



**UNSE**

Universidad Nacional  
de Santiago del Estero

# Comunidades leñosas nativas frente a disturbios antrópicos: Un enfoque funcional en el Chaco semiárido, Argentina



**Florencia Inés del Corro**

TESIS DOCTORAL

Facultad de Ciencias Forestales

Santiago del Estero, Argentina  
2022



del Corro, Florencia Inés

Comunidades leñosas nativas frente a disturbios antrópicos : un enfoque funcional en el Chaco semiárido, Argentina : tesis doctoral : Universidad Nacional de Santiago del Estero Facultad de Ciencias Forestales / Florencia Inés del Corro. - 1a ed. - Santiago del Estero : Universidad Nacional de Santiago del Estero - UNSE. Facultad de Ciencias Forestales, 2023.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-8922-24-9

1. Disturbios. 2. Chaco . 3. Vegetación.

I. Título.

CDD 982.34



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO  
Facultad de Ciencias Forestales



# **Comunidades leñosas nativas frente a disturbios antrópicos: un enfoque funcional en el Chaco semiárido, Argentina**

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

POR

**Florencia Inés del Corro**

Lic. en Ecología y Conservación del Ambiente  
Universidad Nacional de Santiago del Estero - 2014

Director de tesis: **Dra. Sandra Bravo**  
Codirector: **Dr. Lucas Enrico**

Santiago del Estero, Argentina.  
Año 2022



**TÉRMINO DE APROBACIÓN  
TESIS DOCTORAL**

En la ciudad de Santiago de Estero, a los 17 días de marzo de 2023, siendo las 9:00 horas, se reúne en forma virtual, mediante el uso de medios tecnológicos sincrónicos, el Tribunal de Tesis, constituido por los profesores: Dra. Stella Marys Bogino (Universidad Nacional de San Luis-UNSL), Dr. Alessandro Camargo Angelo (Universidad Federal de Paraná-Brasil – UFPR), y Dr. Diego Ariel Meloni (Universidad Nacional de Santiago del Estero - UNSE), para evaluar la Tesis doctoral de la Lic. en Ecología y Conservación del Medio Ambiente, Florencia Inés del Corro, DNI 32.685.587, en la Defensa convocada mediante Resolución FCF N° 072/2023.

La Tesis para obtener el título de Doctora en Ciencias Forestales se denomina “Comunidades leñosas nativas frente a disturbios antrópicos: un enfoque funcional en el Chaco semiárido, Argentina”, y fue dirigida por la Dra. Sandra Bravo (Universidad Nacional de Santiago del Estero) y codirigida por el Dr. Lucas Enrico (Universidad Nacional de Córdoba).

Después de evaluar la Tesis e interrogar a la doctoranda, el Jurado deliberó por la aprobación, con la calificación 10 (diez).

**JURADO DE TESIS**

Dra. Stella Marys Bogino  
UNSL

Dr. Alessandro Camargo Angelo  
UFPR

Dr. Diego Ariel Meloni  
UNSE

## **Agradecimientos**

A CONICET y Universidad Nacional de Santiago del Estero por el apoyo económico que hizo posible este trabajo, a través de la beca otorgada co-financiada CONICET – UNSE.

A la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero por brindarme la posibilidad de doctorarme en su prestigiosa casa de estudios y el espacio para poder realizar este doctorado.

A la Estación Experimental Francisco Cantos del INTA y a su personal (“Don Godoy” y Victor Navarrete) por la ayuda para realizar los ensayos experimentales en su predio.

A Sandra, por haber dirigido esta tesis, por tantas horas de trabajo y su inmensa dedicación para obtener este fruto. Por motivarme y alentarme día a día a no bajar los brazos y continuar creciendo profesionalmente ante los contratiempos de la vida misma.

A Lucas, por su tiempo, comprensión y enseñanzas en nuestras laaaaaaaaarrrrgas videollamadas siempre que lo necesite.

A mis queridos amigos Marta, Vale, Caro y Dante por la compañía y apoyo en este camino, por esas largas charlas haciendo catarsis, motivándonos a continuar. Por la hermosa amistad que construimos durante estos años (muchos!!!).

Al equipo de la cátedra de Botánica, Puki, por su ayuda para realizar los muestreos, llevarnos, traernos y medir las muestras, siempre disponible. A los ayudantes Martín, Diego, Fernanda, Iván, Juampy y Debo, por su colaboración y su paciencia con los muestreos en campo y con el procesamiento de las muestras, sin los cuales no habría sido posible culminar este proyecto. A mi querida Yeny, por su apoyo y motivación día a día, por esas tortas deliciosas para festejar cada uno de nuestros cumpleaños.

A mi familia, a mi compañero de vida y mi hija, a mis padres y hermanos y a mi querida abueli que me hicieron el aguante tantos años, tantos fines de semana compartiendo asados y mates “con la compu”. Gracias a todos porque siempre creyeron en mí, en que un día iba a llegar a la meta y nunca me dejaron bajar los brazos.

Este trabajo de Tesis Doctoral se realizó con una beca doctoral de tipo I, cofinanciada entre el CONICET y la UNSE, otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), en el Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques (INSIMA) de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero. La misma contiene los resultados de los muestreos y actividades experimentales realizados en la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) "Francisco Cantos", Santiago del Estero, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

**Resultados parciales obtenidos durante esta tesis, forman parte de las siguientes publicaciones:**

Santacruz-García, A.C.; Bravo, S.; del Corro, F.; García, E.M.; Molina-Terrén, D.M.; Nazareno, M.A. How Do Plants Respond Biochemically to Fire? The Role of Photosynthetic Pigments and Secondary Metabolites in the Post-Fire Resprouting Response. *Forests* 2021, 12, 56. <https://doi.org/10.3390/f12010056>.

Ana Carolina Santacruz-Garcia; Sandra Bravo; Florencia del Corro; Fernando Ojeda. “A comparative assessment of plant flammability through a functional approach: The case of woody species from Argentine Chaco region”. *Austral Ecology* (2019) 44, 1416–1429.

Sandra Bravo; María Basualdo; Carlos Kunst; **Florencia del Corro**. “Aerial Bud Bank and Structural Changes of Woody Species from Argentine Chaco in Response to Disturbances”. *Journal of Environmental Science and Engineering A* 8 (2019) 58-69 doi:10.17265/2162-5298/2019.02.002.

Bravo, Sandra, Abdala, Nelly, Santacruz, Ana C., Loto, Dante, Ibáñez-Moro, Valeria, del Corro, Florencia. «La vegetación chaqueña y su relación con disturbios, desde una perspectiva funcional». *La investigación científica en la universidad y su aporte a la sociedad*. Compilado por CICYT-UNSE, en prensa. Santiago del Estero: EDUNSE, 2022.

Bravo, Sandra; Abdala, Roxana; **del Corro, Florencia**; Ibañez-Moro, Valeria; SantacruzGarcía, Ana Carolina; Loto, Dante y Ojeda, Fernando. 2018. En: *Bosques del Futuro: Bolzón, Graciela y Gimenez Ana María (Ed.)*. “Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios”. Cap. 1010:127-150 “Convenio de Cooperación Internacional de Postgrados SPU-Capes UNSE-UFDP”. Edición: Universidad Federal do Paraná, Brasil.

## ÍNDICE GENERAL

<b>Capítulo 1. INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	1
1.1. Los disturbios como modeladores del paisaje y de la biodiversidad.....	3
1.2. Respuesta de la vegetación a los disturbios .....	5
1.3. Enfoque funcional .....	6
1.4. Objetivos.....	11
1.5. Hipótesis y predicciones .....	12
1.6. Área de estudio.....	14
1.7. Diseño experimental .....	17
<b>Capítulo 2. COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y RASGOS FUNCIONALES EN BOSQUES CON DIFERENTES HISTORIAS DE DISTURBIOS</b> .....	19
2.1. Introducción .....	19
2.1.1. Objetivo.....	21
2.1.2. Hipótesis y predicciones .....	21
2.2. Materiales y métodos.....	22
2.3. Análisis de datos.....	23
2.4. Resultados.....	24
2.4.1. Composición y diversidad de especies leñosas .....	24
2.4.2. Cambios en la proporción de rasgos funcionales .....	28
2.4.3. Tipos funcionales en bosques con diferentes historias de uso .....	29
2.5. Discusión .....	35
<b>Capítulo 3. ÁREA FOLIAR, ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA Y ESPINOSIDAD EN ESPECIES LEÑOSAS Y SU ROL COMO VARIABLES INDICADORAS DE LA INTENSIDAD DE DISTURBIOS</b> .....	43
3.1. Introducción .....	43
3.1.1. Objetivos.....	46
3.1.2. Hipótesis y predicciones .....	46
3.2. Materiales y métodos	
3.2.1. Área foliar y área foliar específica: sitios de estudio y recolección de datos.....	47
3.2.2. Espinosidad: sitios de estudio y recolección de datos.....	48
3.3. Análisis de datos.....	50
3.4. Resultados.....	50
3.4.1. Área foliar y área foliar específica: variabilidad interespecífica y a nivel comunitario .....	50
3.4.1.1. Variabilidad intraespecífica en sitios con diferente historia de disturbio.....	51
3.4.1.2. Relación del AF y AFE con el hábito de crecimiento y la periodicidad foliar .....	53
3.4.2. Espinosidad: variabilidad interespecífica.....	55
3.4.2.1. Variabilidad general e intraespecífica en sitios con diferente historia de disturbio .....	58

3.4.2.2. Relación de la densidad y longitud de espinas con la periodicidad foliar y el hábito de crecimiento .....	59
3.5. Discusión .....	60
<b>Capítulo 4. PATRÓN DE REBROTOS POST DISTURBIO EN ESPECIES LEÑOSAS DOMINANTES .....</b>	<b>66</b>
4.1. Introducción .....	66
4.1.1. Objetivo.....	69
4.1.2. Hipótesis y predicciones .....	69
4.2. Materiales y métodos.....	69
4.2.1. Selección del área de estudio y recolección de datos .....	69
4.3. Análisis de datos.....	72
4.4. Resultados.....	73
4.4.1. Características estructurales pre y pos-fuego .....	73
4.4.2. Relación del hábito de crecimiento con las variables pos-fuego.....	74
4.4.3. Relación interespecífica con las variables pos-fuego .....	75
4.4.4. Vigor y capacidad de rebrote .....	78
4.5. Discusión .....	82
<b>Capítulo 5. DISCUSIÓN.....</b>	<b>87</b>
5.1. Discusión general .....	87
5.2. Futuras líneas de investigación emergentes .....	92
<b>Bibliografía.....</b>	<b>93</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>110</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

### Capítulo 1

Tabla 1. Rasgos funcionales de especies de leñosas nativas considerados en este trabajo y su relación con procesos ambientales desde una perspectiva de respuesta y efectos. Adaptado de Cornelissen <i>et al.</i> 2003 .....	11
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo 2

Tabla 1. Valores medios (media $\pm$ desvío estándar) y totales para las diferentes variables descriptivas de la estructura, la diversidad y los suelos en las comunidades de bosque chaqueño con diferente historia de uso de la tierra: BR: bosque de referencia, Rol+A rolado y aprovechamiento, Rol+F rolado y fuego.....	26
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 2: Familia botánica, fenología foliar, hábito de crecimiento y valores de abundancia relativa (%) por especie, en bosques nativos semiáridos del Chaco bajo diferentes usos de la tierra, BR: bosque de referencia, sin disturbios durante las últimas tres décadas; Rol+A: bosques con rolado y aprovechamiento y Rol+F: bosques con rolado e incendios forestales .....	27
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 3. Análisis de la varianza para el rasgo altura máxima de cada grupo funcional en bosque en condición de referencia (BR) y en bosques con disturbios (Rol+A y Rol+F). Letras distintas indican diferencias significativas entre los valores medios de las variables ( $p < 0,05$ ) .....	32
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 4. Frecuencias absolutas de rasgos por grupo funcional en bosque de referencia (BR) y en los sitios con disturbios (Rol+A y Rol+F). Resultado del análisis de tablas de contingencia. Se indica entre paréntesis el número de individuos por grupo funcional .....	35
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo 3

Tabla 1: Características morfométricas de las espinas de las especies seleccionadas, según bibliografía .....	49
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo 4

Tabla 1: Resumen de las características (promedio $\pm$ desviación estándar) de las llamas de la quema experimental y de las condiciones ambientales del día de la quema, para el total de individuos analizados (árboles y arbustos, $n=100$ ) y para cada forma de crecimiento .....	75
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 2. Características estructurales (promedio $\pm$ desviación estándar) de 10 ejemplares de 10 especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina, antes y después de las quemas experimentales para evaluar capacidad de rebrotes.....	77
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 3. Correlaciones entre variables estructurales previo a las quemas experimentales y variables relacionadas al patrón de rebrotes, en especies de leñosas nativas del Chaco. P-valor y sentido de la correlación (+, -) de la Regresión paso a paso, de los efectos de las variables pre-fuego sobre el número de rebrotes y la altura del rebrote dominante producidos después del fuego. ns=no significativo. *Selección Stepwise. Máximo p-valor para entrar: 0,15 Máximo p-valor para retener: 0,15* ..... 80

Tabla 4. Capacidad de rebrote después de la quema experimental, medida como el % de individuos que rebrotaron después de la quema en función del % de biomasa quemada de cada ejemplar. Las especies se agruparon según su capacidad de rebrote: alta, media y baja ..... 81

## Capítulo 5

Tabla 1. Valores de media ponderada de la comunidad (CWM), para los rasgos área foliar específica (AFE), área foliar (AF) altura máxima y altura promedio en sitios con diferentes situaciones de uso BR: bosque de referencia, Rol+A: bosque con rolado y aprovechamiento forestal, Rol+F: bosque con rolado y fuego. Letras diferentes indican diferencias significativas (\*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.001$ ) ..... 91

## ÍNDICE DE FIGURAS

### Capítulo 1

Figura 1: Localización del área de estudio en la Estación Experimental Francisco Cantos, en la provincia de Santiago del Estero, Argentina, y sitios de muestreo correspondientes a los tres tipos diferentes de bosques A- Bosques sin perturbaciones a lo largo de las últimas tres décadas (BR); B- Bosques con rolado y aprovechamiento (Rol+A) y C-Bosques con rolado y fuego (Rol+F) ..... 16

Figura 2. Esquema resumen del contenido de cuatro capítulos que componen la presente tesis doctoral, indicando los diferentes niveles de trabajo en cada uno de ellos (adaptado de Garcia de la Riva 2016) ..... 18

### Capítulo 2

Figura 1: Ordenación multidimensional no métrica con asociaciones entre categorías de rasgos funcionales (etiquetas) y sitios de muestreo (polígonos) en los tres sitios de muestreo. El eje NMDS 1 separó los rasgos rebrotes, textura de hojas y tallos múltiples. El eje NMDS 2 separó la espinosidad y el hábito de crecimiento ..... 28

Figura 2. Análisis de conglomerados por sitios a partir de los seis rasgos seleccionados (altura máxima, hábito de crecimiento, espinosidad, tipo de tallo, consistencia de las hojas y fenología foliar). Se identifican, por un lado, en color azul, los sitios con disturbios (Rol+F y Rol+A) y por otro, en color rojo, el bosque de referencia (BR) ..... 29

Figura 3. Análisis de conglomerados para las especies de los sitios a partir de los rasgos seleccionados: A- Bosque de referencia (BR), se diferencian tres grupos funcionales (GF-1A, GF-2A, GF-3A, B- Bosques con disturbios (Rol+F y Rol+A) en el cual se diferencian 5 grupos funcionales (GF-1B, GF-2B, GF-3B, GF-4B y GF-5B) .. 31

Figura 4. Representación esquemática del bosque de referencia (A) y de los sitios disturbados (b) en función de los grupos funcionales obtenidos y el análisis de la varianza para el rasgo altura máxima de cada grupo funcional en bosque en condición de referencia (BR) y en bosques con disturbios (Rol+A y Rol+F) ..... 33

Figura 5. Análisis de Correspondencia entre los rasgos: hábito de crecimiento (árbol/arbusto), tipo de tallo (único/múltiple), espinosidad (con espinas/sin espinas), consistencia de hojas (herbáceas/coriáceas), fenología foliar (caducas/perennes) y la asociación a grupos funcionales (GF). Triángulos blancos: BR y triángulos negros: sitios con disturbios ..... 34

### Capítulo 3

Figura 1. Espinas de las especies seleccionadas A- *Schinopsis Lorentzii*, B- *Sarcomphalus mistol*, C- *Parkinsonia praecox*, D- *Celtis ehrenbergiana*, E- *Senegalia gilliesii* y F- *Schinus. Fasciculatus*..... 49

Figura 2. Valores de A) área foliar (AF) y B) área foliar específica (AFE) en seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino AspQbl: *Aspidosperma quebracho-blanco*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, AtaEma: *Atamisquea emarginata*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana* y SchFas: *Schinus fasciculatus*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 51

Figura 3. A) Área foliar (AF) y B) área foliar específica en el bosque de referencia (BR) y en los sitios con disturbios (Rol+A y Rol+F). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 52

Figura 4. Variación intraespecífica de A) área foliar (AF) y B) área foliar específica (AFE) de seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino, en bosques con diferentes historias de disturbios (AspQbl: *Aspidosperma quebracho-blanco*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii* CelEhr: AtaEma: *Atamisquea emarginata*, *Celtis ehrenbergiana* y SchFas: *Schinus fasciculatus*). (BR: bosque de referencia, Rol+A: bosques con rolado y aprovechamiento forestal, Rol+F: bosque con rolado e incendios forestales. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 53

Figura 5. Relación del AF y el AFE con el hábito de crecimiento (árboles y arbustos) y la periodicidad foliar (perennes y caducas). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 54

Figura 6. Análisis de componentes principales de rasgos foliares, diámetro y altura de la planta en seis especies leñosas nativas de la región del Chaco en bosques bajo tres tipos diferentes de uso de la tierra: bosque de control (BR) sin explotación forestal durante 3 últimas décadas; bosque con rolado y aprovechamiento (Rol+A) y bosque con rolado afectado por incendios forestales (Rol+F). SchLor: *S. lorentzii*, AspQbl: *A. quebracho-blanco*, SarMis: *S. mistol*, CelEhr: *C. ehrenbergiana*, SchFas: *S. fasciculatus*, AtaEma: *A. emarginata*. Las etiquetas en el eje especifican los rasgos con las puntuaciones de vector propio más altas para cada eje. Las correlaciones entre los rasgos de la planta y el eje PCA se dan entre paréntesis y las flechas indican la dirección de cada correlación..... 55

Figura 7. Variación interespecífica en A) la densidad de espinas (número de espinas/cm de rama) y B) longitud promedio de espinas (cm) en seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino (ParPra: *Parkinsonia praecox*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana*, SchFas: *Schinus fasciculatus* y SenGil: *Senegalia gilliesii*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ). 57

Figura 8. A) Densidad de espinas y B) longitud de espinas (cm) en el bosque de referencia (BR) y en el sitio con rolado y fuego (Rol+F). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 58

Figura.9. Variación intraespecífica de seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino (ParPra: *Parkinsonia praecox*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana*, SchFas: *Schinus fasciculatus* y SenGil: *Senegalia gilliesii*), para los rasgos A) densidad y B) longitud de espinas, en bosques con diferentes manejos de uso de la tierra (BR: bosque de referencia y Rol+F: bosque con rolado y fuego). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 59

Figura 10. Relación de la A) densidad y B) longitud de espinas con la periodicidad foliar (perenne y caduca). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 60

Figura 11. Relación de la densidad y longitud de espinas con el hábito de crecimiento (árbol y arbusto). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 61

#### Capítulo 4

Figura 1. Medición de las características estructurales antes de las quemas experimentales, de los ejemplares de leñosas nativas del Chaco de Argentina..... 73

Figura 2. Quema experimental con carga de combustible controlada en bosque chaqueño con rolados y fuegos ..... 74

Figura 3. Relación de las variables post-quema: A) número de rebrotes, B) altura del rebrote más alto y C) diámetro de rebrotes, según los hábitos de crecimiento (árbol-arbusto). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD) ..... 76

Figura 4. Rebrote epicórmico de *A. quebracho-blanco* al final de la estación de crecimiento siguiente al disturbio ..... 77

Figura 5. Comparación entre especies arbóreas (*A. quebracho blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol* y *P. praecox*) y especies arbustivas (*C. microphylla*, *C. ehrenbergiana*, *L. divaricata*, *S. gilliesii*, *S. fasciculatus* y *A. emarginata*) de las variables post-quema: A) número de rebrotes, B) altura del rebrote más alto y C) diámetro de rebrotes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ). 80

Figura 6. Relación de la capacidad de rebrote con: A) hábito de crecimiento (árbol/arbusto) y B) las diferentes especies (*A. quebracho blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol*, *P. praecox*, *C. microphylla*, *C. ehrenbergiana*, *L. divaricata*, *S. gilliesii*, *S. fasciculatus* y *A. emarginata*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$ ) ..... 83

Figura 7. Relaciones alométricas de la capacidad de rebrote con A) altura total de la planta y B) diámetro promedio ..... 84

## Capítulo 5

Figura 1: Representación esquemática de los bosques con disturbios (Rol+A y Rol+F) y las tendencias de los rasgos medidos, a nivel comunitario, en cada capítulo (\*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.001$ ). Las flechas circulares rojas indican la tendencia de los bosques a permanecer en un mismo estado, a frecuencias altas de disturbios, con mayores tasas de desecación e inflamabilidad ..... 94

## 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

Los disturbios antrópicos actúan como importantes modeladores del paisaje y la vegetación ya que producen cambios tanto la estructura y composición de las comunidades vegetales así como también en los principales procesos ecosistémicos. La región del Chaco es el segundo bioma forestal más grande de Sudamérica que contiene especies endémicas con un alto interés de conservación. Los ambientes naturales del Chaco han sido aprovechados desde la época precolombina e intensamente explotados con la llegada de la industria taninera y fabricación de postes para durmientes de los ferrocarriles. Aunque exhiben una alta capacidad de recuperación después de los disturbios, actualmente, se está produciendo un nuevo patrón de perturbaciones vinculadas principalmente a las actividades productivas características de nuestra región tales como el desmonte para siembra de monocultivos, de pastura para ganadería, la ganadería bajo monte y los sistemas silvopastoriles. Si bien los incendios fueron disturbios frecuentes en la región Chaqueña y son considerados parte de la dinámica natural de pastizales y sabanas, actualmente, se proponen fuegos prescritos como una herramienta de manejo en áreas abiertas destinadas a la producción ganadera, y en bosques bajo sistemas silvopastoriles, asociados a otras prácticas como el rolado y el aprovechamiento forestal. Estas prácticas de manejo de vegetación nativa, no solo generan cambios en la estructura forestal sino también ponen en peligro la regeneración de las especies del dosel. Esta tesis tiene como objetivo general analizar los cambios generados por disturbios antrópicos en la composición, estructura de bosques chaqueños, a través de una caracterización funcional de la vegetación. El enfoque funcional es considerado actualmente un estudio complementario al análisis estructural y de composición empleado tradicionalmente en estudios ecológicos. Este estudio basado en rasgos funcionales de las especies de leñosas nativas permite interpretar, no solo como responden las especies a los disturbios sino también como esa respuesta afecta a los principales procesos ecosistémicos vinculados a los rasgos estudiados. El área de estudio está ubicada en la región del Chaco Occidental de Argentina, caracterizada por un clima estacional semiárido. Los sitios de muestreo se encuentran en el Campo Experimental Francisco Cantos, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), ubicado a 28 km de la Provincia de Santiago del Estero. En este sitio de estudio se

seleccionaron parcelas experimentales en tres comunidades de bosques con diferentes historias recientes de uso de la tierra: a) bosque sin perturbaciones durante las últimas cuatro décadas, considerado como condición de referencia (Bosque de Referencia, BR), b) bosque perturbado por incendios y una aplicación de rolado 8 años anteriores a la toma de muestras (Rol+F) y c) bosque con aplicación de rolado y aprovechamiento selectivo para leña (Rol+A). La localización de las mismas, en áreas de condiciones ambientales iniciales homogéneas (principalmente suelo, temperatura y precipitación), permitió evaluar de manera independiente el efecto de las perturbaciones.

En las tres comunidades de bosques, analizamos los cambios en las variables ambientales (Radiación Fotosintéticamente Activa y parámetros edafológicos), composición de especies y estructura, medidos a nivel comunidad, así como los cambios en los rasgos funcionales de especies representativas de los diferentes estratos, relacionados a distintos procesos ecosistémicos (área foliar, área foliar específica, rebrotes, espinescencia). Los resultados mostraron una disminución de la altura de las comunidades disturbadas en relación al bosque de referencia y la predominancia de tallos múltiples, espinas, rebrotes, hojas herbáceas y especies caducifolias también fueron rasgos característicos de los sitios con disturbios. Los cambios ambientales observados en bosques disturbados en relación al BR, incluyeron el incremento en los niveles de radiación, modificaciones en algunas propiedades del suelo (como los valores promedio de carbono orgánico y la densidad aparente). No se identificaron variaciones significativas en la composición, sin embargo algunas especies fueron exclusivas de los sitios disturbados, principalmente de la familia de las Fabáceas, reconocidas por su capacidad de fijación de N. El área foliar (AF) y el área foliar específica (AFE) se midieron para seis especies en cada tipo de bosque, siguiendo la metodología estándar para estudios funcionales. Para todas las especies los valores de AF y AFE aumentaron en bosques perturbados con respecto a BR, sugiriendo una plasticidad intraespecífica en respuesta a cambios ambientales, como mayor disponibilidad de luz y menor competencia por espacio y nutrientes debido a la remoción de biomasa. Las especies de árboles del dosel respondieron a las perturbaciones con ligeros cambios en AF y AFE, lo que sugiere una menor plasticidad que caracteriza a las últimas especies sucesionales. Se midió densidad y longitud de espinas en el BR y en Rol+F, siendo la longitud la que incrementó significativamente entre las especies del bosque disturbado. Indicando inversión de recursos en ese rasgo, como estrategia usada por las especies para protegerse de los ataques de herbívoros y del efecto de otros disturbios. Las especies del

estrato arbustivo fueron las que produjeron el mayor vigor y capacidad de rebrote después de eventos de fuego.

Si bien las especies presentan una plasticidad fenotípica para contrarrestar los efectos producidos por los disturbios, según los resultados obtenidos, el costo de la inversión de recursos para regenerarse y protegerse, está sobrepasando al costo que las especies deberían invertir en crecer por ejemplo en altura para la provisión de importantes servicios ecosistémicos, como el almacenamiento de carbono. Se espera con estos datos, contribuir al entendimiento de la respuesta de la vegetación frente a los cambios de uso de la tierra y que generen antecedente para ajustar los planes de manejo forestal bajo un criterio de conservación y sustentabilidad.

**Palabras clave:** Disturbios antrópicos, Chaco semiárido, Rasgos funcionales, Vegetación nativa

## **Abstract**

Anthropic disturbances act as important modelers of the landscape and vegetation, since they produce changes both in the structure and composition of plant communities as well as in the main ecosystem processes. The Chaco region is the second largest forest biome in South America containing endemic species of high conservation interest. The natural environments of the Chaco have been used since pre-Columbian times and were intensively exploited with the arrival of the tannin industry and the manufacture of railway sleeper posts. Although they show a high capacity for recovery after the disturbances, a new pattern of disturbances is currently taking place, mainly linked to the characteristic productive activities of our region, such as clearing for monoculture planting, pasture for cattle ranching, cattle ranching under forest and silvopastoral systems. Although fires were frequent disturbances in the Chaco region and are considered part of the natural dynamics of grasslands and savannahs, currently, prescribed fires are proposed as a management tool in open areas for livestock production, and in forests under silvopastoral systems associated with other practices such as roller chopping and forest logging. These native vegetation management practices not only generate changes in the forest structure but also endanger the regeneration of canopy species. The general objective of this thesis is to analyze the changes generated by anthropic disturbances in the composition and structure of Chaco forests, through a functional characterization of the vegetation. The functional approach is currently considered a complementary study to the structural and compositional analysis traditionally used in ecological studies. This study based on functional traits of native woody species allows us to interpret not only how species respond to disturbances, but also how that response affects the main ecosystem processes linked to the studied traits. The study area is located in the Western Chaco region of Argentina, characterized by a semi-arid seasonal climate. The sampling sites are located in the Francisco Cantos Experimental Field, belonging to the National Institute of Agricultural Technology (INTA), located 28 km from the capital of Santiago del Estero province. In this study site, experimental plots were selected in three forest communities with different recent histories of land use: a) forest without disturbance during the last four decades, considered as a reference condition (Reference Forest, BR), b) forest disturbed by fires and a roller chopping application 8 years

prior to the sampling (RoI+F) and c) forest with roller chopping application and logging (RoI+A). Their location, in areas with homogeneous initial environmental conditions (mainly soil, temperature, and precipitation), allowed the independent evaluation of the effect of disturbances.

In the three forest communities, we analyzed the changes in the environmental variables (Photosynthetically Active Radiation and soil parameters), species composition and structure, measured at the community level, as well as the changes in the functional traits of representative species of the different strata related to different ecosystem processes (leaf area, specific leaf area, resprout, spinescence). Results showed a decrease in the height of the disturbed communities in relation to the reference forest and the predominance of multiple stems, thorns, resprout, herbaceous leaves and deciduous species were also characteristic features of the disturbed sites. The environmental changes observed in disturbed forests in relation to the BR included the increase in radiation levels, modifications in some soil properties (such as the average values of organic carbon and bulk density). No significant variations in the composition were identified, however some species were exclusive to the disturbed sites, mainly from the Fabaceae family, recognized for their N-fixing capacity. The leaf area (AF) and the specific leaf area (AFE) were measured for six species in each forest type, following the standard methodology for functional studies. For all species, the AF and AFE values increased in disturbed forests with respect to BR, suggesting intraspecific plasticity in response to environmental changes, such as greater light availability and less competition for space and nutrients due to biomass removal. Canopy tree species responded to disturbance with slight changes in AF and AFE, suggesting less plasticity that characterizes the last successional species. Density and length of spines were measured in the BR and in RoI+F, being the length the one that increased significantly among the disturbed forest species. Indicating investment of resources in that trait, as a strategy used by species to protect themselves from attacks by herbivores and the effect of other disturbances. The shrub layer species were those that produced the highest vigor and resprout capacity after fire events.

Although the species present a phenotypic plasticity to counteract the effects produced by the disturbances, according to the results obtained, the cost of investing resources to regenerate and protect itself is exceeding the cost that the species should invest in growing, for example, in height to the provision of important ecosystem services, such as carbon storage. With these results, it is expected to contribute to the understanding of the response

of the vegetation to changes in land use and to generate antecedents to adjust forest management plans under conservation and sustainability criteria.

**Key words:** Anthropic disturbance, Semiarid Chaco, Functional traits, Native vegetation

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

---

La preocupación mundial en torno a la conservación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos que brindan las diferentes unidades de vegetación resalta la necesidad de conocimiento sobre el funcionamiento de las especies y de las interrelaciones que establecen entre sí y con el medio físico. Debido a que la estructura y composición de las comunidades vegetales influyen en el funcionamiento de los ecosistemas, describirlas desde una perspectiva funcional es actualmente el mejor enfoque para comprender sus dinámicas temporales y espaciales, sus respuestas a disturbios, y sus capacidades de resiliencia (Chapin *et al.*, 2000; Díaz y Cabido 2001; Cornelissen *et al.*, 2003; Garnier *et al.*, 2004). Esta aproximación también permite comparaciones y generalizaciones significativas entre sitios con baja afinidad taxonómica (Díaz *et al.*, 2011).

El Gran Chaco representa la segunda mayor formación boscosa de Sudamérica, con una extensión aproximada de 1.100.000 km<sup>2</sup>. Abarca el norte de Argentina, oeste de Paraguay, sudeste de Bolivia, y el extremo occidental de Mato Grosso do Sul en Brasil (Bucher 1982; Olson *et al.*, 2001; Grau *et al.*, 2008). Está formado por un mosaico variado de vegetación xerófila, bosques, sabanas y pastizales generados por factores edáficos, climáticos y por eventos de fuego (Cabrera, 1976). En Argentina el bosque chaqueño tiene una superficie de 600.000 km<sup>2</sup> ([www.fundapaz.org.ar](http://www.fundapaz.org.ar), 2016) y es considerado el ecosistema más extenso del país (Giménez, 2011). A grandes rasgos, el Chaco se divide en dos regiones principales, el Chaco Húmedo y el Chaco Seco, este último caracterizado por un clima semiárido estacional con precipitaciones en un rango de 500 a 800 mm (Cabrera 1976, Oyarzábal *et al.* 2018). En la porción este del último, la vegetación nativa comprende bosques caducifolios mixtos de quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis lorentzii*) y quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*). En él se distinguen 3 estratos (superior, medio e inferior), así como sabanas, pastizales y arbustales (Oyarzabal *et al.* 2018, Zeballos *et al.* 2020).

En este ecosistema el fuego y la herbivoría naturales, el aprovechamiento forestal sin planificación y las prácticas de manejo productivo como el rolado, el fuego, el pastoreo intensivo y los desmontes constituyen los disturbios más frecuentes (Ferraina *et al.*, 2021). Estas prácticas modifican el patrón natural de disturbios y, por lo tanto, producen cambios en la estructura de la vegetación (Tálamo *et al.*, 2003, 2009; Kunst *et al.*, 2014) y afectan la dinámica y el balance entre comunidades dominadas por leñosas y aquellas dominadas por herbáceas (Adámoli *et al.*, 1900; Bravo *et al.*, 2001, 2010; Morello *et al.*, 2006). Extensas áreas han sido abandonadas a causa de manejos inapropiados, sin un sentido de utilización sustentable. Debido a los efectos negativos observados sobre diferentes servicios ecosistémicos como consecuencia de estas formas de utilización (Gasparri *et al.*, 2008, Amdan *et al.*, 2013; Conti y Diaz 2013; Loto 2018; Baldassini y Paruelo 2020) la restauración o rehabilitación de estas áreas representa un gran desafío para la conservación de especies y de procesos ecológicos. Para ello, es necesario generar bases para un manejo sustentable de los ecosistemas chaqueños.

La región Chaqueña argentina es considerada un área de alta prioridad de conservación debido a la presencia de especies de plantas endémicas, como las de los géneros *Schinopsis* y *Bulnesia* (Hueck, 1978). Así mismo, esta región fitogeográfica es considerada una de las de mayor aptitud ganadera y forestal, con una población rural fuertemente ligada a la explotación de la vegetación nativa (Costanza y Neuman 1997; Morello *et al.*, 2007; Bravo *et al.*, 2016). El uso de la vegetación por parte de la población de nativos y colonos, desde fines del siglo XIX y hasta la actualidad, ha producido un deterioro en el estado de las comunidades y de los servicios ambientales que brindan (Gasparri *et al.*, 2009, Torrella *et al.*, 2015). A esto se suman otros procesos de modificación drástica de la estructura vegetal debido a cambios en el uso de la tierra para el establecimiento de agricultura o ganadería (Paruelo *et al.*, 2005). Por ello es necesario comprender la dinámica de las comunidades vegetales y los factores que las condicionan, entre ellos el clima y los disturbios. Esto permitiría garantizar la sustentabilidad de los recursos y asegurar la subsistencia de una fracción importante de la población rural de nuestro país.

## 1. 1. Los disturbios como modeladores del paisaje y de la biodiversidad.

Un disturbio es un evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura del ecosistema, comunidad o población y cambia los recursos, la disponibilidad de sustratos o el ambiente físico (Pickett y White 1985). El rol de los disturbios naturales y antropogénicos como modeladores de la estructura y composición de los bosques es cada vez más importante debido al efecto que causan, en su conjunto, tanto sobre la conservación de las especies como de los procesos ecosistémicos en unidades de paisaje (Pickett y White 1985, Ríos 2002; González *et al.*, 2014). Los regímenes de perturbación están cambiando rápidamente, y las consecuencias de tales cambios para los ecosistemas y los sistemas socioecológicos vinculados son y serán profundas (Turner 2010).

Los ambientes naturales del Chaco han sido utilizados desde tiempos precolombinos por habitantes nativos de la región para la obtención de leña para calefacción, y para el pastoreo por ungulados nativos (Morello *et al.*, 2005). Desde finales del siglo XVII la incorporación a la región de ungulados domésticos, principalmente bovinos, y la explotación de las maderas de bosque nativos para la industria taninera y la fabricación de durmientes para ferrocarriles impusieron un régimen de explotación creciente, con criterios netamente extractivos (Herrera *et al.*, 2005). La tala, desmontes, la ganadería bajo monte, sistemas silvopastoriles y la exploración para petróleo representan otros usos de los bosques nativos de la Región Chaqueña (Herrero *et al.*, 2015, Kunst *et al.*, 2016, Ferraina *et al.*, 2021).

Los incendios forestales también fueron disturbios frecuentes en la región chaqueña argentina (Morello y Saravia Toledo, 1959; Adámoli *et al.*, 1990; Tálamo y Caziani, 2003; Bravo *et al.*, 2001; 2010) y actualmente son considerados un proceso ecológico y evolutivo presente en gran parte de los ecosistemas terrestres (Hardestry *et al.*, 2006; Pausas 2012; Clarke *et al.*, 2015; Pausas y Keele 2016). Los incendios modelan la distribución, estructura y dinámica de las comunidades vegetales, dentro de un rango histórico propio de cada ecosistema (Bond *et al.*, 2005, Pausas 2012, Kuemmerle *et al.*, 2017). Como proceso ecológico, el fuego selecciona especies con ciertos valores de rasgos funcionales (rebrote, longitud del ciclo de vida, entre otros) que confieren valor adaptativo a las nuevas condiciones ambientales que impone el régimen de elevada frecuencia de fuego (Carbone *et al.* 2017). Actualmente, los incendios forestales (Pausas 2012) persisten como una perturbación inducida en su mayoría por la especie humana, principalmente como una herramienta de manejo en áreas abiertas de pastizales y sabanas, y en bosques bajo sistemas silvopastoriles (Kunst *et al.*, 2012; 2014).

Los incendios fuera de su régimen natural, pueden significar perturbaciones que pongan en peligro la estabilidad de los ecosistemas, la composición de especies y estructura de la vegetación a distintas escalas espacio-temporales (Pausas 2012; Landi 2018; Pellegrini *et al.*, 2021). La variación de la frecuencia de fuego produce cambios en la estructura de la vegetación, en la riqueza y en la composición florística y favorece la formación de comunidades herbáceas y arbustivas más inflamables, propensas a la ocurrencia de futuros incendios (Kunst y Bravo 2003; Carbone *et al.*, 2017).

Los quemas prescritas son prácticas de manejo comunes en zonas de pastizales y sabanas en donde se emplean para mejorar el rebrote de los pastos y controlar la invasión de especies arbustivas (Coria *et al.*, 2021; Fisher *et al.*, 2007; Kunst *et al.*, 2012; 2016). En determinadas áreas se emplean después de rolados, representando una combinación de disturbios que controlan la vegetación arbustiva en sistemas silvopastoriles y en sabanas arbustificadas (Ledesma *et al.*, 2018, Coria *et al.*, 2021). Su aplicación como práctica de manejo se ha extendido aún en áreas protegidas, donde la interrupción del régimen natural de incendios y cuestiones vinculadas a aspectos productivos (sobrepastoreo en áreas ganaderas) han favorecido la arbustificación de parches de sabana, indispensables para la conservación de algunas especies valiosas de fauna nativa (Coria *et al.*, 2021).

Entre los usos más tradicionales de los bosques de la región chaqueña semiárida se encuentran el pastoreo extensivo y la extracción forestal no planificada. Generalmente, ambas actividades se desarrollan sin un manejo adecuado, por lo que no se puede controlar el efecto que estos usos tienen sobre la vegetación nativa, y por lo tanto, no se puede asegurar el mantenimiento de los mismos a largo plazo (Navall 2008). El aprovechamiento forestal tradicional en la Región Chaqueña consiste en la extracción de los mejores árboles para madera aserrada, postes, y aquellos sin aptitud forestal, para usos de menor valor como el carbón vegetal (Rueda *et al.*, 2015, Loto 2021). El ritmo de extracción supera, por lo general, las tasas de regeneración y crecimiento, por lo que cada vez se extraen ejemplares de menor porte. No se aplican medidas de manejo a futuro de la masa forestal, sino que se trata más bien de una explotación de tipo minera (Navall 2008).

El rolado consiste en un método mecánico para la remoción parcial, tumbado y arrastre de la vegetación leñosa arbustiva nativa, que emplea un cilindro de metal pesado, con cuchillas soldadas a su superficie, traccionado por un tractor (Albanesi *et al.*, 2013; Silberman *et al.*, 2015; Ledesma *et al.*, 2018). Estas prácticas modifican la estructura forestal temporalmente, permitiendo en muchos casos, la siembra de pasturas para incrementar la oferta forrajera

en sistemas silvopastoriles, y facilitar la accesibilidad y el tránsito del personal y de la hacienda (Kunst *et al.*, 2008). Sin embargo, a pesar que se propone como conservativa, la práctica de rolado de baja intensidad puede afectar la productividad aérea y subterránea, las tasas de acumulación de carbono, y el reciclado de nutrientes (Albanesi *et al.*, 2013).

Los tratamientos de rolado intensivo generan además grandes volúmenes de material leñoso que a menudo se queman, ya sea voluntariamente o por accidente, generando grandes pérdidas de materia orgánica y daños a la comunidad vegetal remanente (Albanesi *et al.*, 2013). Otro efecto de la apertura del bosque es la disminución de la rugosidad del sistema, aumentando la velocidad del viento circulante. En los casos de aperturas más drásticas, esto deja expuestos a los individuos a velocidades de viento superiores a aquellas con las que crecieron. Como consecuencia, y por no tener un sistema radical acorde a las nuevas fuerzas a las que son sometidos, son comunes las caídas de los árboles remanentes (Navall, 2008).

## **1. 2. Respuesta de la vegetación a los disturbios**

Los disturbios antrópicos anteriormente mencionados producen cambios estructurales en la vegetación nativa (Tálamo *et al.*, 2003; 2009; Kunst *et al.*, 2003; 2009, Loto y Bravo, 2020) y afectan la dinámica y el equilibrio entre las comunidades dominadas por especies leñosas y herbáceas (Adámoli *et al.*, 1900; Bravo *et al.*, 2001; 2010, Morello *et al.*, 2006). Las pérdidas de biodiversidad, de las reservas de carbono y de la aptitud del suelo son algunos de los resultados indeseables de la explotación no planificada de los bosques (Vásquez-Grandón *et al.*, 2018). Aunque algunos bosques nativos del Chaco exhiben una alta resiliencia después de las perturbaciones (Tálamo *et al.*, 2012), en otros casos este patrón no es tan claro, al menos en el corto plazo (Lipoma *et al.*, 2021). Actualmente se están produciendo nuevos patrones de perturbaciones con una tendencia creciente a la deforestación y la posterior conversión de la cobertura de la tierra debido a la agricultura extensiva, la implantación de pastos megatérmicos (Grau *et al.*, 2005; Boletta *et al.*, 2006; Gasparri y Grau, 2009) y sistemas silvopastoriles (Kunst *et al.*, 2016). Por otro lado, es importante destacar que muy comúnmente estos disturbios no se producen de manera aislada, sino como una combinación de los mismos, lo cual implica que las especies vegetales tienen que ofrecer una respuesta a la misma.

### 1.3. Enfoque funcional

Actualmente, el estudio de los rasgos funcionales de las plantas se considera el mejor enfoque para comprender las respuestas de la comunidad vegetal a las perturbaciones y evaluar su dinámica temporal y espacial. Este enfoque funcional considera que ciertos rasgos de la planta pueden usarse para describir, de manera rápida y sencilla, las propiedades y los procesos del ecosistema que dependen de ellos (Chapin *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Negret-Salgado y Paz 2015). Los rasgos de las plantas se pueden clasificar como "rasgos de respuesta" cuando sus valores cambian después de las variaciones en factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes y agua. Por otro lado, los rasgos de las plantas que ejercen efectos sobre los procesos del ecosistema, como la productividad primaria, la evapotranspiración y la descomposición, se denominan "rasgos de efectos" (Díaz y Cabido, 2001; Lavorel y Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2008)

Tabla 1. Algunos rasgos funcionales como el Área foliar (AF) y el Área foliar específica (AFE) pueden considerarse simultáneamente como rasgos de respuesta y efecto. Así, los atributos de la planta (es decir, los valores que adquiere un rasgo de la planta) pueden ser no solo una respuesta a los cambios en la estructura de la comunidad, de la planta, y la disponibilidad de recursos, sino también un factor que afecta la productividad primaria neta, el secuestro de carbono, la absorción de nitrógeno, los ciclos biogeoquímicos y la tasa de descomposición (Lavorel *et al.*, 1997, Violle *et al.*, 2007). Por lo tanto, no solo la complejidad de la vegetación, sino también las características y el papel de cada especie dominante podrían ser cruciales para determinar los flujos de nutrientes y la complejidad de la vegetación en escenarios de uso del suelo y cambios climáticos (Wright *et al.*, 2004; Onaindia *et al.*, 2013). Los rasgos funcionales de las especies afectan la dinámica de las comunidades vegetales en ambientes regularmente alterados (Noble y Gitay, 1996; Díaz y Cabido, 1997). Estos rasgos incluyen características morfológicas, fisiológicas y fenológicas (por ejemplo capacidad de rebrote, área foliar, área foliar específica, espinescencia, entre muchos otros) que representan y expresan diferentes estrategias ecológicas de las plantas que componen una comunidad, y que determinan cómo responden a los disturbios (Lavorel y Garnier, 2002; Diaz *et al.*, 2004; Violle *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). De acuerdo a la hipótesis de proporción de biomasa (Grime, 1986), las especies individuales tendrán diferentes efectos según sea la abundancia relativa de cada especie (y su atributo típico) en la comunidad. A partir de los atributos de cada especie para un rasgo funcional, y sus abundancias relativas, se puede estimar el valor de la media ponderada de la comunidad (CWM). Esta indica el valor esperado para dicho rasgo en una muestra tomada

al azar de la comunidad (Garnier *et al.*, 2004). Los valores de CWM son representantes de la diversidad funcional de una comunidad de plantas y de cómo responde a los cambios ambientales, ya que son muy sensibles a las perturbaciones (Díaz y Cabido, 1997; Vandewalle *et al.*, 2010, Pérez Harguindeguy *et al.*, 2022)

El hábito de crecimiento de las plantas refleja adaptaciones ecofisiológicas como la maximización de la producción fotosintética, la optimización de la altura y el posicionamiento del follaje para evitar o resistir el pastoreo por herbívoros específicos (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Es un rasgo que comúnmente se modifica en presencia de disturbios (Mueller *et al.*, 2007; Zizka *et al.*, 2014), puede alterar servicios ecosistémicos como la captura de carbono (Loto, 2021) y la persistencia de las especies, ya que las predispone a un diferente funcionamiento vegetativo y reproductivo. Intrínsecamente asociada al hábito de crecimiento, la altura máxima de la planta influye en la capacidad de las especies de interceptar la luz en el gradiente vertical de la vegetación, lo que tiene efectos marcados en su vigor competitivo y en alcanzar el tamaño reproductivo (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). A nivel comunitario, este rasgo se relaciona positivamente con la capacidad para almacenar carbono (Conti y Díaz, 2013), y su modificación a causa de la recurrencia de disturbios antrópicos tiene efectos en la funcionalidad de una comunidad a nivel ecosistémico.

La persistencia foliar se considera como un rasgo funcional relevante para interpretar la asignación de energía a la construcción de órganos aéreos y subterráneos, así como al almacenamiento (Lloret, 2004). En distintas comunidades vegetales, el balance entre especies de diferente persistencia foliar resulta significativo en relación a la economía de carbono, las tasas de acumulación de biomasa y la provisión de servicios ecosistémicos (Tomlinson *et al.*, 2014). Las especies caducifolias son aquellas que pierden gran porcentaje de sus hojas durante los periodos de estrés hídrico, principalmente en la estación seca. Por otro lado, las especies perennifolias mantienen las hojas durante todo el año, experimentando una caída foliar paulatina, que permite el reemplazo constante de las hojas senescentes por hojas nuevas (González-Rodríguez *et al.*, 2014). Los cambios en los patrones de fenología foliar se consideran indicativos de eventos que alteran el funcionamiento de las comunidades vegetales, muchas veces relacionados a cambio climático y cambios en el régimen de disturbios (Yadav y Yadav, 2008; González-Rodríguez *et al.*, 2014). Santacruz *et al.* (2019; 2021) y Bravo *et al.* (2018) determinaron la importancia de la periodicidad foliar como variable para categorizar grados de inflamabilidad en

especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina, y se ha demostrado que tiene implicancias en la capacidad de rebrote ya que las especies perennes invertirán más en reservas y estructuras del tejido foliar para resistir a las perturbaciones durante todo el año (Casals *et al.*, 2018). Por lo tanto, es de esperar que cambios en el balance de especies de diferente persistencia foliar influyan en la resiliencia y tolerancia, de las comunidades, a disturbios naturales y antrópicos (Casals *et al.*, 2018).

El área foliar (AF) es otro rasgo funcional estrechamente relacionado con estrategias ecológicas de las plantas y su respuesta a cambios en la disponibilidad de nutrientes y en el régimen de disturbios (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Es la métrica más común para analizar el tamaño de la hoja y se define como el área de la hoja individual, expresada en mm<sup>2</sup> (Salgad-Negret *et al.*, 2015). Por ello, la variación interespecífica en área foliar se ha estudiado en relación a gradientes climáticos y geológicos donde se manifiestan cambios en las temperaturas, disponibilidad de agua y nutrientes (Ackerly *et al.*, 2002; Baraloto *et al.*, 2010b). El estrés por elevadas temperaturas, baja disponibilidad de agua y nutrientes, y elevada radiación tienden a seleccionar hojas relativamente pequeñas (Ackerly *et al.*, 2001). Dentro de una zona climática, la variación en el área foliar también puede estar relacionada con el tamaño de la planta, de las ramas, la anatomía y la arquitectura, el número de hojas y número de yemas laterales, entre otros aspectos (Diaz *et al.*, 2016; Garcia de la Riva, 2016). El área foliar específica (AFE) es una variable indicadora de la productividad primaria neta ya que está directamente relacionada con la tasa fotosintética y con la concentración de N en hojas (Ackerly *et al.*, 2002, Lavorel y Garnier, 2002; Wright *et al.*, 2004; Carreño-Rocabado *et al.*, 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Casals *et al.*, 2018; Vaieretti *et al.*, 2021). Es considerada junto con el área foliar uno de los rasgos funcionales más sensibles a los cambios drásticos en relación a la disponibilidad de recursos que producen los disturbios (Lloret, *et al.*, 2005; Arnan, *et al.*, 2007). Así, por ejemplo, Blakhall, *et al.*, 2012 determinaron la disminución de humedad foliar, tamaño de la hoja y área foliar específica en sitios recientemente quemados y/o pastoreados. Carbone *et al.* (2017) comunicaron cambios en el área foliar específica en áreas con diferente frecuencia de fuegos. La consistencia foliar está relacionada con el espesor de la lámina y la dureza o resistencia física. La primera se encuentra determinada por el número y espesor de capas de clorénquima; mientras la dureza o resistencia mecánica, relacionada con la inversión en C para protección estructural de los tejidos fotosintéticos en general (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). A nivel global, las hojas esclerófilas, semi-rígidas, engrosadas o coriáceas son características de ambientes secos y semiáridos, mientras que las hojas

de tipo herbácea, muestran una asociación en ambientes con mayores precipitaciones (Wright *et al.* 2004) (citado por Loto, 2021). Estas características están relacionadas a la proporción de tejido esclerenquimático e influyen también en la tasa de descomposición de la hojarasca (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Casals *et al.*, 2018). Edwards *et al.* (2000) encontraron que el AFE está negativamente correlacionada con el grado de esclerofilia, observándose un AFE más baja en hojas más esclerófilas (o más coriáceas).

La espinosidad es un rasgo funcional vinculado a la tolerancia a la sequía (Charles-Domenique *et al.*, 2016), a la defensa de las plantas contra la herbivoría (Bucher 1987; Tomlinson *et al.*, 2015) y como mecanismo de evasión al fuego (Allen, 2008). La espinosidad es un carácter genético, inducible o facultativo. Su presencia puede cambiar con la edad de la planta y en respuesta a disturbios como la herbivoría (Leife, 2010; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Cuando está vinculado a la defensa, especialmente contra vertebrados, se encuentran fuertemente lignificadas lo que implica una elevada inversión de energía de la planta en producirlas (Tomlinson *et al.*, 2015). Los tipos, tamaños, ángulos y densidades de espinas pueden variar significativamente dentro de una misma especie (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) y entre especies de una misma comunidad (Bravo *et al.*, 2019). Debido a que en el ambiente chaqueño la presencia de espinas es un carácter común a un gran número de especies (Bucher, 1987), es probable que reflejen los cambios en la intensidad de disturbios, la liberación de recursos dentro de sus bosques y que jueguen un rol importante en la protección de la regeneración de especies sensibles al pastoreo (Tálamo *et al.*, 2015).

La capacidad de rebrote es una de las estrategias más exitosas para restablecimiento de la vegetación en áreas disturbadas (Espelta *et al.*, 2003; Montenegro *et al.*, 2004; Quevedo *et al.*, 2004; Jaureguiberry *et al.*, 2020). Existen antecedentes de que las especies de leñosas nativas de los bosques chaqueños poseen una elevada capacidad de regeneración por rebrotes, especialmente entre especies del estrato arbustivo respecto a las especies del dosel (Zizka *et al.*, 2014; Ledesma *et al.*, 2018; Barchuck *et al.*, 2006; Tálamo y Caziani, 2003; Herrero *et al.*, 2015; Bravo *et al.*, 2014; Ledesma, 2018), a expensas de un importante banco aéreo de yemas axilares (Bravo *et al.*, 2019) y a la capacidad de diferenciar yemas adventicias en la zona del cuello (Barchuck *et al.*, 2006), aún en el estadio de plántula. Sin embargo, la información sobre la naturaleza del rebrote (basal, epicórmico o desde órganos subterráneos) y su eficiencia en la supervivencia de las especies a condiciones postdisturbio es aún escasa (Herrero *et al.*, 2015). Existen algunas evidencias de que la

intensidad del disturbio (fuego y rolados por ejemplo), influye en el tipo de rebrotes y en la recuperación de la estructura aérea de la planta (Bravo *et al.*, 2014; Ledesma *et al.*, 2018).

La manera en que las especies responden a los disturbios y al estrés ambiental, define la persistencia de las especies, la estructura de la vegetación y los servicios que brindan. Particularmente, en ambientes dominados por leñosas (bosques, sabanas y arbustales), el mantenimiento de la estructura vertical y horizontal es esencial para la provisión de servicios ecosistémicos como protección contra la erosión, aporte de hojarasca y forraje, provisión de madera y otros productos forestales no madereros. Un desarrollo sustentable, deberá por lo tanto asegurar la permanencia de estos servicios en niveles aceptables, aún en caso de que los mismos se encuentren bajo una actividad productiva. Considerando los antecedentes presentados, la presente tesis pretende evaluar los efectos de algunos disturbios antrópicos en el Chaco semiárido, analizando los cambios que éstos pueden generar en la composición de especies, estructura y funcionalidad con respecto a un bosque de referencia.

**Tabla 1.** Rasgos funcionales de especies de leñosas nativas considerados en este trabajo y su relación con procesos ambientales desde una perspectiva de respuesta y efectos. Adaptado de Cornelissen *et al.* 2003

Rasgo funcional	Abreviatura	Unidad	Respuesta		Efecto
			<b>Filtro ambiental</b>	<b>Filtro biológico</b>	
<b>Hábito de crecimiento</b>	H.crto.	Categorico	Clima - CO <sub>2</sub> Recursos del suelo Disturbios	Fuerza competitiva planta defensa/protección	Ciclos biogeoquímicos Régimen de disturbio
<b>Altura máxima</b>	Amax	m	Clima - CO <sub>2</sub> - Recursos del suelo - Disturbios	Fuerza competitiva planta defensa/protección	Ciclos biogeoquímicos Régimen de disturbio
<b>Espinosidad</b>	Esp.	Nº - mm	Clima	Fuerza competitiva planta defensa/protección	
<b>Área foliar</b>	AF	mm <sup>2</sup>	Clima - Recursos del suelo	Fuerza competitiva planta defensa/protección	Ciclos biogeoquímicos
<b>Área foliar específica</b>	AFE	mm <sup>2</sup> mg	Clima - CO <sub>2</sub> - Recursos del suelo	Fuerza competitiva planta defensa/protección	Ciclos biogeoquímicos
<b>Consistencia foliar</b>	C.Foliar	Categorico	Clima- Recursos del suelo- Disturbios	Fuerza competitiva planta defensa/protección	Ciclos biogeoquímicos
<b>Periodicidad foliar</b>	PerFol	Categorico	Clima - Recursos del suelo	Fuerza competitiva	Ciclos biogeoquímicos Régimen de disturbio
<b>Capacidad de rebrote</b>	CapReb	%	CO <sub>2</sub> - Recursos del suelo Disturbios	Reservas del banco de yemas	Ciclos biogeoquímicos

## 1.4. Objetivos

### Objetivo general

Evaluar la respuesta de comunidades leñosas nativas de bosques del Chaco semiárido a disturbios antrópicos, a través de los cambios en la composición de especies, en los atributos funcionales vegetativos dominantes, y en los patrones de rebrote.

### Objetivos específicos

1-Determinar la composición, diversidad, estructura y proporción de tipos funcionales de plantas leñosas en bosques chaqueños con diferentes historias de disturbios (Capítulo 2).

2- Evaluar los cambios en el área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y espinosidad en especies leñosas y su rol como variables indicadoras de la intensidad de disturbios antrópicos (Capítulo 3).

3- Caracterizar los patrones de rebrote como estrategia de regeneración post disturbio en especies leñosas dominantes del dosel, estrato intermedio y estrato arbustivo de bosque chaqueño semiárido (Capítulo 4).

### **1.5. Hipótesis y predicciones**

La hipótesis general de esta tesis considera que los disturbios producen cambios directos en la composición y estructura de las comunidades leñosas, y consecuentemente cambios indirectos en la disponibilidad de recursos (humedad, luz, espacio y nutrientes). Estos cambios originan variaciones en los atributos funcionales de la vegetación con respecto a los de un bosque de referencia, sin disturbio antrópico, y se manifiestan en la dominancia de especies con estrategias adquisitivas en el uso de recursos. Tales variaciones representan respuestas ecológicas que permiten estimar la capacidad de resiliencia de los bosques chaqueños y el efecto de disturbios sobre los principales servicios ecosistémicos.

**1.5.1.** Determinar la composición, diversidad, estructura y proporción de tipos funcionales de plantas leñosas en bosques chaqueños con diferentes historias de disturbios (Capítulo 2, Objetivo 1).

**Hipótesis 1:** Los disturbios como el rolado, el aprovechamiento, el fuego y el pastoreo intensivo, generan cambios en la composición, diversidad y estructura de las comunidades boscosas del Chaco semiárido, provocando una variación en la proporción de rasgos y tipos funcionales de leñosas. Esta hipótesis considera los antecedentes de Giorgis et al (2013), Loto y Bravo (2020), Loto (2021), que mencionan cambios en la diversidad, estructura, y en la proporción de rasgos y de grupos funcionales de leñosas en bosques con diferentes combinaciones de disturbios antrópicos. Aunque estos antecedentes corresponden a áreas de Chaco Serrano y Chaco Semiárido, respectivamente, aquí se evalúan diferentes tipos y combinaciones de disturbios, lo que garantiza la originalidad de los datos que se buscan reunir en el presente trabajo.

**Predicción 1:** Partiendo de la hipótesis de que los disturbios comunes en nuestra región como el rolado, el aprovechamiento, el fuego y el pastoreo intensivo, generan cambios en las comunidades leñosas, se espera que exista una mayor diversidad de especies con menor altura y diámetro en sitios con disturbios y un incremento de la abundancia relativa de especies arbustivas.

**Predicción 2:** En los sitios disturbados, se espera un incremento del hábito de crecimiento arbustivo de especies con estructura típicamente arbórea, provocando un cambio en la proporción de rasgos respecto a los del bosque de referencia (aumento del número de tallos, espinas y rebrotes) lo que llevaría a una reducción del estrato arbóreo y a un aumento de la dominancia de especies con estrategias típicas de un estadio de sucesión temprana.

**1.5.2.** Evaluar cambios en el Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) y espinosidad en especies leñosas, y su potencial como variables indicadoras de la intensidad de disturbios (Capítulo 3, Objetivo 2).

**Hipótesis 1:** En comunidades sometidas a disturbios, las plantas pueden destinar los recursos liberados durante un período de tiempo discreto, a la producción de órganos foliares y estructuras defensivas (Pérez Harguindeguy *et al.*, 2013, Schombeck *et al.*, 2015). Como consecuencia, considerando a los caracteres funcionales Área Foliar, Área foliar Específica, y espinosidad como caracteres de respuesta (Lavorel y Garnier 2002), las especies pueden incrementar los valores de los mismos en sitios que han sido sometidos a disturbios y han visto modificada la fisonomía o estructura de la comunidad vegetal. Debido a que las hojas de mayor AFE suelen ser más palatables (Blackhall *et al.*, 2012), podrían demandar a la planta una mayor inversión de energía en estructuras de defensa contra la herbivoría, como espinas y aguijones.

**Predicción 1:** Las especies leñosas del Chaco Semiárido presentarán mayor AF y AFE, y tendrán mayor densidad y/o longitud de espinas (Tomlinson *et al.*, 2015) en sitios con disturbios que en bosque de referencia (conservado).

**Hipótesis 2.** La disponibilidad de recursos y luz que se generan en un ambiente disturbado determinan qué especies o qué formas de crecimiento dominaran en el mismo, lo cual se traduce en una comunidad con diferentes abundancias de especies adquisitivas o conservadoras desde el punto de vista de la utilización de recursos o la inversión en estructuras de defensa y/o sostén. Estos cambios en el ambiente pueden generar variaciones en el área foliar y área foliar específica para reestructurar la canopia y acumular reservas para el reemplazo del follaje una vez superada la etapa desfavorable para el crecimiento.

**Predicción 1:** se espera que los arbustos tengan mayor AFE que los árboles y que el AF sea mayor en las especies que alcanzan el dosel.

**Predicción 2:** Se espera que las especies de hojas caducas tengan mayor AF y AFE que las de hojas perennes, ya que en plantas con follaje caduco pueden ser necesarias altas tasas de fotosíntesis para acumular reservas para el reemplazo del follaje. Esto se relacionaría con una estrategia adquisitiva en el primer caso (caduca y elevada AFE), y conservadora en el segundo (perenne y baja AFE).

**1.5.3.** Evaluar el patrón de rebrotes post-fuego de especies de leñosas nativas de bosques chaqueños (Capítulo 4, Objetivo 3).

**Hipótesis 1:** La remoción de biomasa generada por disturbios como el fuego, el pastoreo y los rolados incrementa el número de rebrotes en especies de leñosas nativas, a partir de un mayor tamaño del banco de yemas. Las especies arbustivas tienden a producir un mayor número de rebrotes de menor diámetro que las arbóreas, lo que les permite dominar en los estadios tempranos de sucesión postdisturbio.

**Predicción 1:** La capacidad de rebrote será mayor entre especies con hábito de crecimiento arbustivo y el crecimiento de los rebrotes en altura y diámetro será mayor en especies arbóreas que en especies arbustivas, lo cual guarda relación a una importante asignación de recursos al crecimiento en altura y diámetro del tallo principal en las arbóreas.

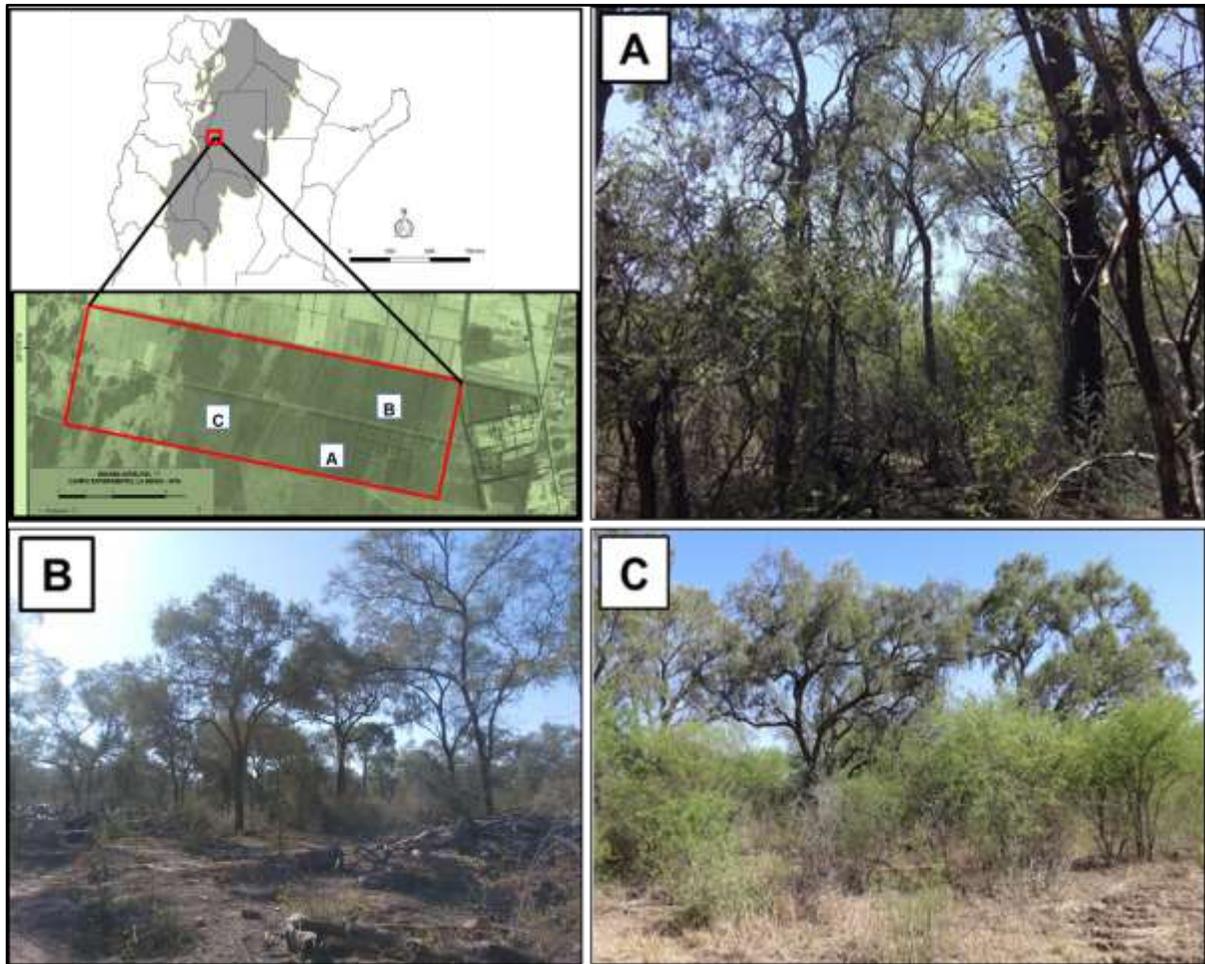
## 1.6. Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la región del Chaco occidental argentino, caracterizada por un clima estacional semiárido (Fig. 1). La precipitación promedio anual es 640 mm (1912–2012; INTA 2012) que se concentra entre los meses de octubre a abril. La temperatura media del mes más frío (julio) es de 16,6 °C y la temperatura media del mes más cálido (enero) es de 28,8 °C (Moscuza *et al.* 2003). La región del Chaco es el segundo bioma forestal más grande de América del Sur (Dinerstein, 1995). La vegetación nativa de la región del Chaco comprende un mosaico de bosques, matorrales, sabanas y praderas (Oyarzabal *et al.*, 2018, Cabido *et al.*, 2018; Giorgis *et al.*, 2013) que contiene especies endémicas con un alto interés de conservación, como el *Schinopsis lorentzii*, *Bulnesia sarmientoi*, entre otros (Torrella *et al.*, 2015). La Región Chaqueña argentina tiene una

población rural significativa y comunidades indígenas que utilizan vegetación y fauna nativas para su subsistencia (Pengue *et al.*, 2005; Torrella *et al.*, 2006).

El bosque nativo, denominado "bosque de dos quebrachos", presenta un estrato superior que alcanza más de 20 m de altura, constituido por *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. (Quebracho colorado) Anacardiaceae y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl. (quebracho blanco) Apocynaceae y un estrato intermedio de 7 a 12 m de altura con *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild (mistol) Rhamnaceae, *Prosopis nigra* Griseb (algarrobo negro) Fabaceae, *Prosopis ruscifolia* Griseb Fabaceae y *Parkinsonia praecox* (Ruiz & Pav. Ex Hook.) Hawkins (brea) Fabaceae. El estrato de bosque bajo, puede alcanzar los 7 m de altura, constituido por especies de *Acacia aroma* de *Senegalia gilliesii* (Ex: *Acacia furcatispina*), *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. (tala) Celtidaceae, *Atamisquea emarginata* Miers ex Hook. & Arn (atamisqui) Capparaceae, *Castela coccinea* (Griseb) (mistol del zorro) Simaroubaceae, *Condalia microphylla* Cav. (Piquillin) Rhamnaceae, *Schinus fasciculatus* y *Schinus bumeloides* (molles) Anacardiaceae. El estrato herbáceo está constituido por especies de gramíneas y latifoliadas (Oyarzabal *et al.*, 2018; Cabido *et al.*, 2018; Loto y Bravo 2020).

Los sitios de muestreo están ubicados en la Estación Experimental Francisco Cantos, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (28° 3' Lat. S y 64° 15' Long. O) y ubicado a 28 km de la ciudad de Santiago del Estero. La Estación Experimental tiene una superficie de aproximadamente 8.000 ha con un mosaico de bosques, pastizales, sabanas y matorrales en diferentes estados conservacionales (Coria *et al.*, 2017). Está incluida en una llanura ligeramente ondulada con una altitud sobre el nivel del mar entre 90 metros al este y 265 metros al oeste. El suelo tiene una textura limo a franco arenoso, con un PH promedio > 7, concentraciones totales de N de 4700 kg/ha y P disponible de 107 kg/ha (Lorenz, 1995). La Estación Experimental cuenta con un área protegida recientemente establecida, sin perturbaciones, destinada al monitoreo de bosques secundarios en regeneración y algunas parcelas forestales con diferentes regímenes de perturbaciones como la tala forestal, incendios forestales, incendios prescritos (Bravo *et al.* 2014) y otros combinados con el ganado. En algunas parcelas forestales con ganado se han sembrado pasturas exóticas para mejorar la producción de pasto antes del corte de madera (Kunst *et al.*, 2012; Coria *et al.*, 2017; Ledesma *et al.*, 2018).



**Figura 1:** Localización del área de estudio en la Estación Experimental Francisco Cantos, en la provincia de Santiago del Estero, Argentina, y sitios de muestreo correspondientes a los tres tipos diferentes de bosques A- Bosques sin perturbaciones a lo largo de las últimas cuatro décadas (BR); B- Bosques con rolado y aprovechamiento (Rol+A) y C-Bosques con rolado y fuego (Rol+F).

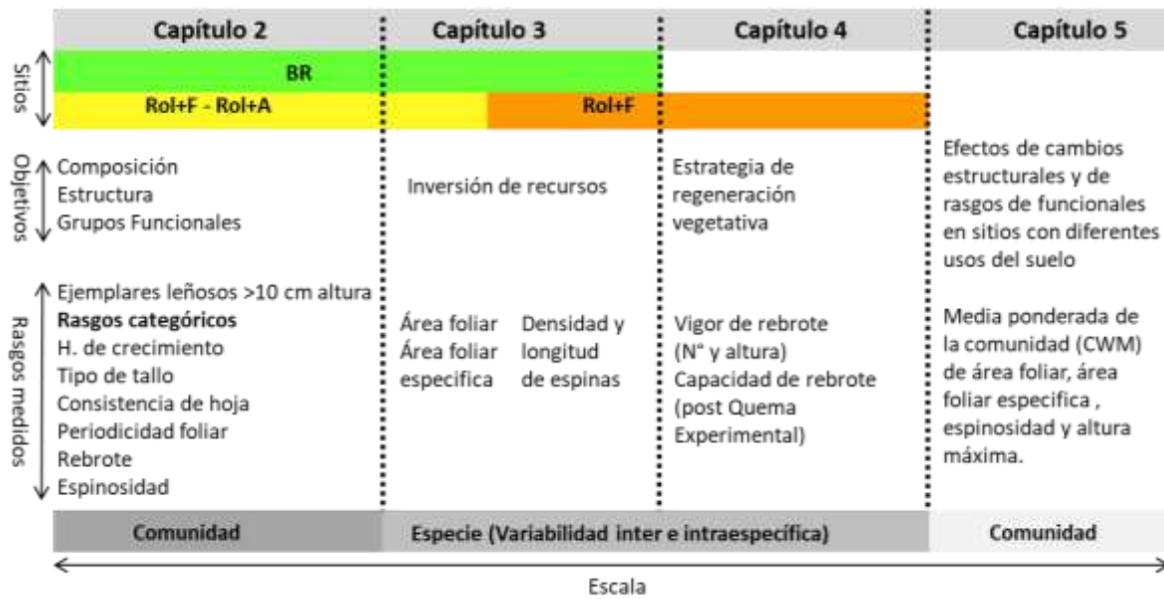
Se seleccionaron parcelas forestales pertenecientes a tres comunidades de plantas que resultan de diferentes condiciones de manejo de la tierra: a) bosque sin perturbaciones durante las últimas cuatro décadas, considerado como condición de referencia, Bosque de referencia (BR), b) bosque perturbado por incendios y una aplicación de rolado 8 años anteriores a la toma de muestras (Rol+F) y c) bosque con aplicación de rolado y aprovechamiento selectivo (Rol+A). Las parcelas forestales Rol+F se rolaron en 2008 siguiendo prescripciones técnicas (Navall *et al.*, 2008), con baja intensidad (RBI, rolado de

baja intensidad) que consiste en un solo paso de un cilindro de 1 m de longitud en el estrato arbustivo durante el período de crecimiento (verano) (Kunst *et al.*, 2016). El material muerto permaneció distribuido de manera desigual en el suelo del bosque y promovió un incendio forestal dos años después del evento de picado. Además de estos eventos, se identificaron viejos incendios forestales en estas parcelas a través de cicatrices de incendios y cortezas carbonizadas en árboles vivos, y por troncos carbonizados en el suelo, aunque se desconocen las fechas de estos eventos. Las parcelas forestales Rol+A se rolaron en 2008, luego se aprovecharon para extracción de leña para carbón, bajo un criterio de sostenibilidad que consistió en la extracción del 30% del área basal, alterando parcialmente el suelo y reduciendo la competencia de las plantas (Navall *et al.*, 2013).

### **1.7. Diseño experimental**

En los tres tipos de uso se establecieron aleatoriamente 4 parcelas de 2500 m<sup>2</sup>. Las 4 parcelas experimentales dentro de cada tipo de bosque representan las réplicas, considerando que las mismas se encuentran sujetas a la mismas fuentes de variabilidad, pero son independientes una de otra (Casillo *et al.*, 2012; Naval *et al.*, 2012; Ledesma *et al.*, 2018). En cada una de las unidades experimentales se midieron las distintas variables de respuesta en base a los objetivos propuestos. Las diferentes metodologías empleadas se detallan en los siguientes capítulos.

A continuación se presenta un esquema resumen del contenido de 4 capítulos que componen la presente tesis doctoral, indicando los diferentes niveles de trabajo en cada uno de ellos (Fig. 2).



**Figura 2.** Esquema resumen del contenido de 4 capítulos que componen la presente tesis doctoral, indicando los diferentes niveles de trabajo en cada uno de ellos (adaptado de Garcia de la Riva 2016).

## CAPÍTULO 2. COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y RASGOS FUNCIONALES EN BOSQUES CON DIFERENTES HISTORIAS DE DISTURBIOS

---

### 2.1. Introducción

Los bosques secos tropicales y subtropicales de todo el mundo están experimentando fuertes cambios de uso de la tierra que producen importantes alteraciones en la estructura, en la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Paruelo *et al.*, 2006; Kuemmerle *et al.*, 2017). El Gran Chaco sudamericano se considera la región continua de bosque seco tropical más grande del mundo (Bucher, 1982; Olson *et al.*, 2001; Grau *et al.*, 2008; [www.fundapaz.org.ar](http://www.fundapaz.org.ar), 2016). En esta región, la tala, el pastoreo, la extracción de madera y los incendios de origen antropogénico son los disturbios más frecuentes (Ferraina *et al.*, 2022). Estas prácticas alteran el patrón natural de disturbios que caracterizan a las comunidades (frecuencia, intensidad, severidad) lo cual produce cambios en la estructura de la vegetación (Tálaro *et al.*, 2003, Tálaro *et al.*, 2009; Kunst *et al.*, 2014; Pellegrini *et al.*, 2021; Ferraina *et al.*, 2022) y afectan la dinámica y el balance entre comunidades dominadas por leñosas y aquellas dominadas por herbáceas (Adámoli *et al.*, 1900; Bravo *et al.*, 2001; 2010; Morello *et al.*, 2006).

La caracterización funcional de la vegetación es complementaria a la caracterización estructural y a la composición, y generalmente, las respuestas funcionales frente a los diferentes cambios ambientales son más rápidas que las estructurales (Garnier *et al.*, 2004; Paruelo, 2008; Benedicto *et al.*, 2019). La sucesión de la vegetación en ambientes disturbados proporciona un entorno ideal para caracterizar la variación de los rasgos funcionales de la comunidad de las plantas, como un primer paso para vincular los cambios ambientales con los cambios en la función del ecosistema (Garnier 2004 *et al.*, 2004; Vilá-Cabrera *et al.*, 2015; Zupo *et al.*, 2016). Diferentes estudios han demostrado que el enfoque basado en rasgos funcionales brinda información complementaria a la diversidad taxonómica, debido a que permite entender el potencial de respuesta de las especies, a la

variación ambiental y su impacto sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz y Cabido 2001; Diaz *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Salgado-Negret y Paz 2015).

Cuando se clasifican a las especies en base a sus rasgos se pueden relacionar ciertos patrones observados con la diversidad taxonómica debido a que algunos rasgos pueden ser conservados según su filogenia (Dumay *et al.*, 2004; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Los cambios en las abundancias de rasgos o grupos funcionales en ambientes contrastantes permiten evaluar el efecto de los diferentes factores en el ensamblaje de la comunidad, incluyendo la respuesta a disturbios (Lavorell 1997; McIntyre *et al.*, 1999).

En los bosques de la región del Chaco semiárido se realizan prácticas como la “ganadería a monte” y el “desmonte con siembra de pasturas” las cuales generan cambios drásticos en su estructura forestal (Pérez Casar *et al.*, 2016). Como una alternativa productiva que medie entre las dos prácticas anteriores, se implementaron más recientemente los “Sistemas Silvopastoriles Tradicionales” (Chiossone *et al.*, 2014) que consisten en el uso múltiples árboles, plantas forrajeras y ganado en la misma superficie (Perez Casar *et al.*, 2016; Borrás *et al.*, 2017). En ellos, se utilizan rolos para remover parcialmente la vegetación leñosa dejando en pie sólo los árboles de mayor porte para sembrar semillas de pastos megatérmicos, y en ocasiones los combinan con fuegos prescritos para eliminar los mayores volúmenes de residuos leñosos (Kunst *et al.*, 2012, 2014). Estas prácticas, no sólo alteran la estructura del bosque sino también la regeneración del estrato arbóreo, ya que se eliminan los ejemplares juveniles junto a las leñosas arbustivas (Casar, 2016; Aguilar *et al.*, 2018; Baldassini y Paruelo, 2020). Tales cambios en la estructura del bosque también conducen a un incremento de formas de crecimiento arbustivas (Zizka *et al.*, 2014, Ledesma *et al.*, 2018), lo cual predispone al sistema a una mayor recurrencia de incendios (Tálamo y Caziani, 2003; Cardozo *et al.*, 2011, Steinaker *et al.* 2016; Landi *et al.* 2020; Carbone *et al.*, 2021). Ledesma *et al.* (2018) comunicaron que la combinación de disturbios como rolados y quemas prescritas en el Chaco semiárido, no eliminan las especies leñosas, aunque retardan su crecimiento en volumen, de manera diferencial, según la sensibilidad de las especies a los tratamientos. En relación a esto, Brassiolo *et al.*, (2008) encontraron un mayor número de arbustos por hectárea en zonas con disturbios, en comparación a la densidad en zonas sin disturbios.

Si bien los bosques del Chaco responden a una identidad fitosociológica (Cabido *et al.*, 2018, Oyarzábal *et al.*, 2018), genotípica y fenotípica producto de la evolución (Salgado-

Negret y Paz, 2015) y son resultado de un filtrado ambiental y/o climático histórico, las perturbaciones llevan a las especies y comunidades a invertir recursos para adaptarse a las condiciones variables del ambiente, como la construcción de estructuras de defensa mecánica para una estrategia de defensa contra la herbivoría, cambios en el área foliar, área foliar específica, en la arquitectura de planta, entre otros ajustes de índole fisiológico (Zizka *et al.*, 2014; Salgado-Negret y Paz, 2015; Tomlinson, 2015; Ledesma *et al.*, 2018; Trigo 2018; Loto y Bravo, 2020).

Los trabajos con enfoques que relacionan la estructura del bosque chaqueño con los tipos funcionales y la historia de perturbaciones de la región del Chaco argentino son escasos (Conti *et al.*, 2014; Loto *et al.*, 2020). En el presente capítulo se evaluó la estructura, composición y variación de la proporción de rasgos funcionales (mediante variables categóricas) de tres comunidades de bosque chaqueño, una sin intervención hace más de 40 años (considerada como condición de referencia) y dos con combinación de disturbios (rolado, fuego y aprovechamiento forestal) simulando las perturbaciones comunes en nuestra región. La localización de las mismas en áreas de condiciones ambientales iniciales homogéneas (principalmente suelo, temperatura y precipitación) permitió evaluar de manera independiente el efecto de las perturbaciones. Se espera con estos datos, contribuir al entendimiento de la respuesta de la vegetación frente a los cambios de uso de la tierra y que generen junto con la información de los siguientes capítulos de esta tesis, antecedente para ajustar los planes de manejo forestal bajo un criterio de conservación y sustentabilidad.

### 2.1.1. Objetivos

1. Determinar Composición, diversidad, estructura y proporción de tipos funcionales de plantas leñosas en bosques chaqueños con diferentes historias de disturbios (Capítulo 2, Objetivo 1).

**Hipótesis 1:** Los disturbios como el rolado, el aprovechamiento, el fuego y el pastoreo intensivo, generan cambios en la composición, diversidad y estructura de las comunidades boscosas del Chaco semiárido, provocando una variación en la proporción de rasgos y tipos funcionales de leñosas. Esta hipótesis considera los antecedentes de Giorgis *et al.* (2013), Loto y Bravo (2020), Loto (2021), que mencionan cambios en la diversidad, estructura, y en la proporción de rasgos y de grupos funcionales de leñosas en bosques con diferentes combinaciones de disturbios antrópicos. Aunque estos antecedentes corresponden a áreas

de Chaco Serrano y Chaco Semiárido, respectivamente, aquí se evalúan diferentes tipos y combinaciones de disturbios, lo que garantiza la originalidad de los datos que se buscan reunir en el presente trabajo.

**Predicción 1:** Se espera que en sitios con disturbios, donde se produce una liberación de recursos y un aumento de la heterogeneidad ambiental, exista una mayor diversidad de especies con menor altura y diámetro y un incremento de la abundancia relativa de especies arbustivas

**Predicción 2:** En los sitios disturbados, se espera un incremento del hábito de crecimiento arbustivo en especies con estructura típicamente arbórea, provocando un cambio en la proporción de rasgos respecto a los del bosque de referencia (aumento del número de tallos, espinas y rebrotes) lo que llevaría a una reducción del estrato arbóreo y a un aumento de la dominancia de especies con estrategias típicas de un estadio de sucesión temprana.

## 2.2. Materiales y métodos

### Muestreo de vegetación y rasgos funcionales

Para evaluar las diferencias en la composición y la estructura de bosques con diferente combinación de disturbios, en cada tipo de bosque se ubicaron cuatro parcelas de 50x50 m, con una distancia mínima de 100 m entre ellas. En cada parcela, se emplazaron tres transectas de 50 m de longitud. Se relevaron en cada transecta todos los ejemplares de plantas leñosas de más de 10 cm de altura que interceptaron los transectos, registrando la especie, altura y diámetro de cada individuo. Para cada ejemplar se relevaron 5 rasgos funcionales relacionados a la arquitectura de las plantas, resultando en las siguientes variables categóricas: hábito de crecimiento (arbusto=0, árbol=1); tipo de tallo (único=0, múltiple=1); espinosidad (sin espina=0, con espina=1); fenología foliar (caducifolias=0, perennifolias=1); consistencia foliar (herbáceas=0, coriáceas=1) y presencia de rebrotes, como carácter implicado en la regeneración vegetativa postdisturbio (sin rebrote=0, con rebrote=1). Estos rasgos son considerados “caracteres blandos”, características fácilmente observables y medibles sobre las plantas con posibilidades de resaltar en toda la comunidad (Díaz *et al.* 2002). En este estudio el rasgo “hábito de crecimiento” hace referencia a la arquitectura aérea del ejemplar en el momento de la medición, ya que especies arbóreas pueden encontrarse con arquitectura de arbusto (tallos múltiples) en

áreas disturbadas. La consistencia foliar fue determinada en base a observaciones por cada individuo según la dureza y flexibilidad de la lámina foliar en hojas completamente desarrolladas, siguiendo la metodología implementada por Loto (2021). La categoría “hoja herbácea” representa láminas foliares blandas y delgadas, con amplia flexibilidad (ej. *Schinopsis lorentzii*), mientras que “hoja coriácea” implica hojas de láminas duras, engrosadas y de flexibilidad limitada o quebradiza (p. ej. *Aspidosperma quebracho-blanco*). La presencia de rebrotes se identifica a partir de las diferencias en los diámetros y crecimiento secundario con respecto a los tallos múltiples.

Con el fin de estimar los efectos de las perturbaciones sobre las propiedades del suelo y la disponibilidad de nutrientes, se extrajeron de cada sitio 18 muestras de suelo de 5 cm de diámetro a 10 cm de profundidad, con ayuda de barreno. Las muestras compuestas se secaron al horno a 105 °C durante 48 hs y luego se midió el peso seco para la determinación de densidad aparente (Anriquez *et al.*, 2005). En laboratorio se determinaron PH (solución acuosa, relación 1:2,5), conductividad eléctrica ( $\text{dS m}^{-1}$ ) y % de carbono orgánico. Como un indicador de la apertura del dosel por efecto de los disturbios, se registró la radiación fotosintética activa (RFA) en cada sitio de muestreo, mediante un sensor cuántico lineal (ceptómetro Decagon Accupar LP-80), a través de 12 lecturas tomadas a una altura de 1,30 m del suelo, entre las 11.30 y las 14.30 horas a mediados del mes de septiembre de 2016. Este RFA se considera un buen indicador de irradiancia, y se relaciona con AF y AFE (Yanda *et al.*, 2010) y con la producción de biomasa (Grossi Gallego, 2005).

### 2.3. Análisis de datos

Se calculó la media y desviación estándar de los parámetros estructurales (altura (m) y diámetro (cm)) de cada estrato de cada sitio. Se midió la diversidad de especies leñosas (riqueza de especies y dominancia) por cada sitio. Los análisis se realizaron con el software PAST (Paleontological Statistics) versión 3.04 (Hammer *et al.*, 2001). Las diferencias en la composición de especies se evaluaron entre pares de sitios a través del índice de complementariedad (C) (Colwell y Coddington, 1994).

$$C = (S_j + S_k - 2V_{jk}) / (S_j + S_k - V_{jk})$$

Donde  $S_j$  y  $S_k$  son el número de especies registradas para los sitios  $j$  y  $k$  respectivamente y  $V_{jk}$  es el número de especies comunes a ambos sitios. El índice  $C$  varía entre 0 (sitios idénticos en composición de especies) y 1 (sin especies en común) (Tálamo *et al.*, 2012).

Para comprobar las asociaciones entre los rasgos funcionales y los sitios de muestreo se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (Ludwig y Reynolds, 1988; Casanoves *et al.*, 2011). Los grupos funcionales se definieron a través del análisis de conglomerados, empleando el método de Ward para la construcción del árbol binario y la distancia obtenida a partir de la similaridad de Gower, obtenida al combinar distancia Euclídea (sobre variables cuantitativas), con la similitud de Jaccard (sobre variables cualitativas) (Casanoves *et al.*, 2011). Para esto se construyó una matriz de disimilitud formado por especies y sus rasgos funcionales. En cada especie se estableció la abundancia de los diferentes valores posibles para cada uno de los rasgos funcionales medidos, (hábito de crecimiento, tipo de tallo, espinosidad, fenología foliar, consistencia de las hojas y altura máxima). Mediante un ANOVA se analizaron las diferencias para la variable altura máxima de cada grupo, para cada tipo de bosque (bosque de referencia y con disturbios). Mediante tabla de contingencia se analizó la significancia de las variables categóricas para cada grupo (Casanoves *et al.*, 2011).

Se realizó un análisis de correspondencia entre los rasgos: hábito de crecimiento (árbol/arbusto), tipo de tallo (único/múltiple), espinosidad (con espinas/sin espinas), consistencia de hojas (herbáceas/coriáceas), fenología foliar (caducas/perennes) y la asociación a grupos funcionales (GF).

## **2.4. Resultados**

### **2.4.1. Composición y diversidad de especies leñosas**

Se relevaron 1496 individuos, pertenecientes a 16 familias botánicas, siendo las Fabaceae y Anacardiaceae las más representativas, la primera por número de especies y la última por el número de individuos por especie (Tabla 2). Los índices de diversidad y datos de estructura forestal de los tres tipos de bosque se describen en la Tabla 1.

El bosque de referencia presentó un total de 16 especies, de las cuales sólo una (*Opuntia quimilo*) fue exclusiva de este bosque (representando el 6% del total). Los bosques

disturbados en conjunto, presentaron un total de 25 especies, de las cuales 15 fueron comunes al BR, y 10 (el 40% del total) fueron exclusivas.

La altura promedio de los ejemplares, la altura máxima y diámetro promedio de la comunidad fue mayor en el bosque de referencia, en relación a los bosques disturbados (Tabla 1). Los valores promedio de irradiancia variaron entre 578,06 y 1054,83, siendo mayor la registrada en Rol+A (Tabla 1). El bosque de Rol+F presentó características estructurales y valores de irradiancia (RFA) intermedios en relación al bosque de referencia y bosque con Rol+A.

El bosque de referencia mostró el menor número de especies (S) e índice de Shannon, y un mayor valor de dominancia (índice de Simpson (D)) que los dos bosques disturbados. En el bosque de referencia, las especies dominantes del dosel se encuentran representadas con mayor abundancia y altura promedio de ejemplares que en los bosques disturbados (Tabla 3 y Tabla 5 anexo). El bosque Rol+F mostró mayor riqueza de especies (S), número promedio de individuos por transecto e índice inverso de Simpson (1-D) y Shannon H', que los bosques BR y Rol+A. El índice de complementariedad entre los tipos de bosques considerados para este estudio varió de 0,3 a 0,4 (Tabla 1). La presencia de especies secundarias como *G. decorticans*, *Ximena americana* y especies del género *Prosopis* fueron exclusivas en los bosques disturbados (Tabla 3). La caracterización general de las propiedades del suelo (tabla 1) no mostró diferencias entre los tipos de bosque. Los valores promedio de pH oscilaron entre 6.12 y 5.53. Los valores de conductividad variaron entre 0,44 y 1,42 (dS m<sup>-1</sup>). Los valores promedio de carbono orgánico fueron ligeramente más bajos en situaciones perturbadas. Los valores promedio de densidad aparente variaron entre 0,93 y 1,03, siendo mínimo en el BR.

**Tabla 1.** Valores medios (media  $\pm$  desvío estándar) y totales para las diferentes variables descriptivas de la estructura, la diversidad y los suelos en en las comunidades de bosque chaqueño con diferente historia de uso de la tierra: BR (bosque de referencia), Rol+A (rolado y aprovechamiento), Rol+F (rolado y fuego).

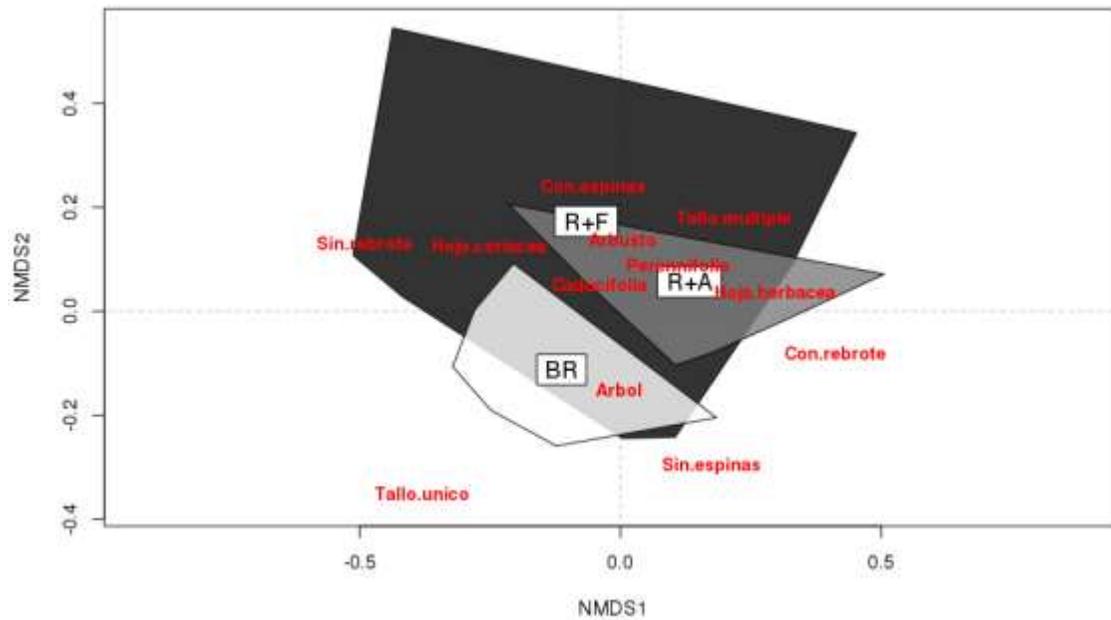
	BR	Rol + A	Rol + F
<b>Estructura</b>			
Altura (m)	3.49 $\pm$ 3,99	2.03 $\pm$ 2,83	2.25 $\pm$ 2,86
DAP (cm)	6.44 $\pm$ 9,53	4.21 $\pm$ 9,45	4.27 $\pm$ 9,31
Altura máxima	25,00	17,00	21,00
RFA ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	594,5 $\pm$ 412,85	1054,83 $\pm$ 300,78	578,08 $\pm$ 189,3
<b>Diversidad</b>			
Riqueza (S)	16	19	24
Total de individuos muestreados (n)	519	438	539
Índice de Simpson (D)	0,16	0,12	0,10
Shannon H'	2,05	2,40	2,56
Inverso de Simpson (1-D)	0,84	0,88	0,90
Índice de complementariedad (C)	BR y Rol+A=0,39	Rol+A y Rol+F=0,34	BR y Rol+F=0,40
<b>Suelo</b>			
pH (relación 1:2,5)	6,12	5,62	5,53
Conductividad ( $\text{dS m}^{-1}$ )	1,42	0,78	0,44
% de C orgánico	2,71	2,36	2,52
Densidad aparente ( $\text{g/cm}^{-3}$ )	0,93	1,00	1,03

**Tabla 2:** Familia botánica, fenología foliar, hábito de crecimiento y valores de abundancia relativa (%) por especie, en bosques nativos semiáridos del Chaco bajo diferentes usos de la tierra, BR = bosque de referencia, sin disturbios durante las últimas tres décadas; Rol+A = bosques con rolado y aprovechamiento y Rol+F = bosques con rolado e incendios forestales.

Especie	Familia	Persistencia foliar	Hábito de crecimiento	Abundancia relativa (%)		
				BR	Rol+A	Rol+F
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Apocynaceae	Perenne	Árbol	12,2	13,0	12,7
<i>Parkinsonia praecox</i>	Fabaceae	Caduca	Árbol	1,1	1,4	3,0
<i>Prosopis kuntzei</i>	Fabaceae	Caduca	Árbol			0,2
<i>Prosopis nigra</i>	Fabaceae	Caduca	Árbol	1,0	1,1	10,3
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Rhamnaceae	Perenne	Árbol	4,6	4,6	4,1
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Anacardiaceae	Caduca	Árbol	10,5	9,6	4,5
<i>Vachellia aroma</i>	Fabaceae	Caduca	Árbol	0,2	0,2	3,6
<i>Aloysia sp</i>	Verbenaceae	Perenne	Arbusto		0,2	
<i>Atamisquea emarginata</i>	Capparaceae	Perenne	Arbusto	22,7	8,7	9,4
<i>Castela coccinea</i>	Simarubaceae	Perenne	Arbusto	0,4	1,6	0,4
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Cannabaceae	Caduca	Arbusto	18,1	22,8	10,9
<i>Condalia microphylla</i>	Rhamnaceae	Perenne	Arbusto	0,4	0,7	9,2
<i>Geoffroea decorticans</i>	Fabaceae	caduca	Arbusto			0,4
<i>Justicia squarrosa</i>	Acanthaceae	Caduca	Arbusto	0,6	7,8	0,6
<i>Larrea divaricata</i>	Zygophyllaceae	Perenne	Arbusto		1,6	1,0
<i>Lycium sp</i>	Solanaceae	Perenne	Arbusto	0,2		0,6
<i>Lippia turbinata</i>	Verbenaceae	Caduca	Arbusto		0,9	1,5
<i>Maytenus spinosa</i>	Celastraceae	Perenne	Arbusto	3,8	4,8	1,1
<i>Opuntia quimilo</i>	Cactaceae	Perenne	Arbusto	0,4		
<i>Prosopis ruscifolia</i>	Fabaceae	Caduca	Arbusto			0,6
<i>Prosopis sericantha</i>	Fabaceae	Caduca	Arbusto			0,7
<i>Schinus fasciculatus</i>	Anacardiaceae	Perenne	Arbusto	1,1	0,0	18,9
<i>Senegalia gilliesii</i>	Fabaceae	Caduca	Arbusto	21,8	12,6	3,7
<i>Senegalia praecox</i>	Fabaceae	Caduca	Arbusto		0,9	2,2
<i>Wissadula densiflora</i>	Malvaceae	Perenne	Arbusto		6,8	1,1
<i>Ximenia americana</i>	Olcaceae	Caduca	Arbusto		0,2	0,4

### 2.4.2. Cambios en la proporción de rasgos funcionales

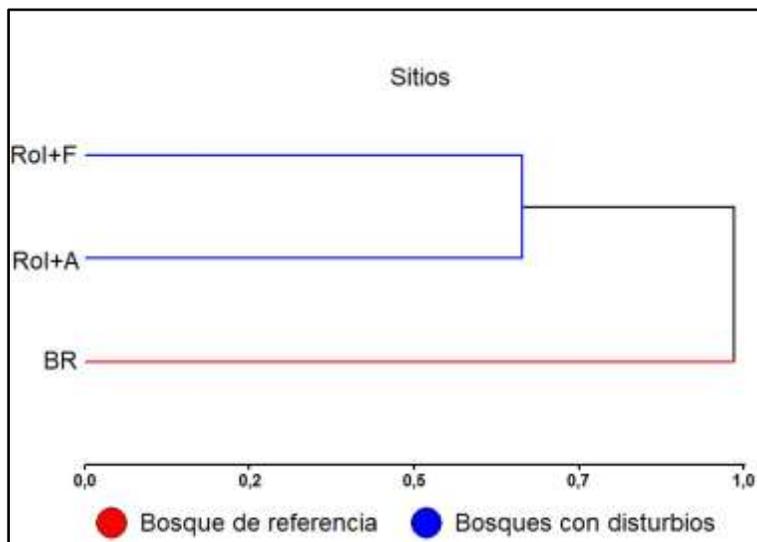
El análisis NMDS mostró asociaciones entre los rasgos funcionales de las especies leñosas y los diferentes sitios de estudio (Fig.1), con un valor de estrés  $S=0,14$ . El eje NMDS 1 separó las categorías de rebrotes, textura de hojas y los tallos múltiples relacionados a los sitios con disturbios. Por otro lado el eje NMDS 2 separó el rasgo espinosidad, mostrando mayor asociación de plantas con espinas en los sitios disturbados y sin espinas en el BR; y el rasgo hábito de crecimiento, donde los árboles están asociados al BR y los arbustos a los disturbios. Fenología foliar y rebrote no mostraron una asociación clara entre los sitios. En el análisis NMDS se observó una mayor dispersión de los rasgos en bosque R+F que en BR y R+A.



**Figura 1:** Ordenación multidimensional no métrica con asociaciones entre categorías de rasgos funcionales (etiquetas) y sitios de muestreo (polígonos) en los tres sitios de muestreo. El eje NMDS 1 separó a los rasgos rebrotes, textura de hojas y los tallos múltiples. El eje NMDS 2 separó la espinosidad y el hábito de crecimiento.

### 2.4.3. Tipos funcionales en bosques con diferentes historias de uso

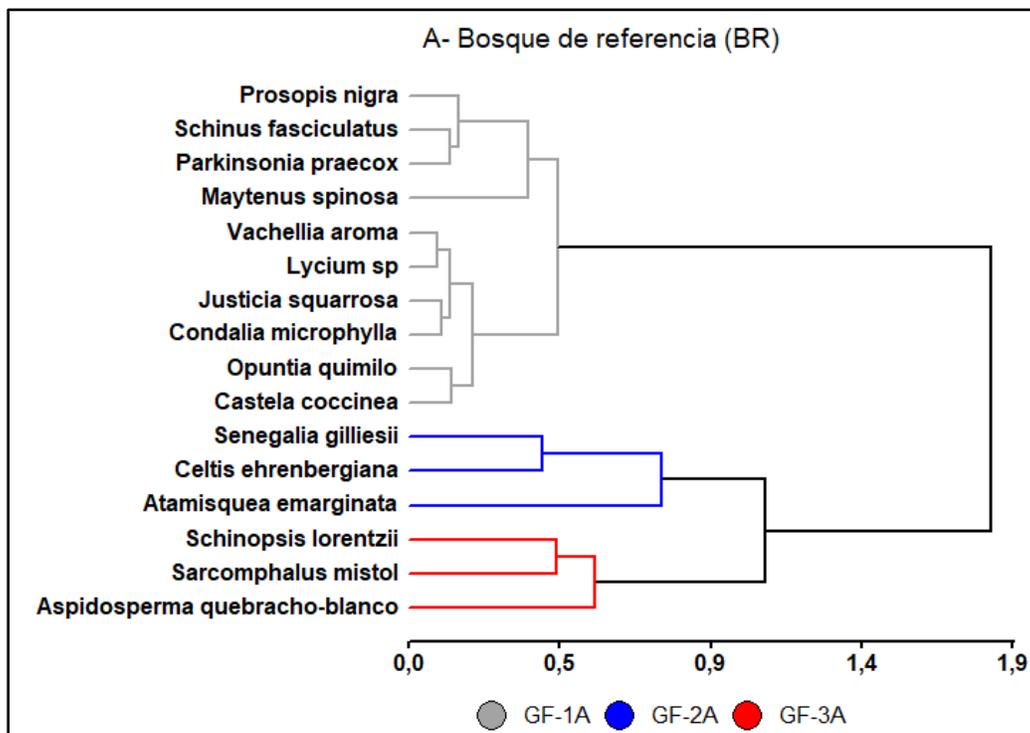
El análisis de Clúster entre los sitios separó el bosque de referencia de los bosques con disturbios, éstos últimos sin discriminar dentro de un mismo clúster (Fig. 2).

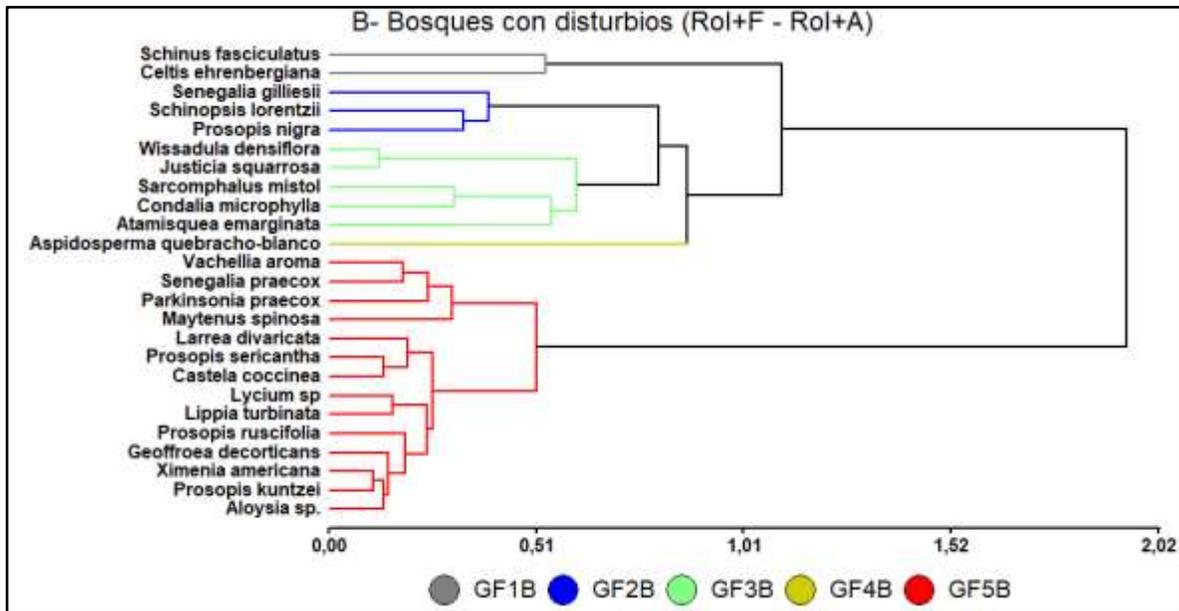


**Figura 2.** Análisis de conglomerados por sitios a partir de los seis rasgos seleccionados (altura máxima, hábito de crecimiento, espinosidad, tipo de tallo, consistencia de las hojas y fenología foliar). Se identifican por un lado, en color azul, los sitios con disturbios (Rol+F y Rol+A) y por otro, en color rojo, el bosque de referencia (BR).

El Análisis de Cluster dentro de BR y bosques con disturbios permitió identificar grupos funcionales de especies, a partir de sus atributos (Fig. 3-A y 3-B). En el bosque de referencia (BR) se diferenciaron claramente 3 grupos funcionales de especies que responden fundamentalmente a la distribución por estratos dentro de bosques chaqueños (Fig.3A). El primer grupo (GF-1A), de mayor riqueza está conformado por 10 especies, predominantemente árboles o arbustos espinosos, de hojas coriáceas, 4 de ellos corresponden al estrato intermedio del bosque (7-12m) y 6 de ellas al estrato inferior, de altura menor a 7 m. El grupo 2A está formado por 3 especies de arbustos dominantes del estrato bajo del bosque chaqueño, 2 de ellos, *S. gilliessi* y *C. ehrenbergiana*, con espinas y hojas herbáceas y *A. emarginata*, inerme y de hojas coriáceas. El grupo 3A está conformado por 3 especies arbóreas, dos de ellas dominantes del dosel del bosque chaqueño (*A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*), y *S. mistol*, dominante en el estrato intermedio de bosques chaqueños.

En los bosques con disturbios se incrementó la riqueza de especies y el número de grupos funcionales (Tabla 1, Fig. 3B,). El grupo 1B quedó conformado por 2 especies arbustivas espinosas, dominantes del estrato inferior de bosques chaqueños: *Schinus fasciculatus* de hojas coriáceas y *C. ehrenbergiana* de hojas herbáceas. El grupo 2B lo conformaron 3 especies; 2 arbóreas, y una arbustiva, espinescentes y de hojas caducas. El grupo funcional 3B incluye 3 especies leñosas de hojas perennes y 2 subarbutos. El grupo 4B estuvo representado exclusivamente por *A. quebracho-blanco*, y el GF-5B fue el más numeroso con 14 especies, dominado por árboles del estrato medio y arbustos, en su mayoría espinosos y de hojas herbáceas. También formaron este grupo, 3 especies de subarbutos sin espinas, típicos colonizadores de la sucesión temprana.



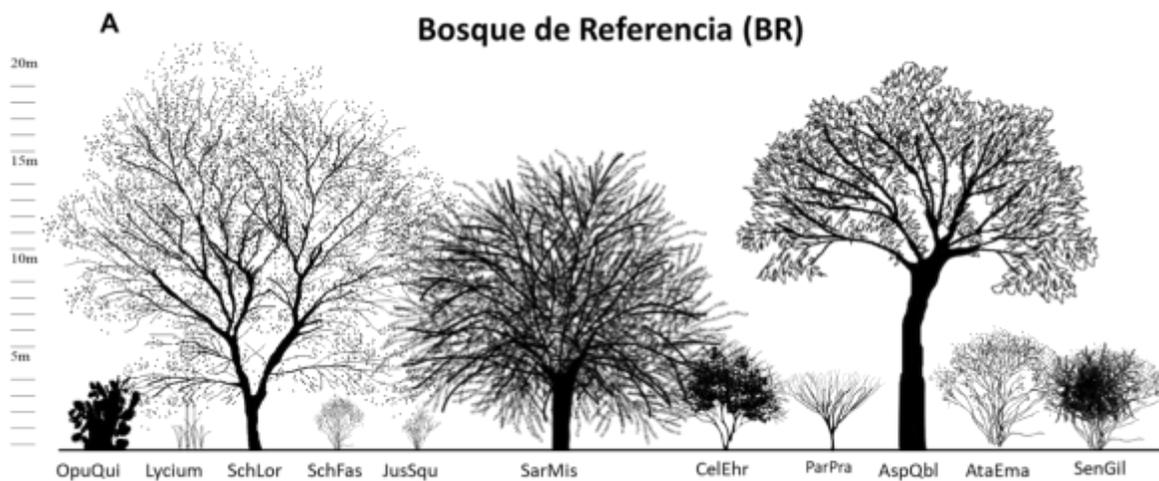


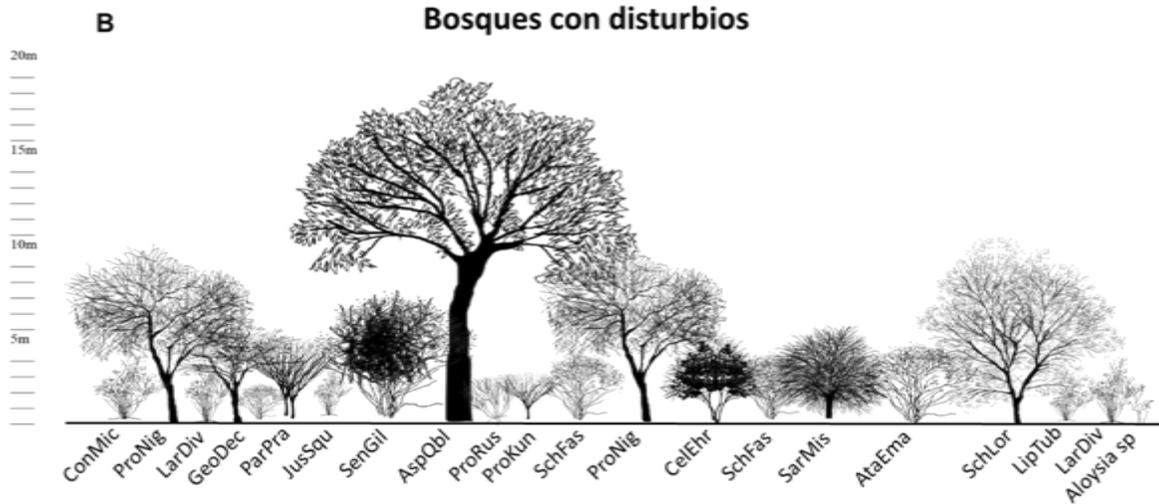
**Figura 3.** Análisis de conglomerados para las especies de los sitios a partir de los rasgos seleccionados: A- Bosque de referencia (BR), se diferencian tres grupos funcionales (GF-1A, GF-2A, GF-3A, B- Bosques con disturbios (Rol+F y Rol+A) en el cual se diferencian 5 grupos funcionales (GF-1B, GF-2B, GF-3B, GF-4B y GF-5B).

La altura máxima permitió diferenciar grupos funcionales identificados en BR y bosques con disturbios. El ANOVA indicó diferencias significativas en la altura máxima del grupo 3A con los 1A y 2A en BR, sin diferencias significativas entre estos dos últimos BR ( $p < 0,0001$ ) (Tabla 3). En los bosques con disturbios ( $p = 0,0003$ ) el grupo 4B (representado únicamente por *A. quebracho-bianco*) es el de mayor altura, seguido del grupo 2B (que incluye a la otra especie dominante del dosel, *S. lorentzii*) con diferencias significativas entre ambos. La altura máxima fue menor en los grupos 1B, 3B y 5B sin diferencias significativas entre ellos (Tabla 3).

**Tabla 3.** Análisis de la varianza para el rasgo altura máxima de cada grupo funcional en bosque en condición de referencia (BR) y en bosques con disturbios (Rol+A y Rol+F). Letras distintas indican diferencias significativas entre los valores medios de las variables ( $p < 0,05$ ).

<b>BR</b> F=47,15; p=<0,0001	<b>Disturbios</b> F=8,05; p= 0,0003
GF-1A 3,96 <b>a</b>	GF-1B 3,37 <b>a</b>
GF-2A 5,67 <b>a</b>	GF-2B 9,50 <b>b</b>
GF-3A 21,33 <b>b</b>	GF-3B 3,45 <b>a</b>
-----	GF-4B 17,80 <b>c</b>
-----	GF-5B 2,53 <b>a</b>

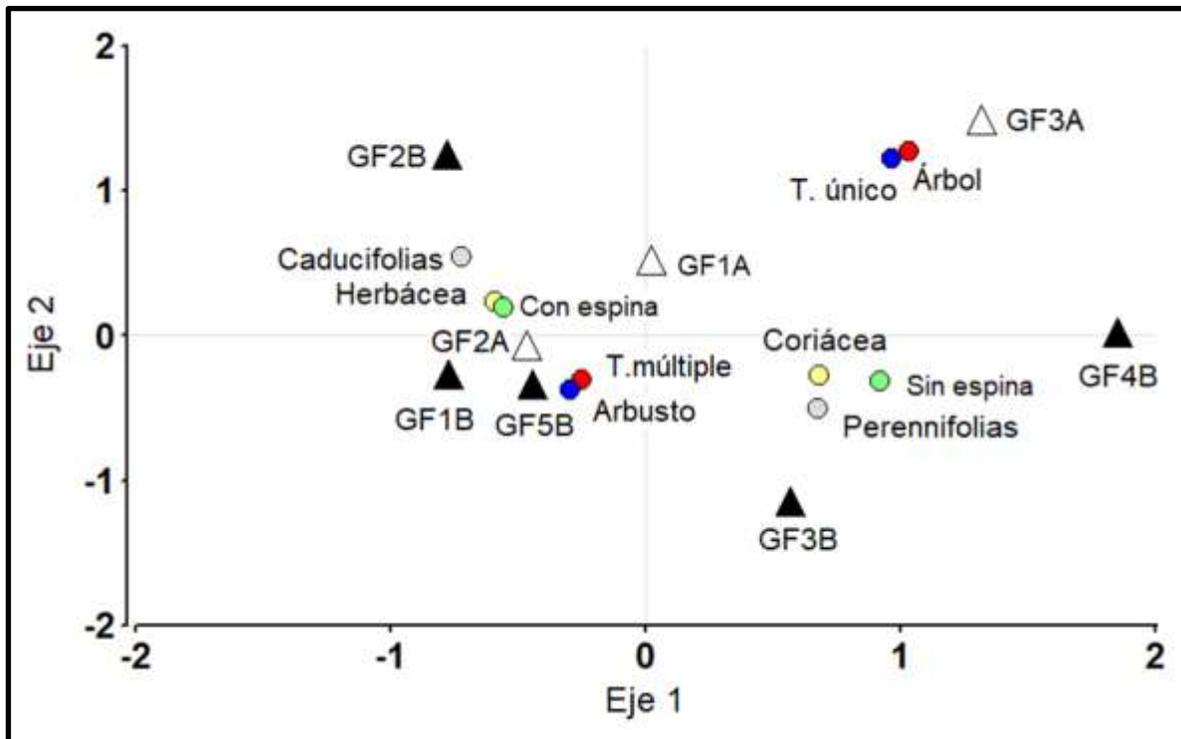




**Figura 4.** Representación esquemática del bosque de referencia (A) y de los sitios disturbados (B) en función de los grupos funcionales obtenidos en figura 3 y el análisis de la varianza para el rasgo altura máxima de cada grupo funcional (tabla 3) en bosque en condición de referencia (BR) y en bosques con disturbios (Rol+A y Rol+F) (*Vectores árboles: Urdampilleta, 2020*).

Las variables categóricas hábito de crecimiento, tipo de tallo, espinosidad, consistencia de hojas y fenología foliar, las cuales se tuvieron en cuenta para la separación de los grupos funcionales (GF), mostraron asociaciones significativas ( $p < 0,0001$ ) a través del análisis de tablas de contingencia (Tabla 4).

El análisis de correspondencia permite visualizar las asociaciones de los rasgos categóricos con los grupos funcionales identificados en bosques en condición de referencia y con disturbios (Fig.5). Con una inercia de 21,17% el eje 1 muestra la separación de los rasgos: árboles de tallo único, de los G-3A y G4B algunos de hojas perennes y coriáceas; de árboles y arbustos de tallos múltiples, con espinas de los grupos GF-1B y GF-5B, GF2A, GF-1B y GF-2B. El eje 2, con una inercia de 18,54%, sugiere la separación de los rasgos hojas caducas de consistencia herbácea, con espinas, de los grupos GF-2B y GF-1A, de las especies perennes, con hojas coriáceas y sin espinas del GF-3B y GF-4B.



**Figura 5.** Análisis de Correspondencia entre los rasgos: hábito de crecimiento (árbol/arbusto), tipo de tallo (único/múltiple), espinosidad (con espinas/sin espinas), consistencia de hojas (herbáceas/coriáceas), fenología foliar (caducas/perennes) y la asociación a grupos funcionales (GF). Triángulos blancos: BR y triángulos negros: sitios con disturbios.

**Tabla 4.** Frecuencias absolutas de rasgos por grupo funcional en bosque de referencia (BR) y en los sitios con disturbios (Rol+A y Rol+F). Resultado del análisis de tablas de contingencia. Se indica entre paréntesis el número de individuos por grupo funcional.

Rasgo funcional	Categoría	Bosque de referencia				Disturbios				$\chi^2$
		G1A (48)	G2A (328)	G3A (143)	G1B (259)	G2B (201)	G3B (255)	G4B (125)	GF5B (137)	
Hábito crecimiento	Arbusto (0)	35	322	27	257	124	224	41	117	565,31
	Árbol (1)	13	6	116	2	77	31	84	20	
Espinosa	Sin espinas (0)	11	120	90	0	22	159	125	32	592,59
	Con espinas (1)	37	208	53	259	179	96	0	105	
Tipo de tallo	Tallo único (0)	19	25	102	8	47	21	56	12	403,76
	Tallo múltiple (1)	29	303	41	251	147	234	69	125	
Fenología foliar	Caduca (0)	23	209	79	158	201	0	0	76	301,29
	Perenne (1)	25	119	64	101	0	255	125	125	
Consistencia de la hoja	Herbácea (0)	27	201	46	156	177	94	0	98	66,74
	Coriácea (1)	20	127	97	103	24	161	125	39	

## 2.5. Discusión

### *Disturbios y composición de especies*

Los resultados de este trabajo permitieron identificar cambios estructurales y funcionales en bosques chaqueños con disturbios. El enfoque funcional, abordado en este capítulo, a nivel de comunidad, permitió detectar cambios en la proporción de rasgos funcionales en bosques con disturbios, que podrían influir significativamente en algunos servicios ecosistémicos relevantes, como la captura de carbono, aporte de materia orgánica, refugio para fauna y facilitación de regeneración de especies nativas entre otros.

Los parámetros estructurales de la vegetación analizados (altura, diámetro y altura máxima de la planta) en los tres tipos de bosques, mostraron que las perturbaciones produjeron cambios en la estructura debido a la disminución del tamaño promedio de los individuos. El menor número total de individuos muestreados en los bosques Rol+A es indicativo de la remoción selectiva de biomasa producida por la explotación forestal (Guzmán *et al.*, 2021). La dominancia de especies de la familia Fabaceae en los bosques disturbados dentro del área de estudio, coincide con resultados observados en bosques maduros del Chaco

(Cabrera, 1976), como así también con sitios con diferentes historias de disturbios del Chaco semiárido (Loto y Bravo, 2020).

La menor riqueza de especies en bosques conservados que en bosques perturbados podría explicarse por una exclusión competitiva y por una mayor dominancia de ciertas especies características de estadios más tardíos de la sucesión (Carbone *et al.*, 2017). Por otro lado, la remoción de biomasa por rolado, uso forestal y fuego, acentúan la apertura del dosel y producen cambios en las condiciones ambientales dando origen a una mayor heterogeneidad, que se traduce en una mayor riqueza de especies (Ocampo Zuleta y Bravo). Los mayores valores de RFA medidos en el bosque con aprovechamiento forestal (Rol+A) reafirman esta hipótesis.

El relativamente bajo índice de complementariedad entre los tipos de bosque estudiados (por debajo de 0,5), indica pocos cambios en la composición de especies, en coincidencia a lo observado por Tálamo *et al.*, (2012, 2015), quienes resaltan la elevada resiliencia de la vegetación nativa de bosques chaqueños a las perturbaciones producidas por las actividades productivas tradicionales a nivel regional. El valor más bajo del índice de complementariedad (0,34) se dio entre los bosques disturbados, lo que podría indicar una respuesta común de ambos tipos de bosques a los cambios ambientales generados por los disturbios. Sin embargo, las Fabáceas como *Geoffroea decorticans*, *Prosopis kuntzei*, *Prosopis ruscifolia* y *Prosopis sericantha* se muestrearon exclusivamente en bosques Rol+F, donde su aptitud para la fijación biológica de nitrógeno puede darles una ventaja competitiva, frente a otras especies pioneras (Carbone, 2016).

Por otro lado, especies arbustivas como *Lycium elongatus* y *Acacia praecox* se muestrearon exclusivamente en bosque Rol+A, lo que sugiere alguna respuesta diferencial de las especies a cambios como los niveles de radiación, balance hídrico y de nutrientes del suelo, entre otros. Figueroa y Giménez (2015) mencionan el hábito heliófilo de otras especies de *Lycium*. El menor índice de complementariedad observado entre los bosques con disturbios cuando se comparan con BR y bosques disturbados individualmente (Tabla 1), sugiere que la respuesta de la vegetación a dos diferentes combinaciones de disturbios ha sido relativamente similar, pero no ha logrado en el período de tiempo libre de disturbio recuperar la composición de especies característica del BR.

El número total de individuos muestreados en los 3 tipos de bosque fue similar, lo que podría indicar que más allá del número de especies involucradas, existe una capacidad de

regeneración por rebrote y/o reclutamiento por semillas semejante entre sitios con diferentes historias de disturbios (Pausas y Keeley, 2014). Gurvich *et al.* 2005; Bravo *et al.* (2014); Ledesma *et al.* (2018); Lipoma *et al.* (2021) comunicaron que la capacidad de resiliencia de la vegetación de bosque nativos del Chaco, frente a disturbios, está ligada predominantemente a la estrategia de rebrote, ya que en estas condiciones decrece significativamente la similaridad entre la composición de especies del bancos de semillas del suelo y la vegetación en pie. Por lo tanto, la eficiencia en la estrategia rebrotadora podría justificar la semejanza en composición de especies entre los bosques estudiados. Para las comunidades de la región semiárida del Chaco, Tálamo *et al.* (2012) informaron que la composición de especies de bosques no talados, talados selectivamente y talados intensivamente fue bastante similar, lo que sugiere una notable tolerancia a las perturbaciones que representan el uso productivo tradicional en esta región. El rolado es, dentro del área de estudio, la práctica de manejo más reciente destinada a reducir el estrato arbustivo en los sistemas de silvopastoriles (Kunst *et al.*, 2012, Guzmán *et al.* 2021). Steinaker *et al.* (2016) mencionaron que los rolados cambiaron la dominancia relativa de las especies leñosas con diferentes estrategias ecológicas y formas de vida, en los bosques del centro de Argentina, de especies de sucesión tardía a especies de sucesión temprana. Nuestros resultados por lo tanto, indican la necesidad de un análisis funcional, complementario a los antes discutidos, para evaluar los efectos de diferentes combinaciones de disturbios a nivel comunidad y de los procesos ecosistémicos relacionados.

#### *Los disturbios y factores edáficos*

Como se planteó al describir los sitios, estos se ubicaron en un área con suelos originalmente homogéneos, por lo que se pretendió observar si el manejo había modificado alguna de las características edáficas. Los disturbios no produjeron alteraciones significativas en las variables edáficas evaluadas. Sin embargo, los valores promedio de carbono orgánico fueron ligeramente inferiores y la densidad aparente mayor en los bosques perturbados, con respecto al bosque de referencia. Las diferencias en C podrían explicarse por la exportación de carbono por la mecanización del rolado y la remoción de biomasa por aprovechamiento (en forma de leña) en Rol+A y, por la volatilización de C en el sitio con fuego (Rol+F), como consecuencia de la combustión (Lorenz *et al.*, 1995; Gonzalez *et al.*, 2001; Anriquez *et al.*, 2016). Silberman *et al.*, (2011) comunicaron valores

más bajos de densidad aparente en los suelos del bosque de Chaco no perturbados, que los observados en este trabajo. Sin embargo, los valores de densidad aparente encontrados en nuestro estudio, así como los valores de conductividad eléctrica, representan buenas condiciones de aireación y salinidad en suelos incluso en parcelas con disturbios (Lorenz, 1995, 2004). Es interesante marcar además, que en todos los tratamientos el pH se mantuvo dentro del rango de 5,5 a 6,5, que es considerado el óptimo para la basorción de nutrientes. Conti *et al.* (2014) tampoco encontraron diferencias en las propiedades edáficas de los bosques chaqueños con y sin explotación forestal entre 0 y 200 cm de profundidad, aunque sí reportaron una diferencia significativa en el carbono acumulado en los primeros 10 cm del suelo, entre un bosque de referencia y sitios con mayor nivel de disturbio. No obstante, los cambios en el uso del suelo no sólo pueden afectar la cantidad de carbono orgánico en el suelo, sino también su dinámica (Villarino *et al.*, 2017). Estos cambios en la dinámica del carbono se observan principalmente en alteraciones más drásticas de las coberturas que los observados el presente trabajo, como ocurre cuando el bosque es reemplazado por cultivos (Conti *et al.*, 2014; Villarino *et al.*, 2017; Osinaga *et al.*, 2018; Baldassini y Paruelo, 2020). Si bien los cambios son más marcados en los primeros 30 cm de profundidad, pueden identificarse también efectos a profundidades mayores (Villarino *et al.*, 2017; Osinaga *et al.*, 2018). Además de los disturbios mecánicos como la tala y el rolado, también se ha comunicado que el fuego puede alterar las condiciones edáficas y, consecuentemente, la composición de especies en los bosques y pastizales del Chaco Serrano de Argentina (Giorgis *et al.* 2013). En el presente estudio, el fuego y la tala habrían modificado levemente algunas características edáficas, con una disminución en el contenido de C orgánico y un aumento de la densidad aparente, respecto del BR aunque sin cambios marcados en la composición de especies e índices de diversidad

### *Rasgos y grupos funcionales*

En concordancia con la hipótesis planteada, el análisis de NMDS mostró una clara asociación de algunos rasgos funcionales en sitios con disturbios, que se relacionan claramente con las estrategias regenerativas de las especies. En los sitios disturbados, fue mayor la frecuencia de ejemplares de hábito de crecimiento arbustivo, con espinas, follaje caduco y presencia de rebrotes, lo que se vincula a estrategias adquisitivas en relación a los recursos. Torrella *et al.*, (2011) reportan rasgos similares para especies chaqueñas, en fragmentos de bosques disturbados de tres quebrachos, en el sudoeste de la Provincia de Chaco, Argentina. La predominancia de estos rasgos puede estar marcada por la

abundancia de miembros de las familias Fabaceae, Cannabaceae, Anacardiaceae y Rhamnaceae, que en la flora local tienden a tener hábitos de crecimiento arbustivo. Loto y Bravo (2020) destacan la dominancia de *S. fasciculatus*, *C. ehrenbergiana* y *A. gratissima* en los estratos inferiores de bosques chaqueños dentro de la misma área de estudio, sometidos a quemas experimentales y ganadería extensiva. En contraste a esta situación, en el bosque de referencia fue mayor la proporción de especies de hábito de crecimiento arbóreo, tallo único, follaje perenne y sin espinas, los cuales se asocian a características de los ejemplares del estrato superior de bosques chaqueños. En este sitio también hay una dominancia de las Anacardiaceae, Apocynaceae, Capparaceae y Fabaceae pero con predominio de *S. lorenzii*, *A. quebracho-blanco*, *A. emarginata*, *P. praecox*. Estas diferentes asociaciones de rasgos funcionales y modificaciones en la estructura de la vegetación (incremento de la formas arbustivas), son respuestas comunes a los cambios de uso del suelo, en la disponibilidad de recursos y en la expresión de bancos de yemas y bancos de semillas, que conducen a un incremento de formas de crecimiento arbustivas (Zizka *et al.*, 2014). Este incremento de formas arbustivas, típicas de los estadios tempranos de sucesión, predisponen el sistema a la recurrencia de incendios (Tálamo y Caziani, 2003; Cardozo *et al.*, 2011, Steinaker *et al.* 2016; Landi *et al.* 2020; Carbone *et al.*, 2020) y generan condiciones indeseables para la gestión y manejo de bosques tanto de áreas destinadas a la conservación como aquellas sujetas a explotación ganadera (Zizka *et al.*, 2014; Kunst *et al.* 2016; Ledesma *et al.*, 2018).

La validez de los rasgos funcionales seleccionados en este estudio (altura máxima, hábito de crecimiento, espinosidad, tipo de tallo, consistencia de las hojas y fenología foliar) como indicadores del efecto de disturbios antrópicos, se refleja en la clara separación de los cluster de bosques en condición de referencia, y bosques con disturbios, sin discriminar éstos últimos entre ellos, reordenando a las especies en grupos según la semejanza entre los rasgos seleccionados. El rasgo presencia de rebrotes no se incluyó en este análisis, ya que generaba una sobredispersión de los datos, o que podría atribuirse a lo ubiqüo de la presencia de rebrotes en las especies chaqueñas (Bucher 1987), y a la necesidad de valorar cuantitativamente el rasgo para identificar claramente una tendencia en relación al tipo y sinergia entre disturbios (Jaureguiberry 2012; Ledesma *et al.*, 2018, Sarmiento *et al.*, 2022). Esto último, se tomó como premisa para fijar los objetivos de los siguientes capítulos de esta tesis.

La altura máxima fue el rasgo determinante en la separación de los grupos funcionales de especies dentro de cada clúster, los cuales quedaron conformados respondiendo a la estratificación que se observa en bosques chaqueños, tanto para la condición de referencia como en los bosques con disturbios (Fig.4). El GF-3A representa a las especies del dosel de bosques chaqueños (Giménez *et al.*, 2011, Cabido *et al.*, 2018) y dentro de él, el análisis de cluster separa claramente grupos de especies con espinas, de hojas caducas (conformado por ej. *S. lorentzii* y *S. mistol*), de *A. quebracho-blanco*, de follaje perenne y sin espinas. La asociación entre especies caducifolias, de hojas herbáceas, con espinas se repite en el GF-2A, donde se agrupan las especies dominantes del estrato arbustivo *C. ehrenbergiana* y *S. gilliesii*, separadas de *A. emarginata*, perenne y sin espinas. El GF-1A fue el grupo más heterogéneo y numeroso, con árboles, arbustos y subarbustos, en su mayoría caducifolios y espinosos. Esta combinación de persistencia foliar y la presencia de espinas, sugiere la inversión de energía en estructuras de defensa mecánica en especies caducifolias, como una estrategia contra la herbivoría y adaptación al clima semiárido (Tomlinson, 2015). Los bosques del Chaco se definen como bosque subtropical semiárido y esclerófilo con lo cual la combinación los rasgos funcionales responden a su identidad fitosociológica (Cabido *et al.*, 2018, Oyarzábal *et al.*, 2018).

En los bosques con disturbios, contrariamente al bosque de referencia, se pierde el agrupamiento por estratos. El grupo GF-2B y el GF-4B son los de mayor altura máxima, con diferencias significativas entre ambos y con los grupos GF-1B, GF-3B y GF-5B, sin que existan diferencias significativas entre estos últimos, respecto a este rasgo (Tabla 3). El GF-2B está formado por 2 especies arbóreas, *S. lorentzii*, *P. nigra* y un arbusto, *S. gilliesii*, todas especies con espinas y follaje caduco. La presencia de *S. lorentzii* junto con una especie arbórea del estrato intermedio y arbustivo, refleja el efecto de los disturbios sobre las especies arbóreas del dosel, ya que homogenizan el ambiente del bosque chaqueño hacia estratos más bajos.

En este sentido, los grupos funcionales de especies de los bosques con disturbio muestran un patrón muy particular desde el punto de vista de la biología de las especies, con algunas asociaciones contraintuitivas que no hablan de sus potenciales, en relación al tipo de crecimiento y forma de vida, sino de momentos particulares de trayectorias o estadios sucesionales. Ledesma *et al.*, 2018 determinaron que la acción del sobrepastoreo, del rolado y los cambios en el régimen de fuego inducen a modificaciones en la estructura de la vegetación leñosa hacia formas arbustivas. Esto convierte la estructura del bosque en

“fachinales”, en los cuales los rasgos dominantes son tallos múltiples, mayor cantidad de ramas y menor crecimiento en altura de los rebrotes (Zizka et al 2014; Ledesma et al., 2018; Trigo, 2018; Loto y Bravo, 2020), que puede tener también efectos de retroalimentación positiva en la inflamabilidad del sistema (Santacruz et al. 2019, 2021). Los sistemas silvopastoriles (SSP) que remueven la vegetación arbustiva de los bosques chaqueños, para la siembra de pasturas nativas o exóticas (Kunst et al. 2016) eliminan también los renovales de aquellas especies arbóreas, la mayoría de ellas especies de crecimiento lento. Los aspectos vinculados al efecto de estos disturbios sobre la dinámica de la regeneración natural de especies leñosas no han sido completamente esclarecidos aún y representan un gran desafío para el logro de un desarrollo sustentable de actividades productivas.

El número de especies arbóreas dentro del GF-5B, en bosques con disturbios, reafirma la importancia de un manejo apropiado de la frecuencia e intensidad de las prácticas de manejo forestal en los SSP, para conservación de las especies del dosel y piso intermedio de bosques chaqueños (Torrella et al., 2011; 2015; Tálamo et al., 2015). Blundo et al. (2015) informaron que gradientes ambientales y de uso de la tierra influyen de manera jerárquica la segregación de especies del dosel y sotobosque (altura de la planta), y luego dentro de estos grandes grupos funcionales, a aquellas especies que maximizan el uso de recursos mediante estrategias adquisitivas, de aquellas que promueven una mayor conservación de recursos. Dentro de éstos últimos, se encuentra *A. quebracho-blanco* que conformó el GF-4B, el de mayor altura máxima diferenciándose del resto de las especies. Es probable que la inversión en rasgos de resistencia como cortezas gruesas, hojas coriáceas, perennes y mucronadas, y la tolerancia a disturbios mediante rebrotes, le permitan a esta especie alcanzar mayor altura. En el presente estudio, las especies de los GF-1B y GF-3B son los de mayor abundancia e incluyen predominantemente, a especies de estrategias adquisitivas, heliófilas, muchas de ellas perennes, contraria a la esperada relación adquisitiva/caducifolia. Esta tendencia hacia estrategias dominantes más adquisitivas a nivel comunitario se analizará en los estudios de área foliar, área foliar específica, espinosidad y rebrotes, en los siguientes capítulos de esta tesis.

Los cambios observados en las condiciones ambientales de bosques chaqueños sometidos a disturbios incluyeron el incremento en los niveles de irradiación, y cambios en algunas propiedades del suelo, en coincidencia a lo informado para otras regiones semiáridas de nuestro país y del mundo (Conti et al., 2014; Thomaz et al., 2014; Anríquez et al., 2016; Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). Entre los cambios biológicos generados por disturbios se

encuentran el incremento en la diversidad de especies, lo que se observa en el presente trabajo en el GF-5B donde incluyen *Vachellia aroma*, *P. kuntzei*, *P. praecox*, *G. decorticans* y *P. ruscifolia*, consideradas como especies de Fabáceas indicadoras de zonas degradadas (Gimenez *et al.*, 2011). La presencia de estas especies sugiere también un estadio de sucesión temprana de estos sitios con disturbios (Loto y Bravo, 2020), con lo cual, más estudios en bosques con mayor grado de madurez sucesional podrían mejorar la perspectiva del presente estudio. Otro aspecto poco considerado pero sí relacionado a los disturbios antrópicos es el incremento en la inflamabilidad de las comunidades vegetales (Blackhall *et al.*, 2012). El grupo GF-1B fue el más abundante (Tabla 4), formado por 2 arbustos espinosos, rebrotadores, *S.fasciculatus*, y *C. ehrenbergiana*, altamente inflamables, al igual que arbustos y subarbustos del GF-5B, *Larrea divaricata*, *Aloysia*, *Lippia turbinata* (Santacruz *et al.*, 2019). Guzmán *et al.*, (2021) reportaron a *L. divaricata* como uno de los arbustos dominantes en sitios del Chaco seco con prácticas de rolado. Estas consideraciones son importantes para tornar los ambientes productivos más seguros y sustentables.

## **CAPÍTULO 3. CAMBIOS EN ÁREA FOLIAR, ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA Y ESPINOSIDAD EN ESPECIES LEÑOSAS Y SU ROL COMO VARIABLES INDICADORAS DE LA INTENSIDAD DE DISTURBIOS A NIVEL COMUNITARIO**

---

### **3.1. Introducción**

Debido a la intensificación del uso de la tierra y el efecto que causan sobre las propiedades funcionales de los ecosistemas, en las últimas décadas hubo un crecimiento significativo en el número de estudios ecológicos basados en rasgos funcionales (Garnier *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2007; Carreño-Rocabado *et al.*, 2016; Joswig *et al.*, 2022). Este enfoque considera que ciertos rasgos de la planta pueden usarse para describir, de manera rápida y sencilla, las propiedades y los procesos del ecosistema que dependen de ellos (Chapin *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Los rasgos de las plantas se pueden clasificar como "rasgos de respuesta" cuando cambian después de las variaciones en factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes y agua. Por otro lado, los rasgos de las plantas que ejercen efectos sobre los procesos del ecosistema, como la productividad primaria, la evapotranspiración y la descomposición, se denominan "rasgos de efectos" (Díaz y Cabido, 2001; Lavorel y Garnier 2002; Suding *et al.*, 2008). Algunos rasgos funcionales como el Área foliar (AF) y el Área foliar específica (AFE) pueden considerarse simultáneamente como rasgos de respuesta y efecto, mientras otros como la espinosidad, como rasgo de respuesta vinculado a la tolerancia a la sequía (Charles-Dominique *et al.*, 2016), a la defensa de las plantas contra la herbivoría (Bucher 1987; Tomlinson *et al.*, 2015) y como mecanismo de evasión al fuego (Allen 2008).

Las estrategias ecológicas de las plantas, en relación con la eficiencia en el uso de los recursos, se pueden clasificar de acuerdo a su ubicación en el espectro de variación de sus características funcionales foliares, conocido como "espectro económico foliar" (Wright *et al.* 2004). Este se basa en el compromiso existente entre la inversión de recursos en los diferentes tejidos u órganos de la planta que se relacionan al crecimiento y le otorgan

perdurabilidad y grado de resistencia a diferentes tipos de estrés ambiental (Freschet *et al.*, 2010 Citado por García de la Riva *et al.*, 2014). Así, las respuestas de las plantas a las perturbaciones estarán influenciadas por la capacidad para maximizar la adquisición o conservación de recursos (Grime, 1974; Wright *et al.*, 2004). El área foliar específica (AFE) es considerada junto con el área foliar (AF) uno de los rasgos funcionales más sensibles a los cambios drásticos en la disponibilidad de recursos que producen los disturbios (Lloret, *et al.*, 2005; Arnan, *et al.*, 2007).

Como tendencia global, el AFE se correlaciona negativamente con la longevidad de las hojas y con la tasa de asimilación, y positivamente con la tasa de crecimiento relativo y con el contenido foliar de nitrógeno (Perez Harguindeguy *et al.*, 2013). Generalmente el AFE es menor en hojas de especies perennes (conservadoras), comparadas con las especies deciduas (adquisitivas) (Reich *et al.*, 1997; Schönbeck *et al.*, 2015, Garcia de la Riva *et al.*, 2016, Casals *et al.*, 2018), ya que en estas últimas pueden ser necesarias altas tasas de fotosíntesis para reestructurar la canopia y acumular reservas para el reemplazo del follaje una vez superada la etapa desfavorable para el crecimiento (Read y Stokes 2006). Sin embargo un espectro continuo de combinaciones de hábito de crecimiento, persistencia foliar, capacidad de rebrote y rasgos de resistencia podrían ser determinantes en la aptitud de diferentes comunidades de plantas para superar perturbaciones (Wright *et al.*, 2004), adecuándose directa o indirectamente al ambiente a través de cambios en el crecimiento, la reproducción y mecanismos de supervivencia (de la Riva *et al.* 2014). El AF es importante para la interceptación de la luz y para explicar las transferencias entre la ganancia de carbono y la transpiración en la superficie (Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2016). Las plantas de mayor altura, típicas de los estadios tardíos de la sucesión, tienen mayor ventaja sobre las plantas de menor tamaño (especies pioneras), ya que son más capaces de interceptar la luz, sin embargo tienen un alto costo de inversión en tallos y de su continuo mantenimiento (Wright *et al.* 2007) que determina una estrategia foliar más conservadora.

La variación de la superficie foliar y la espinosidad no sólo están asociadas a factores alométricos sino también con estrategias ecológicas ante diferentes niveles de estrés por nutrientes y disturbios (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013, Bravo *et al.* 2019). A menudo las altas intensidades de disturbio promueven la dominancia de especies de rápido crecimiento con rasgos más adquisitivos como elevada área foliar específica y concentración de nitrógeno (Carreño-Rocabado *et al.*, 2012; Maeshiro *et al.*, 2013; Schönbeck *et al.*, 2015). De manera conjunta, estos rasgos suelen presentarse asociados a la formación de

estructuras de defensa/protección de la regeneración, particularmente de aquellas especies, más sensibles al pastoreo (Tálamo *et al.* 2015), lo que implica una elevada inversión de energía de la planta en producirlas (Tomlinson *et al.* 2015).

Para muchos rasgos funcionales, gran parte de la variación de sus valores es causada por dos mecanismos, la diversidad genética y la plasticidad fenotípica, las cuales determinan las habilidades de las especies para la adaptación local, como consecuencia de la evolución o como respuesta a la heterogeneidad y cambios ambientales (Jung *et al.*, 2010; Kichenin *et al.*, 2013; A. Salgado-Negret y Paz 2015; Vilà-Cabrera *et al.* 2015; Turcotte y Levine 2016, Zuo *et al.* 2016). La diversidad genética y la plasticidad fenotípica de las especies son responsables de los cambios en los atributos de rasgos funcionales a nivel comunitario, a través de la variación de los rasgos en especies diferentes, dentro de una misma especie (intraespecífica) o una combinación de ambas (Kichenin *et al.*, 2013; Zuo *et al.*, 2016). La variación intraespecífica emerge como un componente fundamental de la estructura funcional de los rasgos a lo largo de amplios gradientes ambientales (Vilà-Cabrera *et al.* 2015) y permite entender el potencial de respuesta de las especies frente a esas variaciones climáticas y los mecanismos de estructuración de la comunidad vegetal (Kichenin *et al.*, 2013; Vilà-Cabrera *et al.*, 2015; Negret-Salgado y Paz 2015; Zuo *et al.*, 2016). Existe una creciente evidencia que los rasgos foliares como el AFE puede ser bastante variable entre las especies y con factores ambientales como gradientes de luz y sombra (Poorter *et al.* 2009; Kazakou *et al.* 2014; Neyret *et al.*, 2017), y que otros como la espinosidad pueden variar en respuesta a disturbios recurrentes como la herbivoría (Leife 2010, Tomlinson *et al.* 2015). La variación de los rasgos funcionales, tanto a nivel de especies de plantas como a nivel comunitario, pueden reflejar los cambios en la intensidad de disturbios y cambios en la disponibilidad de recursos dentro de bosques sujetos a actividades productivas (Conti y Diaz *et al.*, 2013; Loto y Bravo 2020), lo que representa una información de base esencial para el manejo sustentable de la vegetación.

En la región chaqueña existen antecedentes sobre la variación de rasgos foliares y de defensa física en respuesta a cambios ambientales y/o gradientes de disturbios tales como el fuego (Santacruz García *et al.*, 2020, 2021) o la intensidad de pastoreo (Trigo 2018). Loto y Bravo (2020) evaluaron los cambios en las proporciones de rasgos funcionales de la vegetación por efecto de los disturbios, empleando un enfoque categórico para rasgos como persistencia foliar, espinosidad y hábito de crecimiento. La altura de la planta también es un rasgo funcional que fue evaluado en relación a rasgos foliares, con implicancia en el

secuestro de C sobre el suelo en los bosques (Conti y Díaz, 2013) y sobre la biomasa en pie resultante de diferentes situaciones de uso (Loto 2020). En este capítulo se evaluó la variación del área foliar (AF), área foliar específica (AFE), y la espinosidad de manera cuantitativa para determinar la respuesta de la vegetación leñosa nativa frente a la combinación de disturbios, asociados a prácticas de manejo ganadero-forestal comunes en la Región Chaqueña. Se evaluó la variabilidad de estos rasgos funcionales a nivel inter e intraespecífico, en las 8 especies más abundantes y representativas, según los censos de vegetación realizados para el Capítulo 2 de esta tesis. Se espera con estos datos, contribuir al entendimiento de la inversión de recursos de estas especies para la reconstrucción del aparato fotosintético y defensa del mismo, en respuesta a los disturbios más frecuentes de nuestra región.

### 3.1.1. Objetivos

Evaluar cambios en el Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) y espinosidad en especies leñosas, y su potencial como variables indicadoras de la intensidad de disturbios.

**Hipótesis 1:** En comunidades sometidas a disturbios, las plantas pueden destinar los recursos liberados durante un período de tiempo discreto, a la construcción de órganos foliares y estructuras defensivas (Pérez Harguindeguy *et al.*, 2013, Schombeck *et al.* 2015). Como consecuencia, considerando a los caracteres funcionales Área Foliar, Área foliar Específica, y espinosidad como caracteres de respuesta (Lavorel y Garnier 2002), las especies pueden incrementar los valores de los mismos en sitios que han sido sometidos a disturbios y han visto modificada la fisonomía o estructura de la comunidad vegetal. Debido a que las hojas de mayor AFE suelen ser más palatables (Blackhall *et al.*, 2012), podrían demandar a la planta una mayor inversión de energía en estructuras de defensa contra la herbivoría, como espinas y aguijones.

**Predicción 1:** Las especies leñosas del Chaco Semiárido presentarán mayor AF y AFE, y tendrán mayor densidad y/o longitud de espinas (Tomlinson *et al.* 2015) en sitios con disturbios que en bosque de referencia (conservado).

**Hipótesis 2.** La disponibilidad de recursos y luz que se generan en un ambiente disturbado determinan qué especies o qué formas de crecimiento dominaran en el mismo, lo cual se traduce en una comunidad con diferentes abundancias de especies adquisitivas o conservadoras desde el punto de vista de la utilización de recursos o la inversión en

estructuras de defensa y/o sostén. Estos cambios en el ambiente pueden generar variaciones en el área foliar y área foliar específica para reestructurar la canopia y acumular reservas para el reemplazo del follaje una vez superada la etapa desfavorable para el crecimiento.

**Predicción 1:** se espera que los arbustos tengan mayor AFE que los árboles y que el AF sea mayor en las especies que alcanzan el dosel.

**Predicción 2:** Se espera que las especies de hojas caducas tengan mayor AF y AFE que las de hojas perennes, ya que en plantas con follaje caduco pueden ser necesarias altas tasas de fotosíntesis para acumular reservas para el reemplazo del follaje. Esto se relacionaría con una estrategia adquisitiva en el primer caso (caduca y elevada AFE), y conservadora en el segundo (perenne y baja AFE).

## 3.2. Materiales y métodos

### 3.2.1 Área foliar y área foliar específica: sitios de estudio y recolección de datos.

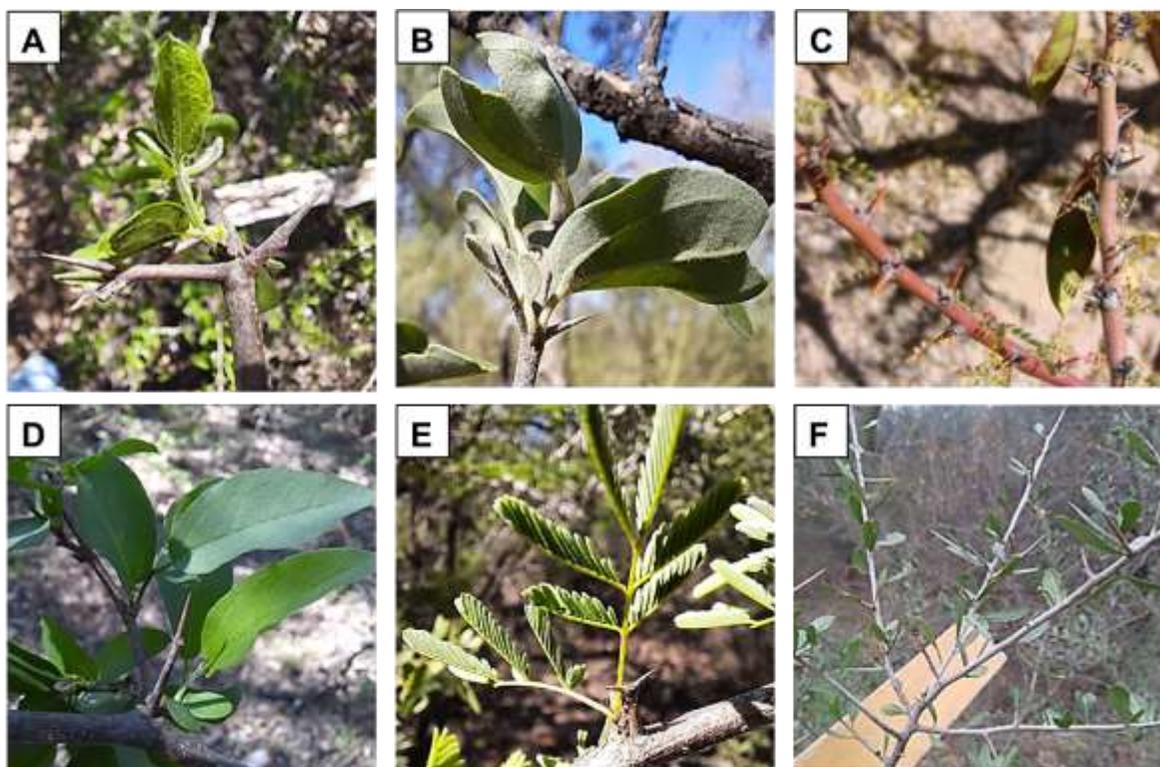
En los tres tipos de bosque en los que se identificaron cambios en composición de especies y estructura por efecto de diferentes combinaciones de disturbios (BR, Rol+F y Rol+A), se midió el área de la hoja (AF) y el área específica de la hoja (AFE) en seis especies leñosas nativas. Las especies seleccionadas fueron *Aspidosperma quebracho blanco* (quebracho blanco), *Schinopsis lorentzii* (quebracho colorado), *Sarcomphalus mistol* (mistol), *Celtis erhenbergiana* (tala), *Atamisquea emarginata* (atamisqui) y *Schinus fasciculatus* (molle). El criterio de selección consideró la representatividad y la biomasa de estas especies en los bosques de la región Chaqueña (Araujo *et al.*, 2008, Giménez *et al.*, 2011), y los valores de abundancia (dominancia) obtenidos en los estudios previos de composición y diversidad de especies (ver Capítulo 2). *Aspidosperma quebracho blanco*, *S. mistol*, *S. fasciculatus* y *A. emarginata* son especies perennes, mientras que *S. lorentzii* y *C. ehrenbergiana* son especies de hoja caduca. Se seleccionaron en cada tipo de bosque diez individuos maduros (DAP por encima de 10 cm) de cada especie, registrando su diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total de la planta. El período de muestreo de hojas se extendió de abril a mayo, con el fin de encontrar láminas foliares maduras, completamente expandidas. De cada individuo, siguiendo la metodología propuesta por Pérez Harguindeguy *et al.* (2013), se cosecharon 20 hojas totalmente expuestas al sol, sin señales de daño, y se almacenaron en bolsas herméticas en condiciones de humedad, para mediciones posteriores en

laboratorio. Las hojas frescas se escanearon en el laboratorio, con un escaner de escritorio, incluidos los pecíolos y el raquis, con una escala de referencia de 1 cm x 1cm. Luego, las hojas se secaron en estufa a 60 °C de 48 a 72 horas, hasta obtener peso constante. El peso seco de la hoja se midió con una balanza de precisión de 0,0001 g. Las mediciones del área de AF se realizaron con el software ImageJ® (Di Rienzo *et al.* 2016). El AFE se calculó dividiendo el área foliar sobre el peso seco de las mismas y se expresó en mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup> (Pérez Harguindeguy *et al.*, 2013).

Se midió en campo, la altura máxima de los ejemplares de las especies seleccionadas como un rasgo que influye en la capacidad de interceptar luz en un gradiente vertical, la cual está asociada intrínsecamente al hábito de crecimiento. La periodicidad foliar también se tuvo en cuenta en la evaluación del área foliar y el área foliar específica, como un rasgo que permite interpretar la asignación de energía destinada a la construcción de órganos aéreos.

### **3.2.2. Espinosidad: sitios de estudio y recolección de datos**

El estudio de espinosidad se realizó en el BR y en el sitio con Rol+F. La selección de este sitio particular con disturbio para el estudio de este rasgo, tuvo en cuenta la conocida relación con la herbivoría por ser un mecanismo de defensa (Bucher 1987; Leife 2010; Pérez Harguindeguy *et al.* 2013), que el fuego y la remoción mecánica mediante rolados actúan como disturbios defoliadores y que la presencia de espinas y aguijones también está vinculado a la tolerancia a la sequía y a la inflamabilidad (Allen 2008). En cada uno de los dos bosques se seleccionaron 10 ejemplares de cada una de las especies espinosas más abundantes en los censos de vegetación (Capítulo 2): *S. lorentzii*, *S. mistol*, *P. praecox*, *C. ehrenbergiana*, *S. fasciculatus* y *S. gilliesii* (Fig.1). Las características de las espinas de las diferentes especies se muestran en la Tabla 1. Las muestras analizadas consistieron en ramas extraídas de 10 ejemplares juveniles de cada una de las especies seleccionadas. De cada ejemplar se obtuvieron 4 ramas, en las 4 orientaciones cardinales. Las muestras se llevaron al laboratorio para registrar las siguientes variables: longitud de rama (cm), número de ramificaciones, número y longitud de espinas (cm) (desde su base hasta el extremo distal) (Leife 2010; Pérez Harguindeguy *et al.* 2013; Tomlinson *et al.* 2015; Bravo *et al.* 2019).



**Figura 1.** Espinas de las especies seleccionadas A- *Schinopsis Lorentzii*, B- *Sarcomphalus mistol*, C- *Parkinsonia praecox*, D- *Celtis ehrenbergiana*, E- *Senegalia gilliesii* y F- *Schinus fasciculatus*.

**Tabla 1:** características morfométricas de las espinas de las especies seleccionadas, según bibliografía.

Especie	Origen de las espinas	Forma	Longitud (cm)	Autor
<i>Schinopsis lorentzi</i>	Caulinar uninodal	Rectas y cónicas	0,5-3,9	Flores, C. B.; M. A. Zapater & S. Sühling. 2013
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Caulinar, uninodal	Rectas, cónicas y robustas	2	Bravo <i>et al.</i> (2019)
<i>Parkinsonia praecox</i>	Foliar (estipular)	Rectas cónicas	1,5	Giménez y Moglia (2011)
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Foliar (Estipulares)	Rectas geminadas desiguales	5	Asmus <i>et al.</i> , 2018
<i>Senegalia gilliesii</i>	Caulinar	Solitarias terminando en 2 agujones infranodales divergentes.	Espina caulinar de 0,5 a 0,18. Agujones de 0,2 a 0,3.	Flora argentina
<i>Schinus fasciculatus</i>	Caulinar multinodales	Se transforman en ramas decumbentes.	4.3	Bravo <i>et al.</i> (2019)

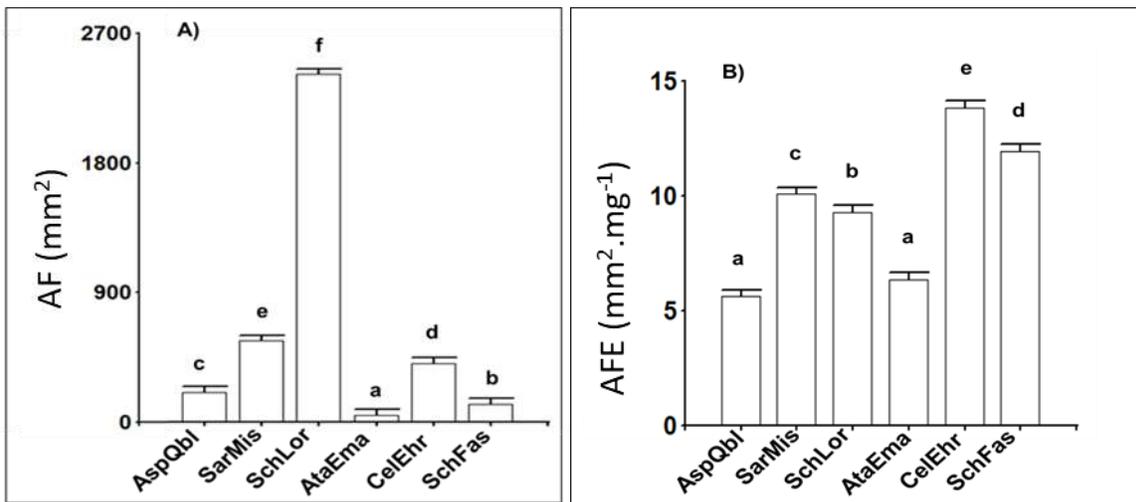
### 3.3. Análisis de datos

Los análisis comparativos de diferencias en valores de AF, AFE y espinosidad se realizaron a nivel interespecífico, comparando las características de estos rasgos entre las especies, e intraespecífico, teniendo en cuenta la variación de cada una de las especies en los dos sitios (BR y Rol+F). Los valores de AF, AFE y espinosidad fueron comparados por medio de un ANAVA, con el software InfoStat© (Di Rienzo *et al.*, 2011) versión 2017. Para aquellos casos en donde se detectaron diferencias estadísticamente significativas, se utilizó la prueba de LSD de Fisher de comparaciones de medias. La normalidad de los residuos se evaluó mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de las varianzas a través de un gráfico de dispersión residual frente a los valores pronosticados. Se aplicaron transformaciones (Ln) cuando fue necesario, para cumplir con los criterios de distribución normal de los datos.

### 3.4. Resultados

#### 3.4.1. Área foliar y área foliar específica: variabilidad interespecífica y a nivel comunitario

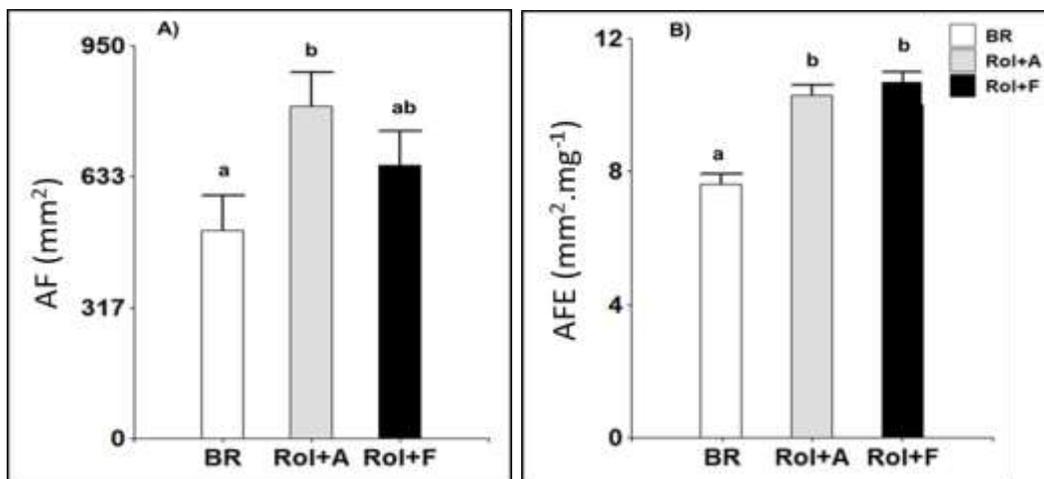
Los valores promedio de AF y AFE fueron significativamente diferentes entre las seis especies estudiadas (Fig.2). *Schinopsis lorentzii* y *A. emarginata* son las especies de mayor y menor AF, respectivamente (Fig. 2A). *Celtis ehrenbergiana* y *A. quebracho-blanco* fueron las especies de mayor y menor AFE respectivamente (Fig. 2B). *Aspidosperma quebracho-blanco* y *A. emarginata* no presentaron diferencias significativas.



**Figura 2.** Valores de A) área foliar (AF) y B) área foliar específica (AFE) en seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino AspQbl: *Aspidosperma quebracho-blanco*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, AtaEma: *Atamisquea emarginata*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana* y SchFas: *Schinus fasciculatus*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

### 3.4.1.1. Variabilidad intraespecífica en sitios con diferente historia de disturbio

Al analizar los valores promedio de AF y AFE en las diferentes comunidades, se observó una tendencia hacia valores mayores en los sitios con disturbios (Rol+F y Rol+A) respecto al bosque de referencia (BR) (Fig.3). El AF fue significativamente mayor en el sitio Rol+A en comparación con el BR. El sitio Rol+F presentó un valor intermedio, pero no diferente significativamente ni con respecto al bosque, ni con respecto al otro sitio con disturbio (Rol+A). El AFE de ambos sitios con disturbios, fue significativamente mayor que en el BR, sin diferencias significativas entre ellos (Fig.3).

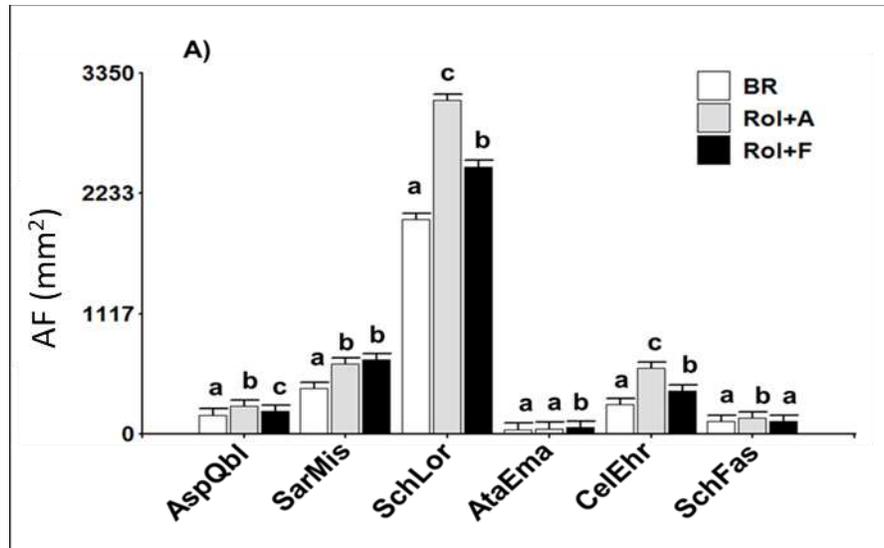


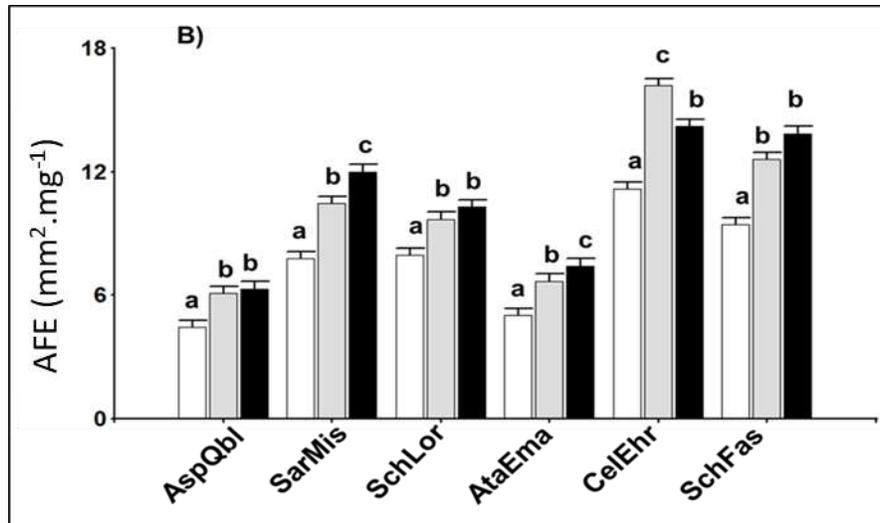
**Figura 3.** A) Área foliar (AF) y B) área foliar específica en el bosque de referencia (BR) y en los sitios con disturbios (Rol+A y Rol+F). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

En relación al Área Foliar, la tendencia fue siempre a que los valores sean mayores en sitios disturbados en comparación con el BR (Fig. 4-a). Todas las especies mostraron diferencias significativas entre sus valores en el BR y al menos uno de los bosques con disturbios.

Cuatro de las seis especies mostraron diferencias significativas al comparar entre los tres sitios con diferente historia de disturbios (Fig.4 a): *Schinopsis lorentzii*, *A. quebracho-blanco* y *C. erenbergiana* tuvieron mayor AF en Rol+A. *Atamisquea emarginata* presentó mayor valor de AF en Rol+F. *Sarcomphalus mistol* presentó mayor valor de AF en los sitios con disturbios, sin diferencias significativas entre ellos, mientras *S. fasciculatus* tuvo mayor valor en Rol+A, sin diferencias significativas entre BR y Rol+F.

En relación al AFE, todas las especies mostraron mayores valores en sitios con disturbios en comparación con el BR (Fig 4-b). Solo *S. mistol*, *C. ehrenbergiana* y *A. emarginata* mostraron diferencias significativas entre todos los sitios de estudio, con mayores valores promedio de este rasgo en los sitios con disturbios (Fig.4b). *Sarcomphalus mistol* y *A. emarginata* presentaron mayor valor en el sitio con Rol+F y *C.ehrenbergiana* en Rol+A. Las otras tres especies (*Schinopsis lorentzii*, *A. quebracho-blanco* y *S. fasciculatus*) no presentaron diferencias significativas entre los bosques con disturbios.



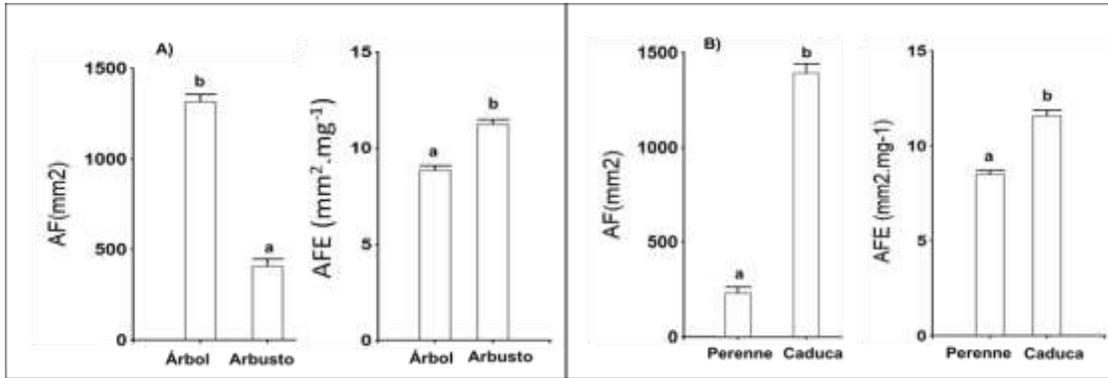


**Figura 4.** Variación intraespecífica de A) área foliar (AF) y B) área foliar específica (AFE) de seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino, en bosques con diferentes historias de disturbios (AspQbl: *Aspidosperma quebracho-blanco*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana*, AtaEma: *Atamisquea emarginata*, SchFas: *Schinus fasciculatus*). (BR: bosque de referencia, Rol+A: bosques con rolado y aprovechamiento forestal, Rol+F: bosque con rolado e incendios forestales. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

### 3.4.1.2. Relación del AF y AFE con el hábito de crecimiento y la periodicidad foliar

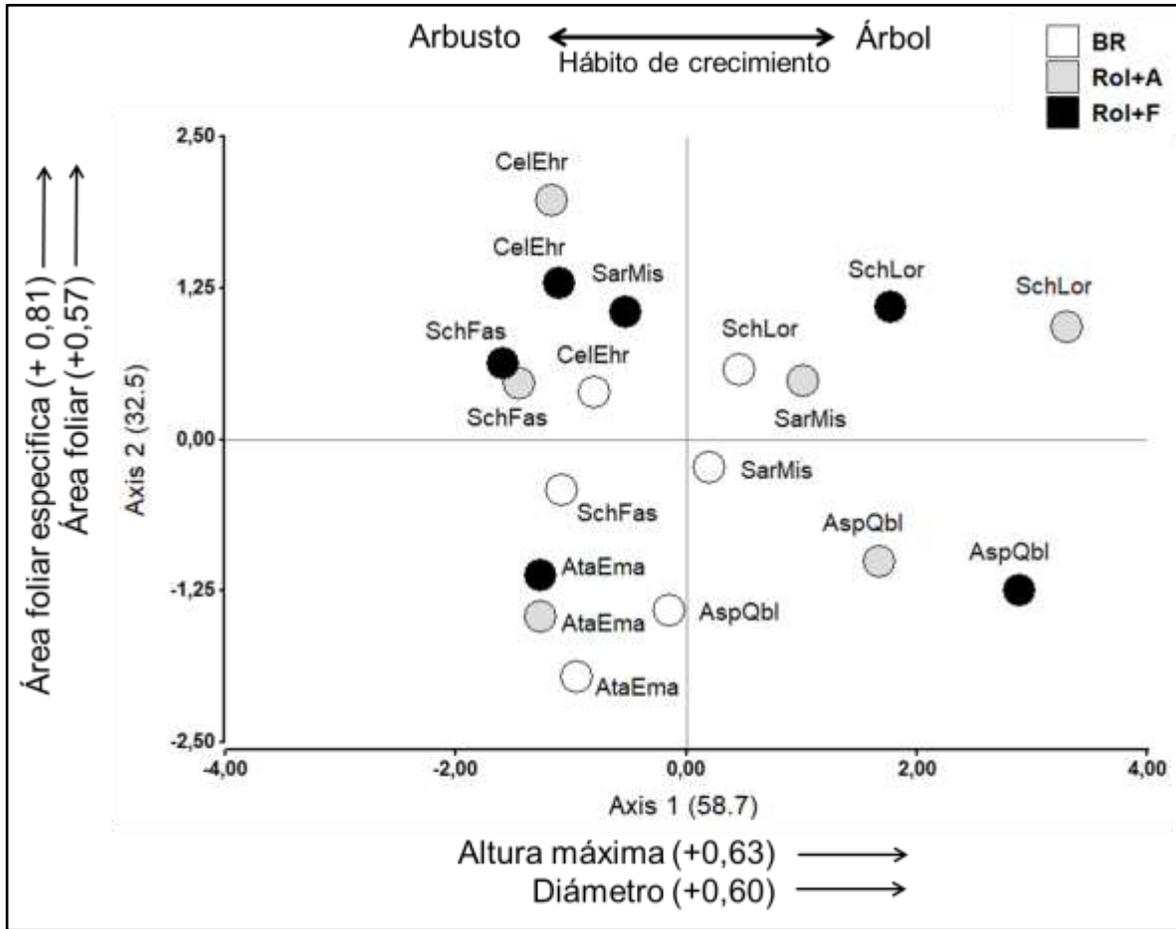
En relación al hábito de crecimiento, el AF fue significativamente mayor en el grupo de las especies arbóreas (*S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco* y *S. mistol*) que en el grupo de los arbustos (*C. ehrenbergiana*, *S. fasciculatus* y *A. emarginata*) (Fig. 5A). Por el contrario, el AFE fue significativamente mayor en arbustos.

Respecto a los valores de AF y AFE, en relación a la persistencia foliar, ambas variables fueron significativamente mayor en las especies caducas (*S. lorentzii*, *C. ehrenbergiana*) que en las perennes (*A. quebracho-blanco*, *S. mistol*, *A. emarginata*) (Fig.5).



**Figura 5.** Relación del AF y el AFE con el hábito de crecimiento (árboles y arbustos) y la periodicidad foliar (perennes y caducas). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

El Análisis de Componentes Principales, realizado con las variables AF, AFE, Alt.max y DAP para las seis especies leñosas estudiadas en los tres tipos de bosques (Fig.6) mostró que los dos ejes principales explican el 91,2% de la variabilidad de los datos. El primer eje explicó el 58,7% de la variabilidad en el cual las especies arbóreas, *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco* y *S. mistol*, con mayor altura y diámetro, se separaron hacia el extremo positivo del eje. El segundo componente del PCA, explicó el 32,5% de la variabilidad y separó las especies según los valores de AF y AFE en los diferentes tipos de bosques, siendo estos rasgos positivamente correlacionados con los valores del eje 2. En este eje se ubicaron diferencialmente especies de hojas deciduas en su extremo más positivo, y especies perennifolias en el extremo más negativo. *Celtis erhenbergiana* y *S. fasciculatus* representan a las especies arbustivas de mayor AF y AFE en bosques con disturbios, se ubican en el extremo positivo del eje 2 con una tendencia semejante a la de *S. lorentzii* y *S. mistol*. Las especies de menor AF y AFE, de hojas perennes (*A. quebracho blanco* y *A. emarginata*), se ordenaron en el extremo negativo del eje 2. Las especies dominantes del dosel (*A. quebracho blanco* y *S. lorentzii*) presentaron mayor variabilidad entre comunidades en el eje 1 que a lo largo del eje 2. Por el contrario, otras especies como *A. emarginata* y *C. ehrenbergiana* presentaron mayor variabilidad en el eje 2 que en el eje 1.



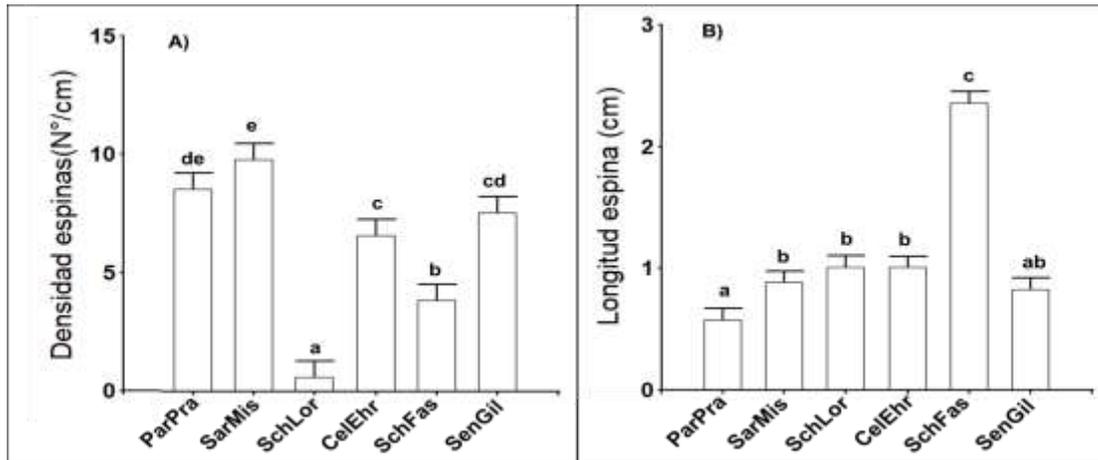
**Figura 6.** Análisis de componentes principales de rasgos foliares, diámetro y altura de la planta en seis especies leñosas nativas de la región del Chaco en bosques bajo tres tipos diferentes de uso de la tierra: bosque de control (BR) sin explotación forestal durante cuatro últimas décadas; bosque con rolado y aprovechamiento (Rol+A) y bosque con rolado afectado por incendios forestales (Rol+F). SchLor: *S. lorentzii*, AspQbl: *A. quebracho blanco*, SarMis: *S. mistol*, CelEhr: *C. erhenbergiana*, SchFas: *S. fasciculatus*, AtaEma: *A. emarginata*. Las etiquetas en el eje especifican los rasgos con las puntuaciones de vector propio más altas para cada eje. Las correlaciones entre los rasgos de la planta y el eje PCA se dan entre paréntesis y las flechas indican la dirección de cada correlación.

### 3.4.2. Espinosidad: variabilidad interespecífica

Los valores promedio de la densidad de espinas fueron significativamente diferentes en *S. mistol*, *S. lorentzii*, *Celtis erhenbergiana* y *S. fasciculatus* (Fig.7A). *Sarcomphalus mistol*, *P. praecox* y *S. gilliessii* son las especies de mayor densidad de espinas. *Celtis erhenbergiana*

y *S. fasciculatus*, representan un grupo de especies de densidad de espinas intermedia. *Schinopsis lorentzii* es la especie de menor densidad de espinas (Fig.7A) encontrándose incluso ejemplares sin espinas, especialmente en BR.

Respecto a la longitud de las espinas, *Schinus fasciculatus* fue la especie con mayor valor; *S. lorentzii*, *S.mistol*, *C. erhenbergiana*, presentaron espinas de longitud intermedia, y *P. praecox* fue la especie con menor longitud de espinas. *S. gilliessii* presentó valores que no permiten diferenciarla significativamente de los grupos con espinas de largo intermedio y menor (Fig.7B).

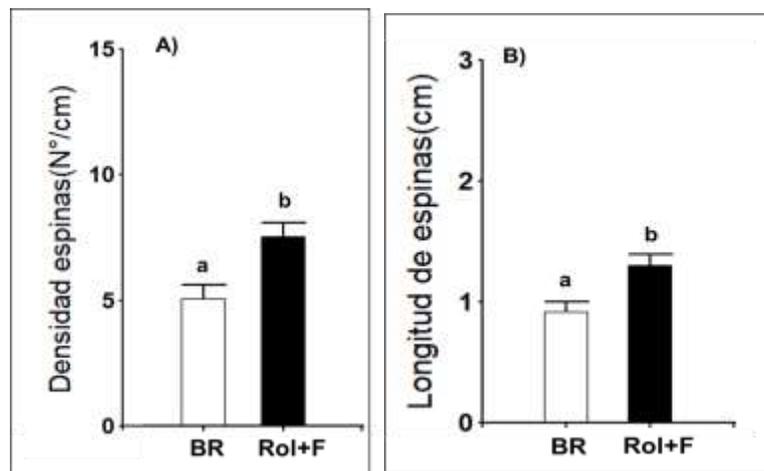


**Figura 7.** Variación interespecífica en A) densidad de espinas (número de espinas/cm de rama) y B) longitud promedio de espinas (cm) en seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino (ParPra: *Parkinsonia praecox*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana*, SchFas: *Schinus fasciculatus* y SenGil: *Senegalia gilliessii*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

### 3.4.2.1. Variabilidad general e intraespecífica en sitios con diferente historia de disturbio

Los valores de la densidad de espinas (número en un segmento 50 cm de rama) y longitud fueron significativamente mayores en el sitio con Rol+F que en el BR (Fig.8). La densidad varió entre  $4,95 \pm 3,37$  en el BR y  $7,57 \pm 4,80$  en el sitio con Rol+Fgo (Fig.8A). Las longitudes de las espinas oscilaron entre  $0,92 \pm 0,66$  en el bosque de referencia y  $1,31 \pm 0,69$  en el sitio con rolado y fuego (Fig.8B). No se encontraron diferencias significativas en

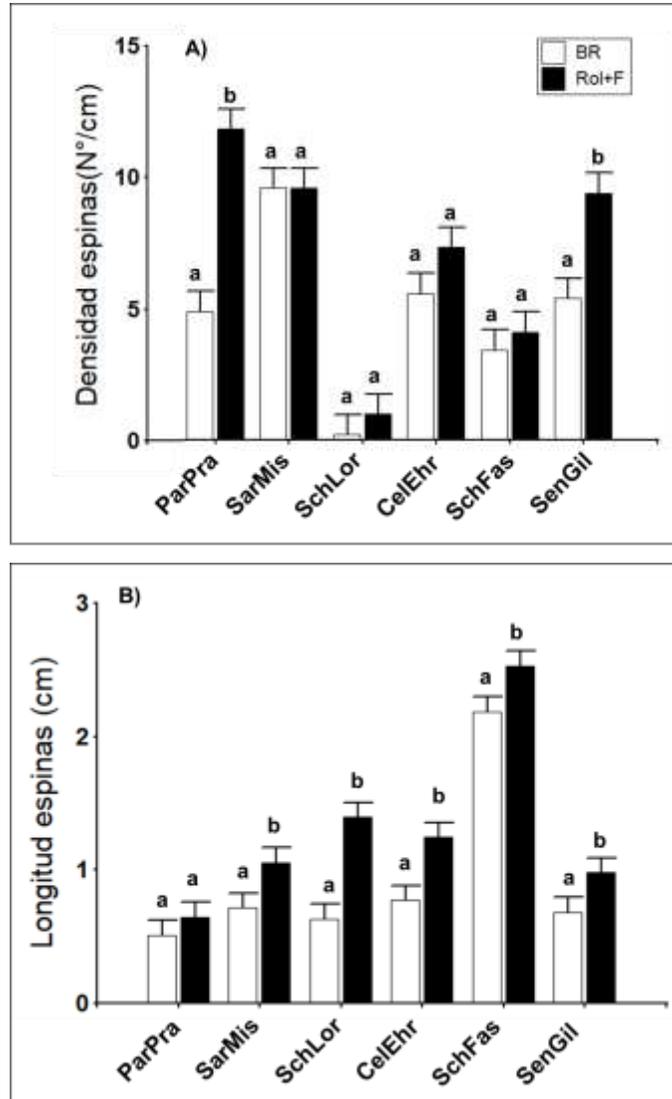
la densidad y longitud de espinas entre ejemplares con diferente número de ramificaciones ni entre las diferentes orientaciones de las ramas dentro de un mismo individuo.



**Figura 8.** A) Densidad de espinas y B) longitud de espinas (cm) en el bosque de referencia (BR) y en el sitio con rolado y fuego (Rol+F). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

En relación a la densidad de espinas, *P. praecox* y *S. gilliesii* mostraron mayor valor en el sitio con Rol+F respecto al BR con diferencias significativas (Fig.9A).

La longitud de las espinas de cinco de las seis especies (*S. lorentzii*, *S. mistol*, *C. ehrenbergiana*, *S. fasciculatus* y *S. gilliesii*) fue significativamente mayor en el sitio disturbado que en el BR (Fig. 9B).

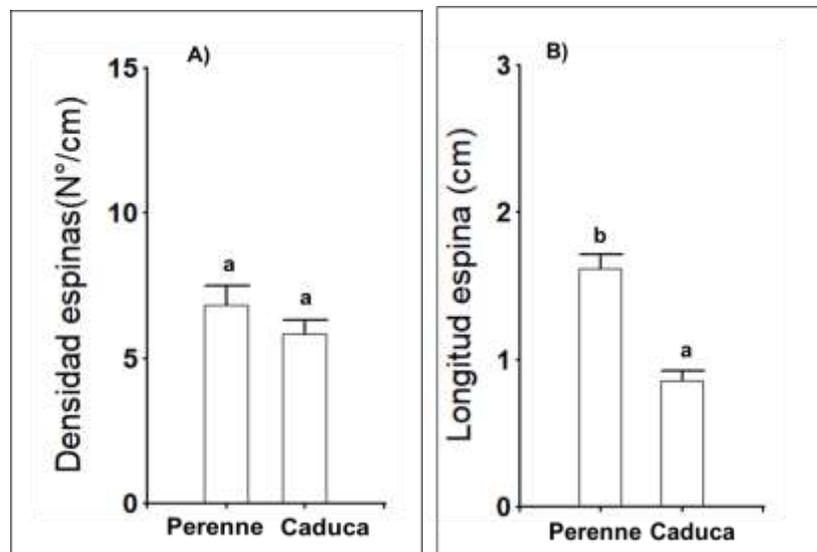


**Figura.9.** Variación intraespecífica de seis especies leñosas nativas de la región del Chaco argentino (ParPra: *Parkinsonia praecox*, SarMis: *Sarcomphalus mistol*, SchLor: *Schinopsis lorentzii*, CelEhr: *Celtis ehrenbergiana*, SchFas: *Schinus fasciculatus* y SenGil: *Senegalia gilliesii*), para los rasgos A) densidad y B) longitud de espinas, en bosques con diferentes manejos de uso de la tierra (BR: bosque de referencia y Rol+F: bosque con rolado y fuego). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

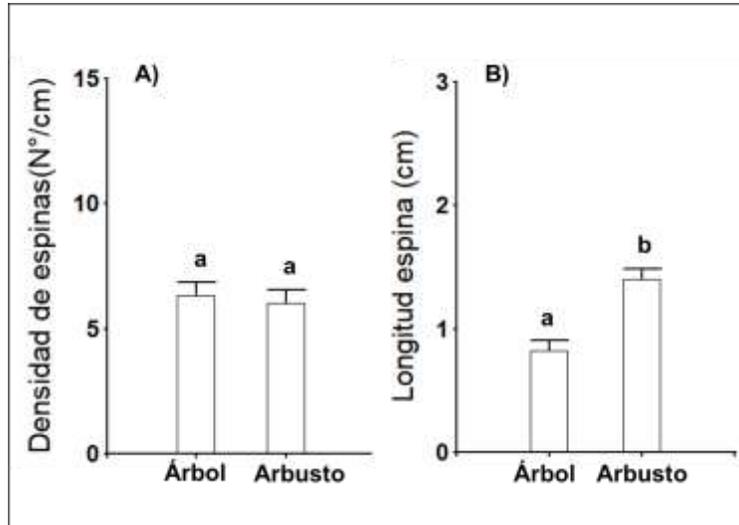
### 3.4.2.2. Relación de la densidad y longitud de espinas con la periodicidad foliar y el hábito de crecimiento

La densidad de espinas no mostró diferencias significativas en relación a la periodicidad foliar (Fig.10A). Contrariamente, la longitud de espinas si varió significativamente respecto a la periodicidad foliar y fue mayor en las especies de hojas perennes *S. fasciculatus* y *S. mistol* (Fig. 10B).

Respecto a estos rasgos en relación al hábito de crecimiento (Fig. 11), no hubo diferencias significativas en la densidad de espinas (Fig.11A), pero sí varió significativamente la longitud, siendo mayor en los arbustos que en las especies arbóreas (Fig.11B).



**Figura 10.** Relación de la A) densidad de espinas y B) longitud de espinas (cm) con la periodicidad foliar (perenne y caduca). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).



**Figura 11.** Relación de la densidad y longitud de espinas con el hábito de crecimiento (árbol y arbusto). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

### 3.5. Discusión

#### *Efectos de los disturbios sobre rasgos foliares*

En concordancia con la hipótesis planteada, el AF y AFE aumentaron después de las perturbaciones en las seis especies estudiadas, que incluye tanto especies perennes como caducifolias, lo que sugiere que poseen una gran plasticidad que les permite reestructurar el aparato fotosintético luego de la liberación temporal de recursos que producen los disturbios. La mayor AF en el sitio con Rol+A en las dos especies arbóreas, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco* dominantes del dosel, y en las especies arbustivas, *C. erhenbergiana* y *S. fasciculatus* sugiere una mayor inversión de recursos en la construcción de tejidos fotosintéticos, en respuesta a los disturbios que incrementaron los niveles de radiación, reduciendo la competencia por luz. Esta respuesta podría permitirles ser más competitivos durante el crecimiento temprano cuando las condiciones ambientales son favorables (García de la Riva 2016, Casals *et al.*, 2018). El aumento de AF también en especies tardías de la sucesión parece reafirmar nuestra predicción sobre los cambios en los rasgos foliares inducidos por disturbios, aún en especies con estrategias más conservadoras en el uso de los recursos. En efecto, en el caso de *S. lorentzii*, una de las especies tardías de la sucesión en bosques del Chaco semiárido (Oyarzábal *et al.* 2018), los rebrotes desarrollan láminas foliares usualmente dimórficas, amplias con respecto a las de tallos y ramas de ejemplares

maduros, indicando una gran capacidad de captura de recursos luego de disturbios que producen la remoción de la estructura aérea.

Otras especies de hojas perennes como *A. emarginata* y *S.mistol* también incrementaron su AFE en situación de disturbio, esta última especie se vio favorecida por ambas combinaciones de disturbio, por el contrario *A. emarginata* lo hizo en el sitio con Rol+F, lo que podría indicar que responde positivamente a los cambios generados en el suelo por el rolado y el fuego, los cuales incrementan la disponibilidad de recursos como nutrientes, agua y luz (Steinaker *et al.*, 2016).

La gran plasticidad fenotípica observada entre especies tanto de hojas perennes como caducas y entre especies arbóreas y arbustivas en este trabajo podrían contribuir a una rápida captura de los recursos liberados por los disturbios, otorgándoles capacidad de resiliencia a disturbios antrópicos vinculados al aprovechamiento productivo tradicional de las especies chaqueñas (Tálamo *et al.* 2015). El aumento en la superficie fotosintética en ambientes disturbados podría permitirles la obtención de energía para rebrotar y reestructurar la estructura aérea. Sin embargo, a nivel de respuesta bioquímica, los arbustos nativos del Chaco han demostrado una mayor eficiencia de adaptación a la defoliación y pérdida de la estructura aérea que las arbóreas, mediante la síntesis de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios (Santacruz *et al.* 2021).

El AFE se correlaciona negativamente con el tiempo de vida de las hojas y positivamente con el contenido de N y las tasas de asimilación (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) y generalmente es más bajo en las hojas perennes que en hojas caducas (Reich *et al.* 1997; Casals *et al.*, 2018). El mayor AFE observado en especies arbustivas, en bosques perturbados, puede estar relacionado con una mayor captura de recursos en hojas con tejidos menos robustos (con una mayor proporción de mesófilo fotosintético) y un incremento de la relación área/peso de la hoja, para optimizar la captura de luz, inclusive en algunas perennes. Esta respuesta resalta la estrategia adquisitiva de las especies pioneras en bosque con disturbios, que les permite tornarse dominantes en ambientes con alta frecuencia de disturbios como el fuego (Giorgis *et al.* 2021).

Las especies tardías de la sucesión como *Schinopsis lorentzii* y *A. quebracho-blanco* respondieron a la liberación de recursos después de las perturbaciones aumentando el AFE con respecto a sus valores en el BR, pero sin diferencias significativas entre bosques con diferentes combinaciones de disturbios. Esto podría estar relacionado con una

disponibilidad de luz similarmente alta en ambos entornos y a la capacidad de estas especies de responder a la liberación de recursos propios de ambientes disturbados. Sin embargo, los valores de AFE de *Aspidosperma quebracho-blanco* y *S. lorentzii* fueron más bajos que *C. erhenbergiana* y *S. fasciculatus*, lo que sugiere que una mayor inversión en hojas con mayor masa por unidad de área en especies arbóreas que en arbustivas. A pesar de que las especies de hoja perenne se consideran conservadoras en relación con las especies de hoja caduca, un espectro continuo de categorías distintivas de hábito de crecimiento, persistencia foliar, reclutamiento, capacidad de rebrote y rasgos de resistencia podrían ser determinantes en la aptitud de diferentes comunidades de plantas para superar perturbaciones (Wright *et al.*, 2004). De la Riva *et al.* (2014) encontraron un gradiente desde especies más conservativas a especies más adquisitivas en el género *Quercus* de la península ibérica, desde sitios con menor a mayor disponibilidad de agua, respectivamente. Probablemente, la economía de carbono de las especies arbóreas, obliga a las especies del dosel de bosques chaqueños, a una estrategia más conservativa que en las arbustivas, en relación a sus rasgos foliares en bosques con disturbios.

Los resultados del presente trabajo sugieren una gran plasticidad fenotípica de las especies en respuesta a los cambios ambientales producidos por el fuego, el rolado y el aprovechamiento, ya que tanto las especies dominantes del dosel, como la de los estratos intermedio y bajo de bosque incrementaron su AFE en bosques con estos disturbios antropogénicos. Este patrón también ha sido observado por Steinaker *et al.* (2016) y por Guzmán *et al.* (2021) para sistemas de bosques secos del centro-oeste de Argentina. Los resultados confirman lo planteado en la hipótesis de este trabajo, sobre la naturaleza de este rasgo funcional como un rasgo de respuesta (Lavorel y Garnier, 2002) y la adopción por parte de las especies chaqueñas de una estrategia más adquisitiva después de las perturbaciones, más acentuada entre especies arbustivas (Schonbeck *et al.*, 2015).

La altura de la planta se considera uno de los rasgos funcionales más fuertemente relacionados con el secuestro de C sobre el suelo en los bosques (Conti y Díaz, 2013). En nuestro estudio, la altura de los diferentes bosques perturbados disminuyó en comparación con la observada en BR. Esto podría implicar una pérdida neta de C secuestrado a nivel del ecosistema, así como menos biomasa para incorporar como materia orgánica a los suelos (Conti *et al.* 2014, Loto 2021). En nuestro estudio, la importancia relativa de las especies en relación con la dinámica de los recursos varía en bosques con diferentes manejos forestales. Las especies arbustivas podrían estar desempeñando un papel

importante en la captura de recursos y el ciclado de nutrientes, particularmente en los bosques perturbados, considerando que los valores más altos de AFE están relacionados con tasas de descomposición más rápidas (Pérez Harguindeguy *et al.*, 2006) y, en consecuencia, con un ciclado de nutrientes más rápido. Conti y Díaz (2013) destacaron el efecto potencial de *C. erhenbergiana* en la dinámica de C del mantillo en los bosques nativos del Chaco, debido a su elevada abundancia relativa y a la incorporación constante de C al suelo debido a su hábito caducifolio. En el BR, por el contrario, *A. emarginata*, representa el arbusto dominante (Capítulo 2, Tabla 2), con follaje perenne y una estrategia conservativa. Este arbusto, a pesar que responde de manera positiva al incremento de AFE en bosques con disturbios, probablemente, podría afectar negativamente a la tasa de descomposición a nivel comunitario, produciendo una rotación de C más lenta en el BR. Por otro lado, *Schinus fasciculatus* y *C. erhenbergiana* adquieren un papel importante en los bosques perturbados, donde una compensación entre los rasgos foliares (AF y AFE) y la capacidad de rebrote parece determinar una buena respuesta frente a las condiciones ambientales propias de áreas disturbadas. *Sarcomphalus mistol* es la especie arbórea que exhibe una mayor respuesta a los cambios ambientales producidos por las perturbaciones, diferenciando el AFE incluso entre diferentes combinaciones de perturbaciones. Sin embargo, a pesar de los cambios observados en el AF y AFE de las especies después de las perturbaciones, relacionados con estrategias más adquisitivas, el análisis de los efectos debería ser abordado considerando las abundancias relativas de cada especie en un análisis funcional a nivel comunitario (por ejemplo, a través del cálculo de Índices de Diversidad Funcional). Esto permitiría concluir sobre las consecuencias del cambio en el uso del suelo sobre la biomasa vegetal, la diversidad funcional y sus efectos asociados en las propiedades y procesos del ecosistema. Estos aspectos se discutirán a través del análisis de medias ponderadas de rasgos, en el capítulo 5 de esta tesis.

#### *Estructuras de protección de órganos foliares*

En concordancia con la hipótesis planteada en este trabajo, las especies estudiadas incrementaron la densidad y/o longitud de espinas en el sitio con Rol+F. La formación de un mayor número y longitud de espinas en Rol+F con respecto a ejemplares del BR, podría implicar una elevada inversión de energía de la planta en producir estas estructuras de defensa mecánica (Tomlinson *et al.* 2015). Este resultado resalta la plasticidad fenotípica de las especies de leñosas nativas estudiadas, no sólo en relación a los órganos fotosintéticos (AF, AFE), sino también en su capacidad de respuesta a cambios que

producen los disturbios, entre los que se encuentran mayores niveles de depredación (herbivoría) y otras formas de remoción de biomasa vegetal (rolados y fuego).

Las teorías de defensa de las plantas predicen que las especies de crecimiento lento deberían invertir mucho menos en defensas estructurales y más en defensas de bajo mantenimiento como tanino y lignina (Wigley *et al.*, 2019). Sin embargo, una especie de crecimiento lento como *S. lorentzii*, varía su espinosidad según la edad y el tamaño de la planta (Flores *et al.*, 2013, Bravo *et al.* 2019) protegiendo sus tallos juveniles y rebrotes con espinas caulinares robustas, las cuales se pierden en cada individuo conforme aumenta su edad. Por lo tanto, independientemente del carácter conservador de la especie, en especies chaqueñas podría haber otros factores, como la etapa del ciclo de vida involucrada, que afectarían a la espinosidad de una especie. *A. quebracho-blanco*, otra de las especies dominantes del dosel caracterizadas por su crecimiento lento, no tiene espinas pero protege su follaje de la depredación por herbívoros con una estrategia diferente, como es el desarrollo de hojas esclerófilas y mucronadas. Por el contrario *P. praecox*, considerada una especie de crecimiento rápido y de las etapas tempranas de la sucesión del bosque chaqueño, incrementó de manera significativa la densidad de espinas en Rol+F. Esto sería una excepción al patrón planteado por Wigley *et al.* (2019), que no sería aplicable a todas las especies chaqueñas. Las respuestas inducidas pueden constituir una asignación diferida de recursos, que en lugar de ser destinados al crecimiento o la reproducción, se utilizan para defender al individuo del ataque de los herbívoros (Jacob *et al.*, 2006). Las especies estudiadas en este trabajo parecen destinar energía de fotosíntesis en incrementar la longitud de las espinas en bosque con Rol+F, ya que las diferencias respecto en este rasgo fueron significativas en 5 de las 6 especies estudiadas. En un trabajo previo dentro del área de estudio, con un sub-grupo de las especies analizadas en la presente tesis, Bravo *et al.*, (2019) encontraron una asociación significativa y positiva entre espinosidad y disturbios en bosques. En el mismo, indicaron además que ejemplares juveniles de *S. lorentzii* y *S. fasciculatus* presentaron mayor número de yemas diferenciadas en espinas que *S. mistol*. Sin embargo, en los resultados de la presente tesis, *S. mistol* presentó mayor densidad de espinas que las otras dos especies, mientras *S. fasciculatus* las de mayor longitud. Tales diferencias pueden atribuirse tanto al tamaño de los ejemplares estudiados como al patrón de disturbios de las parcelas bajo estudio. Los cambios en los regímenes de disturbios (intensidad, frecuencia, extensión) alteran la disponibilidad de recursos y, entre otros procesos ecosistémicos, el ciclado de nutrientes y la regeneración

de especies sensibles (Conti *et al.*, 2013; Tálamo *et al.* 2015; Loto 2021) ya que recursos que debían contribuir al desarrollo de madera y estructuras reproductivas, se destinan a defensa contra herbívoros, tal como se ha observado en este trabajo.

En relación a las especies arbustivas, *S. gilliesii* es la única especie que incrementa tanto la densidad como la longitud de espinas en respuesta al disturbio generado por rolado y fuego, mientras que *C. erhernbergiana* y *S. fasciculatus* incrementaron sólo la longitud de sus espinas. En este trabajo, todas las especies arbustivas presentaron mayor AFE en los sitios con disturbios. La inversión de recursos en incrementar el tamaño de espinas podría interpretarse como una respuesta de las especies arbustivas que les permitiría además proteger estas nuevas hojas, *a priori* más palatables para los herbívoros. Dado que los patrones naturales de depredación resultan afectados en áreas quemadas (Ocampo Zuleta y Bravo, 2019). Esta hipótesis se reafirma también en la conformación de especies de los grupos funcionales GF-1B y GF-2B, donde predominan especies caducifolias espinosas y en donde se identificaron también las mayores frecuencias absolutas de ejemplares con espinas (Capítulo 1). El incremento en la longitud de espinas podría interpretarse como un rasgo más conservativo en relación a la producción de sustancias químicas defensivas, ya que se ha observado mayor valor de este atributo entre especies perennes, mientras que el incremento en densidad de espinas se observó predominantemente en especies de hojas caducas. Las especies arbustivas de la región Chaqueña manifiestan una respuesta bioquímica posterior al fuego más eficiente que la de especies arbóreas, incrementando las concentraciones de taninos y fenoles hasta dos años después del disturbio (Santacruz García *et al.* 2021), lo que podría contribuir también a reducir su palatabilidad. Espinas de mayor longitud y defensas químicas como taninos y fenoles parecen caracterizar a los árboles y arbustos perennifolios de los estratos intermedio y bajos del bosque chaqueño (e.g. *S. mistol*; *S. fasciculatus*), mientras que la mayor densidad de espinas en respuesta a disturbios parece caracterizar a las especies arbóreas caducifolias como *S. lorentzii* y *P. praecox*. Estos resultados confirman la hipótesis de este trabajo en relación al AF y AFE y parcialmente la relacionada a la densidad y longitud de espinas, indicando la importancia del hábito de crecimiento y la periodicidad foliar en relación al tipo de uso de los recursos liberados por los disturbios (especies adquisitivas/conservativas), en bosques del Chaco semiárido.

## CAPÍTULO 4. EL PATRÓN DE REBROTOS POST DISTURBIO EN ESPECIES LEÑOSAS DOMINANTES DEL CHACO SEMIÁRIDO

---

### 4.1. Introducción

La vegetación de ambientes con historia de incendios frecuentes y otras perturbaciones severas recurrentes, ha adquirido a lo largo de la evolución una serie de rasgos que le permite persistir (Pausas 2012; Matula *et al.*, 2019). El rebrote a partir de tejidos sobrevivientes a la perturbación y el reclutamiento de plántulas son los dos mecanismos por los cuales las plantas persisten bajo estas condiciones y que influyen en la dinámica de la población, la composición de la comunidad y la función del ecosistema (Paula y Pausas 2006; Pausas y Keely 2014; Clarke *et al.*, 2015).

El rebrote consiste en la aparición de nuevos tallos a partir de yemas protegidas, a menudo durmientes (inactivas), ubicadas en el tronco (yemas aéreas), en el cuello de la raíz, en la raíz (yemas basales o subterráneas) y otras partes de las plantas (Pausas 2012, Souchie *et al.* 2016). La ubicación, la protección y el número de yemas y el régimen y tipo de disturbios pueden originar diferentes tipos de rebrotos (Clarke *et al.*, 2015; Pausas *et al.*, 2018; Pausas y Paula, 2020; Zupo *et al.*, 2020). El rebrote a partir de yemas basales suele ser más común en áreas con disturbios severos y frecuentes, mientras que el rebrote de tallos aéreos es más frecuente ante disturbios de menor intensidad y frecuencia (Bellingham y Sparrow 2000; Pausas *et al.* 2016).

Dentro de una misma comunidad pueden presentarse un mosaico de especies de diferente tolerancia al fuego, lo que influye marcadamente en la recuperación de la biomasa luego de los disturbios que producen la remoción de la totalidad o una parte de la estructura aérea de las plantas (Pausas y Keeley 2014). La tolerancia al fuego se evalúa típicamente a través de la estrategia rebrotadora, mientras que la habilidad de establecer nuevas plantas en el ambiente postfuego a través del banco de semillas, se vincula a especies reclutadoras o

germinadoras (Pausas y Keeley 2014; Ocampo-Zuleta y Bravo 2019). La intensidad del disturbio, el tamaño de la planta, el grado de protección y el tamaño del banco de yemas, así como la reserva de carbohidratos, son los factores determinantes del éxito de la estrategia rebrotadora (Pausas 2012; Clarke *et al.*, 2015; Bravo *et al.* 2014; 2019; Corrêa Scalon *et al.*, 2019). Por otro lado, la susceptibilidad al fuego es mayor en los primeros estadios de crecimiento, ya que las yemas se encuentran directamente expuestas a las llamas, lo que obliga a un rebrote basal a partir de yemas durmientes o yemas adventicias. Al aumentar el tamaño de la planta se incrementa la altura a la que se encuentran las yemas y el espesor de la corteza, lo que contribuye al aislamiento de meristemas, capaces de originar rebrotes, nuevas yemas (adventicias) y de yemas epicórmicas que quedan incluidas en los tejidos del crecimiento secundario (peridermis o corteza) (Bravo *et al.* 2014). Corrêa Scalon *et al.*, (2019) determinaron que las especies con yemas desprotegidas tuvieron mayor riesgo de morir, mientras que la protección de las yemas y el crecimiento en altura de la planta se asoció con la capacidad de rebrotar tanto de la copa como de la base del árbol. Jaureguiberry *et al.*, (2020) determinaron que el tamaño de la planta es relevante para explicar la capacidad de rebrote y supervivencia post-incendio, y sugieren una máxima capacidad de rebrote en los primeros años de vida.

La capacidad de rebrote de las plantas también depende de los recursos acumulados (hidratos de carbono) en diferentes órganos de almacenamiento (raíces, tallos, lignotubérculos y xilopodios). En relación a ello, las dimensiones de la planta influyen en el tamaño de reservorio donde se acumulan las reservas y la aptitud para un rápido crecimiento de rebrotes luego del fuego o de tratamientos mecánicos que eliminan biomasa aérea. El tamaño de la planta suele estar relacionado positivamente con la supervivencia de los ejemplares, aunque aquellas de mayor tamaño, pueden disminuir su capacidad de rebrote al evitar la perturbación mediante el crecimiento en altura (Lloret 2004; Clarke *et al.*, 2013; Jaureguiberry *et al.*, 2020). Pausas y Keeley (2014) indican que los cambios que afectan las tasas de supervivencia de adultos y juveniles son los que tienen efecto a largo plazo en la persistencia de las especies.

El vigor del rebrote considera el número de rebrotes y altura del rebrote más alto, y depende en gran medida de las dimensiones del individuo antes del incendio (Quevedo Dalmau *et al.*, 2005). El tamaño de la planta previo al disturbio influye en el balance entre la pérdida y recuperación de biomasa, (Schafer y Just 2014). Gurvich *et al.*, (2005) determinaron que el vigor del rebrote está dado por la cantidad de reservas y la tasa de crecimiento intrínseco

de las plantas. Para los individuos pequeños, las reservas subterráneas parecen desempeñar un papel más importante que la tasa de crecimiento, mientras que lo inverso ocurre para los individuos grandes.

Con un enfoque funcional, Pérez Haguindeguy *et al.* (2013) evaluaron la capacidad de rebrote considerando el porcentaje de biomasa quemada y el número de ejemplares rebrotados, lo que refleja en sí mismo la intensidad del disturbio y su efecto en la respuesta de la planta. Más recientemente, Jaureguiberry *et al.* (2020) analizaron las relaciones alométricas entre el diámetro principal de la planta y el número y diámetro de rebrotes, proponiendo dos índices posibles de evaluación de la capacidad de rebrotes. Aunque se menciona en menor medida en trabajos relativos a esta temática, el número de yemas capaces de producir nuevos brotes puede estar sujeto a un agotamiento bajo un régimen continuado de pérdidas de los órganos aéreos (Riba 1997) o intensidades de disturbio que sobrepasen el umbral de tolerancia de las especies. En la región del Chaco, existen antecedentes de que las especies de leñosas nativas poseen una elevada capacidad de regeneración por rebrotes, principalmente las del estrato arbustivo y, en menor grado, las arbóreas (Barchuck *et al.* 2006; Tálamo y Caziani 2003, Herrero *et al.* 2015; Bravo *et al.* 2014; Steinaker *et al.*, 2016; Ledesma 2018), a expensas de un importante banco aéreo de yemas axilares (Bravo *et al.* 2019). Esta capacidad de rebrotar de las especies de leñosas chaqueñas parece justificar en parte su gran resiliencia frente a disturbios naturales y antrópogénicos (Torrela *et al.*, 2013; Tálamo *et al.* 2015).

Los tratamientos mecánicos de rolados combinados con quemas prescriptas se recomiendan como prácticas de manejo en sistemas silvopastoriles en bosques nativos y en la restauración de sabanas arbustificadas (Kunst *et al.* 2016, Ledesma *et al.* 2018; Coria *et al.* 2021). Sin embargo, las diferencias en la capacidad rebrotadora de las especies, frente a disturbios de distinta recurrencia e intensidad no han sido aún analizadas a profundidad. Loto y Bravo (2020) identificaron cambios en la intensidad de rebrote de especies de leñosas chaqueñas en áreas con diferente historia de uso e intensidad de disturbios. Estos autores analizaron la intensidad del rebrote desde un enfoque categórico, asignando nula, baja o elevada según el número de rebrotes, independiente de la especie. Ledesma *et al.* (2018) analizaron la capacidad de rebrotes de especies de leñosas nativas frente a combinación de rolados y fuegos, relacionando la mayor susceptibilidad de las especies a la menor recuperación del volumen inicial de la planta.

En el presente capítulo se evaluó de manera cuantitativa el patrón de rebrotes de las 10 especies de leñosas más abundantes en bosques chaqueños con rolados y fuegos accidentales. Se emplearon quemas experimentales como una fuente de disturbio de intensidad conocida, se analizaron el efecto de formas de crecimiento (arbórea vs. arbustivas) y de manera comparativa el vigor y la capacidad de rebrote en las especies seleccionadas para este estudio. Se espera con estos datos mejorar los planes de manejo de vegetación nativa de bosques chaqueños, la conservación de las especies y contribuir a un manejo sustentable de los recursos naturales.

#### **4.1.1. Objetivo**

Evaluar el patrón de rebrotes post-fuego de especies de leñosas nativas de bosques chaqueños (Capítulo 4, Objetivo 3).

#### **4.1.2. Hipótesis y predicciones**

**Hipótesis 1:** La remoción de biomasa generada por disturbios como el fuego, el pastoreo y los rolados incrementa el número de rebrotes en especies de leñosas nativas, a partir de un mayor tamaño del banco de yemas. Las especies arbustivas tienden a producir un mayor número de rebrotes de menor diámetro que las arbóreas, lo que les permite dominar en los estadíos tempranos de sucesión postdisturbio.

**Predicción 1:** La capacidad de rebrote será mayor entre especies con hábito de crecimiento arbustivo y el crecimiento de los rebrotes en altura y diámetro será mayor en especies arbóreas que en especies arbustivas, lo cual guarda relación a una importante asignación de recursos al crecimiento en altura y diámetro del tallo principal en las arbóreas.

### **4.2. Materiales y métodos**

#### **4.2.1. Selección del área de estudio y recolección de datos**

Se evaluó el patrón de rebrotes en el bosque con rolado y fuego (Rol+F). El mismo corresponde a un área del Campo Experimental donde se permiten las quemas de evaluación de diferentes cargas de combustibles y comportamiento de fuego. Las

condiciones ambientales y estructurales del área de estudio, se describen en la Tabla 1, (Capítulo 1) de la presente tesis. La situación de referencia para valorar la respuesta rebrotadora luego de las quemas experimentales, fue la medición de los parámetros estructurales de los ejemplares de cada una de las especies seleccionadas para este estudio, previa a la quema (Quevedo Dalmau *et al.* 2007; Ledesma *et al.* 2018).

### *Capacidad de rebrote*

Se evaluó a campo la capacidad de rebrote de 10 especies de leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina. Esta selección consideró a las 10 especies de mayor abundancia en los censos de vegetación (Tabla 3 Capítulo 1), y la representación de especies de diferentes estratos de bosque chaqueño (dosel, estrato arbóreo intermedio y estrato arbustivo). Se estudiaron ejemplares de especies arbóreas: *Aspidosperma quebracho blanco*, *Schinopsis lorentzii*, *Sarcomphalus mistol* y *Parkinsonia praecox*; y arbustivas: *Celtis erhenbergiana*, *Atamisquea emarginata*, *Schinus fasciculatus*, *Larrea divaricata*, *Condalia microphylla* y *Senegalia gilliesii*.

Se emplearon quemas experimentales (QE) como factor de disturbio, con cargas de combustible controlada ajustando a 4000 kg MS ha<sup>-1</sup>. Estas cargas generan fuegos controlables con herramientas manuales, según las condiciones meteorológicas, durante los experimentos (Bravo *et al.* 2014; Ledesma *et al.* 2018, Coria *et al.*, 2021). Se seleccionaron al azar 10 ejemplares juveniles, de cada una de las especies seleccionadas para este estudio. Cada ejemplar fue georeferenciado y constituyó el centro de una parcela experimental de 4 m<sup>2</sup>. Previo a la quema experimental se determinó la altura de la planta, diámetro basal, DAP, sección de copa, número y diámetro de tallos. Se quemaron 61 parcelas, ya que debido a la distribución agregada de los ejemplares, en algunas de ellas se evaluaron dos ejemplares de igual o diferente especie (Fig.1)



**Figura 1.** Medición de las características estructurales antes de las quemas experimentales, de los ejemplares de leñosas nativas del Chaco de Argentina.

Las quemas experimentales realizadas bajo condiciones de prescripción (condiciones meteorológicas y tipos y cargas de combustibles conocidas), tienen la finalidad de brindar información sobre la respuesta de las especies a una intensidad de fuego conocida o estimada, a partir de parámetros de comportamiento de fuego (Pausas 2012, Bravo *et al.* 2014, Ledesma *et al.* 2018; Santacruz *et al.* 2021). Se aplicaron quemas experimentales al final de la temporada de fuego en la Región Chaqueña, (Octubre, inicio de estación húmeda y de la foliación de todas las especies) de 2016 con carga de combustibles finos controlada. La carga de combustible fino de cada parcela fue baja, de aproximadamente  $4.000 \text{ kg de MSh}^{-1}$  con la que se obtienen fuegos de intensidad baja a intermedia (Bravo *et al.*, 2014; Kunst *et al.*, 2012; Ledesma *et al.*, 2018). En las parcelas en las que la carga de combustible fino no fue suficiente, se incorporó biomasa de pasto seco previamente pesado, y se distribuyó de manera homogénea, con el fin de mantener la misma carga de combustible fino en todas las parcelas. Esta metodología permite homogeneizar la intensidad del fuego en las diferentes parcelas y medir la variabilidad inter e intra específica en la respuesta al fuego. Todas las quemas experimentales se realizaron en el mismo día bajo las mismas condiciones ambientales (temperatura, humedad relativa, velocidad del viento), y se monitorearon cada 30 minutos durante la ejecución del experimento. Se emplearon antorchas de goteo para encender el fuego (Kunst y Bravo, 2003). Durante la quema se

registró a) el tiempo de combustión, comprendido desde que el individuo entró en ignición hasta que se extinguió la llama, usando un cronómetro; b) el porcentaje de biomasa quemada, inmediatamente después de la quema, con dos observadores independientes y promediando la valoración de ambos observadores (Fig.2).

Al final de la estación de crecimiento siguiente al disturbio (marzo-abril de 2017) se registró número de ejemplares rebrotados, tipo y número de rebrotes de las plantas, y altura del rebrote más alto (Kunst *et al.* 2000; Quevedo *et al.* 2007). En los tipos de rebrotes se consideraron dos categorías: a) basal (desde el cuello de la planta u órganos subterráneos) o b) epicórmicos (sobre tallos y ramas) (Bravo *et al.* 2014; Herrero *et al.* 2015). También se cuantificó la capacidad de rebrote (CR) siguiendo la metodología propuesta por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). La CR se obtiene multiplicando el porcentaje de biomasa quemada por el porcentaje de individuos de la población que rebrotaron, y dividiendo este resultado por 100, obteniendo valores adimensionales en un rango de 0 a 100. Para cada especie, se comparó este valor con la altura y el diámetro promedio de sus ejemplares.



**Figura 2.** Quema experimental con carga de combustible controlada en bosque chaqueño con rolados y fuegos.

### 4.3. Análisis de datos

Los datos sobre capacidad de rebrote (%), altura, diámetro de la planta, sección de copa, altura y diámetro de rebrotes, se evaluaron mediante una ANAVA con el software InfoStat© (Di Rienzo *et al.*, 2011) versión 2017. La normalidad de los residuos se evaluó usando el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas a través de un gráfico de dispersión de residuos versus los valores predichos. Se realizó una comparación de medias de la

interacción especies y variables pre y post-quema y gráficos de barras para visualizar esta interacción. Para mostrar el grado de correlación de las características de los individuos antes de la quema con las variables de regeneración, se realizó una regresión paso a paso para cada especie, entre las variables medidas pre-fuego y post-fuego (Quevedo *et al.*, 2005; 2007).

#### 4.4. Resultados

##### 4.4.1. Características estructurales pre fuego

La Tabla 2 muestra las principales características estructurales de las plantas de cada una de las especies estudiadas antes de la quema. Entre los ejemplares seleccionados para este estudio, las especies arbóreas *S. lorentzii* y *S. mistol* fueron los de mayor altura y diámetro promedio y junto a *A. quebracho-blanco*, los de menor número de tallos, antes de las QE (Tabla 2). Por el contrario, las especies arbustivas, fueron las de mayor número de tallos previo a las QE, con los mayores valores en *S. fasciculatus* y *A. emarginata*.

##### *Quema experimental*

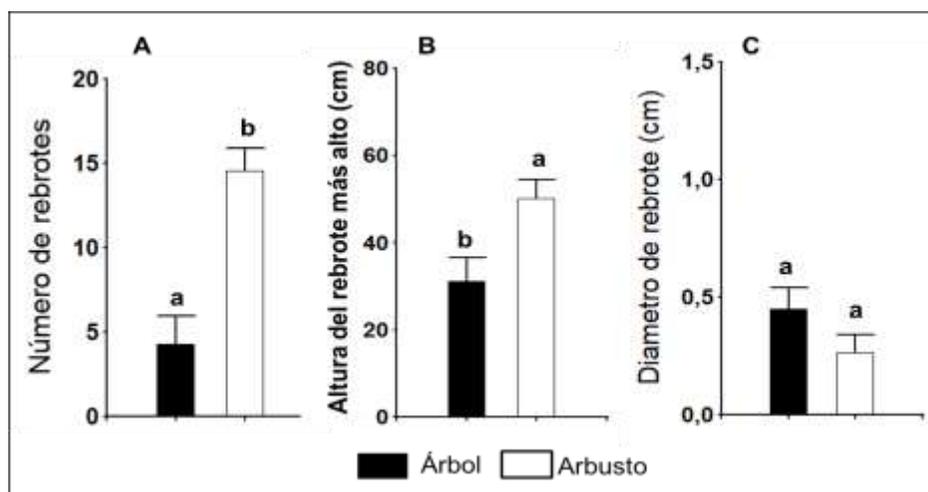
Las QE fueron de intensidad baja a media con una longitud promedio de llama de 1,28 m y tiempo promedio de combustión de cada ejemplar fue  $65,4 \pm 35$  segundos. La temperatura del aire al momento de la quema osciló entre 21-27,5 °C, la humedad relativa entre 31-39 %, la velocidad del viento entre 1,5-1,8 km.h<sup>-1</sup> y dirección del viento E-SE. Estas QE produjeron un porcentaje de carbonización de la planta menor o igual al 30% entre los ejemplares de *S. lorentzii*, *S.mistol* y *A. quebracho blanco*, y porcentajes mayores de carbonización entre las especies arbustivas y *P. praecox* (Tabla 1 y 3).

Tabla 1: Resumen de las características (promedio  $\pm$  desviación estándar (DE)) de las llamas de la quema experimental y de las condiciones ambientales del día de la quema, para el total de individuos analizados (árboles y arbustos, n=100) y para cada forma de crecimiento.

<b>Variables de la quema</b>	<b>Promedio±DE</b>
Longitud de llama (m)	1,28 ± 0,20
Altura de llama (m)	1,12 ± 0,18
Tiempo de quemado (seg)	65,37 ± 34,74
<b>Variables ambientales</b>	
temperatura del aire	21-27,5 °C
la humedad relativa	31-39 %
velocidad del viento	1,5-1,8 km.h <sup>-1</sup>
dirección del viento	E-SE

#### 4.4.2. Relación del hábito de crecimiento con las variables pos-fuego

El número de rebrotes y la altura del rebrote más alto fue significativamente mayor en arbustos que en árboles, mientras que para el diámetro de los rebrotes no se observaron diferencias significativas entre especies de diferente hábito de crecimiento (Fig. 3).



**Figura 3.** Relación de las variables post-quema: A) número de rebrotes, B) altura del rebrote más alto y C) diámetro de rebrotes, según los hábitos de crecimiento (árbol-arbusto). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

#### 4.4.3. Relación interespecífica con las variables pos-fuego

El número promedio de rebrotes difirió significativamente entre algunas de las especies estudiadas (Fig.4A). *Sarcomphalus mistol* fue la única especie que no rebrotó luego de la QE y *A. quebracho blanco*, fue la única especie en la que se observaron rebrotes epicórmicos. Esta última especie, junto a *S. lorentzii* y *P. praecox*, fueron las especies con menor número de rebrotes, sin diferencias significativas entre ellas (Fig. 4; Tabla 2), ni con las cuatro especies arbustivas con menores valores de rebrotes.



**Figura 4.** Rebrote epicórmico de *A. quebracho-blanco* al final de la estación de crecimiento siguiente al disturbio.

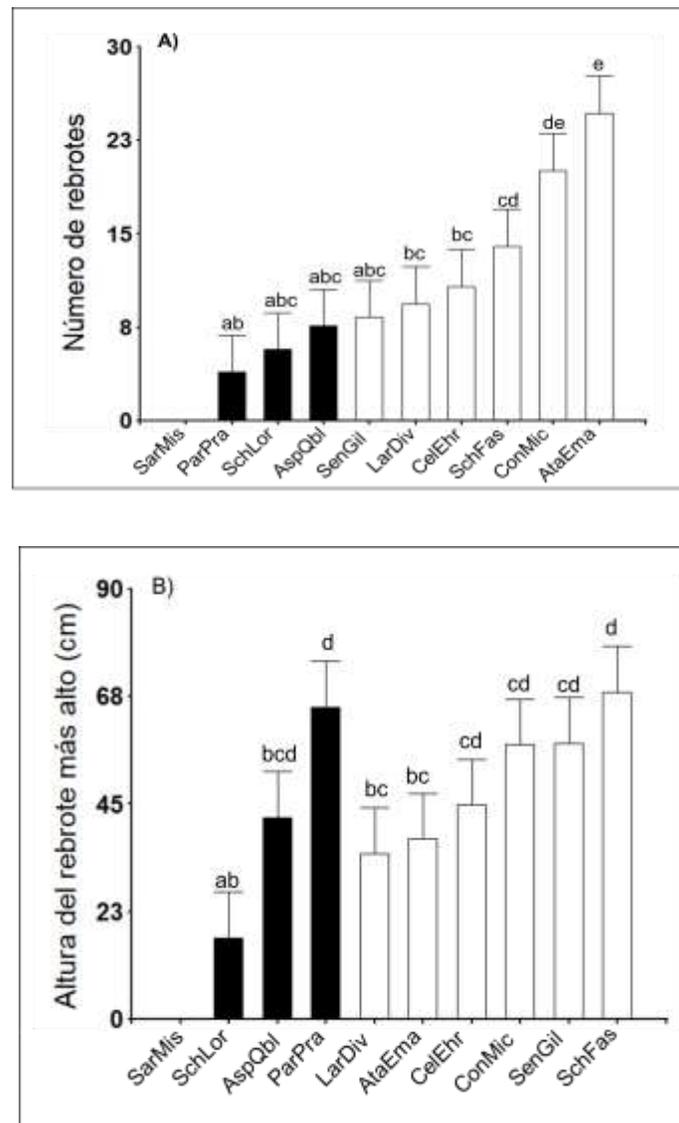
**Tabla 2.** Características estructurales (Promedio  $\pm$  D.E) de 10 ejemplares de 10 especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina, antes y después de las quemas experimentales para evaluar capacidad de rebrotes.

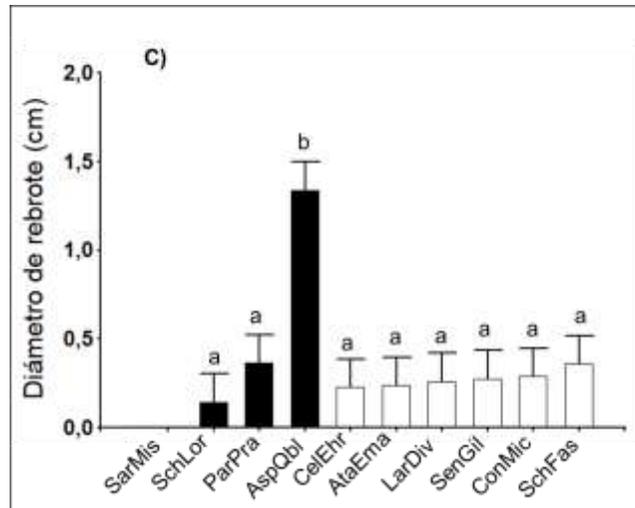
Especie	Pre-fuego				Pos-fuego		
	Altura total (m)	Número de tallos	Diámetro o de tallos (cm)	Sección de copa (m <sup>2</sup> )	Número de tallos +rebotes	Altura rebrote más alto (cm)	Diámetro de rebrotes (cm)
<i>A. emarginata</i>	2,28 $\pm$ 0,76	6,40 $\pm$ 3,78	1,87 $\pm$ 0,86	4,10 $\pm$ 2,44	24,70 $\pm$ 16,63	37,70 $\pm$ 24,37	0,23 $\pm$ 0,09
<i>A. quebracho blanco</i>	1,98 $\pm$ 0,47	1,30 $\pm$ 0,67	2,58 $\pm$ 1,11	0,87 $\pm$ 0,25	7,60 $\pm$ 4,81	42,20 $\pm$ 24,10	1,30 $\pm$ 1,50
<i>C. ehrenbergiana</i>	1,55 $\pm$ 0,51	10,90 $\pm$ 3,67	1,89 $\pm$ 3,35	1,42 $\pm$ 0,63	10,80 $\pm$ 11,55	44,80 $\pm$ 39,38	0,22 $\pm$ 0,16
<i>C. microphylla</i>	1,71 $\pm$ 0,54	2,10 $\pm$ 1,20	1,83 $\pm$ 0,71	1,29 $\pm$ 0,75	20,10 $\pm$ 12,77	57,40 $\pm$ 9,13	0,28 $\pm$ 0,06
<i>L. divaricata</i>	1,45 $\pm$ 0,45	3,70 $\pm$ 1,42	1,25 $\pm$ 0,46	0,81 $\pm$ 1,01	9,40 $\pm$ 7,24	34,60 $\pm$ 26,15	0,25 $\pm$ 0,13
<i>P. praecox</i>	2,61 $\pm$ 1,36	3,00 $\pm$ 1,41	3,89 $\pm$ 2,85	3,25 $\pm$ 3,93	3,90 $\pm$ 3,11	65,30 $\pm$ 50,03	0,35 $\pm$ 0,21
<i>S. fasciculatus</i>	1,38 $\pm$ 0,23	9,90 $\pm$ 2,18	1,04 $\pm$ 0,37	1,37 $\pm$ 0,72	14,00 $\pm$ 8,33	68,40 $\pm$ 21,25	0,35 $\pm$ 0,07
<i>S. gilliesii</i>	1,67 $\pm$ 0,77	3,80 $\pm$ 1,87	2,14 $\pm$ 1,71	2,97 $\pm$ 2,62	8,30 $\pm$ 6,62	57,70 $\pm$ 45,49	0,27 $\pm$ 0,16
<i>S. lorentzii</i>	4,61 $\pm$ 1,92	1,00 $\pm$ 0,00	6,20 $\pm$ 3,51	4,87 $\pm$ 3,76	5,70 $\pm$ 10,66	16,98 $\pm$ 26,37	0,14 $\pm$ 0,16
<i>S. mistol</i>	3,78 $\pm$ 1,34	1,70 $\pm$ 1,25	4,54 $\pm$ 2,97	4,85 $\pm$ 3,10	0,00	0,00	0,00

Entre las especies arbustivas, el mayor número de rebrotes se observó en *A. emarginata* y *C. microphylla*, sin diferencias significativas entre ellas (Fig. 5A). *S. fasciculatus* presentó un menor número de rebrotes que *A. emarginata*, pero no se diferenció significativamente de *C. microphylla*. *Celtis ehrenbergiana*, *L. divaricata* y *S. gilliesii* corresponden a las especies arbustivas estudiadas con menor número de rebrotes, sin diferencias significativas entre ellas ni con las especies arbóreas.

La altura del rebrote más alto también difirió significativamente entre las especies y no se observó una tendencia definida en relación al hábito de crecimiento (Fig.5 B). Entre las especies arbóreas, *P. praecox* y *A. quebracho-blanco* presentaron los valores de rebrotes más altos, con diferencias significativas con respecto a *S. Lorentzii* (Fig.5 B). Entre las especies arbustivas sólo se observaron diferencias significativas en la altura del rebrote

más alto, entre *S. fasciculatus* y *A. emarginata*, siendo los de menor altura, los de ésta última especie. Por otro lado, el diámetro de rebrotes fue significativamente mayor en *A. quebracho blanco* que en el resto de las especies, no presentando estas últimas diferencias significativas entre ellas, independientemente de su forma de crecimiento (Fig. 5C).





**Figura 5.** Comparación entre especies arbóreas (*A. quebracho blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol* y *P. praecox*) y especies arbustivas (*C. microphylla*, *C. ehrenbergiana*, *L. divaricata*, *S. gilliesii*, *S. fasciculatus* y *A. emarginata*) de las variables post-quema: A) número de rebrotes, B) altura del rebrote más alto y C) diámetro de rebrotes. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

#### 4.4.4. Vigor y capacidad de rebrote

El vigor del rebrote (que tiene en cuenta el número de rebrotes y la altura del rebrote más alto) se relacionó con variables vinculadas al tamaño de la planta antes del incendio, aunque la variable pre QE de mayor peso cambió, según se considera el número o la altura de los rebrotes. En la Tabla 3 se muestran los coeficientes de correlación, de la regresión paso a paso, entre las variables medidas antes de la QE y el número de rebrotes, y altura del rebrote más alto medidos luego de la estación de crecimiento siguiente a la QE, en las especies de leñosas estudiadas.

La altura de la planta tuvo un efecto significativo en el número de rebrotes de *A. quebracho blanco*; *P. praecox* y *S. fasciculatus*, siendo negativo solo en el caso de la segunda especie mencionada. El número de tallos previo a la QE fue la variable con mayor número de correlaciones significativas con el número de rebrotes y la altura del rebrote más alto (Tabla 3).

**Tabla 3.** Correlaciones entre variables estructurales previo a las quemas experimentales y variables relacionadas al patrón de rebrotes, en especies de leñosas nativas del Chaco. P-valor y sentido de la correlación de la Regresión paso a paso de los efectos de las variables pre-fuego, sobre el número de rebrotes y la altura del rebrote dominante producidos después del fuego. ns=no significativo. *Selección Stepwise. Máximo p-valor para entrar: 0,15 Máximo p-valor para retener: 0,15*

<b>Número de rebrotes</b>					
<b>Especie</b>	<b>Altura total</b>	<b>Diámetro de tallos</b>	<b>Sección de copa</b>	<b>Núm.tallos</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<i>A. emarginata</i>	Ns	ns	0.0237 (-)	0.0106 (+)	0.70
<i>A. quebracho blanco</i>	0.027 (+)	0.0052 (-)	ns	ns	0.72
<i>C. ehrenbergiana</i>	Ns	0.1364 (-)	ns	0.0407 (+)	0.48
<i>C. microphylla</i>	Ns	ns	ns	ns	.....
<i>L. divaricata</i>	Ns	ns	ns	0.0566 (+)	0.38
<i>P. praecox</i>	0.0262 (-)	ns	ns	ns	0.48
<i>S. fasciculatus</i>	0.1029 (+)	ns	ns	ns	0.30
<i>S. gilliesii</i>	Ns	ns	ns	0.1118 (+)	0.29
<i>S. lorentzii</i>	Ns	ns	ns	0.1473 (-)	0.24
<b>Altura del rebrote dominante</b>					
<b>Especies</b>					
<i>A. emarginata</i>	Ns	ns	ns	0.1394 (-)	0.25
<i>A. quebracho blanco</i>	Ns	ns	ns	ns	.....
<i>C. ehrenbergiana</i>	Ns	ns	ns	0.0927 (+)	0.31
<i>C. microphylla</i>	Ns	ns	ns	ns	.....
<i>L. divaricata</i>	Ns	0.1450 (-)	ns	ns	0.25
<i>P. praecox</i>	Ns	0,0199 (-)	ns	ns	0.51
<i>S. fasciculatus</i>	0.0082 (+)	ns	ns	0.0105 (+)	0.78
<i>S. gilliesii</i>	Ns	ns	0.0099 (+)	0.1469 (+)	0.83
<i>S. lorentzii</i>	Ns	ns	ns	0.0469 (-)	0.41

### Capacidad de rebrote

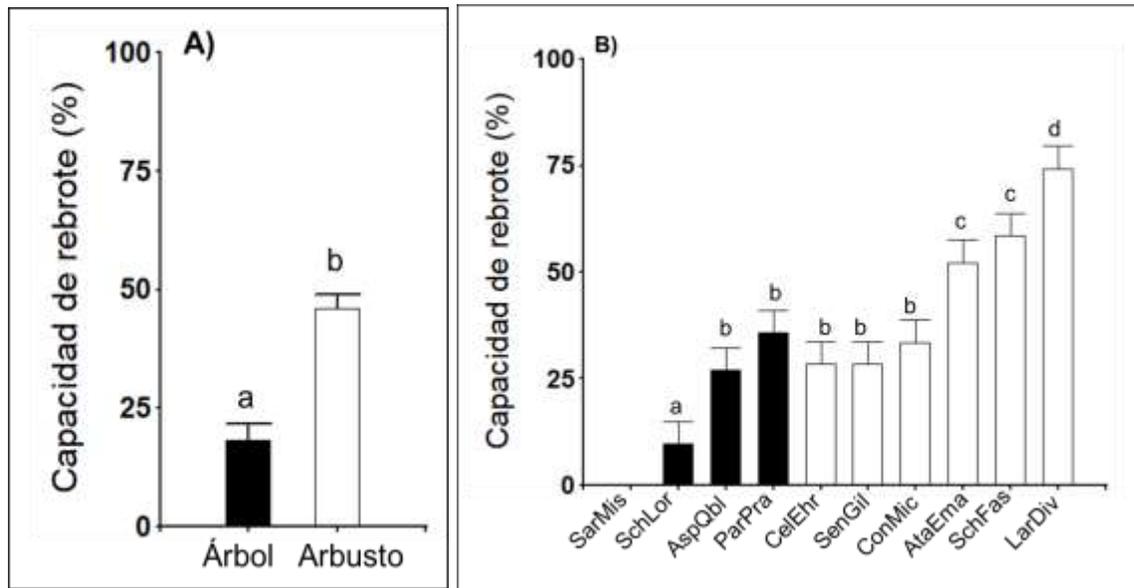
En la Tabla 4 se observa los valores de capacidad de rebrote (considerando el número de ejemplares rebrotados de las especies estudiadas), al cabo de la primera estación de crecimiento luego de la QE, en categorías: a) elevada (con más del 50% de ejemplares rebrotados), b) intermedia (entre 46% y 30% de ejemplares rebrotados) y c) baja (con menos del 10 % de ejemplares rebrotados).

**Tabla 4.** Capacidad de rebrote (CR) después de la quema experimental, medida como el % de individuos que rebrotaron después de la quema en función del % de biomasa quemada de cada ejemplar. Las especies se agruparon según su capacidad de rebrote alta, media y baja.

Especies	Número de ejemplares con rebrotes	Número de ejemplares sin rebrotes	%individ. rebrotados	Biomasa Quemada (%)	CR
<b>Especies con CR alta</b>					
<i>L. divaricata</i>	9	1	90	82,5	74,25
<i>S. fasciculatus</i>	10	0	100	58,5	58,5
<b>Especies con CR media</b>					
<i>A. emarginata</i>	9	1	90	58	46,4
<i>P. praecox</i>	8	2	80	44,7	35,76
<i>C. microphylla</i>	10	0	100	33,5	33,5
<i>S. gilliesii</i>	9	1	90	35,5	28,4
<i>C. ehrenbergiana</i>	7	3	70	40,5	28,35
<i>A. quebracho blanco</i>	9	1	90	30	27
<b>Especies con CR bajo</b>					
<i>S. lorentzii</i>	4	6	40	24	9,6
<i>S. mistol</i>	0	10	0	18,94	0

La capacidad de rebrote fue significativamente mayor en los arbustos que en los árboles (Fig.6A). Las especies arbustivas con mayor capacidad de rebrote fueron en primer lugar

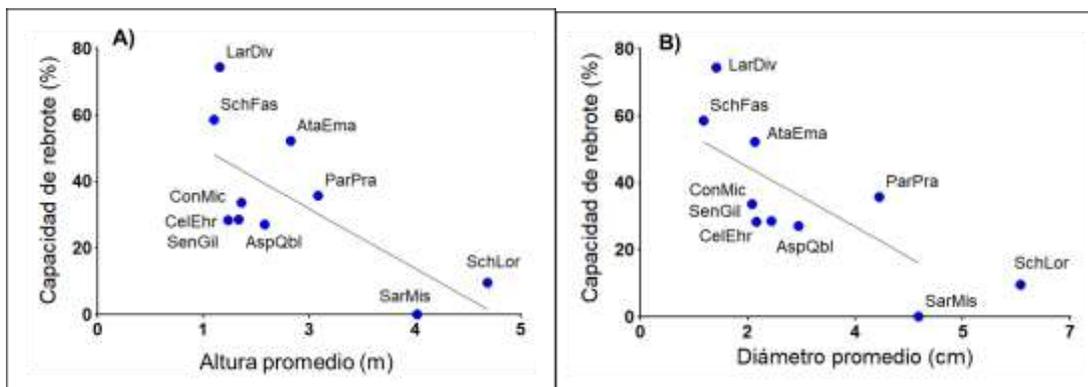
*S. fasciculatus*, seguida de *L. divaricata* y *A. emarginata*. Entre las especies arbóreas, *A. quebracho blanco* y *P. praecox*.



**Figura 6.** Relación de la capacidad de rebrote con el A) hábito de crecimiento (árbol/arbusto) y B) las diferentes especies (*A. quebracho blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol*, *P. praecox*, *C. microphylla*, *C. ehrenbergiana*, *L. divaricata*, *S. gilliesii*, *S. fasciculatus* y *A. emarginata*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de cada sitio ( $p < 0,05$  Test Fisher LSD).

Por otro lado, la capacidad de rebrote de los ejemplares juveniles disminuyó significativamente al aumentar la altura y diámetro de las plantas (Fig.7 B y C). Las especies arbustivas, fueron las de menor altura y diámetro y las que presentaron mayor capacidad de rebrote. A medida que fue incrementando la altura y el diámetro, hacia las especies arbóreas, disminuyó la capacidad de rebrote. *Schinopsis lorentzii* y *S. mistol* fueron las especies de mayor altura y diámetro, sin embargo *S. mistol* no presentó rebrotes al siguiente año de crecimiento después de la quema, a pesar de ser la segunda especie tanto en altura como en diámetro. Otro punto a destacar es que hubo varios casos en que especies diferentes, a valores similares de altura o diámetro, presentaron diferencias en su capacidad de rebrote. Tal es el caso de *C. eherebergiana*, *S. fasciculatus* y *L. divaricata* que con valores similares de altura presentaron diferencias marcadas en sus rebrotes, o de

*S.gilliesii*, *C. microphyla* y *A. emarginata* que mostraron diferentes capacidades de rebrote a valores similares de diámetro promedio.



**Figura 7.** Relaciones alométricas de la capacidad de rebrote con A) altura total de la planta y B) diámetro promedio.

#### 4.5. Discusión

La capacidad de rebrotar constituye una adaptación muy extendida tanto a nivel genético como a nivel geográfico en las plantas (Barchuck *et al.* 2006; Pausas y Keeley 2014; Clark *et al.* 2015). En este trabajo se analizó la respuesta rebrotadora de 10 especies de leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina, luego de quemas experimentales. Estas quemas con cargas de combustibles controladas permitieron evaluar la respuesta rebrotadora de las especies a un disturbio de intensidad conocida, así como la influencia del tamaño de la planta. Numerosos trabajos estudiaron la capacidad de rebrote como una de las estrategias más exitosas para restablecimiento de la vegetación en áreas disturbadas (Espelta *et al.*, 2003, Montenegro *et al.*, 2004, Quevedo *et al.* 2004, Jaureguiberry *et al.*, 2020). En este estudio, la supervivencia luego de la QE fue elevada en todas las especies estudiadas, y solo se observó un número muy bajo de ejemplares no rebrotados en *S.mistol*. Esto podría indicar que fuegos de intensidades baja a media, como los generados en el ensayo, no vulneran la capacidad de tolerancia de las especies estudiadas a quemas experimentales, al menos dentro del rango de tamaños de plantas analizados para las diferentes especies. Bravo *et al.* (2014) mencionaron mortalidad de 8% - 10% en *S. lorentzii* y *S. mistol*, en quemas experimentales de intensidad media a elevada, dentro de la misma área de estudio, lo que remarca la importancia de la intensidad del fuego en la capacidad de tolerancia de las especies.

El mayor número de rebrotes y la mayor altura del rebrote más alto observado entre especies arbustivas podría atribuirse a que por efecto del hábito de crecimiento, perdieron la mayor parte de la estructura aérea durante la QE, lo que las obliga a reconstruir la casi totalidad de la estructura aérea mediante la generación de nuevos vástagos. Es reconocida la gran adaptación de las especies arbustivas a las condiciones de semiaridez del área de estudio, que les permite recuperar biomasa de manera más efectiva que en especies arbóreas (Zizka *et al.*, 2014; Santacruz *et al.* 2021, Giorgis *et al.* 2021).

El menor número y la ausencia de diferencias significativas en el número de rebrotes luego de las QE entre las especies arbóreas, podría estar relacionado al tamaño de los ejemplares, ya que a edades tempranas son igualmente sensibles al fuego y no se manifiestan las diferencias en el espesor de corteza que podría brindarles a los meristemas aéreos, una tolerancia diferencial al fuego (Bravo *et al.*, 2014; Souchie *et al.*, 2016). Bravo *et al.* (2019), informaron diferencias significativas en la expresión del banco aéreo de yemas en módulos de crecimiento (ramas y espinas) en *S. lorentzii*, *S. mistol* y *A. quebracho blanco*, en bosques con historia de fuegos accidentales y rolados, lo que podría indicar que las especies arbóreas necesitan mayores lapsos de tiempo que las especies arbustivas para establecer rebrotes.

La estrategia rebrotadora permite el mantenimiento de las áreas de distribución de las especies (Lloret 2014), y son las especies arbustivas las que se tornan dominantes en bosques chaqueños severamente disturbados. Los arbustos mostraron además un mayor vigor de rebrotes (mayor número y de mayor altura) que los árboles. Zizka *et al.*, (2014) relacionaron el vigoroso rebrote de arbustos de las sabanas africanas a una estrategia de evitación, ya que los rebrotes pueden dar inicio rápidamente a la fructificación aún siendo pequeños/jóvenes, para lograr reproducirse antes del siguiente fuego. Santacruz *et al.* (2021) identificaron una mayor respuesta bioquímica luego de quemas experimentales, en especies arbustivas que en especies arbóreas nativas del Chaco Occidental, vinculada fundamentalmente a la síntesis de metabolitos secundarios de función estabilizadora y antioxidante. Estos resultados reafirman la hipótesis sobre una mayor respuesta rebrotadora en arbustos, pero parece cuestionar aquella que considera que la misma depende del tamaño del banco de yemas, ya que independiente de la especie, las arbóreas rebrotaron con menor vigor que las arbustivas.

En concordancia con la hipótesis planteada, la remoción de biomasa y la liberación de recursos generada por el fuego incrementó el número de rebrotes en especies de leñosas nativas y casi la totalidad de las especies rebrotaron a través de rebrotes basales (Bravo *et al.*, 2014; Herrero *et al.*, 2015; Ledesma *et al.*, 2018). La baja frecuencia de rebrotes epicórmicos luego de las QE podría ser el resultado tanto del tamaño pequeño de las plantas como de cortezas delgadas que no aíslan de manera eficiente los meristemas de las yemas de la parte aérea (Bravo *et al.*, 2014; Herrero *et al.*, 2015). Souchie *et al.* (2016) determinaron que el diámetro de la planta y el espesor de corteza son los principales predictores del tipo de rebrotes en especies de leñosas de las sabanas del Cerrado brasileño. Sin embargo, las diferencias en el potencial rebrotador de árboles y arbustos deberían ser analizadas en profundidad y con una perspectiva fisiológica, ya que el tamaño de los reservorios de carbohidratos, es esencial para esta estrategia.

El mayor número de rebrotes observado en arbustos perennes (*A. emarginata*, *C. microphylla* y *S. fasciculatus*) que en caducifolios, resalta las diferencias en la economía de carbono entre especies de diferente persistencia foliar, ya que suelen tener mayor nivel de reservas para rebrotar. Barchuk *et al.* (2006) identificaron una mayor capacidad de rebrotes en especies perennes. Kunst *et al.* (2009) encontraron un incremento en el número promedio de rebrotes por planta durante el año siguiente a la aplicación del rolado *Capparis atamisquea* y otras 2 especies arbustivas, para luego decaer en el tiempo.

El número de tallos fue el parámetro estructural pre-quema con mayor número de correlaciones significativas en el número de rebrotes post quema entre las especies arbustivas, lo que sugiere que una mayor biomasa antes de la QE asegura un mayor nivel de reservas y probablemente un mayor banco de yemas para rebrotes. Formas multicaules pueden considerarse una adaptación estructural al fuego u otras perturbaciones como la herbivoría (Zizka *et al.*, 2014). Entre las arbustivas, las especies con mayor número de rebrotes (*A. emarginata* y *C. microphylla*) fueron las de menor altura de rebrote más alto, lo que indica la competencia por recursos energéticos entre las formación de nuevos tallos y su crecimiento en longitud al menos en la estación de crecimiento siguiente a la QE. Entre las especies arbóreas, se observa la misma tendencia, aunque las correlaciones no fueron significativas en *A. quebracho-blanco* y *P. praecox*. El vigor de rebrote como parámetro indicativo de la respuesta regenerativa (Quevedo Dalmau *et al.* 2007) tiene importancia para el manejo post disturbio de comunidades vegetales, ya refleja los cambios en el volumen de la planta y la dinámica de la estructura de la comunidad. Este dato es necesario para

ajustar la frecuencia e intensidad de las prácticas de manejo forestal (podas, rolados, quemas prescriptas) que producen estas respuestas regenerativas a nivel de rebrotes.

La capacidad de rebrotes como parámetro indicador de regeneración vegetativa post fuego, considera la intensidad del disturbio, a través de su efecto en el porcentaje de biomasa quemada (Pérez Harguindeguy *et al.* 2013). Los resultados permitieron asignar las categorías de media a baja a las especies arbóreas (*A. quebracho-blanco*, *P. praecox* y *S. lorentzii*). Bravo *et al.* (2014, 2018) informaron que las tres especies de leñosas más representativas de los bosques chaqueños (*S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco* y *S. mistol*) pueden regenerarse vegetativamente a través de rebrotes basales o epicórmicos, según la intensidad de la quema, generando exclusivamente rebrotes basales luego de QE de mayor intensidad del fuego. La ausencia de rebrotes en *S. mistol* y el hecho de que *S. lorentzii* fuera una de las especies con menor número de rebrotes post fuego, puede deberse a la mayor altura y diámetro de los ejemplares quemados, lo que disminuye el nivel de reservas disponibles para rebrotar (Bravo *et al.* 2019). Al rebrotar, los árboles asignan la mayor parte de los recursos al tallo rebrotante de mayor tamaño, destinando sus recursos a una estrategia más de escape/persistencia que de evitación/tolerancia como en el caso de los arbustos (Zizka *et al.* 2014). Casals *et al.* (2018) determinaron que la persistencia foliar también es un rasgo que influye en el crecimiento en longitud y diámetro de los rebrotes, e indicaron mayor volumen de rebrotes en árboles de hojas perennes, lo cual puede estar relacionado con la temporada más larga de crecimiento que en los árboles caducos. Esto puede justificar el bajo número de rebrotes de las especies arbóreas y, así también, del mayor diámetro de los rebrotes en *A. quebracho-blanco*. Esta última especie arbórea perenne presentó además la menor altura y diámetro pre-QE, lo que podría permitirle asignar más recursos a los rebrotes y generar el mayor diámetro observado exclusivamente en ella. Matula *et al.* (2019) sugieren que el crecimiento más rápido de rebrotes en árboles, puede deberse a que los árboles dominantes del dosel intentan restablecer su dominio en el nuevo dosel, después de las perturbaciones, asegurando así la persistencia a largo plazo y la producción de semillas. Sin embargo, esto no ha sido observado en este trabajo entre las especies arbóreas, lo que podría atribuirse a la naturaleza típicamente discontinua del dosel de los bosques chaqueños.

Estos resultados son significativos para la evaluación del éxito de prácticas de manejo de estrato arbustivo en ambientes forestales, como rolados y quemas prescriptas, ya que los rebrotes basales producen un incremento del volumen inicial sobre todo en los arbustos,

siendo algunos de ellos más sensibles que otros a la combinación de rolados y fuegos (Ledesma *et al.* 2018). Justamente el estrato arbustivo que se desea controlar es el que produce el rebrote más vigoroso y con mayor capacidad de rebrote, como ocurre con las especies *L. divaricata* y *S. fasciculatus*, reportadas como las más inflamables de estos sitios (Bravo y Kunst 2003; Santacruz García *et al.*, 2019). Esto merece particular consideración, ya que torna propensa a la comunidad de especies de leñosas nativas a la ocurrencia de futuros incendios (Kunts y Bravo 2003), sosteniéndolas así, en estados de arbustales (incluso a las especies de crecimiento arbóreo) por tiempos muy prolongados (Landi 2018). Si bien Ledesma *et al.* (2018) destacan la importancia ecológica de los arbustos por su rol de protección y aporte de nutrientes al suelo, así como por sus beneficios a la fauna silvestre y ganado, y por la facilitación de la regeneración, esto podría cumplirse en el caso de que las especies arbustivas dominantes sean las de estados sucesionales avanzados. En el caso de bosques sometidos a fuegos, en cambio, y de acuerdo a las especies arbustivas que resulten dominantes tras el disturbio, podría darse una retroalimentación entre *arbustos - inflamabilidad - incremento frecuencia fuego*, que podría superar la capacidad de tolerancia de las especies arbóreas de gran interés de conservación. Esta situación puede poner en peligro procesos o funciones claves del ecosistema de la región, como la productividad primaria y acumulación de C (Conti y Diaz 2013; Loto 2018; Baldassini y Paruelo 2020).

## CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN GENERAL

---

### 5.1. Discusión general

En la presente tesis se evaluaron los efectos de disturbios antrópicos sobre la estructura, composición y caracteres funcionales de la vegetación en bosques del Chaco semiárido. El aprovechamiento forestal, los rolados y el fuego son parte de las prácticas que se emplean en la producción ganadera y forestal en bosques nativos. Este estudio permitió determinar la respuesta de las especies a los cambios temporales generados en el ambiente por estos disturbios, y cómo las especies más abundantes y dominantes de estos sitios regulan los recursos para recomponer su arquitectura y biomasa foliar. También permitió determinar los patrones de rebrotes de manera cuantitativa, lo cual se convierte en una herramienta importante para determinar pautas de manejo y conservación de las especies más sensibles a estas perturbaciones.

Particularmente en ambientes dominados por leñosas (bosques y arbustales), el mantenimiento de la estructura vertical y horizontal es esencial para la provisión de servicios ecosistémicos como la productividad primaria, acumulación de carbono, protección contra la erosión, aporte de hojarasca y forraje, provisión de madera y otros productos forestales no madereros. Los resultados obtenidos mostraron una disminución de la altura de las comunidades disturbadas en relación al bosque de referencia, llevando a las especies arbóreas del dosel como *S. lorentzii* y del estrato intermedio como *S. mistol*, *P. nigra* y *P. praecox* a formar parte del estrato arbustivo. Esto podría implicar una pérdida neta de C secuestrado a nivel de ecosistema (Conti y Diaz 2013; Loto 2020), ya que si bien se puede producir un aumento en la densidad de individuos, estos son de un porte significativamente menor. La predominancia de tallos múltiples, espinas, rebrotes, hojas herbáceas y especies caducifolias también fueron rasgos característicos de los sitios con disturbios. Los cambios ambientales y biológicos observados en bosques disturbados en relación al BR, incluyeron el incremento en los niveles de radiación, modificaciones en algunas propiedades del suelo

(como los valores promedio de carbono orgánico y la densidad aparente) y la variación en la proporción de los rasgos funcionales.

La magnitud de los cambios observados a nivel comunitario, reafirmaron la capacidad de resiliencia de la vegetación leñosa nativa frente a los disturbios, ya que no se identificaron variaciones significativas en la composición de especies en bosques disturbados por fuegos, rolados y aprovechamiento forestal, en comparación con el bosque de referencia. Sin embargo, algunas especies fueron exclusivas en los sitios con disturbios, como las del género *Prosopis*, *Geoffroea decorticans* y ciertos subarbustos leñosos *J. squarrosa*, *W. densiflora*, *L. turbinata* y *Aloysia sp.* La presencia de estas especies es un indicador del estado de sucesión reciente de esas comunidades, ya que el estudio se realizó luego de 8 años de los disturbios. Las Fabáceas son reconocidas especies pioneras de áreas disturbadas ya que, debido a su capacidad de fijación biológica de nitrógeno al suelo, pueden crecer en ambientes con limitantes edáficas debidas a los disturbios.

En los capítulos precedentes, se presentaron los resultados del análisis de las variaciones inter e intraespecíficas en los atributos de rasgos funcionales de especies representativas de los diferentes estratos de bosques chaqueños, con distintas historias de manejo. En el presente capítulo, se realiza un análisis de los cambios en la diversidad funcional a través de un índice a nivel comunitario. Para ello se calculó la Media Ponderada Comunitaria (CWM) para los caracteres de altura, AF, AFE y espinosidad (Tabla 1). La CWM indica el valor esperado para cada rasgo en una muestra tomada al azar de la comunidad (Garnier *et al.*, 2004) y podría ser considerada como indicador de la manera en que los cambios ambientales afectan la diversidad funcional de una comunidad de plantas (Díaz y Cabido, 1997; Vandewalle *et al.*, 2010, Pérez Harguindeguy *et al.*, 2022).

La media ponderada de AF fue significativamente mayor en Rol+A mientras el AFE fue significativamente mayor en las dos combinaciones de disturbios, sin diferencia entre ellos. La altura máxima fue significativamente menor en el Rol+A que en BR y Rol+F, sin diferencias entre estos últimos. La altura promedio fue significativamente menor en ambas combinaciones de disturbios. No hubo diferencias significativas en cuanto a la densidad de espinas, pero sí en la longitud, siendo mayor en Rol+F que en BR (Tabla 1; Fig.1).

**Tabla 1.** Valores de media ponderada de la comunidad (CWM) para los rasgos área foliar específica (AFE), área foliar (AF) altura máxima y altura promedio en sitios con diferentes situaciones de uso BR: bosque de referencia, Rol+A: bosque con rolado y aprovechamiento forestal, Rol+F: bosque con rolado y fuego). Letras diferentes indican diferencias significativas (\*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.001$ ).

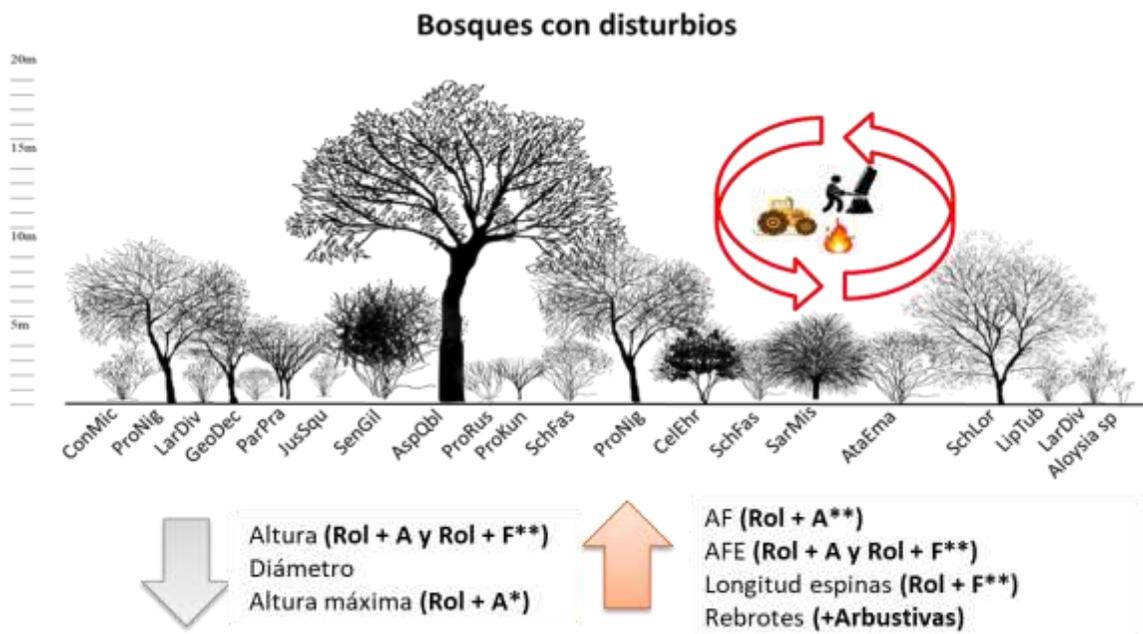
	BR	Rol+A	Rol+F
CWM AF (mm <sup>2</sup> )	587,71 ± 138,73 (a <sup>**</sup> )	997,33 ± 199,26 (b <sup>**</sup> )	523,16 ± 212,26 (a <sup>**</sup> )
CWM AFE (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	6,5 ± 0,39 (a <sup>**</sup> )	8,85 ± 0,66 (b <sup>**</sup> )	8,72 ± 0,62 (b <sup>**</sup> )
CWM Altura máxima	17,06 ± 1,47 (b <sup>*</sup> )	12,19 ± 1,13 (a <sup>*</sup> )	15,27 ± 1,83 (b <sup>*</sup> )
CWM Altura promedio (m)	5,58 ± 0,33 (a <sup>**</sup> )	3,66 ± 0,19 (b <sup>**</sup> )	3,75 ± 0,33 (b <sup>**</sup> )
CWM Densidad espinas	2,20 ± 0,46		2,27 ± 0,78
CWM Longitud espinas (cm)	0,37 ± 0,06 (a <sup>**</sup> )		0,65 ± 0,11 (b <sup>**</sup> )

La media ponderada de la comunidad (CWM) para los rasgos foliares sugiere que las especies respondieron a los disturbios incrementando los valores de AF, AFE y longitud de espinas en sitios disturbados, respecto al bosque de referencia, lo que demostró la plasticidad fenotípica de las leñosas nativas ante los cambios inducidos por las perturbaciones. El incremento en el AF y en la altura máxima en el sitio con Rol+A cuando se analizaron cuantitativamente los atributos (Capítulo 3) sugerían una respuesta positiva a la mayor irradiancia producida por la apertura del dosel entre las especies arbóreas. Sin embargo el AFE fue mayor en las arbustivas, en ambos sitios disturbados, lo que fue interpretado como una mayor eficiencia de los arbustos para captar los recursos liberados después de los disturbios (luz, nutrientes, espacio). El análisis a nivel de la media ponderada comunitaria indicó, sin embargo, que el AF sólo se incrementó de manera significativa en Rol+A mientras el AFE lo hizo también de manera significativa en ambos sitios con disturbios. Esto refleja el potencial de este índice comunitario para captar el efecto de la abundancia de las especies en el valor del rasgo (mayor presencia de arbustos pioneros heliófilos) y brindar un indicador más certero sobre los efectos de los disturbios sobre el funcionamiento ecosistémico.

La formación de hojas de mayor AF y AFE (menos costosas) incrementa la palatabilidad de las especies (Blackhall *et al.*, 2012), tornándolas más susceptibles al ramoneo y más inflamables, por el mayor potencial de desecación. La correlación negativa entre la CWM de AFE y CWM de Altura Máxima (Fig.2 anexos) podría ser atribuido a la mayor abundancia

de arbustos perennes en bosques con disturbios (*S. fasciculatus*, *C. microphylla*, entre otros (Ledesma *et al.*, 2018). La CWM del rasgo espinosidad para el sitio con Rol+F, sugiere que las especies arbustivas invirtieron en la construcción de espinas de mayor longitud para la protección de las hojas tiernas y rebrotes generados post-disturbio (Tomlinson *et al.* 2015; Bravo *et al.* 2019). Las especies del estrato arbustivo son las que presentaron el mayor vigor y capacidad de rebrote después de eventos de fuego. El aumento en la longitud de espinas leñosas robustas, como se ha observado en la mayoría de las especies estudiadas, representa un costo energético importante para las plantas. La densidad y la longitud de espinas leñosas expresa una alta relación costo/beneficio sobre todo en aquellas plantas de pequeño porte, ya que están destinadas a proteger el aparato fotosintético de reciente formación en los tallos y rebrotes (Tomlinson *et al.* 2015, Bravo *et al.* 2019). La correlación positiva entre la CWM de longitud de espinas y la CWM de AFE parece indicar el ajuste entre la asignación de recursos para la recuperación e incremento de AFE en escenario de disturbio y la protección de hojas tiernas mediante la producción de espinas de mayor longitud. El bosque de referencia refleja la importancia de un manejo forestal que incluya la protección de parches bosques sin disturbios, o la instalación de clausuras para la recuperación de la estructura y funcionalidad de los bosques chaqueños disturbados, ya que en la condición BR se encuentran representadas las especies de los diferentes estratos, que tienen un rol relevante en el amortiguamiento de condiciones ambientales adversas para el crecimiento, como son el exceso de radiación, el exceso de evapotranspiración, y beneficiosas para otras tantas como la fijación del sustrato, el aporte de materia orgánica, refugio para la fauna, disminución de la amplitud térmica diaria etc. La mejor estructura vertical y horizontal observada en el BR contribuye a sostener procesos ecosistémicos claves como la productividad primaria neta, aporte de hojarasca y su descomposición y acumulación de C en el suelo y en la vegetación, fundamentales para el equilibrio del ecosistema a largo plazo (Grime 2001; Diaz *et al.*, 2007; Salgado-Negret y Paz 2015). Si bien el tiempo de clausura del bosque de referencia de este estudio (40 años) es alto, las diferencias detectadas en los sitios Rol+Ap y Rol+F reflejan el efecto de la historia reciente de disturbios en bosques chaqueños, aunque los resultados deberían ser refrendados a escala regional. En este sentido, los resultados obtenidos en este trabajo reafirman los hallazgos comunicados por trabajos relativamente recientes, en éstas y otras subregiones de la Región Chaqueña (Tálamo *et al.*, 2013, 2015; Conti *et al.*, 2013; Cingolani *et al.* 2021; Loto y Bravo, 2020; Trigo, 2018).

En general, estos resultados dejan a la luz los efectos que producen las prácticas que se emplean actualmente para manejo ganadero-forestal demostrando que no solo los parámetros estructurales como la altura, el diámetro, riqueza y diversidad son importantes para evaluar la respuesta de la comunidad a los disturbios, sino también rasgos funcionales, como los rasgos foliares directamente relacionados a la productividad, los estructurales vinculados a la defensa y la regeneración vegetativa (rebrotos). Los resultados de esta tesis evidencian la resiliencia de la vegetación chaqueña a disturbios antrópicos y los mecanismos mediante los cuales invierten los recursos del ambiente en el crecimiento de la planta, y los beneficios funcionales sobre el ecosistema de bosques nativos. El tiempo transcurrido desde los disturbios es un parámetro que debe ser considerado en la valorización de los parches de bosques para planificar los procesos de manejo y restauración de la vegetación.



**Figura 1:** Representación esquemática de los bosques con disturbios (Rol+A y Rol+F) y las tendencias de los rasgos medidos, a nivel comunitario, en cada capítulo (\*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.001$ ). Las flechas circulares rojas indican la tendencia de los bosques a permanecer en un mismo estado, a frecuencias altas de disturbios, con mayores tasas de desecación e inflamabilidad (*Vectores árboles: Urdampilleta, 2020*).

## **5.2. Futuras líneas de investigación emergentes**

Los aspectos vinculados al efecto de estos disturbios sobre la dinámica de la regeneración natural de especies leñosas no han sido completamente esclarecidos aún y representan un gran desafío para el logro de un desarrollo sustentable de actividades productivas. En este sentido, el análisis de los patrones de rebrotes frente a diferentes frecuencias e intensidades de disturbios, podrían complementar eficientemente los resultados obtenidos en esta tesis y mejorar las prescripciones de prácticas de manejo forestal, silvopastoril y MBGI dentro de la Región Chaqueña.

La incorporación de las parcelas de estudio a la red nacional de parcelas permanentes podrían contribuir con el monitoreo en relación a composición de especies y estructura forestal de la Región Chaqueña. Así también, a nivel local, el Campo Experimental Francisco Cantos de INTA Santiago del Estero, podría resultar beneficiado de la ampliación de los sitios de estudio con diferentes combinaciones de disturbios, empleando el enfoque de la taxonomía tradicional y el de la ecología funcional, para obtener un mapeo detallado de parches de vegetación con diferentes manejos y diferentes estados de conservación de los recursos forestales. Esto brindaría un escenario de demostración contundente para resaltar la importancia del manejo forestal en la conservación de bosques nativos.

## Bibliografía

- Abella, S., 2009. Post-fire plant recovery in the Mojave and Sonoran Deserts of western North America. *Journal of Arid Environments* 73 (2009) 699–707.
- Abraham, F., et. al., 2002. Mecanismos de dispersión en especies leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9:140-150.
- Abraham, F., et. al., 2004. How to improve germination in *Caesalpinia paraguariensis* Burk. *Seed Sci. & Technol.* 32: 235-238.
- Abraham, F., et. al., 2002. *Frutos de Leñosas Nativas del Chaco*. Editorial Literature of Latin America. Buenos Aires, Argentina. 194 p, ISBN 978-987-1676-62-0.
- Adámoli, J., Sennhauser, E., Acero, J., Rescia, A., 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.* 17, 491–500.
- Albanesi A., C. Kunst (ex aequo), A. Anriquez, J. Silberman, R. Ledesma, M. Navall, J.A. Dominguez Nuñez, R. A. Duffau, R. A. Suarez, D. Werenistky, D. Coria, O. Coria. 2013. Rolado selectivo de baja intensidad (RBI) y sistemas silvopastoriles de la región chaqueña. In: *Hacia la construcción del desarrollo agropecuario y agroindustrial de la FAyA al NOA*. Eds. Albanesi A., R. Paz, M.T. Sobrero, S. Helman, S. Rodriguez. Ediciones Magna Publicaciones. ISBN: 978-987-1726-16-5.
- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., & Starmer, K. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3), 449-457.
- Aguilar Luna, J. M. E. (2018). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea de un bosque de galería en el estado de Puebla. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 9(47), 230-252.
- Allen, HD (2008). Fuego: tipos funcionales de plantas y mosaico de parches quemados en ecosistemas propensos al fuego. *Progreso en Geografía Física* , 32 (4), 421-437.

- Amdan, M. L., Aragón, R., Jobbágy, E. G., Volante, J. N., & Paruelo, J. M. (2013). Onset of deep drainage and salt mobilization following forest clearing and cultivation in the Chaco plains (Argentina). *Water resources research*, 49(10), 6601-6612.
- Anriquez, A.; Albanesi, A.; Kunst, C.; Ledesma, R.; Lopez, C.; Rodriguez, A.; Godoy, J. 2005. Rolado de fachinales y calidad de suelos en el chaco occidental, Argentina. *Ciencia del suelo (Argentina)* 23 (2): 145-157.
- Aráoz, E., et. al., 2010. Fire-mediated forest encroachment in response to climate and land-use change in subtropical Andean Treelines. *Ecosystems* 13: 992-1005.
- Arnan X, et. al., 2007. Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. *J Veg Sci* 18:111–122.
- Araujo, P.; Iturre, M. C.; Acosta, V. H.; Renolfi, R. F., 2008. Estructura del bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. *Quebracho* N° 16 (5-19).
- Baldassini, P. y Paruelo, JM (2020). Sistemas agrícolas y silvopastoriles en el Chaco Semiárido: Impactos sobre la productividad primaria. *Ecología austral*, 30 (1), 45-62.
- Baraloto, C., Timothy Paine, CE, Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, AM, & Chave, J. (2010). Economía de hojas y tallos desacoplados en árboles de selva tropical. *Cartas de ecología*, 13 (11), 1338-1347.
- Bellingham, PJ y Sparrow, AD (2000). El rebrote como estrategia de historia de vida en comunidades vegetales leñosas. *Oikos* , 89 (2), 409-416.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Veblen, T.T., 2012. Is foliar flammability of woody species related to time since fire and herbivory in northwest Patagonia, Argentina? *J. Veg. Sci.* 23, 931–941.
- Boletta, P. E., Ravelo, A. C., Planchuelo, A. M., y Grilli, M. 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228(1–3), 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.045>
- Borrás M., Manghi E., Miñarro F., Monaco M., Navall M., Peri P., Periago M.E., Preliasco P. (2017) *Acercando el Manejo de Bosques con Ganadería Integrada al monte chaqueño. Una herramienta para lograr una producción compatible con la conservación del bosque. Buenas prácticas para una ganadería sustentable. Kit de extensión para el Gran Chaco. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.*

- Brassiolo, M. 2005. Propuestas para la conversión de bosques degradados: Los bosques del Chaco. *Idia XXI*, 28, 23–28.
- Brassiolo, M., Renolfi, R., Grafe, W., Fumagalli, E., 1993. Manejo silvopastoril en el Chaco Semiárido. *Quebracho* 1, 15e28. – Bravo *et al.*, 2001. Fire regime of an *Elionorusmuticus* (Spreng.) Kuntze savanna, western Chaco region, Argentina. *Intern. J. Wild. Fire* 10:65-72.
- Bravo, S., et. Al., 2001. Fire regime of an *Elionorusmuticus* (Spreng.)Kuntze savanna, western Chaco region, Argentina. *Intern. J. Wild. Fire* 10:65-72.
- Bravo, Sandra, Gimenez, A. M., and Moglia, J. G. 2001. Efectos del Fuego en la Madera de *Prosopis alba* Griseb. y *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron, Mimosaceae. *Bosque*, 22(1), 51–63. <https://doi.org/10.4206/bosque.2001.v22n1-06>
- Bravo, S.; C Kunst; H Grau, E Aráoz. 2010. Fire rainfall relationships in Argentine Chaco savannas. *Journal of AridEnvironments* 74: 1319-1323.
- Bravo, S., C. Kunst, M. Basualdo, M. Leiva, R. Ledesma. 2011. Assessment of the aerial bud bank of native tree and shrub species of the Chaco region, Argentina. *International Rangeland Congress*, Rosario, Argentina, pp. 477.
- Bravo, S., Kunst, C., Leiva, M., y Ledesma, R. 2014. Response of hardwood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 326, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.009>.
- Bravo, Sandra; Abdala, Roxana; del Corro, Florencia; Ibañez-Moro, Valeria; SantacruzGarcía, Ana Carolina; Loto, Dante y Ojeda, Fernando. 2018. En: *Bosques del Futuro: Bolzón*, Graciela y Gimenez Ana María (Ed.). “Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios”. Cap. c. “Convenio de Cooperación Internacional de Postgrados SPU-Capes UNSE-UFDP”. Edición: Universidad Federal do Paraná, Brasil.
- Bravo, S., Basualdo, M., Kunst C., y del Corro, F. 2019. Aerial Bud Bank and Structural Changes of Woody Species from Argentine Chaco in Response to Disturbances. *Journal of Environmental Science and Engineering A* 8 (2019) 58-69 doi:10.17265/21625298/2019.02.002
- Bond, W.J. *et al.* (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* 165, 525–538
- Britos, A.; A. Barchuk. 2008. Cambios en la cobertura y en el uso de la tierra en dos sitios del Chaco Árido del noroeste de Córdoba, Argentina. *Agriscientia XXV* (2): 97 – 110.

- Brown, D. 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Can. J. Bot.* 70: 1603-1612.
- Cabrera, A.L. 1994. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Tomo 2. Fascículo 1. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas, Buenos Aires
- Carbone, L. M., Aguirre-Acosta, N., Tavella, J., y Aguilar, R. 2017. Cambios florísticos inducidos por la frecuencia de fuego en el Chaco serrano. *Cambios Florísticos Inducidos Por La Frecuencia de Fuego En El Chaco Serrano*, 52(4), 753–778.
- Carbone, L. M., Tavella, J. R., Naval Fernández, M. C., Bianchi, M. M., Rodríguez, J. M., Marcora, P. I., ... & Blackhall, M. (2021). Fuego en los ecosistemas argentinos.
- 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(3), 279-286.
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J. C., and Poorter, L. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100(6), 1453–1463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02015.x>
- Carilla J, HR Grau. 2010. 150 years of tree establishment, land-use and climate changes in montane grasslands, NW Argentina. *Biotropica* 42(1): 49-58.
- Casals, P., Valor, T., Rios, A. I., and Shipley, B.(2018). Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires. *Forest Ecology and Management*, 429(June), 158–174.<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.002>
- 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, pp. 384.
- Chapin, F.S. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*, 91, 455–463.
- Charles-Dominique, T., Davies, T. J., Hempson, G. P., Bezeng, B. S., Daru, B. H., Kabongo, R. M., ... & Bond, W. J. (2016). Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(38), E5572-E5579.

- Chiossone, J., Vicini, R., Jacquet, J.A., Ondo Misi, S., 2014. Comportamiento de Gattton Panic en Chaco (Argentina), mejoramiento en la utilización con suplementación y confinamiento en autoconsumo de silajes. XXII Congreso Internacional de Transferencia de Tecnología Agropecuaria. Praderas y Forrajes. CEA Praderas y forrajes. Asunción, Paraguay. Pp 13 a 39.
- Clarke, PJ, Lawes, MJ, Midgley, JJ, Lamont, BB, Ojeda, F., Burrows, GE, y Knox, KJE (2013). El rebrote como rasgo funcional clave: cómo los brotes, la protección y los recursos impulsan la persistencia después del fuego. *Nuevo fitólogo*, 197 (1), 19-35.
- Clarke, PJ, Lawes, MJ, Murphy, BP, Russell-Smith, J., Nano, CE, Bradstock, R., y Gunton, RM (2015). Una síntesis de los rasgos de recuperación posincendios de las plantas leñosas en los ecosistemas australianos. *Ciencia del Medio Ambiente Total* , 534 , 31-42.
- Conti, G., Díaz, S., 2013. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J. Ecol.* 101, 18–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12012>.
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78-87.
- Cornelissen J. *et al.*.2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Corrêa Scalon, M., Maia Chaves Bicalho Domingos, F., Jonatar Alves da Cruz, W., Marimon Júnior, B. H., Schwantes Marimon, B., & Oliveras, I. (2020). Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *Journal of Vegetation Science*, 31(1), 139-150.
- Coria, R. D., Coria, O. R., & Kunst, C. R. (2016). Diversidad y composición de especies de aves en un gradiente bosque-arbustal-sabana del Chaco semiárido, Argentina. *Sociedad de Ornitología Neotropical*.
- Coria, R. D., Kunst, C. R., & Bravo, S. (2021). Un aporte al entendimiento de la lignificación de los pastizales/sabanas del Chaco Semiárido sudamericano. *Asociación Argentina de Ecología*.
- Costanza V. y C. Neuman 1997. Managing cattle grazing under degraded forests: An optimal control approach. *Ecological Economics* 21: 123-139.
- de la Riva, E. G., Pérez-Ramos, I., Fernández, C. N., Olmo, M., y Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23(2), 82-89.

- de la Riva, E. G. (2016). Composición y diversidad funcional de plantas leñosas mediterráneas: desde la hoja a la comunidad. *Ecosistemas*, 25(2), 101-105.
- De Souza M.; F Maia; M.A. Pérez. 2006. Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia XXIII* (1): 33-44.
- Díaz, S., & Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science*, 8(4), 463-474.
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* 9, 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>.
- Díaz, Sandra, and Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S., Gurvich, D.E., Harguindeguy, N.P., Cabido, M., 2002a. Artículo Invitado ¿Quién Necesita Tipos Funcionales de Plantas? *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37 (1–2), 135–140.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., ... Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., y Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Dinerstein E, Olson DM, Graham DJ, Webster AL, Primm SA, Bookbinder MP, Ledec G. 1995. A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. Washington (DC): World Bank.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. (2011). InfoStat. Statistical software. Grupo Infostat FCA UNC, Córdoba, Argentina.
- Espelta J., J. Retana, A. Habrouk. 2003. Resprouting patterns after fire and response to stool cleaning of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habits on two different sites. *Forest Ecology and Management* 179: 401–414.

- Ferraina, A., Baldi, G., de Abelleira, D., Grosfeld, J., & Verón, S. (2022). Una mirada a los patrones y controles de la estructura de los bosques del Chaco sudamericano. *Degradación y desarrollo de la tierra*, 33 (5), 723-738.
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., Aerts, R. 2010. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98(2): 362–373.
- Garnier, et.al, 2004. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology*, 85(9), 2004, pp. 2630–2637.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., and Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gasparri, NI, Grau, HR y Manghi, E. (2008). Reservorios de carbono y emisiones por deforestación en bosques extratropicales del norte argentino entre 1900 y 2005. *Ecosystems*, 11 (8), 1247-1261.
- Gasparri NI, Grau HR (2009) Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *For Ecol Manag* 258:913–921 doi:10.1016/j.foreco.2009.02.024.
- Giménez, A. M., Hernández, P., Figueroa, M. E., & Barrionuevo, I. (2011). Diversidad del estrato arbóreo en los bosques del Chaco Semiárido. *Quebracho (Santiago del Estero)*, 19(1), 24-37.
- Giorgis, M. A., and Cingolani, A. N. A. M. 2013. El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. 48, 493–513.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Grossi Gallegos, H. (2005). Distribución espacial de la radiación fotosintéticamente activa en Argentina. *Meteorologica*, 29(2004), 27–36.
- Grau, H., Gaspari, I., Aide, M., 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of NW Argentina. *Environmental Conservation* 32 (2), 140e148.

- Gurvich, D. E., Enrico L., and Cingolani A. M. 2005. Linking plant functional traits with post-fire sprouting vigour in woody species in central Argentina. *Austral Ecology* (2005) 30, 789–796.10
- Guzmán, LM, Villagra, PE, Quiroga, RE, Pereyra, DI, Pelliza, ME, Ricarte, RA, & Blanco, LJ (2021). En busca del manejo ganadero sustentable en el Chaco Seco: efectos de diferentes prácticas de remoción de arbustos sobre la vegetación y el suelo.
- Halffter, G., Morello, J., Matteucci, S. D. y Solbrig O. T. 1999. LA BIODIVERSIDAD Y EL USO DE LA TIERRA. In: Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica Edition: FirstChapter: OnePublisher: EUDEBA (Editorial de la Universidad de Buenos Aires) S.D. Matteucci, O.T. Solbrig, J. Morello, G. Halffter (Eds).
- Herrero, M. L., Torres, R. C., and Renison, D. (2015). Do Wildfires Promote Woody Species Invasion in a Fire-Adapted Ecosystem? Post-fire Resprouting of Native and Non-native Woody Plants in Central Argentina. *Environmental Management*, 57(2), 308–317. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0616-8>.
- Herrero, et. al., 2015. Do Wildfires Promote Woody Species Invasion in a Fire-Adapted
- Hueck, H. (1978). *Ecología, composición e importancia económica: los bosques de sudamérica*. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica Ltda (GTZ), Eschborn.
- Jaureguiberry, P., y Díaz, S. (2015). Post-burning regeneration of the Chaco seasonally dry forest: germination response of dominant species to experimental heat shock. *Oecologia*, 177(3), 689–699. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3161-x>
- Jaureguiberry, P., Cuchiatti, A., Gorné, L. D., Bertone, G. A., & Díaz, S. (2020). Post-fire resprouting capacity of seasonally dry forest species—Two quantitative indices. *Forest Ecology and Management*, 473, 118267.
- Joswig, J. S., Wirth, C., Schuman, M. C., Kattge, J., Reu, B., Wright, I. J., y Mahecha, M. D. (2022). Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nature ecology & evolution*, 6(1), 36-50.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. y Muller, S. (2010). Variabilidad intraespecífica y ensamblaje comunitario basado en rasgos. *Revista de ecología* , 98 (5), 1134-1140.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M. L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales?. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 235-247.

- Kichenin, E., Wardle, DA, Peltzer, DA, Morse, CW y Freschet, GT (2013). Efectos contrastantes de la variación interespecífica e intraespecífica de la planta en las medidas de rasgos a nivel comunitario a lo largo de un gradiente ambiental. *Ecología funcional* , 27 (5), 1254-1261.
- Kunst, C., S. Bravo, F. Moscovich, J. Herrera, J. Godoy y S. Vélez. 2003. Fecha de aplicación de fuego y diversidad de herbáceas en un sabana de *Elionurus muticus* (Spreng) O. Kuntze. *Revista Chilena de Historia Natural*. 76: 105 – 115.
- Kunst, C., y Bravo, S. (2003). Ecología y régimen de fuego en la región chaqueña argentina. Fuego en los ecosistemas argentinos. Santiago del Estero, Argentina: Ediciones INTA, 109-118.
- Kunst, C; R. Ledesma; S. Bravo; J. Godoy; V. Navarrete. 2009. Sistemas silvopastoriles en el Chaco Semiárido III: efecto del rolado sobre la estructura de especies arbustivas nativas. *Actas 1er. Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, Misiones, 14 -16 de mayo*, pp. 1-7.
- Kunst, C., Ledesma, R., Bravo, S., Defosse, G., Godoy, J., y Navarrete, V. 2012. Comportamiento del fuego en un pastizal del sitio ecológico “media loma”, región chaqueña occidental (Argentina). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 38(1), 70-77.
- Kunst, C., Bravo, S., Navall, M., Anriquez, A., Coria, D., Silberman, J., Albanesi, A. (2014). Ecology and Management of the Dry Forests and Savannas of the western Chaco region. In *Dry Forests: Ecology, Species Diversity and Sustainable Management* (Nova Scien, pp. 291–296). United States of America
- Kunst, C., Navall, M., Ledesma, R., Silberman, J., Anriquez, A., Coria, D. y Godoy, J. (2016). Sistemas silvopastoriles en la región del Chaco occidental, Argentina. En *Sistemas silvopastoriles en el sur de América del Sur* (págs. 63-87). Springer, Cham.
- Landi, M. A. (2018). Caracterización del régimen de incendios, su relación con el clima y su efecto en la resiliencia y estructura de la vegetación.
- Kuemmerle, T., Altrichter, M., Baldi, G., Cabido, M., Camino, M., Cuellar, E., y Zak, M. (2017). Conservación de bosques: recuerda gran chaco. *Ciencia* , 355 (6324), 465-465.
- Landi, M., 2018. Caracterización del régimen de incendios, su relación con el clima y su efecto en la resiliencia y estructura de la vegetación. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional De Córdoba.
- Landi *et al.*, 2020. Resistencia estructural y resiliencia funcional del bosque chaqueño a los incendios forestales: una aproximación con series de tiempo MODIS. *Ecología Austral*. DOI:10.1111/aec.12977

- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478.
- Lavorel, S. and Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Ledesma R., Saracco F., Coria R.D., Epstein F., Gomez A., Kunst C., Ávila M., Pensiero J.F. (2017). Guía de forrajeras herbáceas y leñosas del chaco seco: identificación y características para su manejo. Buenas prácticas para una ganadería sustentable. Kit de extensión para el Gran Chaco. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.
- Ledesma, R., Kunst, C., Bravo, S., Leiva, M., Lorea, L., Godoy, J., y Navarrete, V. (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*, 32(3), 351–366. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1430072>.
- Leife, H. 2010. "Has Woody Vegetation in a Semi-arid Savanna Changed after 11 Years Exclusion of Large Herbivores?" Tesis of Master Science, Department of Ecology and Genetics Plant Ecology, Uppsala University. 22pp.
- Lipoma, M.L., FUNES G. and Diaz S. 2017. Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral Ecology*. DOI: 10.1111/aec.12533.
- Lipoma, ML, Cabrol, DA, Cuchiatti, A., Enrico, L., Gorné, LD, & Díaz, S. (2021). Baja resiliencia en las primeras etapas de recuperación del bosque chaqueño semiárido: evidencia de un experimento de campo. *Diario de Ecología*, 109 (9), 3246-3259.
- Lloret, F.; H Estevan; E. Jordi Vayreda; J Terradas. 2005. Fire regenerative syndromes of forest woody species across fire and climatic gradients. *Oecologia* 146: 461–468.
- Lorenz, G., 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutric Regosol bajo bosque en el Chaco Semiárido, Argentina. *Quebracho* 3, 13e23.
- Loto, D y Bravo, S. (2020). Species composition, structure, and functional traits in Argentine forests under two different disturbance histories. *Ecological Indicators* 113 (2020) 106232.
- Ludwig, J.A., Reynolds, J.F., 1988. *Statistical Ecology: A Primer in Methods and Computing*. John Wiley & Sons.

- Maeshiro, R., Kusumoto, B., Fujii, S., Shiono, T., and Kubota, Y. (2013). Using tree functional diversity to evaluate management impacts in a subtropical forest. *Ecosphere*, 4(6). <https://doi.org/10.1890/ES13-00125.1>
- Matula, R., Šrámek, M., Kvasnica, J., Uherková, B., Slepíčka, J., Matoušková, M., ... & Svátek, M. (2019). El tamaño del árbol antes de la perturbación, el vigor de los brotes y la competencia impulsan la supervivencia y el crecimiento de los árboles que están rebrotando. *Ecología y gestión forestal*, 446, 71-79.
- McIntyre, S., Díaz, S., Lavorel, S. y Cramer, W. (1999). Tipos funcionales de plantas y dinámica de perturbaciones—Introducción. *Revista de Ciencias de la Vegetación*, 10 (5), 603-608.
- Morello, J., Saravia Toledo, C., 1959a. El bosque chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino* 3, 5 81.
- Morello J., Adámoli, J., 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. 2da. parte: Vegetación y ambientes de la Pcia. del Chaco. INTA Serie fitogeográfica No 13, Buenos Aires.
- Morello, J., Pengue, W., & Rodríguez, A. (2005). Un siglo de cambios de diseño del paisaje: el Chaco Argentino. *Primeras Jornadas Argentinas de Ecología del Paisaje*, 1-31.
- Morello J, Pengue W, Rodríguez A (2006). Etapas de uso de los recursos naturales y desmantelamiento de la biota del Chaco. En: Brown A, Martínez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J (ed) *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, pp 83-90
- Morello, J.; W. Pengue; A. Rodríguez. 2007. Un siglo de cambios de diseño del paisaje: el Chaco argentino. En: S. Mateucci (Ed.), *Panorama de la Ecología de paisajes en Argentina y Países Sudamericanos*: 19-51. Ediciones INTA.
- Muller, *et al.* 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest grassland ecotones. *Plant Ecology* 189: 1-14.
- Navall M (2008) Rolados y Manejo Forestal. In: Kunst C, Ledesma R, Navall M (eds) *Rolado Selectivo de Baja Intensidad*. Ediciones INTA, Santiago del Estero, pp 71–85
- Navall M, Cassino W, Carignano P, D'Angelo P. (2013c). Leña en blanco: una alternativa para el uso sustentable de bosques nativos. IUFROLAT – 3er Congreso Forestal Latinoamericano de IUFRO. San José de Costa Rica.

- Neyret, M., Bentley, LP, Oliveras, I., Marimon, BS, Marimon-Junior, BH, Almeida de Oliveira, E., ... & Malhi, Y. (2016). Examinando la variación en la masa de hojas por área de las especies dominantes a través de dos gradientes tropicales contrastantes a la luz del ensamblaje de la comunidad. *Ecología y evolución* , 6 (16), 5674-5689.
- Newbold T., Hudson L. N., Hill, S.L. L., Contu S., Lysenko I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverría-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhousseini, T., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Pinto Correia, D. L., Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharleman W., Purvis, A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. Doi: 10.1038.
- Noble, I. R., & Gitay, H. (1996). A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation science*, 7(3), 329-336.
- Olson, DM, Dinerstein, E.; Wikramanayake, DE; Burgess, Dakota del Norte; Powell, GVN; CE de sotobosque; D'Amico JA; Itoua, I.; Hilo, ÉL; Morrison, JC; Loucks, CJ; Allnutt, TF; Ricketts, TH; Kura, Y.; Lamoreux, JF; Wettengel, WW; Hedao, P. & Kassem, KR 2001. Ecorregiones terrestres del mundo: un nuevo mapa de la vida en la Tierra. *Biociencia* , 51: 933–938.
- Onaindia, M., de Manuel, B. F., Madariaga, I., & Rodríguez-Loinaz, G. (2013). Co-benefits and trade-offs between biodiversity, carbon storage and water flow regulation. *Forest Ecology and Management*, 289, 1-9.
- Oyarzaval, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M., Aragon, R., Campanello, P., Prado, D., Oesterheld, M. y Leon, R.J.C. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:040-063.
- Paruelo, JM, Guerschman, JP, Piñeiro, G., Jobbagy, EG, Verón, SR, Baldi, G., & Baeza, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay. *Agrociencia Uruguay* , 10 (2), 47-61.
- Pausas, J. G., R. A. Bradstock, D. A. Keith, J. E. Keeley, GCTE Fire Network. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85:1085–1100.
- Pausas, JG, & Fernández-Muñoz, S. (2012). Cambios en el régimen de incendios en la cuenca del Mediterráneo occidental: de un régimen de incendios limitado en combustible a uno impulsado por la sequía. *Cambio climático*, 110 (1), 215-226.

Pausas, JG y Keeley, JE (2014). Ecología evolutiva de rebrote y siembra en ecosistemas propensos a incendios. *New Phytologist* , 204 (1), 55-65.

Pausas, J. G., Lamont, B. B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 217(4), 1435-1448.

Pausas, J. G., & Paula, S. (2020). Grasses and fire: the importance of hiding buds.

Paula, S. y Pausa, JG (2006). Características de las hojas y capacidad de rebrote en la cuenca mediterránea. *Ecología funcional* , 941-947. Pellegrini, AF, Refsland, T., Averill, C., Terrer, C., Staver, AC, Brockway, DG, ... y Jackson, RB (2021). Los cambios decadales en las frecuencias de incendios modifican las comunidades de árboles y los rasgos funcionales. *Naturaleza Ecología y Evolución* , 5 (4), 504-512.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>.

Pérez Casar, L. (2016). Silvopapastoril, un sistema en expansión en la Argentina: Es posible compatibilizar entre una ganadería más intensiva, un manejo forestal y el mantenimiento de las funciones del ecosistema. *RÍA. Revista de investigaciones agropecuarias* , 42 (2), 120-124.

Pickett, S.T.A. y White, P.S. (Eds.). (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando. Academic Press

Pivello, V. 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology* 7 (1): 24-39.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, IJ y Villar, R. (2009). Causas y consecuencias de la variación en la masa foliar por área (LMA): un metanálisis. *Nuevo fitólogo* , 182 (3), 565-588.

Quevedo, L., Rodrigo, A. y Espelta, JM (2007). Capacidad de rebrote post-incendio de 15 especies arbustivas y arbóreas no dominantes en zonas mediterráneas del NE de España. *Anales de Ciencias Forestales* , 64 (8), 883-890.

Raventós J., T. Wiegand, F. Maestre. 2012. A resprouter herb reduces negative density-dependent effects among neighboring seeders after fire. *Acta Oecologica* 38 (2012) 17e23

- Raffaele, E., Veblen, T.T., Blackhall, M. and Tercero-Bucardo, N. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina *Journal of Vegetation Science* 22: 59–71.
- Read, Jennifer y Alexia Stokes. "Biomecánica vegetal en un contexto ecológico". *Revista americana de botánica* 93.10 (2006): 1546-1565.
- Rodrigo, A., J. Retana, X. Picó. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* 83 (3): 716-729.
- Rueda, C.V., Baldi, G., Gasparri, I., Jobbagy, E.G. 2015. Charcoal production in the Dry Chaco: Where, how and who?. *Energy for Sustainable Development*. vol. 27 p. 46-53.
- Schafer, J.L., Just, M.G., 2014. Size Dependency of Post-Disturbance Recovery of MultiStemmed Resprouting Trees (C. Carcaillet, Ed.). *PLoS One* 9, e105600.
- Salgado-Negret, B., Pulido-Rodríguez, N., Cabrera, M., Ruíz-Osorio, C., & Paz, H. (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*, 236.
- Santacruz-García, A. C., Bravo, S., del Corro, F., y Ojeda, F. (2019). A comparative assessment of plant flammability through a functional approach: the case of woody species from Argentine Chaco Region. *Austral Ecology*, En prensa.
- Santacruz-García, A.C.; Bravo, S.; del Corro, F.; García, E.M.; Molina-Terrén, D.M.; Nazareno, M.A. How Do Plants Respond Biochemically to Fire? The Role of Photosynthetic Pigments and Secondary Metabolites in the Post-Fire Resprouting Response. *Forests* 2021, 12, 56. <https://doi.org/10.3390/f12010056>.
- Sarmiento *et al.*, 2022. *Uso sostenible del bosque. Aportes desde la Silvicultura Argentina*. Pablo L. Peri, Guillermo Martínez Pastur, Tomás Schlichter (Ed). Parque Chaqueño. Cap.10. ISBN 978-987-46815-4-6
- Schönbeck, L., Lohbeck, M., Bongers, F., Martínez Ramos M. y Sterck, F. (2015). How do Light and Water Acquisition Strategies Affect Species Selection during Secondary Succession in Moist Tropical Forests? *Forests* 2015, 6 62047-2065; doi: 10.3390 / f6062047.
- Silberman, J. E., Anriquez, A. L., Dominguez Nuñez, J. A., KUNST, C. G., & Albanesi, A. S. (2015). La cobertura arbórea en un sistema silvopastoril del Chaco y su contribución diferencial al suelo. *Ciencia del suelo*, 33(1), 0-0.

- Simpson, R. L., M. A. Leck and V. T. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: M. A. Leck, V. T. Parker and R. L. Simpson (Eds.): *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. New York, NY. USA. pp. 3-8.
- Souchie, FF, Pinto, JRR, Lenza, E., Gomes, L., Maracahipes-Santos, L., & Silvério, DV (2016). Estrategias de rebrote post-incendio de la vegetación leñosa en la sabana brasileña. *Acta Botanica Brasilica*, 31 , 260-266.
- Steinaker, DF, Jobbágy, EG, Martini, JP, Arroyo, DN, Pacheco, JL y Marchesini, VA (2016). Cambios en la composición y estructura de la vegetación después de la deforestación por corte de rodillos en los bosques del centro de Argentina. *Revista de entornos áridos* , 133 , 19-24.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. and Navas, M.L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14, 1125–1140.
- Tálamo, A., and Caziani, S. M. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184(1–3), 79–92. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00150-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00150-6)
- Tálamo, A., C. Trucco; S. Caziani. 2009. Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecología Austral* 19:157-165.
- Tálamo, A., de Casenave, J.L., Caziani, S.M., 2012. Components of woody plant diversity in semi-arid Chaco forests with heterogeneous land use and disturbance histories. *J. Arid Environ.* 85, 79–85. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.05.008>.
- Tálamo, A., de Casenave, J.L., Nuñez-Regueiro, M., Caziani, S.M. 2013. Regeneración de plantas leñosa en el Chaco Semiárido argentino. Relación con factores bióticos y abióticos en micrositios creados por el aprovechamiento forestal. *Bosque* 34 (1):53-62. DOI:10.4067/S0717-92002013000100007.
- 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). *Oecologia* 178, 847–854. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3269-7>.
- Turcotte, MM y Levine, JM (2016). Plasticidad fenotípica y coexistencia de especies. *Tendencias en ecología y evolución* , 31 (10), 803-813.

- Tomlinson, et. al, 2015. Defence against vertebrate herbivores trades off into architectural and low nutrient strategies amongst savanna Fabaceae species. *Oikos* 000: 001–011, 2015.
- Torrella, S. A., Ginzburg, R., and Galetto, L. 2015. Forest fragmentation in the Argentine Chaco: recruitment and population patterns of dominant tree species. *Plant Ecology*, 216(11), 1499–1510. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0532-2>
- Torrella, S., and Adámoli, J. 2006. Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. *La Situación Ambiental Argentina*, January, 73–100.
- Turner, M. 2010. Disturbances and landscape dynamics in a changing World. *Ecology* 91(10): 2833–2849.
- Trigo, C. 2018. Efecto de la exclusión de ganado doméstico sobre la estructura y funcionalidad de una comunidad vegetal en el bosque chaqueño semiárido. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional De Córdoba.
- Trigo, C. B., Tálamo, A., & Villagra, P. E. (2020). Efecto de la exclusión de ganado doméstico sobre la estructura y funcionalidad de una comunidad vegetal en el bosque chaqueño semiárido.
- Urdampilleta, C.M. (2020). Relación entre diversidad vegetal y formas de apropiación de la naturaleza en socioecosistemas campesinos del departamento de Guasayán, Santiago del Estero. Tesis de Doctorado en el área de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Vaieretti, M. V., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Enrico, L., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., y Pérez Harguindeguy, N. (2021). Variación de los caracteres foliares en comunidades vegetales del centro de la Argentina bajo diferentes condiciones climáticas y de uso del suelo. <http://dx.doi.org/10.25260/EA.21.31.2.0.1237>
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Doledec, S., Dubs, F. *et al.* 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2921–2947.
- Valdez Rodriguez, N, Paneque Torres. 2008. Clasificación de grupos funcionales de plantas leñosas en pinares naturales de la unidad silvícola San Andrés. *Avances, Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente* 10 (1):1-11.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.

- Vásquez-Grandón, A.; Donoso, P.J.; Gerding, V. 2018. Forest Degradation: When Is a Forest Degraded? *Forests* 2018, 9, 726.
- Wright, I. J., Westoby, M., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Diemer, M., Others, Reich, P. B., Ackerly, D. D., and Cornelissen, J. H. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.
- Yadav, RK y Yadav, AS (2008). Fenología de especies leñosas seleccionadas en un bosque caducifolio seco tropical en Rajasthan, India. *Ecología tropical* , 49 (1), 25.
- Zizka, A., Govender, N., Higgins, S.I., 2014. How to tell a shrub from a tree: A life-history perspective from a South African savanna. *Austral Ecol.* 39, 767–778.
- Zuleta, K. O., & Bravo, S. J. (2019). Reclutamiento de especies leñosas en bosques tropicales expuestos a incendios: una revisión. *Ecosistemas*, 28(1), 106-117.
- Zuo, X., Yue, X., Lv, P., Yu, Q., Chen, M., Zhang, J. y Zhang, J. (2016). Efectos contrastantes de la variación interespecífica e intraespecífica de las plantas en las respuestas de los rasgos comunitarios a la restauración de un ecosistema de pastizales arenosos. *Ecología y Evolución* , 7 (4), 1125-1134.
- Zupo, T., Daibes, L. F., Pausas, J. G., & Fidelis, A. (2021). Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12968.

## ANEXO

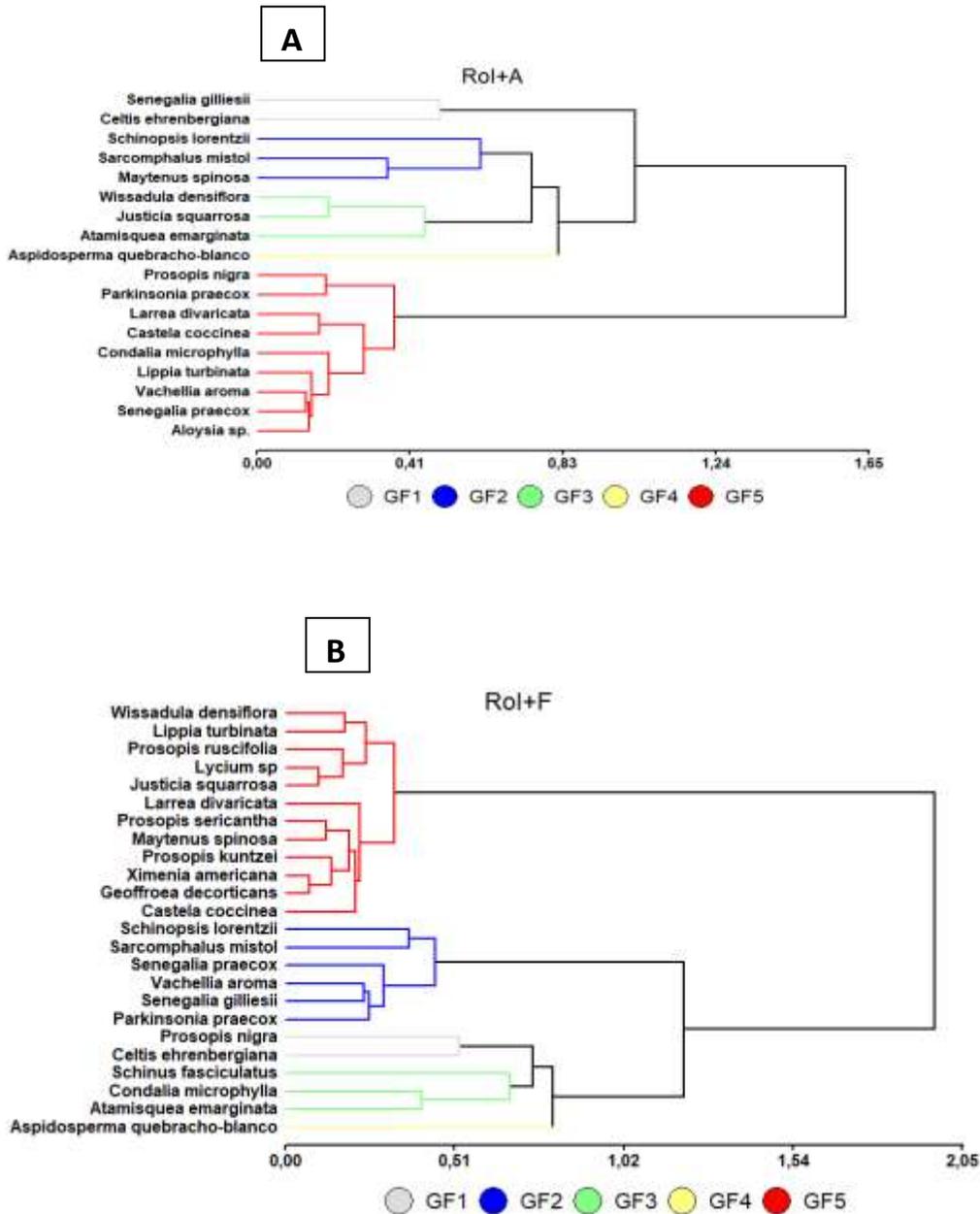
Tablas, Figuras y Salidas de análisis estadísticos, por capítulos.

## Capítulo 2

**Tabla:** Valores (promedio  $\pm$  desvío estándar) de parámetros de estructura (Altura y DAP), de las especies leñosas nativas de las tres condiciones de bosques. Los espacios grises indican ausencia de la especie en el sitio.

Especies	Familia	BR		Rol+A		Rol+F	
		Altura (m)	DAP (cm)	Altura (m)	DAP (cm)	Altura (m)	DAP (cm)
Aloysia sp	Verbenaceae			0.95 $\pm$ 0.48	1.07 $\pm$ 0.68		
Aspidosperma quebracho-blanco	Apocynaceae	6.98 $\pm$ 6.52	14.52 $\pm$ 15.09	4.19 $\pm$ 4.81	11.85 $\pm$ 16.17	4.45 $\pm$ 5.83	12.83 $\pm$ 20.6
Atamisquea emarginata	Capparaceae	2.13 $\pm$ 0.89	4.18 $\pm$ 2.72	1.9 $\pm$ 0.87	2.8 $\pm$ 2.58	1.47 $\pm$ 0.85	1.44 $\pm$ 1.23
Castela coccinea	Simarubaceae	4.25 $\pm$ 0.35	7.56 $\pm$ 3.04	1.2 $\pm$ 0.27	3.04 $\pm$ 2.66	4.15 $\pm$ 4.03	14.9 $\pm$ 18.95
Celtis ehrenbergiana	Cannabaceae	2.09 $\pm$ 1.07	2.3 $\pm$ 1.53	1.52 $\pm$ 0.7	1.92 $\pm$ 7	1.38 $\pm$ 0.62	1.45 $\pm$ 1.38
Condalia microphylla	Rhamnaceae	1.05 $\pm$ 0.64	2.3 $\pm$ 1	2 $\pm$ 1.42	1.73 $\pm$ 0.97	1.05 $\pm$ 0.48	1.51 $\pm$ 1.51
Geoffroea decorticans	Fabaceae					1.8 $\pm$ 0.71	2.35 $\pm$ 1.63
Justicia squarrosa	Acanthaceae	1.24 $\pm$ 0.58	1.86 $\pm$ 0.26	0.28 $\pm$ 0.14	0.25 $\pm$ 0.19	0.32 $\pm$ 0.05	0.27 $\pm$ 0.06
Larrea divaricata	Zygophyllaceae			1.18 $\pm$ 0.66	1.5 $\pm$ 1.03	2.14 $\pm$ 0.52	2.8 $\pm$ 1.07
Lycium sp	Solanaceae	1.6 $\pm$ 0	2.55 $\pm$ 0			0.73 $\pm$ 0.23	0.97 $\pm$ 0.83
Lippia turbinata	Verbenaceae			0.41 $\pm$ 0.13	0.5 $\pm$ 0.41	0.59 $\pm$ 0.17	0.34 $\pm$ 0.09
Maytenus spinosa	Celastraceae	1.43 $\pm$ 1.12	1.79 $\pm$ 2.38	0.72 $\pm$ 0.49	0.91 $\pm$ 1.07	1.13 $\pm$ 0.27	1.02 $\pm$ 0.84
Opuntia quimilo	Cactaceae	3.45 $\pm$ 0.07	12.73 $\pm$ 2.25				
Parkinsonia praecox	Fabaceae	2.98 $\pm$ 2.19	2.97 $\pm$ 3.08	1.87 $\pm$ 0.52	3.45 $\pm$ 2.07	2.55 $\pm$ 3.15	4.93 $\pm$ 7.74
Prosopis kuntzei	Fabaceae					0.4 $\pm$ 0	1.5 $\pm$ 0
Prosopis nigra	Fabaceae	4.66 $\pm$ 3.3	9.37 $\pm$ 10.17	4.04 $\pm$ 2.9	14.18 $\pm$ 14.43	3.06 $\pm$ 1.63	6.36 $\pm$ 8.18
Prosopis ruscifolia	Fabaceae					1.87 $\pm$ 1.52	1.87 $\pm$ 0.55
Prosopis sericantha	Fabaceae					0.51 $\pm$ 0.3	0.78 $\pm$ 0.38
Sarcomphalus mistol	Rhamnaceae	8.25 $\pm$ 4.38	18.09 $\pm$ 15.38	4.13 $\pm$ 3.23	12.27 $\pm$ 14.39	3.63 $\pm$ 2.18	5.72 $\pm$ 4.85
Schinopsis lorentzii	Anacardiaceae	5.95 $\pm$ 6.7	11.06 $\pm$ 15.48	4.02 $\pm$ 4.98	8.33 $\pm$ 12.21	4.93 $\pm$ 4.75	9.17 $\pm$ 9.8
Schinus fasciculatus	Anacardiaceae	3.73 $\pm$ 2.02	7.93 $\pm$ 6.82			1.45 $\pm$ 0.79	1.6 $\pm$ 1.31
Senegalia gilliesii	Fabaceae	2.45 $\pm$ 1.02	4.13 $\pm$ 2.12	1.38 $\pm$ 0.68	1.69 $\pm$ 1.35	1.3 $\pm$ 1.63	1.73 $\pm$ 3.54

Senegalia praecox	<i>Fabaceae</i>			0.9 ± 0.3	1.23 ± 0.53	1.44 ± 0.42	1.27 ± 0.65
Vachellia aroma	<i>Fabaceae</i>	0.6 ± 0	0.8 ± 0	0.83 ± 0	3.2 ± 0	3.14 ± 1.6	6.72 ± 6.05
Wissadula densiflora	<i>Malvaceae</i>			0.39 ± 0.16	0.33 ± 0.13	0.41 ± 0.24	0.43 ± 0.15
Ximenia americana	<i>Olacaceae</i>			0.97 ± 0	1 ± 0	1.3 ± 0.57	1.7 ± 1.13



**Figura.** Análisis de conglomerados para las especies de los sitios disturbados a partir de los rasgos seleccionados: A- Bosque con Rolado+Aprovechamiento y B- Bosques con Rolado+Fuego.

**Análisis de correspondencias**

Contribución a la Chi cuadrado

	Autovalor	Inercias	Chi-Cuadrado (%)	% acumulado
1	0,63	0,40	4844,38	21,17 21,17
2	0,59	0,35	4242,66	18,54 39,72

Coordenadas fila

	Eje 1	Eje 2
0,00	1,09	1,30
1,00	-0,23	-0,30
0,00	-0,25	-0,39
1,00	0,91	1,32
1,00	0,63	-0,13
0,00	-0,51	0,11
0,00	1,04	-0,55
1,00	-0,53	0,30
1,00	0,70	-0,58
0,00	-0,58	0,51
G2A	-0,36	-0,39
G3A	1,54	1,46
G1A	0,25	0,52
G1B	-0,80	-0,22
G3B	0,99	-1,63
G4B	-0,38	-0,14
G2B	-0,48	0,78

**Tablas de contingencia**

Frecuencias absolutas

En columnas: Ramif. Tallo

Grrupos 3-4	0,00	1,00	Total
G2	25	303	328
G3	102	41	143
G1		19	29 48
G1b		8	251 259
G3b		5	155 160
G4b		12	125 137
G2b		63	232 295
Total	234	1136	1370

Estadístico	Valor gl	p
Chi Cuadrado Pearson	403,32 6	<0,0001
Chi Cuadrado MV-G2	336,81 6	<0,0001
Coef.Conting.Cramer	0,38	
Coef.Conting.Pearson	0,48	

**Frecuencias absolutas**

En columnas: Habito arbóreo

Grrupos 3-4	0,00	1,00	Total
G2	322	6	328
G3	27	116	143
G1	35	13	48
G1b	257	2	259
G3b	159	1	160
G4b	117	20	137
G2b	188	107	295
Total	1105	265	1370

Estadístico	Valor gl	p
Chi Cuadrado Pearson	565,46 6	<0,0001
Chi Cuadrado MV-G2	555,33 6	<0,0001
Coef.Conting.Cramer	0,45	

Coef.Conting.Pearson 0,54

#### Frecuencias absolutas

En columnas:Text.hoja

Grrupos 3-4	1,00	0,00	Total
G2	127	201	328
G3	97	46	143
G1	20	27	47
G1b	103	156	259
G3b	84	76	160
G4b	39	98	137
G2b	100	195	295
Total	570	799	1369

Estadístico	Valor gl	p
Chi Cuadrado Pearson	66,74 6	<0,0001
Chi Cuadrado MV-G2	66,72 6	<0,0001
Coef.Conting.Cramer	0,16	
Coef.Conting.Pearson	0,22	

#### Frecuencias absolutas

En columnas:Espinec.

Grrupos 3-4	0,00	1,00	Total
G2	120	208	328
G3	90	53	143
G1	11	37	48
G1b	0	259	259
G3b	156	4	160
G4b	32	105	137
G2b	24	271	295
Total	433	937	1370

Estadístico	Valor gl	p
Chi Cuadrado Pearson	590,94 6	<0,0001
Chi Cuadrado MV-G2	685,58 6	<0,0001
Coef.Conting.Cramer	0,46	
Coef.Conting.Pearson	0,55	

#### Frecuencias absolutas

En columnas:Fen.foliar

Grrupos 3-4	1,00	0,00	Total
G2	119	209	328
G3	64	79	143
G1	25	23	48
G1b	101	158	259
G3b	160	0	160
G4b	61	76	137
G2b	52	243	295
Total	582	788	1370

Estadístico	Valor gl	p
Chi Cuadrado Pearson	300,01 6	<0,0001
Chi Cuadrado MV-G2	365,88 6	<0,0001
Coef.Conting.Cramer	0,33	
Coef.Conting.Pearson	0,42	

**ANAVA Altura máxima de GF**

## Análisis de la varianza

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Máx. de Altura (m)	43	0,59	0,55	73,73

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	604,46	4	151,11	13,84	<0,0001
GF-AB Qbsolo	604,46	4	151,11	13,84	<0,0001
Error	415,05	38	10,92		
Total	1019,51	42			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=4,52870

Error: 10,9224 gl: 38

GF-AB Qbsolo	Medias	n	E.E.
GF5B	2,53	22	0,70 A
GF1B	3,37	3	1,91 A
GF3B	3,45	10	1,05 A
GF2B	9,50	6	1,35 B
GF4B	17,80	2	2,34 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p &gt; 0,05)

**CAPÍTULO 3**

## AF - AFE

## Variabilidad interespecifica

## Análisis de la varianza

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Log_af	360	0,94	0,94	5,57

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	540,67	5	108,13	1075,45	<0,0001
Sp_codigo	540,67	5	108,13	1075,45	<0,0001
Error	35,59	354	0,10		
Total	576,26	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,11386

Error: 0,1005 gl: 354

Sp\_codigo Medias n E.E.

AtaEma	3,90	60	0,04	A
SchFas	4,82	60	0,04	B
AspQbl	5,34	60	0,04	C
CelEhr	5,97	60	0,04	D
SarMis	6,34	60	0,04	E
SchLor	7,79	60	0,04	F

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p &gt; 0,05)

## Análisis de la varianza

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
AFE	360	0,65	0,64	22,57

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	3007,39	5	601,48	130,10	<0,0001
Sp_codigo	3007,39	5	601,48	130,10	<0,0001
Error	1636,66	354	4,62		
Total	4644,04	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,77206

Error: 4,6233 gl: 354

Sp\_codigo Medias n E.E.

AspQbl	5,62	60	0,28	A
AtaEma	6,37	60	0,28	A
SchLor	9,30	60	0,28	B
SarMis	10,08	60	0,28	C
SchFas	11,95	60	0,28	D
CelEhr	13,85	60	0,28	E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

#### Variabilidad por sitio

##### Análisis de la varianza

Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup>Aj CV

Log af 360 0,02 0,01 22,09

##### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	11,47	2	5,73	3,62	0,0276
Sitio	11,47	2	5,73	3,62	0,0276
Error	564,79	357	1,58		
Total	576,26	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,31934

Error: 1,5820 gl: 357

Sitio Medias n E.E.

BR 5,45 120 0,11 A

Rol+F 5,74 120 0,11 A B

Rol+A 5,88 120 0,11 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

##### Análisis de la varianza

Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup>Aj CV

AF 360 0,02 0,01 138,54

##### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	5392742,52	2	2696371,26	3,27	0,0393
Sitio	5392742,52	2	2696371,26	3,27	0,0393
Error	294642349,16	357	825328,71		
Total	300035091,68	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=230,65384

Error: 825328,7091 gl: 357

Sitio Medias n E.E.

BR 503,76 120 82,93 A

Rol+F 660,05 120 82,93 A B

Rol+A 803,47 120 82,93 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

##### Análisis de la varianza

Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup>Aj CV

AFE 360 0,14 0,14 35,05

##### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	661,43	2	330,71	29,65	<0,0001
Sitio	661,43	2	330,71	29,65	<0,0001
Error	3982,62	357	11,16		
Total	4644,04	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,84800

Error: 11,1558 gl: 357

Sitio Medias n E.E.

BR 7,63 120 0,30 A

Rol+A 10,28 120 0,30 B

Rol+F 10,68 120 0,30 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

#### Variabilidad intraespecífica

##### Análisis de la varianza

Sp codigo VariableN R<sup>2</sup> R<sup>2</sup>Aj CV

AspQbl Log af 60 0,43 0,41 3,86

##### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1,80	2	0,90	21,27	<0,0001
Sitio	1,80	2	0,90	21,27	<0,0001
Error	2,42	57	0,04		
Total	4,22	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,13039

Error: 0,0424 gl: 57

Sitio Medias n E.E.

BR	5,13	20	0,05	A
Rol+F	5,33	20	0,05	B
Rol+A	5,55	20	0,05	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
AtaEma	Log af	60	0,30	0,27 6,94

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1,76	2	0,88	11,99	<0,0001
Sitio	1,76	2	0,88	11,99	<0,0001
Error	4,18	57	0,07		
Total	5,94	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,17149

Error: 0,0733 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	3,70	20	0,06 A
Rol+A	3,87	20	0,06 A
Rol+F	4,12	20	0,06 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
CelEhr	Log af	60	0,68	0,67 3,98

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	6,96	2	3,48	61,48	<0,0001
Sitio	6,96	2	3,48	61,48	<0,0001
Error	3,22	57	0,06		
Total	10,18	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,15062

Error: 0,0566 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	5,57	20	0,05 A
Rol+F	5,95	20	0,05 B
Rol+A	6,40	20	0,05 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SarMis	Log af	60	0,58	0,56 3,08

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	2,96	2	1,48	38,90	<0,0001
Sitio	2,96	2	1,48	38,90	<0,0001
Error	2,17	57	0,04		
Total	5,13	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,12349

Error: 0,0380 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	6,03	20	0,04 A
Rol+A	6,46	20	0,04 B
Rol+F	6,53	20	0,04 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SchFas	Log af	60	0,17	0,15 5,61

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,88	2	0,44	6,03	0,0042
Sitio	0,88	2	0,44	6,03	0,0042
Error	4,16	57	0,07		
Total	5,04	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,17103

Error: 0,0730 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	4,73	20	0,06 A
Rol+F	4,74	20	0,06 A
Rol+A	4,99	20	0,06 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SchLor	Log af	60	0,39	0,37	3,00

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1,98	2	0,99	18,18	<0,0001
Sitio	1,98	2	0,99	18,18	<0,0001
Error	3,11	57	0,05		
Total	5,09	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,14784

Error: 0,0545 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	7,57	20	0,05 A
Rol+F	7,80	20	0,05 B
Rol+A	8,01	20	0,05 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

## Análisis de la varianza

Sp_codigo	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
AspQbl	AFE	60	0,55	0,53	13,87

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	41,66	2	20,83	34,33	<0,0001
Sitio	41,66	2	20,83	34,33	<0,0001
Error	34,59	57	0,61		
Total	76,24	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,49327

Error: 0,6068 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	4,45	20	0,17 A
Rol+A	6,09	20	0,17 B
Rol+F	6,32	20	0,17 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
AtaEma	AFE	60	0,48	0,46	16,97

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	61,01	2	30,50	26,07	<0,0001
Sitio	61,01	2	30,50	26,07	<0,0001
Error	66,70	57	1,17		
Total	127,70	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,68498

Error: 1,1701 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	5,01	20	0,24 A
Rol+A	6,68	20	0,24 B
Rol+F	7,43	20	0,24 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
CelEhr	AFE	60	0,55	0,54 13,71

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	255,42	2	127,71	35,47	<0,0001
Sitio	255,42	2	127,71	35,47	<0,0001
Error	205,25	57	3,60		
Total	460,67	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=1,20161

Error: 3,6008 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	11,16	20	0,42 A
Rol+F	14,20	20	0,42 B
Rol+A	16,18	20	0,42 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SarMis	AFE	60	0,63	0,62 13,63

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	183,95	2	91,97	48,75	<0,0001
Sitio	183,95	2	91,97	48,75	<0,0001
Error	107,54	57	1,89		
Total	291,48	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,86978

Error: 1,8867 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	7,77	20	0,31 A
Rol+A	10,46	20	0,31 B
Rol+F	12,01	20	0,31 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SchFas	AFE	60	0,41	0,38 19,34

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	207,83	2	103,91	19,45	<0,0001
Sitio	207,83	2	103,91	19,45	<0,0001
Error	304,59	57	5,34		
Total	512,42	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=1,46381

Error: 5,3437 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	9,42	20	0,52 A
Rol+A	12,59	20	0,52 B
Rol+F	13,85	20	0,52 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp_codigo	VariableN	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
-----------	-----------	----------------	-------------------	----

SchLor AFE 60 0,35 0,33 14,86

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	59,18	2	29,59	15,48	<0,0001
Sitio	59,18	2	29,59	15,48	<0,0001
Error	108,96	57	1,91		
Total	168,14	59			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,87552

Error: 1,9116 gl: 57

Sitio	Medias	n	E.E.
BR	7,94	20	0,31 A
Rol+A	9,69	20	0,31 B
Rol+F	10,28	20	0,31 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )**Relación del AF y AFE con el hábito de crecimiento y la periodicidad foliar****Análisis de la varianza**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Log af	360	0,84	0,84	8,98

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	482,90	2	241,45	923,31	<0,0001
H.crto	228,28	1	228,28	872,93	<0,0001
Per.fol	254,62	1	254,62	973,68	<0,0001
Error	93,36	357	0,26		
Total	576,26	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,10601

Error: 0,2615 gl: 357

H.crto	Medias	n	E.E.
0,00	5,19	180	0,04 A
1,00	6,79	180	0,04 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,11244

Error: 0,2615 gl: 357

Per.fol	Medias	n	E.E.
1,00	5,10	240	0,03 A
0,00	6,88	120	0,05 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )**Análisis de la varianza**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
AF	360	0,65	0,65	82,73

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	194966079,13	2	97483039,56	331,22	<0,0001
H.crto	74168149,65	1	74168149,65	252,01	<0,0001
Per.fol	120797929,48	1	120797929,48	410,44	<0,0001
Error	105069012,55	357	294310,96		
Total	300035091,68	359			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=112,46174

Error: 294310,9595 gl: 357

H.crto	Medias	n	E.E.
0,00	406,67	180	41,68 A
1,00	1314,46	180	41,68 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=119,28369

Error: 294310,9595 gl: 357

Per.fol	Medias	n	E.E.
1,00	246,16	240	35,02 A
0,00	1474,97	120	49,52 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )**Análisis de la varianza**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
AFE	360	0,27	0,27	32,28

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1267,26	2	633,63	66,99	<0,0001

H.cro 514,61 1 514,61 54,41 <0,0001  
 Per.fol 752,64 1 752,64 79,57 <0,0001  
 Error 3376,79 357 9,46  
 Total 4644,04 359

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,63756

Error: 9,4588 gl: 357

H.cro	Medias	n	E.E.
1,00	8,84	180	0,24 A
0,00	11,24	180	0,24 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,67623

Error: 9,4588 gl: 357

Per.fol	Medias	n	E.E.
1,00	8,51	240	0,20 A
0,00	11,57	120	0,28 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

### ESPINOSIDAD

#### Variabilidad interespecifica

#### Análisis de la varianza

Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

Dens 50 cm 120 0,53 0,51 48,60

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1146,74	5	229,35	25,60	<0,0001
Sp-cod	1146,74	5	229,35	25,60	<0,0001
Error	1021,25	114	8,96		
Total	2167,99	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=1,87498

Error: 8,9583 gl: 114

Sp-cod	Medias	n	E.E.
SchLor	0,60	20	0,67 A
SchFas	3,85	20	0,67 B
CelEhr	6,60	20	0,67 C
SenGil	7,55	20	0,67 C D
ParPra	8,55	20	0,67 D E
SarMis	9,80	20	0,67 E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

#### Análisis de la varianza

Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

Prom.Long.Espinas (cm) 120 0,67 0,66 36,95

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	39,77	5	7,95	47,18	<0,0001
Sp-cod	39,77	5	7,95	47,18	<0,0001
Error	19,22	114	0,17		
Total	58,99	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,25721

Error: 0,1686 gl: 114

Sp-cod	Medias	n	E.E.
ParPra	0,58	20	0,09 A
SenGil	0,83	20	0,09 A B
SarMis	0,89	20	0,09 B
CelEhr	1,01	20	0,09 B
SchLor	1,01	20	0,09 B
SchFas	2,36	20	0,09 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

#### Variabilidad por sitio

#### Análisis de la varianza

Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

Dens 50 cm 120 0,08 0,07 66,73

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	175,21	1	175,21	10,37	0,0017
Sitio	175,21	1	175,21	10,37	0,0017
Error	1992,78	118	16,89		
Total	2167,99	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=1,48578

Error: 16,8880 gl: 118

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	4,95	60	0,53 A
Rol-Fgo	7,37	60	0,53 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

**Análisis de la varianza**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Prom.Long.Espinas (cm)	120	0,08	0,07	61,09

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	4,60	1	4,60	9,99	0,0020
Sitio	4,60	1	4,60	9,99	0,0020
Error	54,38	118	0,46		
Total	58,99	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,24544

Error: 0,4609 gl: 118

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,92	60	0,09 A
Rol-Fgo	1,31	60	0,09 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

**Variabilidad intraespecífica**

**Análisis de la varianza**

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
CelEhr	Dens 50 cm	20	0,12	0,07	39,54

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	16,20	1	16,20	2,38	0,1404
Sitio	16,20	1	16,20	2,38	0,1404
Error	122,60	18	6,81		
Total	138,80	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=2,45208

Error: 6,8111 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	5,70	10	0,83 A
Rol-Fgo	7,50	10	0,83 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
ParPra	Dens 50 cm	20	0,60	0,57	36,04

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	252,05	1	252,05	26,55	0,0001
Sitio	252,05	1	252,05	26,55	0,0001
Error	170,90	18	9,49		
Total	422,95	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=2,89507

Error: 9,4944 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	5,00	10	0,97 A
Rol-Fgo	12,10	10	0,97 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SchFas	Dens 50 cm	20	0,12	0,07	26,05

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	2,45	1	2,45	2,44	0,1360
Sitio	2,45	1	2,45	2,44	0,1360
Error	18,10	18	1,01		
Total	20,55	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,94217

Error: 1,0056 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	3,50	10	0,32 A
Rol-Fgo	4,20	10	0,32 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
--------	----------	---	----------------	-------------------	----

SchLor Dens 50 cm 20 0,17 0,12 155,16

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	3,20	1	3,20	3,69	0,0706
Sitio	3,20	1	3,20	3,69	0,0706
Error	15,60	18	0,87		
Total	18,80	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,87468

Error: 0,8667 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,20	10	0,29 A
Rol-Fgo	1,00	10	0,29 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )Sp-cod Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

SenGil Dens 50 cm 20 0,41 0,38 34,04

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	84,05	1	84,05	12,72	0,0022
Sitio	84,05	1	84,05	12,72	0,0022
Error	118,90	18	6,61		
Total	202,95	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=2,41479

Error: 6,6056 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	5,50	10	0,81 A
Rol-Fgo	9,60	10	0,81 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )Sp-cod Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

SisMis Dens 50 cm 20 0,00 0,00 35,45

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,00	1	0,00	0,00	>0,9999
Sitio	0,00	1	0,00	0,00	>0,9999
Error	217,20	18	12,07		
Total	217,20	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=3,26376

Error: 12,0667 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	9,80	10	1,10 A
Rol-Fgo	9,80	10	1,10 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )**Análisis de la varianza**Sp-cod Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

CelEhr Prom.Long.Espinas (cm) 20 0,58 0,56 21,11

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1,12	1	1,12	24,74	0,0001
Sitio	1,12	1	1,12	24,74	0,0001
Error	0,81	18	0,05		
Total	1,93	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,19979

Error: 0,0452 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,77	10	0,07 A
Rol-Fgo	1,24	10	0,07 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )Sp-cod Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

ParPra Prom.Long.Espinas (cm) 20 0,18 0,14 25,73

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,09	1	0,09	4,07	0,0587
Sitio	0,09	1	0,09	4,07	0,0587
Error	0,40	18	0,02		
Total	0,49	19			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,13947

Error: 0,0220 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,51	10	0,05 A
Rol-Fgo	0,64	10	0,05 A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SchFas	Prom.Long.Espinas (cm)	20	0,46	0,43	8,24

[Cuadro de Análisis de la Varianza \(SC tipo III\)](#)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,58	1	0,58	15,50	0,0010
Sitio	0,58	1	0,58	15,50	0,0010
Error	0,68	18	0,04		
Total	1,26	19			

[Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,18252](#)

Error: 0,0377 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	2,19	10	0,06 A
Rol-Fgo	2,53	10	0,06 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SchLor	Prom.Long.Espinas (cm)	20	0,22	0,18	74,95

[Cuadro de Análisis de la Varianza \(SC tipo III\)](#)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	2,91	1	2,91	5,07	0,0370
Sitio	2,91	1	2,91	5,07	0,0370
Error	10,34	18	0,57		
Total	13,25	19			

[Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,71211](#)

Error: 0,5744 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,63	10	0,24 A
Rol-Fgo	1,39	10	0,24 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SenGil	Prom.Long.Espinas (cm)	20	0,55	0,53	16,97

[Cuadro de Análisis de la Varianza \(SC tipo III\)](#)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,44	1	0,44	22,25	0,0002
Sitio	0,44	1	0,44	22,25	0,0002
Error	0,36	18	0,02		
Total	0,80	19			

[Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,13229](#)

Error: 0,0198 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,68	10	0,04 A
Rol-Fgo	0,98	10	0,04 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

Sp-cod	Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
SisMis	Prom.Long.Espinas (cm)	20	0,39	0,36	25,26

[Cuadro de Análisis de la Varianza \(SC tipo III\)](#)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,58	1	0,58	11,62	0,0031
Sitio	0,58	1	0,58	11,62	0,0031
Error	0,90	18	0,05		
Total	1,48	19			

[Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,21017](#)

Error: 0,0500 gl: 18

Sitio	Medias	n	E.E.
Clausura	0,72	10	0,07 A
Rol-Fgo	1,06	10	0,07 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

**Variabilidad de la espinosidad con la periodicidad foliar****Análisis de la varianza**Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

Dens 50 cm 120 0,06 0,05 67,52

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	127,88	1	127,88	7,40	0,0075
Periodicidad foliar	127,88	1	127,88	7,40	0,0075
Error	2040,11	118	17,29		
Total	2167,99	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=2,01691

Error: 17,2891 gl: 118

Periodicidad foliar Medias n E.E.

Perenne	3,85	20	0,93	A
Caduco	6,62	100	0,42	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p &gt; 0,05)

**Análisis de la varianza**Variable N R<sup>2</sup> R<sup>2</sup> Aj CV

Prom.Long.Espinas (cm) 120 0,63 0,63 38,63

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	37,24	1	37,24	202,12	<0,0001
Periodicidad foliar	37,24	1	37,24	202,12	<0,0001
Error	21,74	118	0,18		
Total	58,99	119			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,20822

Error: 0,1843 gl: 118

Periodicidad foliar Medias n E.E.

Caduco	0,86	100	0,04	A
Perenne	2,36	20	0,10	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p &gt; 0,05)

**Capítulo 4****Análisis de la varianza**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Alt reb +alto	100	0,34	0,27	71,40

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	41920,50	9	4657,83	5,06	<0,0001
Sp_Codigo	41920,50	9	4657,83	5,06	<0,0001
Error	82909,1490	921,21			
Total	124829,63	99			

Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=26,96631

Error: 921,2126 gl: 90

Sp_Codigo	Medias	n	E.E.			
SarMis	0,00	10	9,60	A		
SchLor	16,98	10	9,60	A	B	
LarDiv	34,60	10	9,60	B	C	
AtaEma	37,70	10	9,60	B	C	
AspQbl	42,20	10	9,60	B	C	D
CelEhr	44,80	10	9,60		C	D
ConMic	57,40	10	9,60		C	D
SenGil	57,70	10	9,60		C	D
ParPra	65,30	10	9,60			D
SchFas	68,40	10	9,60			D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p &gt; 0,05)

**Análisis de la varianza**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
----------	---	----------------	-------------------	----

Prom diam rebr 100 0,34 0,28 144,78

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	
Modelo.	11,20	9	1,24	5,18	<0,0001	
Sp_Codigo		11,20	9	1,24	5,18	<0,0001
Error	21,60	90	0,24			
Total	32,80	99				

#### Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=0,43530

Error: 0,2400 gl: 90

Sp_Codigo	Medias	n	E.E.	
SarMis	0,00	10	0,15	A
SchLor	0,14	10	0,15	A
CelEhr	0,22	10	0,15	A
AtaEma	0,23	10	0,15	A
LarDiv	0,25	10	0,15	A
SenGil	0,27	10	0,15	A
ConMic	0,28	10	0,15	A
SchFas	0,35	10	0,15	A
ParPra	0,35	10	0,15	A
AspQbl	1,30	10	0,15	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

#### Análisis de la varianza

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Cap.Rebrote	100	0,27	0,26	65,41

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	18517,04	1	18517,04	35,83	<0,0001
H.crto	18517,04	1	18517,04	35,83	<0,0001
Error	50651,17	98	516,85		
Total	69168,21	99			

#### Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=9,20916

Error: 516,8487 gl: 98

H.crto	Medias	n	E.E.	
Árbol	18,09	40	3,59	A
Arbusto	45,87	60	2,93	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

#### Análisis de la varianza

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Cap.Rebrote	100	0,64	0,60	47,99

#### Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	
Modelo.	44128,27	9	4903,14	17,62	<0,0001	
Sp_Codigo		44128,27	9	4903,14	17,62	<0,0001
Error	25039,93	90	278,22			
Total	69168,21	99				

#### Test:LSD Fisher Alfa=0,05 DMS=14,81962

Error: 278,2215 gl: 90

Sp_Codigo	Medias	n	E.E.	
SarMis	0,00	10	5,27	A
SchLor	9,60	10	5,27	A
AspQbl	27,00	10	5,27	B
CelEhr	28,35	10	5,27	B
SenGil	28,40	10	5,27	B
ConMic	33,50	10	5,27	B
ParPra	35,76	10	5,27	B
AtaEma	52,20	10	5,27	C
SchFas	58,50	10	5,27	C
LarDiv	74,25	10	5,27	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ )

**Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Cap.Rebrote	100	0,26	0,25	544,55	914,08	921,89

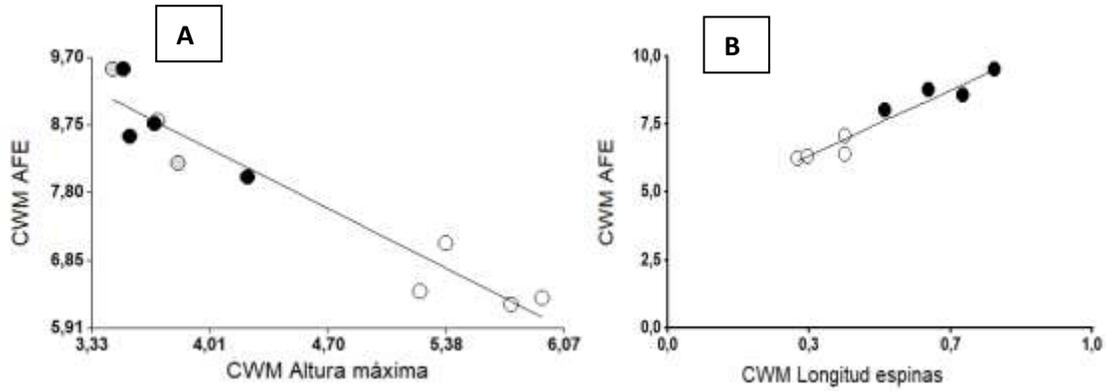
**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
const	56,87	4,44	48,06	65,68	12,81	<0,0001		
Altura total (m)	-9,61	1,65	-12,90	-6,33	-5,81	<0,0001	34,46	1,00

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	17733,27	1	17733,27	33,79	<0,0001
Altura total (m)	17733,27	1	17733,27	33,79	<0,0001
Error	51434,94	98	524,85		
Total	69168,21	99			

**Capítulo 5**



**Figura 2.** Relación de A) la Media ponderada de AFE con la media ponderada de la altura máxima de la planta y B) Media ponderada de AFE con la maedia ponderada de espinosidad.

**Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
CWM SLA	11	0,62	0,58	0,88	30,41	31,60

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
const	14,02	1,60	10,40	17,64	8,76	<0,0001		
CWM H_max	-0,40	0,10	-0,64	-0,16	-3,83	0,0040	14,33	1,00

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	9,68	1	9,68	14,70	0,0040
CWM H_max	9,68	1	9,68	14,70	0,0040
Error	5,93	9	0,66		
Total	15,61	10			

**Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
CWM SLA	8	0,93	0,92	0,19	9,81	10,05

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF
const	3,95	0,42	2,93	4,97	9,47	0,0001		
CWM Long.		7,21	0,78	5,30	9,13	9,21	0,0001	73,83 1,00

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	10,66	1	10,66	84,80	0,0001
CWM Long.		10,66	1	10,66	84,80 0,0001
Error	0,75	6	0,13		
Total	11,42	7			