron remedidas en el año 2012, otras parcelas durante los años 2017, 2018 y 2019. Se logró un total de 156 parcelas remedidas. De esta manera, el inventario de parcelas permanentes comprende parcelas remedidas durante los períodos 2007-2012 (5 años), 2007-2017 (10 años), 2007-2018 (11 años), y 2007-2019 (12 años). Las parcelas instaladas tienen forma circular cubriendo dos superficies concéntricas, una con superficie mayor de 1000 m<sup>2</sup>, en donde se midieron los árboles > 20 cm de diámetro normal (dap), y una con superficie menor de 500 m<sup>2</sup>, en donde se midieron todos los individuos > 10 cm de dap (Fig. 15C). Las parcelas permanentes fueron configuradas con un individuo como centro referencia. Se marcaron con clavo y chapa numerada sobre el tronco a la altura del diámetro normal a todos los individuos >

20 cm de dap. Los individuos > 10 cm y < 20 cm de dap, fueron identificados con el valor de azimut (grados horizontales respecto del centro y Norte cardinal), y la distancia respecto al centro (Fig. 15C). De esta manera, en las sucesivas remediciones se siguió la misma metodología de muestreo, identificando los individuos medidos en 2007 y los nuevos árboles dentro de las parcelas, así como también diferenciando la pérdida de árboles ya sea por mortalidad o cortas y extracciones como resultado de los disturbios en el área de estudio. A cada individuo se le registró el diámetro normal, y se identificaron las especies de árboles a nivel de género y especie.

## 2.2 Estimación del balance de biomasa a nivel de parcela y grupos funcionales

Para la estimación de biomasa de cada individuo, se empleó la ecuación alométrica desarrollada para bosques secos tropicales (Ecuación 1, ver Capítulo 2, Materiales y Métodos: “Estimación de biomasa leñosa y carbono”), la cual utiliza parámetros como la densidad de la madera y el diámetro normal de cada individuo (Chave et al. 2005). Los valores de densidad básica de la madera fueron extraídos de bibliografía referente a las especies nativas del Chaco seco (Giménez and Moglia 2003, Conti et al. 2013). Empleando esta última ecuación, se estimaron las cantidades de biomasa por individuo medido en las parcelas al inicio y al final del período de remediación. Los valores de biomasa a total fueron obtenidos a partir de la sumatoria de todos los individuos dentro de cada parcela y fueron expresados en toneladas de biomasa por hectárea (Mg/ha). Para las estimaciones de biomasa por grupo funcional, se asignó a cada especie registrada su grupo correspondiente obtenidos mediante clasificación jerárquica de los rasgos funcionales de las plantas leñosas registradas (ver Capítulo 1, Resultados: “Grupos funcionales de plantas leñosas”). La biomasa leñosa de los grupos funcionales fue el resultado de la sumatoria de todo individuo perteneciente a cada uno de los 6 grupos funcionales dentro de cada parcela. Estos últimos valores fueron expresados en toneladas por hectárea (Mg/ha) por grupo funcional. Con los valores de biomasa por parcela y por grupos funcionales, se calculó el balance de biomasa para cada período de remediación. De esta manera, el balance fue calculado como el cociente entre las diferencias de biomasa final e inicial, por la diferencia en el año de medición final y el inicial:

$$BB = \frac{\Delta BAL}{\Delta \text{Años}} = \frac{(BAL_{final} - BAL_{inicio})}{(\text{Año}_{final} - \text{Año}_{inicio})}$$

Donde, *BB* es el balance de biomasa y fue obtenido para el total de cada parcela y para el total de los diferentes grupos funcionales de cada parcela, *BAL* es la biomasa aérea leñosa al año de inicio de medición (2007) y a los diferentes años finales (2012, 2017, 2018 y 2019). Los valores del balance fueron expresados en toneladas por hectárea por año (Mg/ha/año).

### 2.3 Disturbios con indicadores de fuegos, ganadería y aprovechamientos forestales

A cada parcela del inventario se le asignó el valor del número de fuegos, los años con fuegos, el número de bovinos presentes, la distancia a puestos ganaderos, rutas, caminos, vías ferroviarias, cultivos y hornos de carbón vegetal, también se asignó el número de hornos presentes alrededor de 15 km de cada parcela. Estos valores de indicadores de disturbios se analizaron a diferentes superficies dependientes de la metodología utilizada para la obtención de datos (ver Capítulo 2. Materiales y Métodos: “Indicadores de disturbios”).

### 2.4 Análisis estadísticos y comparaciones de modelos

Se ajustaron modelos lineales generalizados (mlg) para analizar, por un lado, la respuesta del balance de biomasa total de las parcelas remedidas, y por otro lado, el balance de biomasa en cada grupo funcional en función de los disturbios. El balance de biomasa tanto a nivel de parcela como de grupo funcional, se dividió en dos conjuntos: uno con datos positivos (incrementos), y otro con datos negativos (pérdidas). Los incrementos y pérdidas de biomasa fueron modelados por separados. La distribución de datos del balance de incremento y pérdida se ajustaron a distribuciones teóricas no-normales, utilizando para cada caso, un ajuste con la familia de distribuciones teóricas Gamma, Exponencial y Log-normal mediante el paquete estadístico Fitdistrplus. La mayoría de mlg utilizaron una función de enlace logarítmica (Delignette-Muller and Dutang 2015).

Para el caso del balance de biomasa total, se ajustaron modelos individuales con el incremento total de biomasa en función de todos los indicadores de disturbios, y cada uno de estos modelos individuales fueron comparados con un modelo completo. Se repitió este procedimiento de elaboración y comparación de modelos pero utilizando la pérdida total de biomasa como variable respuesta. Los modelos individuales y completos se ajustaron siguiendo la siguiente ecuación:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \varepsilon \quad \text{Modelos individuales}$$

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \varepsilon \quad \text{Modelo completo}$$

Donde la variable respuesta  $Y$  es el balance (incremento o pérdida) de biomasa total expresado en Mg/ha/año,  $X_n$  es cada uno de los indicadores de disturbios. Los términos  $\beta_0$  y  $\beta_1$  representan los coeficientes lineales del modelo, y el término  $\varepsilon$  indica error aleatorio dentro del modelo. Todas las comparaciones entre los modelos fueron realizadas con análisis de la devianza utilizando un test de Chi-cuadrado y el valor de criterio de información de Akaike (AIC) (Dunn and Smyth 2018).

A nivel de grupo funcional, se comparó la biomasa al inicio y final entre cada grupo funcional para analizar si hubo un incremento o pérdida de biomasa en cada grupo funcional. Estas comparaciones se realizaron con test de Wilcoxon para distribuciones no normales (Bolker 2008). Para el caso del balance de biomasa a nivel de grupos funcionales, se ajustaron mlg simples para cada grupo funcional en función de cada indicador de disturbios:

$$Z = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \varepsilon$$

De esta manera,  $Z$  es el balance (incremento o pérdidas) de biomasa por grupo funcional expresado en Mg/ha/año,  $X_n$  es cada uno de los indicadores de disturbio,  $\beta_0$  y  $\beta_1$  los coeficientes lineales, y el término  $\varepsilon$  es asignado al error aleatorio dentro de cada mlg. De esta manera, se ajustaron en total 10 x 6 mlg simples, tanto para incremento como pérdida de biomasa que analiza el comportamiento del balance de biomasa por grupo funcional cuando varíe cada disturbio. Todos los modelos y ajustes de distribuciones fueron realizados con software R y RStudio (Dunn and Smyth 2018, R Core Team 2019).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Remedición de parcelas permanentes

Del total de 156 parcelas remediadas, unas 104 parcelas mostraron incrementos de biomasa total en los diferentes períodos de remedición, mientras que 52 parcelas tuvieron pérdidas de biomasa total. Se encontró un incremento promedio de  $3.03 \pm 3.54$  Mg/ha/año (promedio  $\pm$  desvío estándar), con un máximo de 17.38 y un mínimo de 0.08

de Mg/ha/año. Por otro lado, las pérdidas de biomasa estuvieron en promedio alrededor de los  $2.45 \pm 2.40$  Mg/ha/año, con un máximo de 12.09 y un mínimo de 0.02 Mg/ha/año.

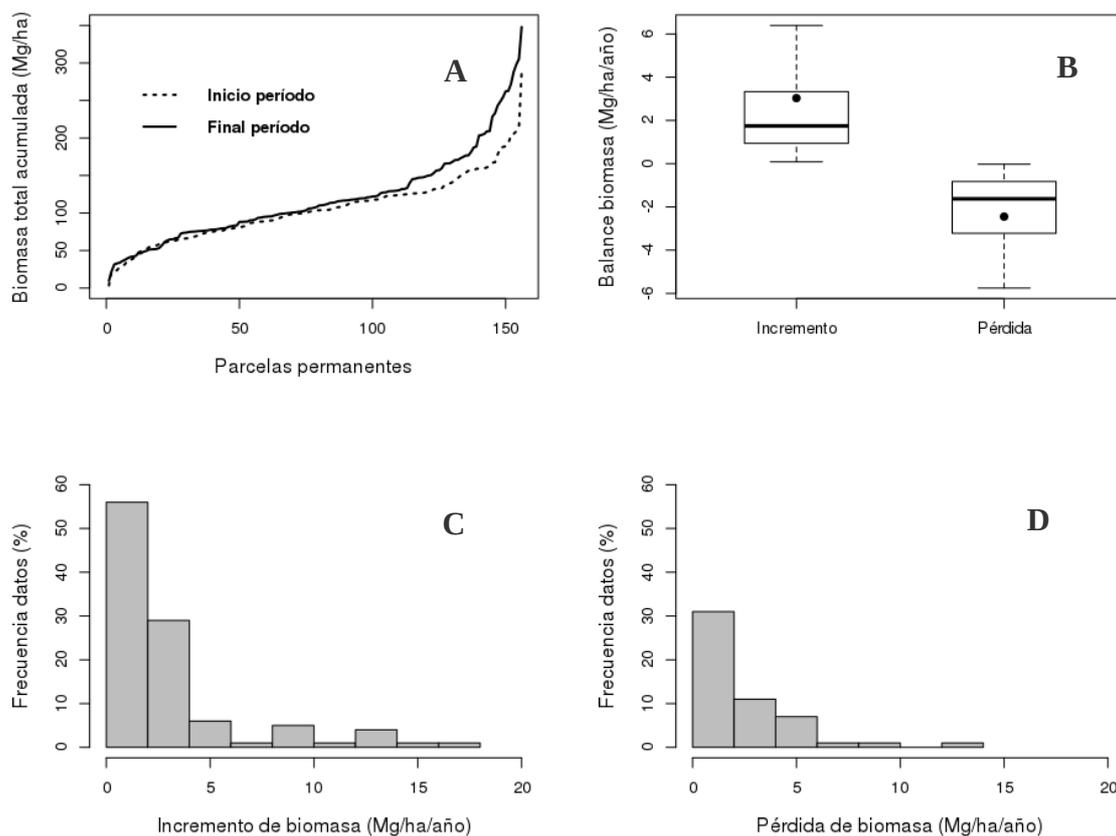


Figura 16. Balance de biomasa para el total de parcelas inventariadas en el área de estudio. (A) Total acumulado de biomasa medido en el inicio y final de 156 parcelas permanentes. (B) Dispersión de valores de incremento y pérdidas de biomasa en todo el período de remediación, la línea negra en las cajas indica el valor de la mediana, y el punto indica el valor promedio. (C y D) Frecuencia de datos para el incremento y pérdida anual de biomasa en todas las parcelas del inventario.

El incremento de biomasa para todos los grupos funcionales fue variable, y se identificó un gradiente de balance de biomasa entre los grupos. En promedio, los grupos 4 y 1 (1.69 y 1.02 Mg/ha/año respectivamente) registraron los mayores incrementos de biomasa, seguido de los grupos 2 y 5 (0.90 y 0.56 Mg/ha/año), y los menores incrementos fueron encontrados para los grupos 3 y 6 (0.43 y 0.33 Mg/ha/año respectivamente). Solamente el grupo funcional 3 mostró diferencias significativas en el balance de biomasa acumulada durante el período de remediación (Fig. 17). También se

observó un gradiente para las pérdidas de biomasa. Así, los grupos con grandes pérdidas de biomasa en promedio fueron los grupos 2 y 4 (1.99 y 1.43 Mg/ha/año respectivamente), seguido por los grupos 5 y 1 (0.94 y 0.73 Mg/ha/año respectivamente), siendo los grupos 6 y 3 (0.58 y 0.39 Mg/ha/año), los grupos que menor pérdida de biomasa registraron en todo el inventario.

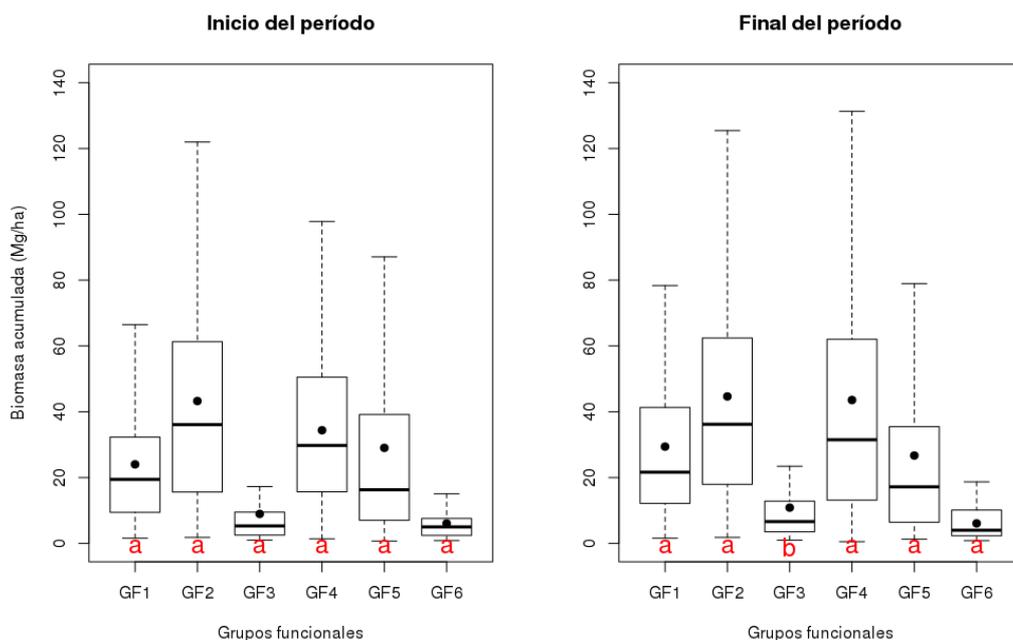


Figura 17. Comparación de valores de acumulados de biomasa en los 6 grupos funcionales al inicio y final de la medición. No se encontraron diferencias para los grupos, excepto el grupo 3, el cual tuvo un incremento en su biomasa total acumulada durante el período.

### 3.2 Balance de indicadores de disturbios

El número de fuegos en todas las parcelas remedidas varió entre un máximo de 38 y un mínimo de 0. Los años con fuegos en todas las parcelas tuvo un máximo de 7 con presencia fuegos, un mínimo de 0 años con fuegos. El número de bovinos tuvo un máximo de 9302 y un mínimo de 80 bovinos en superficies de 400 km<sup>2</sup>. Las distancias a puestos hacia una parcela registró un mínimo de 0.65 km y un máximo de 14.2 km. Las distancias a caminos varió entre 0.1 y 20.8 km, y las distancias a rutas variaron entre un mínimo de 0.50 y un máximo de 95.05 km. Las distancias a cultivos registraron un mínimo de 0.31 km hacia una parcela permanente y tuvo un máximo de 6.8 km. Se encontró una gran variación entre las distancias hacia hornos de carbón vegetal ya que el

mínimo registrado fue de 2.24 km y un máximo de 221.33 km, y el número de hornos alrededor de 15 km de cada parcela varió entre 0 y 4 hornos.

### 3.3 Efecto de los indicadores de disturbios sobre la biomasa total

Los modelos lineales generalizados individuales que analizaron el balance de biomasa total, mostraron efectos significativos para la mayoría de los indicadores de disturbios, principalmente en los incrementos anuales de biomasa (Tabla 14). Los disturbios como número de fuegos, años con fuegos, número de bovinos, número de hornos de carbón y distancia a hornos de carbón tuvieron una tendencia negativa para el incremento de biomasa total, mientras que las distancias a puestos, caminos, rutas, vías ferroviarias y cultivos, tuvieron una tendencia positiva (Tabla 14). En cuanto a la pérdida de biomasa total, no se observaron efectos significativos de los indicadores sobre este variable respuesta (Tabla 14). El modelo completo propuesto que analiza la respuesta del incremento de biomasa total en función de todos los disturbios juntos, mostró un ajuste bueno, con una devianza explicada del 36 % y un AIC = 410.79, mientras que el modelo completo que analiza la pérdida de biomasa total tuvo un ajuste pobre con una devianza explicada del 17 % y un AIC = 207.29. Dentro del modelo completo para incrementos, el número de hornos de carbón y distancia a hornos tuvieron efecto negativo significativo, mientras que el modelo completo para pérdidas de biomasa total mostraron efectos negativos significativos la distancia a puestos y las distancias a rutas. Los errores residuales de todos los modelos mostraron un buen ajuste para los supuestos de modelos lineales.

Todas las comparaciones del modelo completo contra los modelos individuales mostraron diferencias significativas para los incrementos de biomasa en las parcelas permanentes (Tabla 15). Dentro de esta última variable respuesta, el modelo completo se diferenció estadísticamente de los modelos individuales debido a su mayor devianza explicada y menor AIC (Tabla 14, Prueba Chi-cuadrado  $p < 0.05$ ), sin embargo, el modelo completo presentó correlaciones altas entre sus variables explicativas (ver Capítulo 2, Anexo 2: Tabla 4), pudiendo esto incorporar problemas de colinealidad e interpretación de los coeficientes estimados para el modelo completo (Dunn and Smyth 2018). Por otro lado, las comparaciones entre el modelo completo con los modelos individuales para evaluar la respuesta de las pérdidas de biomasa, no arrojó ninguna diferencia significativa entre ellos (Tabla 15). Nuevamente, dentro del modelo completo de pérdida de biomasa total, se encontraron correlaciones entre sus variables explicativas (ver Capítulo 2, Anexo

2: Tabla 4), sumado a un pobre ajuste entre los modelos (Tabla 14, Prueba Chi-cuadrado  $p > 0.05$ ).

Tabla 14. Estimados de pendientes, devianza y valores de criterio de información de Akaike (AIC) en los modelos individuales que analizan el incremento y pérdida de biomasa total. (\*) Indica valores significativos ( $p < 0.05$ )

Modelos individuales	Pendiente	Devianza	AIC	P-valor
<i>Incremento biomasa</i>				
Modelo con N.º de fuegos	0.98	2%	442.68	*
Modelo con Años con fuegos	0.99	0%	445.87	
Modelo con N.º de bovinos	0.99	9%	434.35	*
Modelo con Distancia a puestos	1.06	5%	439.37	*
Modelo con N.º de hornos de carbón	0.74	5%	438.76	*
Modelo con Distancia a hornos	0.99	9%	434.35	*
Modelo con Distancia a caminos	1.08	18%	421.4	*
Modelo con Distancia a rutas	1.01	6%	434.53	*
Modelo con Distancia a vías	1.01	5%	438.42	*
Modelo con Distancia a cultivos	1.04	0%	445.61	
<i>Pérdida biomasa</i>				
Modelo con N.º de fuegos	1.01	3%	200.81	
Modelo con Años con fuegos	1.04	1%	201.67	
Modelo con N.º de bovinos	0.99	2%	201.02	
Modelo con Distancia a puestos	0.96	1%	201.8	
Modelo con N.º de hornos de carbón	0.93	0%	202.31	
Modelo con Distancia a hornos	1.00	1%	201.48	
Modelo con Distancia a caminos	0.89	2%	201.32	
Modelo con Distancia a rutas	1.00	0%	202.08	
Modelo con Distancia a vías	1.00	1%	201.97	
Modelo con Distancia a cultivos	1.00	1%	201.87	

Tabla 15. Comparaciones de modelos completos con los modelos individuales para analizar la respuesta del incremento y pérdida de biomasa total. Se muestran los valores de diferencia de devianzas entre los modelos comparados. (\*) Valores significativos ( $p < 0.05$ )

<b>Modelos individuales</b>	<b>Incremento de biomasa Modelo completo</b>	<b>Pérdida de biomasa Modelo completo</b>
N.º de fuegos	38.4 *	7.0
Años con fuegos	41.3 *	7.7
N.º de bovinos	30.9 *	7.2
Distancia a puestos	35.3 *	7.8
N.º de hornos	34.8 *	8.2
Distancia a hornos	30.9 *	7.6
Distancia a caminos	20.2 *	7.4
Distancia a rutas	33.7 *	8.0
Distancia a vías	34.5 *	7.9
Distancia a cultivos	41.1 *	7.8

### 3.4 Efectos de los indicadores de disturbios sobre la biomasa de grupos funcionales

Los modelos lineales generalizados por grupo funcional mostraron efectos significativos de cada indicador de disturbio, principalmente para el incremento y en menor medida para las pérdidas de biomasa por grupo funcional (Tabla 16). Por un lado, el incremento de biomasa se vio afectado negativamente por el número de fuegos para los grupos funcionales 1, 2, y 4, mientras que el número de fuegos tuvo un efecto positivo en el incremento de biomasa del grupo 3 (Tabla 16). El número de años con fuegos únicamente tuvo efecto positivo significativo sobre el incremento de biomasa para el grupo 3 (Tabla 16). El número de bovinos afectó negativamente el incremento de biomasa anual en los grupos 2 y 4 (Tabla 16). El número de hornos también afectó negativamente el incremento de biomasa en los grupos 2 y 3 (Tabla 16). Las distancias a hornos de carbón vegetal tuvieron efecto negativo sobre el incremento de biomasa de los grupos 1, 2 y 4 (Tabla 16), y contrariamente a este último resultado, las distancias a caminos afectaron positivamente el incremento de la biomasa en los grupos funcionales 1 y 4 (Tabla 16). La distancia a cultivos tuvo un efecto negativo sobre el incremento de biomasa del grupo 2 (Tabla 16). No se encontraron efectos significativos de la distancia a puestos, rutas y vías sobre el incremento de biomasa de ningún grupo funcional (Tabla 16). Todos los modelos tuvieron un buen ajuste para los supuestos de homogeneidad de varianza y distribución equilibrada de errores.

Por otro lado, en los mlg que analizaron las pérdidas de biomasa por grupo funcional se encontraron menos efectos significativos de los indicadores de disturbios sobre la variable respuesta (Tabla 16). La distancia a puestos ganaderos mostró un efecto negativo sobre la pérdida de biomasa de los grupos funcionales 2 y 5 (Tabla 16). El número de hornos incrementó la pérdida de biomasa del grupo 1, mientras que este último indicador de disturbio disminuyó la pérdida de biomasa en los grupo 2 y 3 (Tabla 16). La distancia a hornos afectó positivamente la pérdida de biomasa de los grupo 2 y 3 (Tabla 16). La distancia a caminos y cultivos disminuyó significativamente la pérdida de biomasa únicamente para el grupo 5 (Tabla 16), mientras que la distancia a vías ferroviarias incrementó la pérdida de biomasa para el grupo funcional 2 (Tabla 16). El número de fuegos, los años con fuegos, el número de bovinos y la distancia a rutas no tuvieron efectos sobre la pérdida de biomasa para ningún grupo funcional (Tabla 16). Todos los modelos de pérdida de biomasa por grupo funcional tuvieron un ajuste regular de homogeneidad y distribuciones de errores.

Tabla 16. Valores de pendientes dentro de los modelos lineales generalizados por grupos, que evalúan el incremento y las pérdidas de biomasa de cada grupo funcional en función de todos los indicadores de disturbios. Solamente se muestran valores con efectos significativos sobre el incremento y pérdida de biomasa ( $p < 0.05$ )

Variable explicativa	Incremento de biomasa						Pérdida de biomasa					
	GF1	GF2	GF3	GF4	GF5	GF6	GF1	GF2	GF3	GF4	GF5	GF6
N.º de fuegos	0.97	0.97	1.02	0.96								
Años con fuegos			1.09									
N.º de bovinos		0.99		0.99								
Distancia a puestos							0.80				0.88	
N.º de hornos		0.51	0.65				1.34	0.54	0.77			
Distancia a hornos	0.99	0.99		0.98				1.01	1.00			
Distancia a caminos	1.05			1.10								0.70
Distancia a rutas												
Distancia a vías							1.00					
Distancia a cultivos		0.83										0.74

#### 4. DISCUSIÓN

##### 4.1 Balance de biomasa a nivel de parcela forestal

Los resultados permitieron identificar un balance de biomasa ligeramente positivo para el total de parcelas permanentes remedidas durante los diferentes períodos, ya que el incremento fue mayor que las pérdidas de biomasa ( $3.03 > 2.45$  Mg/ha/año respectivamente, Fig. 16A, 16B). En las tasas de incremento y pérdida de biomasa (Mg/ha/año), quedaron reflejados los efectos de crecimiento y mortalidad de árboles que ocurren de manera natural en estos bosques, como así también los efectos de fuegos, ganadería y aprovechamientos forestales. Los valores del balance indicarían una relativa estabilidad por los márgenes de ganancia y pérdida de biomasa en los bosques remedidos.

El balance de biomasa total (i.e., a nivel de parcela permanente), tuvo efectos significativos cuando los indicadores de disturbios fueron incluidos en modelos simples (Tabla 14). Por un lado, el número de fuegos, el número de bovinos y el número de hornos disminuyeron el incremento de la biomasa total en casi 1 unidad de Mg/ha/año a medida que aumentaron las unidades del número de fuegos en 25 km<sup>2</sup>, la cantidad de

bovinos en 400 km<sup>2</sup>, o el número de hornos en un radio de 15 km alrededor de cada parcela permanente (Tabla 14). La distancia a hornos disminuyó también el incremento de la biomasa total, sin embargo esta relación no fue esperable (Tabla 14), probablemente debido a un sesgo en el mapeo de hornos, ya que en el extremo norte del área de estudio no se determinaron grandes cantidades de hornos de carbón y esto se vincula con la disponibilidad de imágenes satelitales de alta resolución empleadas en la metodología. Los disturbios ya demostraron tener una relación negativa con el almacenamiento de carbono a nivel de parcela (ver Capítulo 2, Resultados: Fig. 10, 11 y 12). En base a los resultados encontrados aquí, se puede sugerir también que las relaciones negativas entre biomasa y número de fuegos, bovinos y hornos de carbón, actúan sobre la vía de productividad primaria del bosque a nivel de parcela, principalmente a través de la disminución significativa del incremento anual de biomasa (Tabla 14). Recientemente se encontró que el incremento de la tasa de productividad primaria neta en los bosques del Chaco seco, disminuye la susceptibilidad frente a los fuegos (Landi et al. 2020). Las áreas quemadas han demostrado tener bajo nivel de productividad primaria neta donde son dominadas principalmente por arbustos o bosques abiertos, y por consiguiente, con una mayor ocurrencia de fuegos (Landi et al. 2020).

El efecto del incremento en el número de cabezas de bovinos sobre la producción de biomasa total, puede estar relacionado a la mayor compactación del suelo, la presión de pastoreo sobre las principales especies de bosque primario (i.e., *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *B. sarmientoj*, *C. paraguariensis*, etc.), y la ventaja competitiva de especies secundarias de Fabaceas para establecerse en sitios muy disturbados como por ejemplo *A. praecox*, *C. praecox*, *G. decorticans*, etc., (Morello and Saravia Toledo 1959, Adamoli et al. 1990). Esto se traduce en una productividad primaria neta disminuida, principalmente en la vegetación de desarrollo inicial o etapas tempranas de establecimiento, favoreciendo paisajes con menor estructura de bosques (Baldi et al. 2013). Sin embargo, la retención de grandes árboles establecidos en sistemas ganaderos (i.e., sistemas silvopastoriles), no disminuye significativamente la cantidad de carbono acumulado, destacando la importancia de mantener la estructura del dosel forestal en estos ecosistemas (Fernández et al. 2020).

La disminución del incremento de biomasa con el número de hornos representa procesos de degradación de bosque, especialmente relacionados con fronteras de deforestación en el Chaco seco (Grau et al. 2008). Mayor cantidad de hornos de carbón

vegetal supone mayor extracción de leña en los alrededores, donde las principales especies cosechadas pertenecen a los grupos 1 y 2, y en menor medida las especies del grupo 4 (ver Capítulo 2, Materiales y Métodos: Tabla 9). Estas cosechas pueden representar entre el 12 – 25 % de la biomasa almacenada para los bosques del Chaco seco (Rueda et al. 2015), y de acuerdo a los resultados aquí encontrados, se ve comprometido el incremento de biomasa a medida que aumentan los hornos de carbón. Esto puede deberse principalmente a la vegetación remanente incapaz de lograr grandes incrementos debido a la pérdida de especies altamente productivas. Sin embargo, la disminución del incremento de biomasa fue menor con respecto al número de fuegos y del número de bovinos (Tabla 14). Tanto el número de hornos como la distancia a hornos de carbón, podrían requerir una modificación en la metodología de muestreo ya que la disponibilidad de imágenes de alta resolución en el área de estudio no es suficiente. En resumen, las parcelas con mayor número de fuegos, bovinos y hornos de carbón perdieron biomasa durante los períodos, reduciendo su incremento anual de biomasa total frente a estos disturbios.

Por otro lado, la distancia a puestos ganaderos, caminos, rutas, y vías ferroviarias aumentaron la tasa de incremento de biomasa entre 1 y 1.1 veces por cada unidad de aumento de las distancias en estos últimos indicadores de disturbios (Tabla 14). Estas relaciones fueron esperables, como se observó para la acumulación de carbono en función de las distancias a caminos, rutas y vías (ver Capítulo 2, Resultados: Fig. 12). Estos indicadores de disturbio fueron relacionados con las condiciones de accesibilidad de uso de la tierra, lo que permite la oportunidad de aprovechamientos forestales, extracción de leña, y cosechas para carbón cercanas a puestos, caminos, rutas y vías (Gasparri and Baldi 2013). A medida que las parcelas estuvieron alejadas de estos indicadores, ganaron biomasa. Recientemente, se determinó que la cobertura de árboles y arbustos en el Chaco seco aumenta a medida que la distancia a puestos, caminos, rutas y vías aumenta (Baumann et al. 2018). Los resultados encontrados aquí, como el incremento de biomasa, la cobertura de bosque y el almacenamiento de biomasa en el Chaco seco se encuentran alineados, donde mayor accesibilidad de uso de la tierra conlleva a una disminución del carbono y biomasa en estos bosques. Esto representa una información valiosa al momento de delinear estrategias de aprovechamiento conciliando objetivos de conservación.

Los modelos individuales que analizaron los balances negativos de biomasa (pérdida), no mostraron ajustes significativos para ningún disturbio. Probablemente al trabajar con un set de datos con solo pérdidas de biomasa (52 parcelas), no se lograron ajustes efectivos para estos modelos. De igual manera, para algunos indicadores como el número de fuegos, los años con fuegos mostraron tendencia a mayor pérdida de biomasa, y la distancia a puestos, distancia a hornos y distancia a caminos arrojaron tendencias a pérdidas leves de biomasa (Tabla 14). Estas tendencias no fueron significativas y parecen requerir un mayor número de observaciones.

Las comparaciones de modelos individuales con el modelo completo de incremento de biomasa mostraron diferencias significativas, mientras que el modelo completo de pérdida de biomasa no mostró diferencias significativas (Tabla 15). El modelo completo de incremento de biomasa tuvo mayor devianza explicada del 36 % y  $AIC = 410.79$ , con respecto los valores de devianza y  $AIC$  de cada modelo individual (Tabla 14). Sin embargo, el modelo completo de incremento de biomasa se ajustó con todos los disturbios juntos en un modelo múltiple, y esto arrojó correlaciones entre las variables explicativas. Por ejemplo las distancias a rutas y vías ferroviarias tiene correlación alta (ver Capítulo 2, Anexo 2: Tabla 3). Dentro de este último modelo completo, las correlaciones entre disturbios introducen errores de estimación, sobre-explicación de la variable respuesta, y pocas variables con efecto significativo (Dunn and Smyth 2018). De esta manera, la determinación de un modelo completo no arrojó resultados adecuados para analizar el incremento de biomasa en el área de estudio. Por el contrario, la utilización de modelos individuales mostraron efectos significativos de cada disturbio por separado sobre el incremento de biomasa. Aunque con menor devianza explicativa, los modelos individuales sugieren una mejor detección de los efectos de disturbios, puntualmente sobre el incremento de biomasa en el área de estudio (Gasparri and Baldi 2013, Baumann et al. 2018). Estos disturbios en conjunto pueden tener interacciones entre si dentro de las parcelas permanentes con clara influencia sobre el balance de biomasa a nivel de rodal. Por ejemplo, las actividades como la extracción de leña, aprovechamientos forestales favorece el clareo de vegetación para accesibilidad del ganado. Como resultados de estas actividades, se generan legados biológicos como la acumulación de ramas, troncos, hojarasca o árboles muertos en pie (Cavallero et al., 2019). Estos últimos, pueden ser consumidos por fuegos y potencialmente alterar la recurrencia de disturbios y aumentar la erosión del suelo, o problemas para la infiltración

del agua. La utilización de las parcelas permanentes considerando estas interacciones en nuevos datos, podría mejorar la determinación de un modelo completo de disturbios que analice el balance de biomasa en la región.

#### 4.2 Balance de biomasa a nivel de grupos funcionales

Las comparaciones de biomasa acumulada de los grupos funcionales no mostraron diferencias significativas para el inicio y final del período, excepto el grupo 3. Este último, fue el único grupo que marcó un incremento significativo de su biomasa acumulada durante todo el período de medición (Fig. 17). Dentro del grupo 3, la especies predominantes fueron *Salta triflora*, *Capparis retusa*, *C. speciosa*, *C. salicifolia* y *Jodina rhombifolia*. Estas especies se encuentran frecuentemente en sitios disturbados y/o de baja calidad de sitio, ya que los rasgos dominantes de este grupo son los tallos múltiples, hojas coriáceas con formas de crecimiento de tipo arbustos o arbolitos (ver Capítulo 1, Resultados: Tabla 5). Adaptadas a condiciones ambientales perturbadas, estas especies del grupo 3 pudieron responder rápidamente con mayor incremento de carbono, principalmente a través del aumento de la densidad de individuos y área basal cuando hubo mayor cantidad de fuegos (Anexo 3: Tabla 4). Aunque no se encontraron diferencias significativas para la biomasa acumulada al inicio y final del período de los restantes grupos funcionales, se detectó un incremento leve en promedio para los grupos 1, 2 y 4 (Fig. 17), y una pérdida leve en promedio para los grupos 5 y 6 (Fig. 17).

Las especies presentes en todos los grupos funcionales, manifestaron diferentes respuestas de balance de biomasa frente a los disturbios (Tabla 16). Por ejemplo la corta de árboles de la especie *A. quebracho-blanco* y su pérdida de biomasa, puede ser compensada funcionalmente por especies del mismo grupo como por ejemplo *B. sarmientoi*, *T. nodosa*, etc., y viceversa. Sin embargo, el reemplazo por otra especie del otro grupo funcional con menor potencial de acumulación de biomasa (p. ej. Grupo 3: *S. triflora*, *Capparis retusa*, etc.), podría llevar a nuevas condiciones estructurales de bosques con mayor riesgo de degradación (Cavallero et al., 2015). En muchas parcelas estuvieron representados todos los grupos funcionales, y a través de los resultados de los modelos lineales, se destacaron algunas respuestas significativas para algunos grupos en específico. Esto representa un indicio de un cambio funcional en el balance de carbono frente al aumento de algunos indicadores de disturbios.

El modelo esquemático con la participación de los grupos funcionales de leñosas, nos brinda una idea del legado del incremento y pérdida de carbono frente a estos disturbios, como escenarios frecuentes dentro del área de estudio (Fig. 18). Se plantea un escenario ideal inicial con escasa presencia de disturbios (Fig. 18A), con representación de los 6 grupos funcionales, la cual tiene una alta probabilidad de acumulación de biomasa (ver Capítulo 2, Resultados: Fig. 14). Las condiciones de aprovechamiento forestal a través de cortas de árboles, extracción de leña, cosechas de especies para carbón en las cercanías a los hornos, provoca la disminución del incremento de biomasa en el grupo 2 y una mayor pérdida de biomasa para el grupo 1 (Tabla 16), donde están presentes algunas de las especies con maderas de importancia económica de los géneros *Schinopsis*, *Bulnesia*, *Aspidosperma*, *Callycophyllum*, etc. No obstante, las condiciones de intenso aprovechamiento forestal a partir de escenarios ideales (Fig. 18A), pueden llevar a condiciones bosques con poca representación de especies de dosel (Fig. 18B), ya que son las especies más aprovechadas. Esto deja lugar a condiciones de coberturas semiabiertas, con liberación de recursos (i.e., luminosidad, mayor radiación, suelo descubierto, etc.), que son aprovechados por especies de menor porte y rápido crecimiento como por ejemplo las especies del grupo 3, 5 y 6 (Fig. 18B).

Ante el aumento del número de bovinos, los grupos funcionales 2 y 4 disminuyen su incremento de biomasa (Tabla 16), donde las estructuras forestales con mayor presión de herbivoría revelan menor densidad de individuos y área basal para estos últimos grupos funcionales (i.e., grupos 2 y 4, Anexo 3: Tabla 4). Esto podría indicar una transición hacia bosques de fisonomías abiertas con menores alturas de plantas en un escenario de alta densidad de ganado y mayor historia de herbivoría (Fig. 18C), donde las especies del grupo funcional 3 pueden aumentar su densidad y área basal (Anexo 3: Tabla 4), como así también encontrar la presencia de especies indicadoras de ganadería como el grupo 5 y 6 (Morello and Saravia Toledo 1959, Trigo et al. 2017).

Los eventos de mayor número y años con fuegos, mostraron una disminución del incremento de biomasa para los grupos 1, 2 y 4 (Tabla 16), pero por el contrario el grupo 3 tiene un incremento mayor de biomasa frente a los fuegos (Tabla 16). Esto parece indicar que ante mayores recurrencias de fuegos, las especies con gran capacidad de incremento de biomasa pierden representatividad frente a grupos funcionales de menor porte (Fig. 18C). Por un lado, los fuegos consumen la biomasa de plantas del grupo 1, 2 y

4, principalmente en etapas de desarrollo y establecimiento (i.e., menor densidad de plantas), disminuyendo drásticamente su productividad. Por otro lado, especies del grupo 3, responderían mas rápido en el incremento de biomasa a través de la capacidad de rebrote y establecimiento (Lipoma et al. 2016). En general, los ambientes con fuegos recurrentes tienen una fisonomía de vegetación arbustiva abierta (Fig. 18D), tipo sabana, donde las leñosas mejor adaptadas pueden estar representadas por los grupos 3, 5 y 6 (Bravo et al., 2010; Kunst, 2011). Las variables de accesibilidad representadas por las distancias a puestos, caminos, rutas, vías ferroviarias y cultivos, han sido estudiados en anteriores trabajos donde el porcentaje de cobertura boscosa aumentó a medida que aumentaron las distancias a estos indicadores de accesibilidad (Gasparri and Baldi 2013, Baumann et al. 2018). De la misma manera, los resultados encontrados aquí, mostraron un incremento mayor de biomasa para los grupos funcionales 1 y 4 en mayores distancias de caminos (Tabla 16). Las principales especies de estos últimos grupos como *S. mistol*, *S. lorentzii*, *C. paraguariensis*, etc., pueden desarrollar grandes tamaños, y estos ejemplares no serían tan frecuentes en condiciones de mayor accesibilidad (i.e., menor distancia), pero el incremento de la biomasa es mayor a medida que las distancias aumentan.

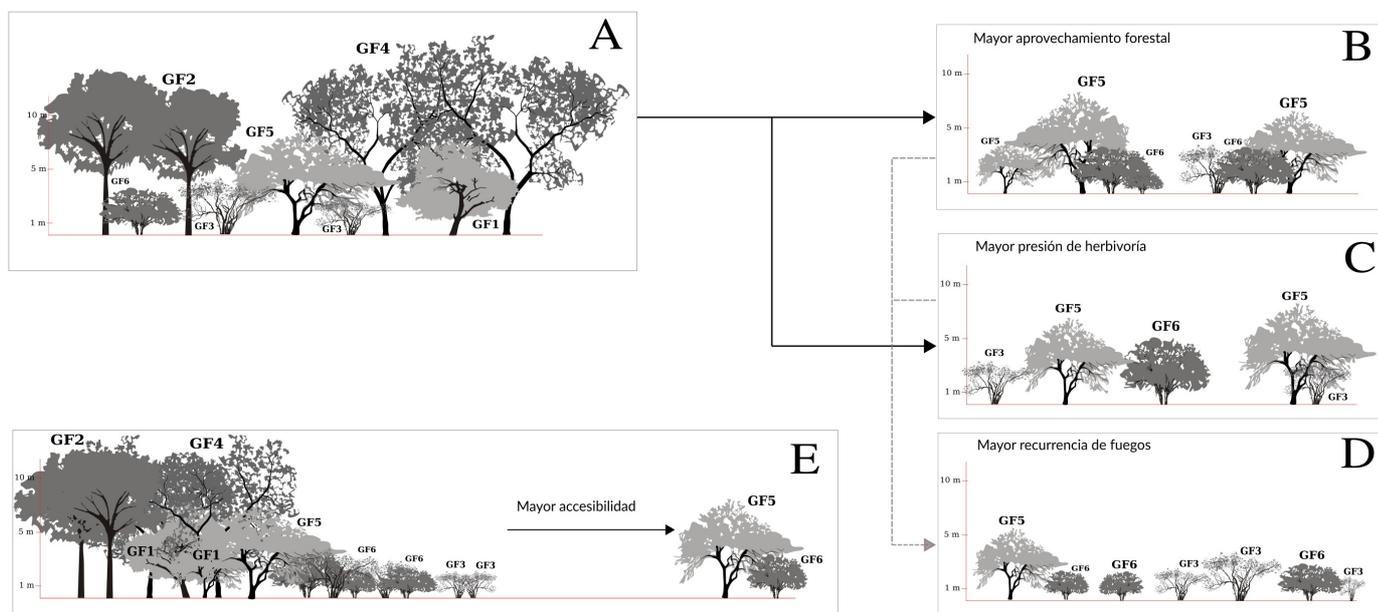


Figura 18. Representación esquemática de escenarios de bosques con aumento de disturbios y la implicancia sobre el balance del carbono acumulado. (A) Esquema ideal de distribución de grupos funcionales de plantas leñosas en un ambiente con escaso aprovechamiento forestal, ganadería y fuegos. (B) Escenario con mayor presencia de fuegos, (C) con mayor ganadería, (D) presencia de cortas forestales y (E) escenario con accesibilidad hacia puestos ganaderos, caminos, rutas o cultivos.

Escenarios de fisonomías de bosques ante condiciones de accesibilidad, pueden estar representados por un gradiente de coberturas y tamaños (Fig. 18E), donde habría una mayor posibilidad de incremento de biomasa de los grupos 1 y 4 en menores condiciones de accesibilidad (Fig. 18E, Anexo 3: Tabla 4), y a medida que disminuye la distancia hacia un camino, ruta, vía, cultivo o puesto ganadero, se puede encontrar mayor participación de especies del grupo 3 y 6, con alta frecuencia de formas arbustivas y de menor altura (Fig. 18E, Anexo 3: Tabla 4). Además, se encontró una menor pérdida de biomasa de los grupos 2 y 5 cuando la distancia a puestos, caminos y cultivos aumenta (Tabla 15), lo cual respalda la idea del gradiente de mayor cobertura de grandes árboles a mayores distancias de accesibilidad. Sin embargo, en este último escenario pueden quedar árboles establecidos que no necesariamente serán eliminados en condiciones de máxima accesibilidad (Fig. 18E, grupos de árboles en el extremo derecho). Tales situaciones son comunes en las cercanías al puesto ganadero, la represa de agua para el ganado y bordes de caminos, rutas y cultivos, donde quedan pocos pero grandes árboles aislados. Estos grandes árboles aislados pueden incrementar mucho la biomasa en sitios cercanos muy accesibles, y este incremento ha sido relacionado con la liberación de recursos (i.e., menor competencia), observable en los fenómenos de piosfera del Chaco seco (Macchi and Grau 2012, Trigo et al. 2017). Además de estos grandes árboles aislados, se encontró una mayor densidad de individuos y área basal del grupo 6, el cual representa especies arbustivas y espinescentes en las cercanías de los cultivos (Anexo 3: Tabla 4). Este último grupo no mostró relaciones significativas de su balance de biomasa frente a los disturbios, sin embargo, esta menor densidad y área basal de individuos a mayor distancia de cultivos, refuerza el escenario de fisonomías bosques a mayores niveles de accesibilidad (Fig. 18E).

Si bien, algunos indicadores como el número y distancia a hornos evidenciaron efectos significativos, estos fueron relaciones no esperables (Tabla 16, Incremento y Pérdida de biomasa con N.º de hornos y Distancia a hornos). Este tipo de indicadores requerirán un nuevo tratamiento metodológico, ya que pueden tener sesgos en la cuantificación de hornos a partir de imágenes satelitales de alta resolución para el área de estudio.

Los escenarios planteados en este modelo esquemático de balance de biomasa y fisonomías de bosques en relación a los disturbios, no son estáticos ni lineales (Fig. 18).

Más bien resaltan las participaciones de los grupos funcionales para incrementar o perder biomasa en base a los efectos de los modelos y el contexto de las parcelas permanentes analizadas en este capítulo. Los escenarios de mayor aprovechamiento forestal y presión de herbivoría (Fig. 18B y 18C), pueden originarse a partir de situaciones ideales (Fig. 18A, líneas continuas), sin embargo, otro escenario como el de mayor recurrencia de fuegos, probablemente se origina de manera indirecta (Fig. 18D, línea de puntos), a partir de escenarios degradados (clareos de bosques y herbivoría), y bajo otras condiciones ambientales y climáticas. De la misma manera, las fisonomías de bosques con gradientes de accesibilidad (Fig. 18E), pueden provenir de situaciones ideales o bosques disturbados, y con una fuerte historia de uso. Se considera que todos estos escenarios de bosques son igualmente posibles de encontrar en el área de estudio, y demuestran un balance de biomasa muy diferente que depende del incremento y pérdida de biomasa de grupos funcionales puntuales. De esta forma, para el área de estudio, se determinan comunidades de bosques que se diversifican en respuesta al aprovechamiento forestal, la ganadería y los fuegos. El balance de biomasa está representado por un mosaico de escenarios de bosques dependientes de la intensidad de disturbios, donde los grupos funcionales 4 y 2 llegar a ser claves por su capacidad de almacenaje y balance de biomasa, los cuales, serían los más afectados a mayor intensidad de disturbios. Los grupos 5 y 1 fueron menos afectados en relación a los grupos anteriormente mencionados y con una respuesta moderada en el balance de biomasa, mientras que el grupo 3, y en menor medida el grupo 6, son los grupos que mejor respuesta al balance de biomasa mantienen ante condiciones de disturbios. Nuevos estudios acerca de la historia de disturbios y una mejor precisión de la intensidad de degradación en relación a variables ambientales, podría ayudar a clarificar las vías de transformación de los diferentes escenarios de bosques. Por ejemplo, los modelos de estados y transiciones aplicados a bosques y sus factores de cambio (López et al. 2011, Bestelmeyer et al. 2017)

## **5. CONCLUSIÓN**

En este capítulo, el balance de biomasa ha sido evaluado a nivel de parcela y grupos funcionales de plantas leñosas del Chaco seco. Para el área de estudio, se determinó un balance positivo de biomasa, sin embargo las pérdidas de biomasa ocurrieron en pocos sitios de muestreo y fueron ligeramente menores a los incrementos. Esto evidenció un fuerte efecto de remoción de biomasa por parte de los principales

disturbios por sobre la dinámica de estos bosques. No se determinó un modelo completo de disturbios para evaluar el balance de biomasa total, sin embargo, el ajuste de modelos simples encontró efectos significativos esperables, donde mayores niveles de perturbación disminuyen principalmente el incremento de biomasa total. Algunos disturbios como los fuegos y la presión de herbivoría inciden sobre las vías de productividad y otros como los aprovechamientos forestales y el uso del suelo, dirigen los efectos hacia una degradación de bosques. El balance de biomasa en los diferentes grupos funcionales analizados, revela las propias funciones de los grupos para producir biomasa, y en este sentido, no hubo grandes diferencias entre ellos al inicio y final del período. Sin embargo, ante condiciones de disturbios, los grupos responden de manera diferente en su balance de biomasa. Por lo tanto, ante condiciones de alto niveles de disturbios, las especies de grupos funcionales de menor tamaño responden rápidamente con el incremento de biomasa y parámetros estructurales, mientras que grupos funcionales de mayor porte y capacidad productiva tienden a responder de manera leve o nula, y reducen su balance de biomasa. Esto tiene implicancias en diferentes escenarios de bosques, ya que en el período de remediación de 5-12 años, los grupos funcionales tienen un efecto significativo en el incremento o pérdida de biomasa anual de muchos sitios. Los grupos funcionales funcionales de plantas leñosas en el área de estudio, ayudan a clarificar el balance de biomasa como herramientas para planes de manejo y conservación de bosques frente a los disturbios en la región del Chaco seco.

**6. ANEXO 3. TABLAS Y FIGURAS**

Anexo. Tabla 4. Correlaciones entre la densidad de individuos y área basal de todos los grupos funcionales con los indicadores de disturbio. Se muestran valores significativos de correlaciones de Spearman ( $p < 0.05$ )

	Grupos funcionales					
	1	2	3	4	5	6
<i>Densidad de individuos (ind/ha)</i>						
Número de fuegos			0.21		0.2	
Años con fuegos			0.19		0.2	
Número de bovinos		-0.19	0.17	-0.21		
Distancia a puestos						
Número de hornos	-0.16					
Distancia a hornos		-0.22				
Distancia a caminos						
Distancia a rutas			-0.16			
Distancia a vías			-0.17			
Distancia a cultivos				0.17		-0.19
<i>Área basal (m<sup>2</sup>/ha)</i>						
Número de fuegos			0.18			
Años con fuegos		0.15	0.16			
Número de bovinos		-0.19	0.25	-0.21		
Distancia a puestos						
Número de hornos						
Distancia a hornos	-0.27	-0.24				
Distancia a caminos						
Distancia a rutas			-0.2			
Distancia a vías			-0.21			
Distancia a cultivos						-0.17

## **LINEAS EMERGENTES DE INVESTIGACIÓN**

Los resultados de esta investigación arrojan nuevas líneas, conceptos y problemas metodológicos principalmente, que no fueron alcanzados por los objetivos de esta tesis. Se considera importante dar continuidad a la investigación de estas líneas ya que completaría los análisis para obtener un mejor entendimiento.

En el capítulo 1, se clasificaron 43 especies de plantas leñosas dentro de 6 grupos funcionales, a partir de rasgos simples de la vegetación observables a campo. Esta simplificación de las funcionalidades de las especies del bosque chaqueño, permite analizar respuestas frente a condiciones climáticas, ambientales y de disturbios. El uso de estos grupos para evaluaciones de planes y proyectos de manejo y conservación, puede ser una herramienta más para mejorar las evaluaciones de condiciones de sitios y representa una reducción de esfuerzo de muestreo dentro del área de estudio. La utilización de grupos funcionales de plantas leñosas para las estimaciones de carbono y biomasa, mejorarían la prospecciones de muchos bosques del Chaco seco Argentino bajo situaciones de ganadería, aprovechamientos forestales y fuegos. El ajuste de modelos alométricos que relacione la biomasa leñosa en base a grupos o tipos funcionales de plantas, es necesario para continuar mejorando las estimaciones de carbono en la región.

Para el capítulo 2, la utilización de los grupos funcionales como respuesta frente a los indicadores de disturbios, mostró que los grupos más productivos en términos de acumulación de carbono, son los más afectados por fuegos, ganadería y aprovechamiento forestal. Sin embargo, los grupos de menor tamaño y capacidad de acumulación de carbono, son menos afectados por estos disturbios. Un mapeo de estas diferentes estructuras forestales afectadas por los disturbios con el agregado de coberturas por grupos funcionales, podría mejorar las interpretaciones. Además, se observó que las interacciones entre disturbios puede ocurrir de manera conjunta en el área, lo cual plantea la necesidad de un mapeo de estos indicadores de disturbios. Probablemente, la estimación de un índice de presión por disturbios derivado de este mapeo, ayude a mejorar significativamente los efectos sobre el carbono acumulado en el área de estudio.

En el capítulo 3, la productividad de biomasa a partir de datos de remediación de parcelas permanentes, sostuvo un incremento ligeramente mayor a las pérdidas en todo el período de remediación. En análisis del efecto de los indicadores sobre la productividad de biomasa, muestra mejores ajustes cuando se analizan los disturbios por separado. No obstante, el mapeo de los disturbios, podría evidenciar otras interacciones entre estos últimos. Con la utilización de las parcelas permanentes y sucesivas remediciones, junto a los mapas de grupos funcionales e indicadores de disturbios, se podría monitorear las diferentes estructuras de bosques, como una herramienta para entender la dinámica de producción de carbono en biomasa. Ajustar y continuar remediando las parcelas en el área de estudio actualmente constituye un desafío, por lo que disponer de una red de parcelas forestales permanentes en la región, reduciría esfuerzos de muestreo agilizando las estimaciones de carbono en biomasa de los bosques del Chaco seco.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adamoli, J.; Sennhauser, E.; Acero, J.M.; Rescia, A. 1990. Stress and Disturbance: Vegetation Dynamics in the Dry Chaco Region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17: 491–500.
- Ali, A. 2019. Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. *Ecological Indicators* 98: 665–677.
- Annan, X.; Rodrigo, A.; Retana, J. 2007. Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. *Journal of Vegetation Science* 18: 111–122.
- Asner, G.P.; Knapp, D.E.; Broadbent, E.N.; Oliveira, P.J.C.; Keller, M.; Silva, J.N. 2005. Selective Logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310: 480–482.
- Baccini, A.; Goetz, S.J.; Walker, W.S.; Laporte, N.T.; Sun, M.; Sulla-Menashe, D.; et al. 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change* 2: 182–185.
- Baldi, G.; Verón, S.R.; Jobbágy, E.G. 2013. The imprint of humans on landscape patterns and vegetation functioning in the dry subtropics. *Global Change Biology* 19: 441–458.
- Barchuk, A.H.; Valiente-Banuet, A.; Diaz, M.P. 2005. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology* 30: 695–705.
- Baumann, M.; Gasparri, I.; Piquer-Rodríguez, M.; Gavier Pizarro, G.; Griffiths, P.; Hostert, P.; et al. 2017. Carbon emissions from agricultural expansion and intensification in the Chaco. *Global Change Biology* 23: 1902–1916.
- Baumann, M.; Levers, C.; Macchi, L.; Bluhm, H.; Waske, B.; Gasparri, N.I.; et al. 2018. Mapping continuous fields of tree and shrub cover across the Gran Chaco using Landsat 8 and Sentinel-1 data. *Remote Sensing of Environment* 216: 201–211.
- Bestelmeyer, B.T.; Ash, A.; Brown, J.R.; Densambuu, B.; Fernández-Giménez, M.; Johanson, J.; et al. 2017. State and Transition Models: Theory, Applications, and Challenges. In: Briske, D.D. (Ed.), *Rangeland Systems*, Springer International Publishing, Cham, p.303–345.
- Blanc, L.; Echard, M.; Herault, B.; Bonal, D.; Marcon, E.; Chave, J.; et al. 2009. Dynamics of aboveground carbon stocks in a selectively logged tropical forest. *Ecological Applications* 19: 1397–1404.
- Bolker, B.M. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton University Press, .
- Bonino, E.E. 2006. Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest Ecology and Management* 223: 183–189.
- Bonino, E.E.; Araujo, P. 2005. Structural differences between a primary and a secondary forest in the Argentine Dry Chaco and management implications. *Forest Ecology and Management* 206: 407–412.
- Box, E.O. 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7: 309–320.
- Brassiolo, M.; Pokorny, B. 2000. Crecimiento de plantas jóvenes de quebracho colorado santiagueño. 8: 64–69.
- Bravo, S.; Kunst, C.; Grau, R. 2008. Suitability of the native woody species of the Chaco region, Argentina, for use in dendroecological studies of fire regimes. *Dendrochronologia* 26: 43–52.
- Bravo, S.; Kunst, C.; Gimenez, A.; Moglia, G. 2001. Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire* 10: 65.
- Bravo, S.; Kunst, C.; Grau, R.; Araújo, E. 2010. Fire–rainfall relationships in Argentine Chaco savannas. *Journal of Arid Environments* 74: 1319–1323.
- Bravo, S.; Kunst, C.; Leiva, M.; Ledesma, R. 2014. Response of hardwood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *Forest Ecology and Management* 326: 36–45.
- Brown, S. 1997. *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer*. Vol. 134. Food & Agriculture Org., .
- Brown, S.; Lugo, A.E. 1984. Biomass of Tropical Forests: A New Estimate Based on Forest Volumes. *Science, New Series* 223: 1290–1293.
- Bucher, E.H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. 60: 265–273.

- Bucher, E.H.; Huszar, P.C. 1999. Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. *Journal of Environmental Management* 57: 99–108.
- Burkart, R.; Bárbaro, N.; Sánchez, R.; Gómez, D. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales. *Buenos Aires: PRODIA*.
- Cabrera, A.L. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Regiones fitogeográficas Argentinas. Fascículo 1. *Editorial Acme. Bs. As.*
- Cabrera, A.L. 1994. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, Tomo II, Fascículo 1: regiones fitogeográficas Argentinas. *ACME: Buenos Aires*.
- Canadell, J.G.; Le Quere, C.; Raupach, M.R.; Field, C.B.; Buitenhuis, E.T.; Ciais, P.; et al. 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO<sub>2</sub> growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 18866–18870.
- Carbone, L.; Aguirre-Acosta, N.; Tavella, J.; Aguilar, R. 2017. Cambios florísticos inducidos por la frecuencia and de fuego en el Chaco Serrano. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52: 753.
- Cardozo, S.; Tálamo, A.; Mohr, F. 2011. Composición, diversidad y estructura del ensamble de plantas leñosas en dos paleocauces con diferente intervención antrópica del Chaco semiárido, Argentina. *Bosque (Valdivia)* 32: 279–286.
- Carranza, M.L.; Hoyos, L.; Frate, L.; Acosta, A.T.R.; Cabido, M. 2015. Measuring forest fragmentation using multitemporal forest cover maps: Forest loss and spatial pattern analysis in the Gran Chaco, central Argentina. *Landscape and Urban Planning* 143: 238–247.
- Casanoves, F.; Pla, L.; Di Rienzo, J.A. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. *Serie técnica, Informe técnico* 384.
- Cavallero, L.; López, D.R.; Raffaele, E.; Aizen, M.A. 2015. Structural–functional approach to identify post-disturbance recovery indicators in forests from northwestern Patagonia: A tool to prevent state transitions. *Ecological Indicators* 52: 85–95.
- Cavallero, L.; Ledesma, M.; López, D.R.; Carranza, C.A. 2019. Retention and redistribution of biological legacies generate resource sinks in silvopastoral systems of Arid Chaco forests. *Ecological Processes* 8: 27.
- CDM. 2015. Methodological tool. Estimation of carbon stocks and change in carbon stocks in trees and shrubs in A/R CDM project activities. .
- Chapin, F.S.; Woodwell, G.M.; Randerson, J.T.; Rastetter, E.B.; Lovett, G.M.; Baldocchi, D.D.; et al. 2006. Reconciling Carbon-cycle Concepts, Terminology, and Methods. *Ecosystems* 9: 1041–1050.
- Charles-Dominique, T.; Davies, T.J.; Hempson, G.P.; Bezeng, B.S.; Daru, B.H.; Kabongo, R.M.; et al. 2016. Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: E5572–E5579.
- Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.A.; Chambers, J.Q.; Eamus, D.; et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87–99.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- CITEMA, I. 2003. *Listado de densidades de madera nativas*.
- Clark, D.A.; Brown, S.; Kicklighter, D.W.; Chambers, J.Q.; Thomlinson, J.R.; Ni, J. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11: 15.
- Cody, M.L. 1991. Niche theory and plant growth form. 97: 39–55.
- Conti, G.; Díaz, S. 2013. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101: 18–28.
- Conti, G.; Enrico, L.; Casanoves, F.; Díaz, S. 2013. Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: a contribution to the quantification of an underrated carbon stock. *Annals of Forest Science* 70: 515–524.
- Conti, G.; Pérez-Harguindeguy, N.; Quètier, F.; Gorné, L.D.; Jaureguiberry, P.; Bertone, G.A.; et al. 2014. Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 197: 68–76.
- Conti, G.; Gorné, L.D.; Zeballos, S.R.; Lipoma, M.L.; Gatica, G.; Kowaljow, E.; et al. 2019. Developing allometric models to predict the individual aboveground biomass of shrubs worldwide. *Global Ecology and Biogeography*: geb.12907.

- Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurrich, D.E.; et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335.
- DeFries, R.S.; Rudel, T.; Uriarte, M.; Hansen, M. 2010. Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience* 3: 178–181.
- Delignette-Muller, M.L.; Dutang, C. 2015. Fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software* 64: 1–34.
- Díaz, S.; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. 8: 463–474.
- Díaz, S.; Hector, A.; Wardle, D.A. 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1: 55–60.
- Díaz, S.; Gurrich, D.E.; Harguindeguy, N.P.; Cabido, M. 2002. Artículo Invitado ¿Quién Necesita Tipos Funcionales de Plantas? : 6.
- Díaz, S.; Cabido, M.; Zak, M.; Martínez Carretero, E.; Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10: 651–660.
- Díaz, S.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; Cabido, M.; Cornelissen, J.H.; Jalili, A.; et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science* 15: 295–304.
- Díaz, S.; Lavorel, S.; de Bello, F.; Quetier, F.; Grigulis, K.; Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684–20689.
- Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J.H.C.; Wright, I.J.; Lavorel, S.; Dray, S.; et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Dunn, P.K.; Smyth, G.K. 2018. *Generalized Linear Models With Examples in R*. In: *Springer Texts in Statistics*. Springer New York, New York, NY, .
- Edwards, D.P.; Tobias, J.A.; Sheil, D.; Meijaard, E.; Laurance, W.F. 2014. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 511–520.
- Erb, K.-H.; Luysaert, S.; Meyfroidt, P.; Pongratz, J.; Don, A.; Kloster, S.; et al. 2017. Land management: data availability and process understanding for global change studies. *Global Change Biology* 23: 512–533.
- Erb, K.-H.; Kastner, T.; Plutzer, C.; Bais, A.L.S.; Carvalhais, N.; Fetzel, T.; et al. 2018. Unexpectedly large impact of forest management and grazing on global vegetation biomass. *Nature* 553: 73–76.
- Feldpausch, T.R.; Banin, L.; Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Lewis, S.L.; Quesada, C.A.; et al. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8: 1081–1106.
- Fernández, P.D.; de Waroux, Y. le P.; Jobbágy, E.G.; Loto, D.E.; Gasparri, N.I. 2020a. A hard-to-keep promise: Vegetation use and aboveground carbon storage in silvopastures of the Dry Chaco. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 303: 107117.
- Fernández, P.D.; Kuemmerle, T.; Baumann, M.; Grau, H.R.; Nasca, J.A.; Radrizzani, A.; et al. 2020b. Understanding the distribution of cattle production systems in the South American Chaco. *Journal of Land Use Science* 15: 52–68.
- Fetzel, T.; Havlik, P.; Herrero, M.; Kaplan, J.O.; Kastner, T.; Kroisleitner, C.; et al. 2017. Quantification of uncertainties in global grazing systems assessment: Uncertainties in Global Grazing Data. *Global Biogeochemical Cycles* 31: 1089–1102.
- Fick, S.E.; Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315.
- Finegan, B.; Peña-Claros, M.; de Oliveira, A.; Ascarrunz, N.; Bret-Harte, M.S.; Carreño-Rocabado, G.; et al. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103: 191–201.
- Font Quer, P. 1953. Diccionario de botánica. *Labor. Barcelona*.
- Gaillard de Benítez, C.; Pece, M.; Juárez de Galíndez, M.; Acosta, M. 2014. Modelaje de la biomasa aérea individual y otras relaciones dendrométricas de *Prosopis nigra* Gris. en la provincia de Santiago del Estero, Argentina. 22: 17–29.

- Gaillard de Benítez, C.; Pece, M.; de Galíndez, M.J.; Maldonado, A.; Acosta, V.H.; Gómez, A. 2002. Biomasa aérea de ejemplares de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) en dos localidades del Parque Chaqueño Seco. : 13.
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billès, G.; Navas, M.-L.; Roumet, C.; Debussche, M.; et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Gasparri, I.; Baldi, G. 2013. Regional patterns and controls of biomass in semiarid woodlands: lessons from the Northern Argentina Dry Chaco. *Regional Environmental Change* 13: 1131–1144.
- Gasparri, I.; Grau, H.R.; Manghi, E. 2008. Carbon Pools and Emissions from Deforestation in Extra-Tropical Forests of Northern Argentina Between 1900 and 2005. *Ecosystems* 11: 1247–1261.
- Gasparri, N.I.; Grau, H.R. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology and Management* 258: 913–921.
- Gasparri, N.I.; Grau, H.R.; Sacchi, L.V. 2015. Determinants of the spatial distribution of cultivated land in the North Argentine Dry Chaco in a multi-decadal study. *Journal of Arid Environments* 123: 31–39.
- Gasparri, N.I.; Parmuchi, M.G.; Bono, J.; Karszenbaum, H.; Montenegro, C.L. 2010. Assessing multi-temporal Landsat 7 ETM+ images for estimating above-ground biomass in subtropical dry forests of Argentina. *Journal of Arid Environments* 74: 1262–1270.
- Giglio, L.; Justice, C.O. 2015. MOD14A2 MODIS/Terra Thermal Anomalies/Fire 8-Day L3 Global 1km SIN Grid V006. .
- Giglio, L.; Descloitres, J.; Justice, C.O.; Kaufman, Y.J. 2003. An Enhanced Contextual Fire Detection Algorithm for MODIS. *Remote Sensing of Environment* 87: 273–282.
- Gimenez, A.M.; Moglia, J.G. 2003. *ARBOLES DEL CHACO ARGENTINO. Guía para el reconocimiento dendrológico*. 1308p.
- Giménez, A.M.; Hernández, P.; Figueroa, M.E.; Barrionuevo, I. 2011. Diversidad del estrato arbóreo en los bosques and del Chaco and Semiárido. *Quebracho* 19: 24–37.
- Gowda, J.; Raffaele, E. 2004. Spine production is induced by fire: a natural experiment with three *Berberis* species. *Acta Oecologica* 26: 239–245.
- Grau, H.R.; Gasparri, N.I.; Aide, T.M. 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environmental Conservation* 32: 140–148.
- Grau, H.R.; Gasparri, N.I.; Aide, T.M. 2008. Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Global Change Biology* 14: 985–997.
- Grau, H.R.; Torres, R.; Gasparri, N.I.; Blendinger, P.G.; Marinero, S.; Macchi, L. 2015. Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments* 123: 40–46.
- Greenacre, M. 2017. Correspondence Analysis in Practice, Third Edition. : 327.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of Plant Diversity to Ecosystems: Immediate, Filter and Founder Effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910.
- Hanley, M.E.; Lamont, B.B.; Fairbanks, M.M.; Rafferty, C.M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157–178.
- Hansen, M.C.; Potapov, P.V.; Moore, R.; Hancher, M.; Turubanova, S.A.; Tyukavina, A.; et al. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850–853.
- Higgins, S.I.; Bond, W.J.; February, E.C.; Bronn, A.; Euston-Brown, D.I.W.; Enslin, B.; et al. 2007. EFFECTS OF FOUR DECADES OF FIRE MANIPULATION ON WOODY VEGETATION STRUCTURE IN SAVANNA. *Ecology* 88: 1119–1125.
- Houghton, R.A.; Hall, F.; Goetz, S.J. 2009. Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 114.
- Iglesias, M.D.R.; Barchuk, A.H. 2010. Estimación de la biomasa aérea de seis leguminosas leñosas del Chaco Árido (Argentina). *Ecología Austral*: 9.
- Iglesias, M.R.; Barchuk, A.; Grilli, M.P. 2012. Carbon storage, community structure and canopy cover: A comparison along a precipitation gradient. *Forest Ecology and Management*: 12.
- IPCC. 2006. Definitional issues related to reducing emissions from deforestation in developing countries. .
- IPCC. 2014. *Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In: The core writing

- team; Pachauri, R.K.; Meyer, L. (Eds.) Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland, 151p.
- Johnstone, J.F.; Allen, C.D.; Franklin, J.F.; Frelich, L.E.; Harvey, B.J.; Higuera, P.E.; et al. 2016. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14: 369–378.
- Justice, C.O.; Giglio, L.; Korontzi, S.; Owens, J.; Morisette, J.T.; Roy, D.; et al. 2002. The MODIS fire products. *Remote Sensing of Environment* 83: 244–262.
- Keddy, P.A. 2012. *Competition in plant communities*. Oxford University Press, .
- Kershaw, J.A.; Ducey, M.J.; Beers, T.W.; Husch, B. 2017. *Forest mensuration*. Fifth edition ed. Wiley/Blackwell, Chichester, UK ; Hoboken, NJ, 613p.
- de Klerk, H. 2008. A pragmatic assessment of the usefulness of the MODIS (Terra and Aqua) 1-km active fire (MOD14A2 and MYD14A2) products for mapping fires in the fynbos biome. *International Journal of Wildland Fire* 17: 166.
- Kunst, C. 2011. Ecología y uso del fuego en la región Chaqueña Argentina: una revisión. *Boletín del CIDEU* 10: 81–105.
- Kunst, C.; Monti, E.; Pérez, H.; Godoy, J. 2006. Assessment of the rangelands of southwestern Santiago del Estero, Argentina, for grazing management and research. *Journal of Environmental Management* 80: 248–265.
- Kunst, C.; Ledesma, R.; Bravo, S.; Albanesi, A.; Anriquez, A.; van Meer, H.; et al. 2012. Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): Responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering* 42: 42–53.
- Kunst, C.; Bravo, S.; Ledesma, R.; Navall, M.; Anriquez, A.; Coria, D.; et al. 2014. Ecology and management of the Dry Forests and Savannas of the western Chaco region, Argentina. In: Kunst, C.; Bravo, S.; Ledesma, R.; Navall, M.; Anriquez, A.; Coria, D.; et al. (Eds.), *Dry Forests: Ecology, Species Diversity, and Sustainable Management*, Nova Publishers, New York, .
- Küppers, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationship. 4: 5.
- Lal, R. 2004. Carbon Sequestration in Dryland Ecosystems. *Environmental Management* 33.
- Laliberté, E.; Wells, J.A.; DeClerck, F.; Metcalfe, D.J.; Catterall, C.P.; Queiroz, C.; et al. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76–86.
- Landi, M.; Di Bella, C.; Argañaraz, J.; Bellis, M. 2017. Frecuencia y propagación de los incendios en el paisaje del Chaco árido y semiárido, efecto de la cantidad de biomasa combustible. : 5.
- Landi, M.; Di Bella, C.; Bravo, S.; Bellis, L. 2020. Structural resistance and functional resilience of the Chaco forest to wildland fires: an approach with MODIS time series. *Austral Ecology* en prensa.
- Larjavaara, M.; Muller-Landau, H.C. 2013. Measuring tree height: a quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 793–801.
- Lasslop, G.; Hantson, S.; Harrison, S.P.; Bachelet, D.; Burton, C.; Forkel, M.; et al. 2020. Global ecosystems and fire: Multi-model assessment of fire-induced tree-cover and carbon storage reduction. *Global Change Biology* 26: 5027–5041.
- Laurance, W.F.; Albernaz, A.K.M.; Schroth, G.; Fearnside, P.M.; Bergen, S.; Venticinque, E.M.; et al. 2002. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography* 29: 737–748.
- Lavorel, S.; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lavorel, S.; Díaz, S.; Cornelissen, J.H.C.; Garnier, E.; Harrison, S.P.; McIntyre, S.; et al. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, Springer, p.149–164.
- Ledesma, R.; Kunst, C.; Bravo, S.; Leiva, M.; Lorea, L.; Godoy, J.; et al. 2018. Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of combined treatments on the canopy of three native shrub species. *Arid Land Research and Management*: 1–16.
- Lindenmayer, D.B.; Laurance, W.F.; Franklin, J.F. 2012. Global Decline in Large Old Trees. *Science* 338: 1305–1306.

- Lipoma, M.L.; Gurvich, D.E.; Urcelay, C.; Díaz, S. 2016. Plant community resilience in the face of fire: experimental evidence from a semi-arid shrubland: Post-fire Shrubland Community Resilience. *Austral Ecology* 41: 501–511.
- López de Casenave, J.L.; Pelotto, J.P.; Protomastro, J. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72: 61–69.
- López, D.R.; Cavallero, L.; Brizuela, M.A.; Aguiar, M.R. 2011. Ecosystemic structural-functional approach of the state and transition model: Framework for rangeland research and management. *Applied Vegetation Science* 14: 6–16.
- Loto, D.; Bravo, S. 2020. Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecological Indicators* 113: 106232.
- Loto, D.E.; Gasparri, I.; Azcona, M.; García, S.; Spagarino, C. 2018. Estructura y dinámica de bosques de palo santo en el Chaco Seco. *Ecología Austral* 28: 064–073.
- Macchi, L.; Grau, H.R. 2012. Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *Journal of Arid Environments* 87: 176–187.
- Mahenya, O.; Ndjamba, J.K.; Mathisen, K.M.; Skarpe, C. 2016. Giraffe browsing in response to plant traits. *Acta Oecologica* 75: 54–62.
- Manrique, S.; Franco, J.; Núñez, V. 2009. Stock de biomasa y carbono en una zona del Chaco Occidental en el municipio Coronal Moldes, La Viña, Salta. 13: 10.
- Mazzini, F.; Relva, M.A.; Malizia, L.R. 2018. Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America. *Plant Ecology* 219: 913–925.
- McIntyre, S.; Díaz, S.; Lavorel, S.; Cramer, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics – Introduction. *Journal of Vegetation Science* 10: 603–608.
- Milewski, A.V.; Young, T.P.; Madden, D. 1991. Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* 86: 70–75.
- Milton, S.J. 1991. Plant spinescence in arid southern Africa: does moisture mediate selection by mammals? *Oecologia* 87: 279–287.
- Minetti, J.L.; Albarracín, S.A.; Bobba, M.E.; Hernández, C.M.; López, E.R.; Acuña, L.A.; et al. 1999. *Atlas climático del noroeste argentino*. .
- Morello, J.; Saravia Toledo, C. 1959. El bosque chaqueño. II La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino* 3: 209–258.
- Morello, J.; Adamoli, J. 1974. *Las grandes unidades de vegetación y ambiente de la Pcia. del Chaco*. In: *INTA Serie Fitogeográfica*. .
- Morello, J.; Pengue, W.; Rodríguez, A. 2005. Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del Chaco. *Fronteras* 4: 1–17.
- Müller, S.C.; Overbeck, G.E.; Pfenhauer, J.; Pillar, V.D. 2007. Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest–Grassland Ecotones. *Plant Ecology* 189: 1–14.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlenn, D.; et al. 2017. *Vegan: Community Ecology Package*. .
- ORNL DAAC. 2018. MODIS and VIIRS Land Products Global Subsetting and Visualization Tool. : 0.000116 MB.
- Pakeman, R.J.; Lepš, J.; Kleyer, M.; Lavorel, S.; Garnier, E.; the VISTA consortium. 2009. Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *Journal of Vegetation Science* 20: 148–159.
- Pan, Y.; Birdsey, R.A.; Fang, J.; Houghton, R.; Kauppi, P.E.; Kurz, W.A.; et al. 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988–993.
- Paul, K.I.; Roxburgh, S.H.; Chave, J.; England, J.R.; Zerihun, A.; Specht, A.; et al. 2016. Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continent scale. *Global Change Biology* 22: 2106–2124.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Cornelissen, J.H.C.; Vendramini, F.; Cabido, M.; Castellanos, A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218/2: 21–30.

- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167.
- Piquer-Rodríguez, M.; Torella, S.; Gavier-Pizarro, G.; Volante, J.; Somma, D.; Ginzburg, R.; et al. 2015. Effects of past and future land conversions on forest connectivity in the Argentine Chaco. *Landscape Ecology* 30: 817–833.
- Pla, L.E.; Casanoves, F.; Di Rienzo, J.A. 2012. *Quantifying functional biodiversity*. In: *Springer Briefs in Environmental Science*. Springer, Dordrecht ; New York, 98p.
- Poorter, L.; van der Sande, M.T.; Thompson, J.; Arets, E.J.M.M.; Alarcón, A.; Álvarez-Sánchez, J.; et al. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests: Carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1314–1328.
- Poorter, L.; Rozendaal, D.M.A.; Bongers, F.; de Almeida-Cortez, J.S.; Almeyda Zambrano, A.M.; Álvarez, F.S.; et al. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution* 3: 928–934.
- Powell, P.A.; Nanni, A.S.; Názaro, M.G.; Loto, D.; Torres, R.; Gasparri, N.I. 2018. Characterization of forest carbon stocks at the landscape scale in the Argentine Dry Chaco. *Forest Ecology and Management* 424: 21–27.
- Prado-Junior, J.A.; Schiavini, I.; Vale, V.S.; Arantes, C.S.; van der Sande, M.T.; Lohbeck, M.; et al. 2016. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 104: 817–827.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. .
- Reich, P.B.; Wright, I.J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J.M.; Oleksyn, J.; Westoby, M.; et al. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143–S164.
- Ricard, M.F.; Viglizzo, E.F.; Podestá, G. 2015. Comparison of adaptative strategies to climate variability in rural areas of Argentine Chaco and US Southern Plains during the last century. *Journal of Arid Environments* 123: 68–80.
- Rueda, C.V.; Baldi, G.; Gasparri, I.; Jobbágy, E.G. 2015. Charcoal production in the Argentine Dry Chaco: Where, how and who? *Energy for Sustainable Development* 27: 46–53.
- Sasaki, N.; Putz, F.E. 2009. Critical need for new definitions of “forest” and “forest degradation” in global climate change agreements. *Conservation Letters* 2: 226–232.
- Sfair, J.C.; de Bello, F.; de França, T.Q.; Baldauf, C.; Tabarelli, M. 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters* 13: 025005.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. 15: 353–391.
- Speck, T.; Rowe, N.P. 1999. A quantitative approach for analytically defining size, growth form and habit in living and fossil plants. In: *The Evolution of Plant Architecture*, p.447–479.
- Stephenson, N.L.; Das, A.J.; Condit, R.; Russo, S.E.; Baker, P.J.; Beckman, N.G.; et al. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507: 90–93.
- Suzuki, R.; Shimodaira, H. 2006. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics* 22: 1540–1542.
- Tahmasebi, P.; Moradi, M.; Omidipour, R. 2017. Plant functional identity as the predictor of carbon storage in semi-arid ecosystems. *Plant Ecology & Diversity* 10: 139–151.
- Tálamo, A.; Caziani, S.M. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184: 79–92.
- Tálamo, A.; Lopez de Casenave, J.; Garibaldi, L.A.; Núñez-Regueiro, M. 2020. Direct and indirect relationships between logging intensity and regeneration of two timber species in the Dry Chaco of Argentina. *Forest Ecology and Management* 474: 118343.
- Tálamo, A.; Barchuk, A.H.; Garibaldi, L.A.; Trucco, C.E.; Cardozo, S.; Mohr, F. 2015. Disentangling the effects of shrubs and herbivores on tree regeneration in a dry Chaco forest (Argentina). *Oecología* 178: 847–854.
- Thren, M. 1993. *SERIE TECNICA FORESTAL DASOMETRIA Apuntes de Clase*. Vol. 1. Proyecto UNSE/GTZ ed. Facultad de Ciencias Forestales, .

- Trigo, C.B.; Tálamo, A.; Núñez-Regueiro, M.M.; Derlindati, E.J.; Marás, G.A.; Barchuk, A.H.; et al. 2017. A woody plant community and tree-cacti associations change with distance to a water source in a dry Chaco forest of Argentina. *The Rangeland Journal* 39: 15.
- Vallejos, M.; Volante, J.N.; Mosciaro, M.J.; Vale, L.M.; Bustamante, M.L.; Paruelo, J.M. 2015. Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion: A plot level geo-database from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments* 123: 3–11.
- Varela, O.R. 2001. Estructura y regeneración del bosque chaqueño semiárido de la Estación Biológica “Los Colorados”, Salta-Argentina. *Lilloa* 40: 248–263.
- Vásquez-Grandón, A.; Donoso, P.; Gerding, V. 2018. Forest Degradation: When Is a Forest Degraded? *Forests* 9: 726.
- White, P. 1979. Pattern, Process, and Natural Disturbances in Vegetation. *The Botanical Review* 45.
- Wigley, B.J.; Bond, W.J.; Fritz, H.; Coetsee, C. 2015. Mammal Browsers and Rainfall Affect *Acacia* Leaf Nutrient Content, Defense, and Growth in South African Savannas. *Biotropica* 47: 190–200.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Zanne, A.E.; Lopez-Gonzales, G.; Coomes, D.A.; Ilic, J.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; et al. 2009. *Global wood density database*. .
- Zermeño-Hernández, I.; Méndez-Toribio, M.; Siebe, C.; Benítez-Malvido, J.; Martínez-Ramos, M. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science* 18: 443–455.