

## Tesis Doctoral

# Fragmentación y pérdida del "bosque de tres quebrachos" y su comunidad de plantas leñosas en el SO de Provincia de Chaco

Torrella, Sebastián Andrés

2014\_03\_14

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Torrella, Sebastián Andrés. (2014\_03\_14). Fragmentación y pérdida del "bosque de tres quebrachos" y su comunidad de plantas leñosas en el SO de Provincia de Chaco. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

**Cita tipo Chicago:**

Torrella, Sebastián Andrés. "Fragmentación y pérdida del "bosque de tres quebrachos" y su comunidad de plantas leñosas en el SO de Provincia de Chaco". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014\_03\_14.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

# **Fragmentación y pérdida del “bosque de tres quebrachos” y su comunidad de plantas leñosas en el SO de la Provincia de Chaco**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires  
en el área Ciencias Biológicas

**Sebastián Andrés Torrella**

Directores de tesis: Dr. Leonardo Galetto  
Ing. Agr. Jorge Adámoli

Consejero de estudios: Ing. Agr. Jorge Adámoli

Lugar de trabajo: Departamento de Ecología, Genética y Evolución.

Buenos Aires, 2014.

## RESUMEN

### **FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DEL “BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS” Y SU COMUNIDAD DE PLANTAS LEÑOSAS EN EL SO DE LA PROVINCIA DE CHACO**

La fragmentación y pérdida de ambientes naturales es actualmente una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel global. Se han descrito numerosas consecuencias de este proceso, sobre las poblaciones y comunidades vegetales, tanto sobre aspectos estructurales como funcionales.

En el Chaco Argentino el avance de la frontera agropecuaria ha provocado la pérdida de grandes superficies de bosques nativos, que en muchos casos se han visto además fuertemente fragmentados. El “bosque de tres quebrachos”, característico de la zona de transición entre el Chaco húmedo y el Chaco semiárido ha sido uno de los ambientes más afectados por este proceso.

El objetivo general de la tesis fue evaluar la relación que tienen la fragmentación y la pérdida de superficie de bosque con la estructura, la dinámica y el estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos en el SO de la Provincia de Chaco.

En el Capítulo 2 se analizó la evolución de la estructura del paisaje entre los años 1957 y 2010. Para esto se elaboraron 9 mapas de bosques a partir de la interpretación de fotografías aéreas e imágenes satelitales. Para el final del período se perdió el 53% de la superficie de bosque presente en el inicio, lo que equivale a 14.500 hectáreas. Todos los índices utilizados muestran el alto grado de fragmentación del bosque: se duplicó el número de fragmentos, disminuyó a una cuarta parte su tamaño medio y aumentó sensiblemente la proporción de borde en los mismos.

En el Capítulo 3 se realizó la caracterización de la comunidad estudiada, describiendo su composición y estructura (área basal y densidad de individuos). Se detectaron 36 especies, todas ellas nativas. Los parámetros estructurales estimados presentaron una notable similitud con los de quebrachales en áreas protegidas del Chaco Argentino

Los capítulos finales están dedicados a analizar la relación entre la fragmentación del bosque y la estructura y regeneración de su ensamble de especies arbóreas. Se realizó un muestreo considerando atributos tanto de los fragmentos (tamaño actual y tamaño histórico) como de paisaje (historia de deforestación y cobertura de bosque). Se encontraron relaciones positivas entre la densidad de renovales y el tamaño de los fragmentos para el grupo de especies del estrato medio; como también entre la densidad de renovales y la cobertura de bosque en el paisaje para el grupo de especies del estrato superior.

Finalmente se discute la efectividad de la normativa vigente para asegurar la conservación del bosque de tres quebrachos, así como también los aspectos que podrían ser considerados para mejorarla, teniendo en cuenta los resultados de este trabajo.

**ABSTRACT****FRAGMENTATION AND LOSS OF THE THREE QUEBRACHOS FOREST AND ITS WOODY PLANTS COMMUNITY IN SW CHACO PROVINCE**

Natural land cover loss and fragmentation are currently a major threat to biodiversity conservation globally. Have been reported numerous consequences on this process on plant populations and communities, both on structural and functional aspects.

In the Argentinean Chaco agriculture expansion has been caused the loss of large areas of native forests, which in many cases also have been heavily fragmented. The “three quebracho’s forest”, characteristic of the transition zone between humid and semiarid Chaco, has been one of the ecosystems most affected by this process.

The main goal of this thesis was to evaluate the relationship between forest loss and fragmentation with the structure, dynamic and state of conservation of the woody plant community of the three quebracho’s forest in SW Chaco Province.

In Chapter 2 was analyzed the evolution of landscape structure between 1957 and 2010. For this, were produced nine forest maps from the interpretation of aerial photographs and satellite images. By the end of the period, 53% of the forest area identified at the beginning was lost, which is equivalent to 14,500 hectares. All landscape metrics used have been shown the high degree of forest fragmentation: the number of fragments has doubled, the average size of the fragments decreased to a quarter and the edge density was increased substantially.

In Chapter 3 was performed the analysis of the studied community, describing its composition and structure (basal area and density of individuals). Were detected 36 species, all native. The estimated structural parameters showed a remarkable similarity to those of others quebracho’s forest in protected areas from Argentinean Chaco.

The final chapters are devoted to analyze the relationship between forest fragmentation and the structure and regeneration of the assembly of tree species. Sampling design was carried out considering attributes at fragment and landscape scale (current and historic size of the fragments, and history of deforestation and forest cover at landscape level). Positive relationships were found between fragment size and density of saplings of the species of the middle stratum; and also between forest cover at landscape level and density of saplings of the species of the upper stratum.

Finally, is discussed the effectiveness of the current regulations to ensure the conservation of the three quebracho’s forest; as well as aspects that could be considered to improve it, taking into account the results of this work.

## **AGRADECIMIENTOS**

Le debo mi agradecimiento a muchas personas han participado y colaborado con el desarrollo de esta tesis, espero no olvidarme de ninguna de ellas:

A Jorge Adámoli le debo agradecer, en primer lugar, haberme dado la oportunidad de desarrollarme como profesional en el campo de la ecología. Recién después de empezar a colaborar con Jorge me fui enterando lo que significa él en el estudio de la ecología de la región chaqueña, y del enorme aporte que han significado sus trabajos sobre el tema. Hoy es para mí un honor trabajar a su lado y darle, de alguna manera, una continuidad a aquellos trabajos pioneros. Jorge, una vez más, ¡gracias!

Para que este proyecto haya llegado hoy a esta instancia fue fundamental el aporte de Leonardo Galetto. Leo, gracias por haber confiado en mí y por haberte sumado generosamente al proyecto. Gracias por tu paciencia en cada una de las conversaciones y discusiones, aprendí mucho en ellas.

Estoy profundamente agradecido con Serge Listello y su familia (Cristina, Nicolás, Natalia, Pablo y Sebastián), quienes me abrieron las puertas de su casa y me hospedaron gentilmente en cada una de las campañas, facilitaron el contacto con los pobladores y productores locales e hicieron que me sienta como en casa a 1000km de Buenos Aires.

Le agradezco enormemente a “Lito” y al resto del equipo de Agroveterinaria Langellotti (Marcelo, “Lucho”, Silvia) que han colaborado en la logística, en el contacto con los productores locales y en la resolución de muchos inconvenientes durante las campañas. Sin su ayuda este trabajo no hubiese sido posible.

A los propietarios de los predios donde se realizaron los muestreos, los señores Achaval, Alvarez, Andreu, Barzo, Baugner, Bois, Borda, Eisenhauer, Escrepe, Franquesa, Gallego, Giglioni, Gnaedinger, Habenschus, Iliazabal, Jabs, Kalbermater, Kristo, Lazo, Marzolini, Melchor, Meyer, Muller, Osigo, Parra, Sartor, Sastre, Secuencia, Sholtz, Sthiele, Taddeo, Tadinak, Uguet, Worf. Gracias por su generosidad y por compartir sus valiosos conocimientos sobre los bosques.

A Raúl Cáceres Díaz y Jorge Pektoff de la EEA Las Breñas del INTA, por compartir sus experiencias y abrir las puertas de la experimental a este trabajo.

A Paola Festa, Luciano Galletti, Julieta Bonanata, Luis Oakley, Virginia Moggi, Andrés Palmerio, Franco Massa y Rubén Ginzburg les agradezco su colaboración en el trabajo de campo, anteponiendo siempre la buena onda y disposición a pesar del calor, las espinas, los mosquitos y otras delicias del monte chaqueño. A Luis Oakley debo agradecerle, además, su infinita paciencia y generosidad al enseñarme a conocer y reconocer las especies de plantas de nuestro querido Chaco.

Agradezco a los numerosos compañeros, docentes, amigos y colegas con los que he conversado y discutido distintos aspectos de la tesis, ellos me han ayudado a encarar y resolver muchas de las dudas que surgieron a lo largo del camino: Laura Andrade, Ana Fazio, Bibiana Gómez Valencia, Gabriel Grilli, Patricia Kandus, Mariela Lacoretz, Julián Lezcano, Silvana Peker, Leticia Sánchez Humoller, Nicolás Soria, Andrés Tálamo. Una mención especial entre ellos merece Rubén Ginzburg, compañero de aventuras y desventuras, con quién hemos discutido una y mil veces los muestreos, los datos, los análisis, los resultados y las implicancias de esta tesis, esas largas charlas me ayudaron mucho a analizar y valorar el trabajo desde otra perspectiva. ¡Gracias Amigo!

Agradezco también a Silvia Matteucci, Ignacio Barberis y David Bilenca, quienes conformaron el jurado de la tesis. Han realizado numerosos aportes y comentarios que no sólo mejoraron la versión final de este trabajo sino que además me hicieron ver nuevas perspectivas para continuarlo.

Gracias también a los amigos y vecinos del GIEH: Roberto, Ricardo, Nora, Paula y Silvina, que me ayudaron, acompañaron y apoyaron desinteresada y generosamente en distintas ocasiones.

El proyecto fue financiado parcialmente por The Rufford Small Grants Foundation y la Fundación Williams & Williams de Argentina.

Gracias a mis padres, por haberme apoyado siempre al elegir mi carrera y mi profesión, aún cuando las perspectivas no parecían demasiado seductoras.

A mi hermosa familia: Patricia, Fidel y el pequeño que está en camino, le agradezco el apoyo, tan incondicional como imprescindible, que me brindaron para poder llevar a término esta idea, a pesar de lo difícil que fue el camino en algunos momentos.

Hoy me siento orgulloso de haberme formado como científico en la universidad pública en mi país, y quiero compartir este sentimiento con todos aquellos que, de múltiples maneras, defendieron y defienden la educación pública y gratuita en Argentina.

**ÍNDICE**

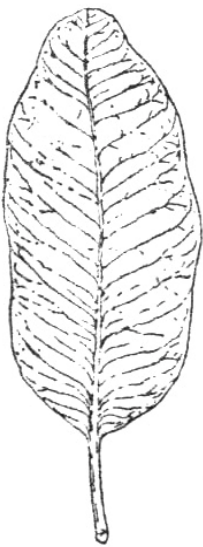
|  |             |
|--|-------------|
| <b>RESUMEN.....</b>  | <b>.ii</b>  |
| <b>ABSTRACT.....</b>   | <b>.iii</b> |
| <b>AGRADECIMIENTOS.....</b>  | <b>.iv</b>  |
| <b>ÍNDICE.....</b>   | <b>.vii</b> |
| <b>1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>  | <b>1</b>    |
| El problema de la pérdida y fragmentación de ambientes.....  | 2           |
| La región chaqueña.....  | 4           |
| Objetivos y organización de la tesis.....  | 13          |
| Área de estudio.....   | 14          |
| <b>2. FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS EN<br/>EL SO DE LA PROVINCIA DE CHACO ENTRE 1957 Y 2010. ....</b>  | <b>17</b>   |
| Resumen.....   | 18          |
| Introducción.....  | 19          |
| Materiales y métodos.....  | 23          |
| Resultados y discusión.....  | 26          |
| <b>3. ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LA<br/>COMUNIDAD DE PLANTAS LEÑOSAS DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS<br/>EN EL SO DE LA PROVINCIA DE CHACO.....</b> | <b>36</b>   |
| Resumen.....   | 37          |
| Introducción.....  | 38          |
| Materiales y métodos.....  | 40          |
| Resultados.....  | 43          |
| Discusión.....   | 50          |
| <b>4. RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE Y LA ESTRUCTURA Y<br/>REGENERACIÓN DE SU ENSAMBLE DE ESPECIES ARBÓREAS.....</b>   | <b>55</b>   |
| Resumen.....   | 56          |
| Introducción.....  | 57          |
| Materiales y métodos.....  | 61          |
| Resultados.....  | 65          |
| Discusión.....   | 71          |
| <b>5. RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE Y LA ESTRUCTURA<br/>POBLACIONAL DE SUS PRINCIPALES ESPECIES ARBÓREAS DEL BOSQUE<br/>DE TRES QUEBRACHOS.....</b>         | <b>77</b>   |
| Resumen.....   | 78          |
| Introducción.....  | 79          |
| Materiales y métodos.....  | 81          |
| Resultados.....  | 82          |
| Discusión.....   | 91          |



|  |            |
|--|------------|
| <b>6. CONCLUSIONES, DISCUSIÓN GENERAL Y PERSPECTIVAS PARA LA CONSERVACIÓN DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS.....</b> | <b>98</b>  |
| Marco legal nacional y provincial.....   | 100        |
| Perspectivas para la conservación del bosque de tres quebrachos.....   | 105        |
| <b>7. BIBLIOGRAFÍA.....</b>  | <b>108</b> |
| <b>8. ANEXOS.....</b>  | <b>124</b> |
| Listado de especies.....   | 125        |
| Publicaciones emergentes.....  | 126        |

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN GENERAL



**CAPÍTULO 1****INTRODUCCIÓN GENERAL****A. EL PROBLEMA DE LA PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE AMBIENTES**

El cambio de uso del suelo para producción agropecuaria, que inevitablemente provoca la pérdida y fragmentación de ambientes, se ha convertido en una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel mundial (Foley et al. 2005). Los distintos tipos de bosques del mundo han sido los biomas más afectados por esta transformación (Ramankutty et al. 2008); solamente entre los años 2000 y 2012 han sido desmontados 2,3 millones de km<sup>2</sup> (Hansen et al. 2013).

En este proceso de fragmentación y pérdida de superficie de bosques se ve modificada en distintos aspectos la estructura del paisaje (Matteucci 2004, McGarigal et al. 2005). Estas modificaciones tienen impactos sobre los distintos componentes de la biodiversidad de los bosques constituyendo una amenaza para su conservación. El estudio de estos impactos se ha convertido en el principal foco de atención de la biología de la conservación en los últimos años (Fazey et al. 2005). Entre estos estudios, se ha destacado que los referidos a plantas han estado sesgados hacia especies herbáceas y raras, particularmente focalizados más en la producción de semillas y frutos que en el reclutamiento efectivo de individuos (Hobbs y Yates 2003). Más allá de esto, en el último tiempo se han estudiado y detectado numerosos y variados impactos del proceso de fragmentación sobre diferentes aspectos y atributos de las poblaciones y comunidades de plantas leñosas como la riqueza (e.g. Oliveira et al. 2008, González et al. 2010) y la densidad de especies (e.g. Arroyo-Rodríguez et al. 2009), la composición específica (e.g. Laurance et al. 2006), el área basal (e.g. Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006, Echeverría et al. 2007), la densidad de renovales (e.g. Benítez-Malvido 1998, Melo et al. 2010), la dispersión (e.g. Jesús et al. 2012, Gomes Freitas et al. 2013), la presencia y abundancia de polinizadores (e.g. Aizen & Feinsinger 1994, Galetto et al. 2007), dispersores (e.g. Rodríguez-Cabal et al. 2007) y predadores (e.g. McEuen y Curran, 2006), el flujo génico (Lienert 2004, Piotti 2009), la presión de herbivoría (e.g.

Ruiz Guerra et al. 2010, Botzat et al. 2013), entre otros. Los impactos de la fragmentación sobre atributos y procesos de la biodiversidad pueden darse a partir de distintas modificaciones en el paisaje, como la disminución en el tamaño de los fragmentos, el aumento en el aislamiento, la pérdida de la superficie total de bosque (Fahrig 2003, Didham et al. 2012) o la alteración de las condiciones físicas en los bordes de los fragmentos de bosque (Harper et al. 2005).

Al menos hasta hace algún tiempo, la mayor parte de los estudios sobre fragmentación abordaban el problema a escala de fragmentos (McGarigal y Cushman 2002, Grez y Bustamante-Sánchez 2006), tomando en la mayor parte de los casos a su superficie como indicador (menor área, mayor fragmentación). Si bien las evidencias son interesantes, el enfoque centrado sólo en los fragmentos, a pesar de ser el más ampliamente utilizado y publicado, ha sido conceptualmente criticado ya que el proceso en cuestión no actúa a escala de fragmentos sino a escala de paisajes, por lo que lo más pertinente sería analizar y comparar fragmentos en distintos paisajes (McGarigal y Cushman 2002). Más recientemente, este enfoque centrado en paisajes se ha empezado a usar ampliamente en estudios de fragmentación analizando diferentes grupos de organismos, pero muy pocos analizando comunidades vegetales (e.g. Hernández-Stefanoni y Dupuy 2008, Arroyo-Rodríguez et al. 2009, Laforteza et al. 2010). Es así que la mayor parte de los estudios acerca de los efectos de la fragmentación de bosques sobre las plantas están desarrollados con el enfoque centrado en fragmentos (Hernández-Stefanoni y Dupuy 2008).

Al mismo tiempo, se destaca que entre los estudios realizados en América Latina sobre fragmentación, y en particular sobre bosques, la enorme mayoría evalúa efectos sobre la diversidad analizando atributos composicionales y no estructurales o funcionales (Grez y Galetto 2011).

A lo largo del presente trabajo, se estudian algunas relaciones entre el proceso de fragmentación de un bosque afectado por el avance de la frontera agropecuaria y su comunidad de plantas leñosas. Para esto, luego de cuantificar el proceso de fragmentación y caracterizar a la comunidad estudiada, se trabaja considerando tanto la escala de paisaje como la de fragmento, teniendo en cuenta también el factor temporal dentro del proceso. Las variables analizadas son estructurales (densidad y área basal)

con la idea de poder hacer inferencias sobre procesos críticos para la conservación del bosque como son reclutamiento y la dinámica poblacional de las especies arbóreas

## **B. LA REGIÓN CHAQUEÑA**

### **Características generales**

La región Chaqueña ocupa en Sudamérica cerca de 106 millones de hectáreas, repartidas entre Argentina (62,2%), Paraguay (25,4%), Bolivia (11,6%) y Brasil (0,8%) (The Nature Conservancy et al. 2005). En Argentina tal extensa región presenta una importante variabilidad climática, con precipitaciones entre 1200 y 400 mm, decreciendo de este a oeste, y con marcadas diferencias estacionales ya que se encuentran concentradas en el verano. Las temperaturas lógicamente varían en función de la latitud, con medias anuales entre 19 y 23 °C (Bianchi y Cravero 2010), con variaciones diarias y estacionales muy altas, sobre todo hacia el oeste. Desde el punto de vista geomorfológico, se trata de una extensa planicie aluvial, parte de la gran llanura Chaco-Pampeana, una cuenca sedimentaria cubierta en su mayor parte por sedimentos cuaternarios (Iriando 1993).

Las variaciones en el gradiente latitudinal, en el de humedad E-O y las diferentes geomorfologías están relacionadas con diferentes formaciones fisonómicas: esteros, cañadas, palmares, sabanas y distintos tipos de bosques. Estos últimos son sin duda los ambientes más característicos y emblemáticos de la región, no solamente por su extensión sino también por la importancia que tuvieron para el desarrollo económico-productivo de la misma (Gori 2006, Zarrilli 2008).

Los bosques chaqueños están caracterizados florísticamente por la presencia de especies del género *Schinopsis* (Cabrera 1971, Prado 1993), los “quebrachos colorados”. Su nombre común fue justamente ganado dadas la dureza -quebracho derivaría de “quiebra-hacha”- y la coloración de su madera, con alto contenido tánico (Tortorelli 2009). Estas dos características, hacen de los quebrachos colorados un recurso económico muy valioso, que ha sido fuertemente explotado tanto para la extracción de tanino como para el uso de su madera, por ejemplo en los durmientes de las vías férreas.

En el este de la región, la zona más húmeda, la especie característica es *Schinopsis balansae* (“Quebracho Colorado Chaqueño”), mientras que los bosques del oeste, con menores precipitaciones, están caracterizados por *S. lorentzii* (“Quebracho Colorado Santiaguense”). Los quebrachos colorados pueden alcanzar 25 metros de altura y 1,5 metros de diámetro (Tortorelli 2009), y ocupan el estrato superior de los bosques chaqueños.

Dadas su gran extensión, variabilidad climática (particularmente en cuanto a precipitaciones) y heterogeneidad ambiental, el Chaco Argentino ha sido zonificado según diferentes criterios, quizá los más difundidos y utilizados son los siguientes:

Desde el punto de vista ecorregional, Burkart et al. (1999), en su trabajo sobre las ecorregiones argentinas, definen las ecorregiones del Chaco Húmedo por un lado y del Chaco Seco por otro (Figura 1.1).

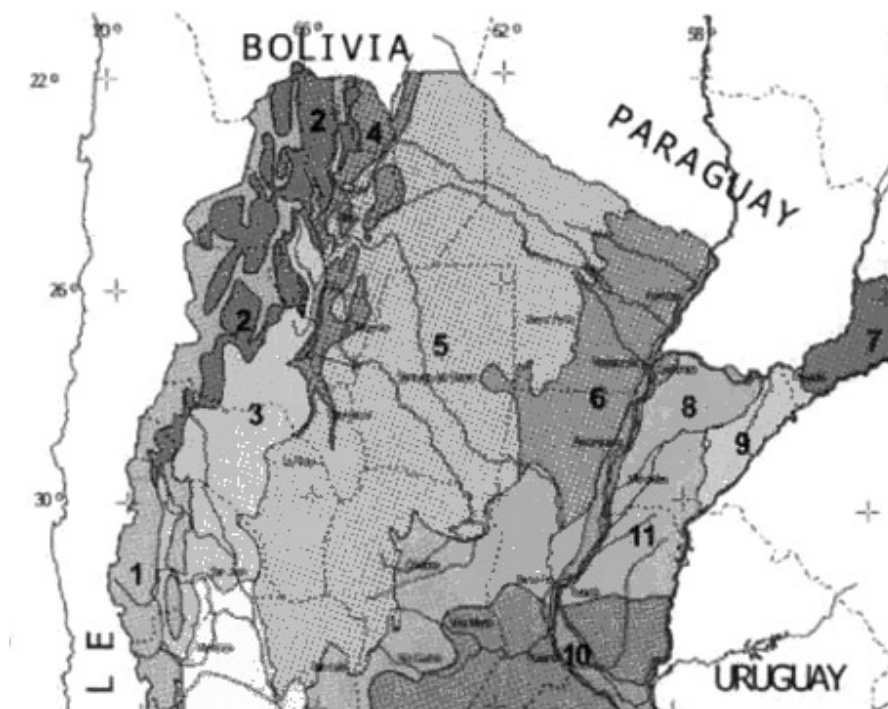


Figura 1.1: Ecorregiones de la Argentina, sector norte  
5: Chaco Seco, 6: Chaco Húmedo. (Fuente: Burkart et al. 1999).

Al mismo tiempo, desde el punto de vista fitogeográfico, se define a la Provincia Chaqueña dividida en cuatro distritos: “Chaqueño Oriental”, con *Schinopsis balansae*; “Chaqueño Occidental”, con *S. lorentzii*; “Chaqueño Serrano”, con *S. haenkeana*, y “de las Sabanas”, dominado por pastizales (Cabrera 1971). Aunque el autor no presenta un

mapa a nivel de distritos, describe que el distrito Chaqueño Oriental “ocupa aproximadamente la mitad oriental de Formosa y Chaco,...” y el Chaqueño Occidental la otra zona de esas provincias, entre otras. En líneas generales, los distritos Oriental y de las Sabanas se corresponderían con la ecorregión del Chaco Húmedo y los distritos Occidental y Serrano con la ecorregión del Chaco Seco.

El objeto de estudio de esta tesis, el bosque de tres quebrachos, está ubicado en la transición entre la zona más húmeda y las más seca. Esta zona en la clasificación ecorregional de Burkart y colaboradores está definida como la subregión del Chaco Subhúmedo, dentro de la región del Chaco Seco. En su trabajo sobre las ecorregiones de la provincia de Chaco, Morello y Adámoli (1974), definen esta zona transicional como “Subregión del Dorsal Agrícola Subhúmedo” (Figura 1.2).

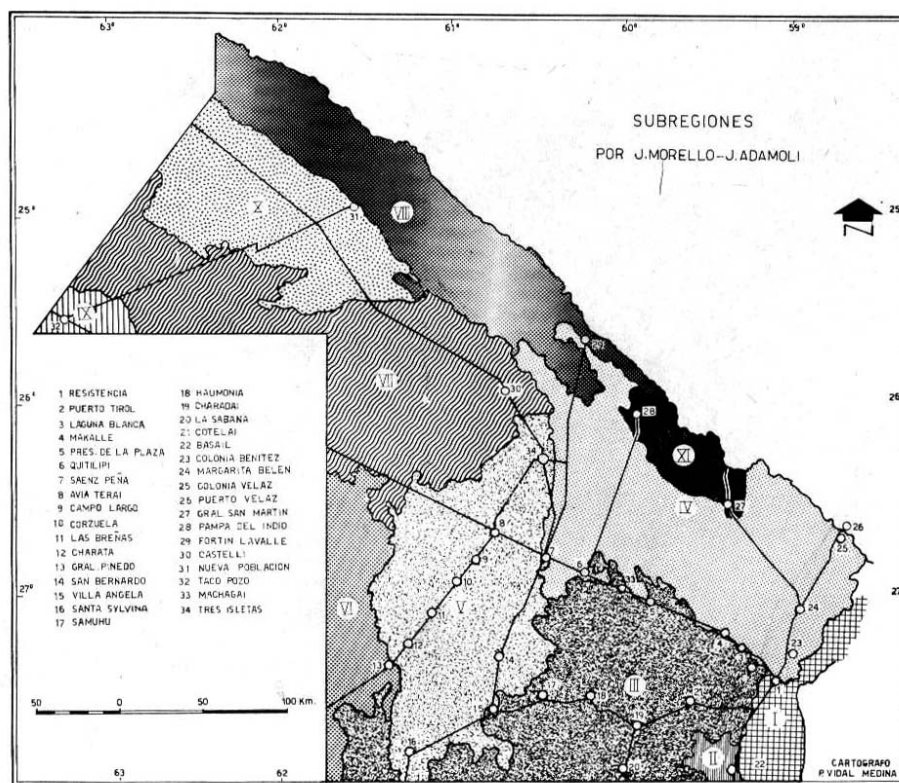


Figura 1.2. Subregiones ecológicas de la Provincia de Chaco. La zona marcada como “V”, en blanco con puntos negros, corresponde al “Dorsal agrícola subhúmedo”. Fuente: Morello y Adámoli 1974.

### **El bosque de tres quebrachos**

En este ecotono entre el distrito Chaqueño Oriental y el Chaqueño Occidental, o entre las ecorregiones del Chaco Húmedo y Seco, se superpone la distribución de *S. balansae* con la de *S. lorentzii*. Aunque esta zona de superposición es relativamente extensa, la convivencia en sentido estricto de ambas especies es rara, ya que es frecuente una discriminación ecológica entre ellos; *S. lorentzii* avanza hacia el este formando parte de los bosques del albardón y *S. balansae* penetra al oeste en interfluvios de suelo pesado (Morello y Adámoli 1974). Estos mismos autores destacan que en la provincia de Formosa prácticamente no se encuentran quebrachales con convivencia de las dos especies y que en la provincia de Chaco “Los únicos bosques mixtos donde están los dos quebrachos colorados en un mismo agrupamiento forestal, son los del relieve positivo de Charata (Subregión del *Dorsal Agrícola Subhúmedo*)” (Morello y Adámoli 1974).

A este tipo de bosque se lo llama “bosque de tres quebrachos”, por la presencia, además, del “quebracho blanco” (*Aspidosperma quebracho-blanco*), que tiene distribución en toda la región chaqueña Argentina. También han sido descriptos bosques con presencia de ambos quebrachos colorados en el noroeste de la provincia de Santa Fe, Departamento 9 de Julio (Ragonese 1941, Lewis y Pire 1981), en una zona que tiene continuidad con la Subregión del Dorsal Agrícola Subhúmedo mencionada arriba para la provincia de Chaco.

En estas zonas es posible encontrar ejemplares de quebrachos colorados que presentan hojas simples, como *S. balansae*, y compuestas, como *S. lorentzii*, en la misma planta. Vulgarmente se los conoce como “quebracho mestizo”, y aunque ha sido descripto originalmente como una especie distinta – *Schinopsis heterophylla* - (Ragonese y Castiglioni 1947), se trataría de un híbrido interespecífico entre *S. balansae* y *S. lorentzii*.

En el paisaje natural, antes de que se desarrollara la actividad agropecuaria intensiva en la región, los bosques de tres quebrachos alternaban en el paisaje con “abras” o “pampas” ocupadas por pastizales. La presencia de estas pampas, originadas



presumiblemente en incendios forestales (Herrera et al. 2003), quedó registrada en la toponimia de la zona, así como en muchos otros sectores del Chaco.

El bosque de tres quebrachos en la zona sería el estado estacionario de la comunidad y no un estadio dentro de una sucesión como es el caso de otros quebrachales más al sur (Morello y Adámoli 1974) o al este (Gómez y Hampel 2005).

En la bibliografía sobre la vegetación del Chaco Argentino, las primeras descripciones a escala regional o provincial (Ragonese 1941, Ragonese y Castiglioni 1970, Morello y Adámoli 1974, Lewis y Pire 1981), y también las revisiones posteriores (Prado 1993, The Nature Conservancy 2005) identifican al bosque de tres quebrachos, lo describen brevemente y listan algunas de sus especies principales.

Pero más allá de estas menciones, es notable la escasa atención que ha merecido el bosque de tres quebrachos por parte de los investigadores y técnicos del área, siendo entonces muy poco lo que se conoce hasta el momento acerca su vegetación, tanto en lo que hace a su riqueza, composición y estructura como en lo referente a los aspectos funcionales. Esta situación contrasta con la de otros bosques del Chaco Argentino que han sido estudiados en distintos aspectos botánicos y ecológicos:

En los quebrachales de *Schinopsis balansae* de la Cuña Boscosa Santafesina se han realizado estudios sobre su estructura, fisonomía y composición florística (Lewis et al. 1997) y la relación entre la estructura y composición del ensamble de plantas leñosas con la topografía (Barberis et al. 1998, Barberis et al. 2002).

Del mismo modo, en los quebrachales de *S. lorentzii* en Santiago del Estero se ha descrito la estructura y composición del bosque (Araujo et al. 2008); en la zona del Parque Nacional Copo se ha estudiado el efecto de la extracción selectiva y el pastoreo sobre la riqueza, diversidad, composición, estructura y regeneración del bosque (Tálamó y Caziani 2003, Tálamó et al. 2012, Tálamó et al. 2013); y se han estudiado opciones de manejo para recuperar los bosques (Brassiolo 2005). También dentro del distrito occidental, Morello y Saravia Toledo (1959) estudiaron y describieron el impacto del sobrepastoreo del ganado sobre los bosques; y Adámoli et al. (1990), el efecto de la dinámica fluvio-morfológica sobre la composición de los bosques del albardón.

En los bosques más diversos, ubicados en el este de la región, se han estudiado las variaciones a lo largo del gradiente topográfico asociado a los albardones (Placci 1995); así como los caracteres estructurales y fisonómicos (Maturó 2009) y el banco de renovales (Sender 2012) de cada una de las variantes; también se ha estudiado su dinámica sucesional (Gómez y Hampel 2005).

En los bosques de *Aspidosperma quebracho-blanco*, en la parte más árida de la región, se han estudiado diferencias estructurales entre bosques primarios y secundarios (Bonino y Araujo 2005), así como las tasas de supervivencia, la regeneración, la estructura poblacional y distintos aspectos de la regeneración de especies arbóreas clave (Barchuk et al. 1998, Barchuk y Díaz 1999, Barchuk et al. 2005).

Mientras que en el Chaco Serrano se han reportado estudios sobre la composición florística (Giorgis et al. 2011) y también numerosos trabajos acerca de los efectos de la fragmentación del bosque sobre distintos aspectos de su biodiversidad, como se comenta más adelante en el texto.

Esta revisión no pretende ser exhaustiva, sino que tiene como objetivo ilustrar la relativa abundancia y diversidad de estudios que se han realizado y se continúan realizando sobre la vegetación en los bosques chaqueños, y contextualizar lo llamativo de la ausencia de estudios de esta índole para el bosque de tres quebrachos.

Ya en las primeras descripciones del bosque de tres quebrachos distintos autores destacaron el potencial agrícola de los suelos sobre los que asientan y alertaron sobre la amenaza que esto significaba para la conservación del bosque:

Morello y Adámoli (1974) describieron la zona del bosque de tres quebrachos en Chaco como “un mosaico con dos elementos que se repiten: el cultivo y el bosque”, alertaron sobre el desconocimiento acerca de las interacciones entre ambos elementos, y recomendaron “una extrema prudencia en la política de desmonte”. Por su parte, Lewis y Pire (1981) advirtieron, para la zona del noroeste santafecino donde se encuentra el bosque de tres quebrachos, que “la actividad ganadera es relativamente intensa, pero de mayores consecuencias es el desmontado y la incorporación de nuevas tierras a la agricultura...” y que es posible que en poco tiempo la zona “quede totalmente alterada”.

### **Expansión agrícola en el Chaco Argentino**

Los primeros núcleos agrícolas en el Chaco Argentino se instalan a principios del Siglo XX, ocupaban superficies territorialmente restringidas, en las zonas más aptas y se establecieron sobre la base de colonos inmigrantes y pequeños productores (Barsky y Gelman 2001, Morello et al. 2005).

Uno de estos núcleos se estableció en el sudoeste de la provincia de Chaco, en los alrededores de las localidades de Charata y Las Breñas, en la zona de máxima expresión del bosque de tres quebrachos y área de estudio de esta tesis. Naturalmente, los primeros sectores en ser ocupados fueron las abras, ya que era mucho más fácil establecer un cultivo reemplazando a un pastizal que a un bosque.

El actual ciclo de expansión agrícola en el Chaco Argentino comenzó en la década de 1990. Entre 1990 y 2010, la superficie sembrada en Chaco, Santiago del Estero, Salta y Tucumán, se triplicó, pasando de 1,5 a 4,5 millones de hectáreas. Esta expansión, estuvo en un primer momento motorizada por el algodón, un cultivo siempre importante en la región. Al promediar la década de 1990, el algodón entra en caída y es reemplazado por la soja, favorecida por un ciclo húmedo primero y luego por la incursión de nuevas variedades tecnológicas. Es así que hacia finales de la década del 90, la soja ya se había convertido en el cultivo con mayor superficie de siembra en Chaco, Santiago del Estero y Salta. Más recientemente, el cultivo de soja parece estabilizarse pero la expansión continúa, sobre todo en el Chaco Seco, en este caso impulsada por las pasturas con fines ganaderos, con menores restricciones ambientales que los cultivos agrícolas (Adámoli et al. 2011). Esta expansión se dio a expensas de un fuerte cambio de uso del suelo (Zak et al. 2004, Grau et al. 2005, Boletta et al 2006, Hoyos et al. 2012, Volante et al. 2012). De manera que entre 1977 y 2010, se eliminaron en la región más de 7,5 millones de hectáreas de ambientes naturales, principalmente bosques (Adámoli et al. 2011). La magnitud de esta expansión agropecuaria y de los desmontes asociados a ella ha llevado a que la región chaqueña se convierta en uno de los principales focos de deforestación en América Latina (Grau y Aide 2008) y el mundo (Hansen et al. 2013), constituyendo uno de los mayores problemas ambientales del país (Brown et al. 2006). Al mismo tiempo, el avance de la frontera agrícola y la deforestación para ganadería han sido

identificados como los principales desafíos para la conservación de la biodiversidad en la región (The Nature Conservancy et al. 2005).

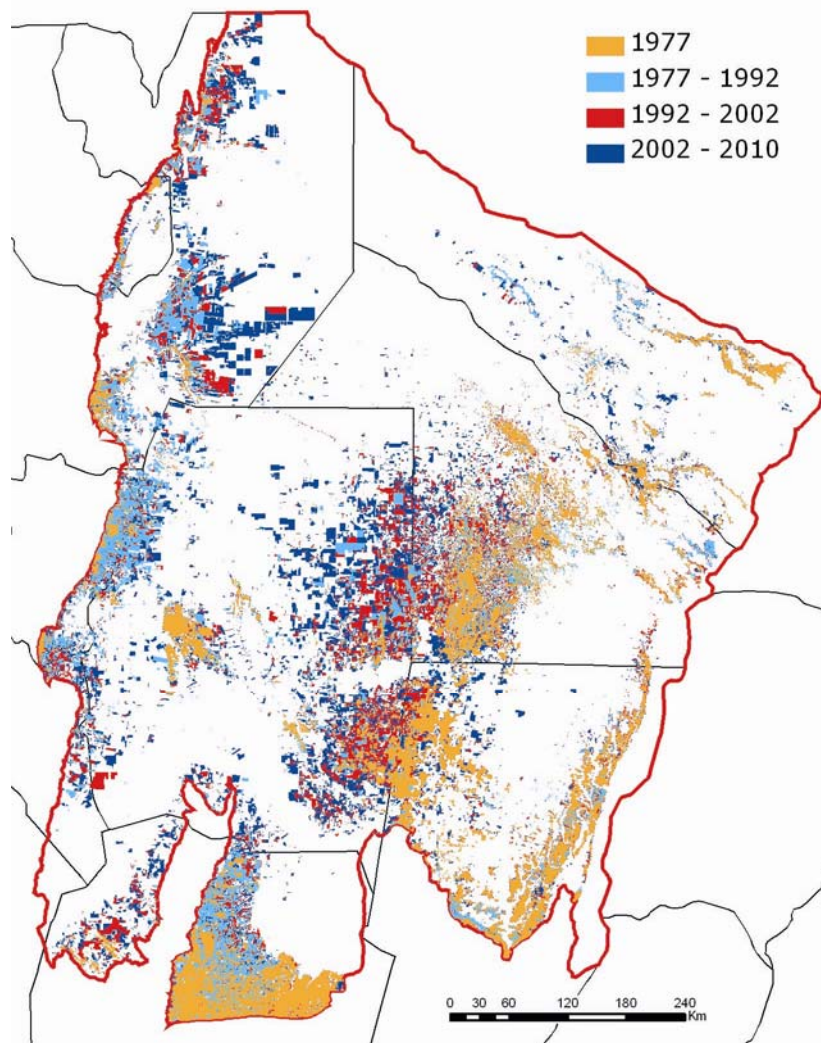


Figura 1.3. Expansión de las áreas agrícolas en el Chaco Argentino entre 1977 y 2010.

Fuente: Adámoli et al. 2011.

Hay que destacar que esta deforestación no se distribuye de manera homogénea en la región, sino que está muy concentrada en algunos núcleos (Figura 1.3). Así, aunque el porcentaje regional de áreas cultivadas sea escasamente superior al 20% (Adámoli et al. 2011), los ambientes y tipos de bosques que se encuentran en los núcleos de expansión se ven afectados diferencialmente, con porcentajes de cambio de uso del suelo mucho más altos. Uno de estos núcleos se encuentra en la subregión del Chaco Subhúmedo Central, donde se dispone el bosque de tres quebrachos. Esta subregión ocupa

solamente algo más de la cuarta parte del Chaco Argentino, pero concentra casi la mitad de las áreas cultivadas (Adámoli et al. 2011).

En los últimos años se realizaron reiteradas advertencias acerca de los impactos de la deforestación y la fragmentación sobre la conservación de la biodiversidad en el Chaco Argentino (Zak et al. 2004, Carnevale et al. 2007, Ginzburg et al. 2007, Gasparri y Grau 2009). Sin embargo, los estudios en este tópico, en particular aquellos enfocados en la vegetación, se han concentrado casi exclusivamente en el Chaco Serrano, donde se han estudiado los impactos de la fragmentación sobre distintos atributos de la biodiversidad (*sensu* Noss 1990). En cuanto a composición, se ha encontrado mayor densidad de especies vegetales en los fragmentos grandes que en los chicos (Cagnolo et al. 2006). En cuanto a atributos funcionales, se estudiaron y detectaron efectos de la fragmentación sobre la polinización, fructificación y producción de semillas (Aizen y Feinsinger 1994, Aguilar y Galetto 2004, Chacoff et al. 2004, Galetto et al. 2007), la remoción y dispersión de frutos (Ferrerías et al. 2008, Aguilar et al. 2009, Grilli y Galetto 2009, Ponce et al. 2012), la germinación (Ashworth y Martí 2011), la herbivoría (Valladares et al. 2006, Galetto et al. 2007, Aguilar et al. 2009, Ferrerías y Galetto 2010) y sobre la colonización micorrízica (Grilli et al. 2012, 2013). Por otra parte, en el Chaco Seco, se reportaron diferencias en la composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas de los bordes con respecto al interior del bosque (López de Casenave et al. 1995).

### **Estado de protección del bosque de tres quebrachos**

El bosque de tres quebrachos no ha despertado hasta el momento interés desde el punto de vista de la conservación y no está incluido en reservas ni áreas protegidas. Más aún, en el reciente ordenamiento ambiental de los bosques nativos establecido en la ley nacional 26331, tanto la Provincia de Chaco como la de Santiago del Estero, han clasificado a los bosques de tres quebrachos dentro de la categoría I, esto es “bajo valor de conservación”. En ambas provincias se ha priorizado la posibilidad del desarrollo agropecuario y aún se permiten muy altos porcentajes de desmonte. Este desinterés probablemente se deba a la combinación de múltiples causas: el bosque se encuentra disperso en isletas relativamente pequeñas inmersas en una matriz de uso agropecuario

intensivo; está distribuido en una gran cantidad de propiedades dedicadas principalmente a la actividad agrícola, de manera que los bosques tienen en general una importancia secundaria para sus propietarios; en su área de distribución prácticamente no existen tierras fiscales, por lo que las posibilidades de crear reservas o áreas protegidas convencionales son muy escasas.

### **C. OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN DE LA TESIS**

Teniendo en cuenta los antecedentes aquí planteados, con este trabajo se pretende hacer una contribución al conocimiento de la vegetación del Chaco Argentino, en algunos aspectos relevantes pero poco estudiados hasta el momento, como son la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos y su relación con la fragmentación y pérdida de área a la que fue sometido este ambiente por el avance de la frontera agropecuaria. Se estudian los impactos de la fragmentación considerando explícitamente tanto a los fragmentos como a los paisajes y también al factor temporal, una aproximación poco utilizada, sobre todo en lo referido a impactos sobre la vegetación. Se aspira a que la información generada en este trabajo sea de utilidad para el diseño de estrategias de gestión orientadas a la conservación del bosque de tres quebrachos, uno de los ecosistemas forestales más amenazados de nuestro país.

Son objetivos generales de esta tesis:

Caracterizar la evolución de la estructura del paisaje en el SO de la Provincia de Chaco durante las últimas cinco décadas.

Describir y caracterizar la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos.

Evaluar posibles efectos de la fragmentación y la pérdida de área de bosque sobre sus especies arbóreas.

A continuación se detallan los objetivos específicos que son abordados en cada uno de los capítulos:

Capítulo 2:

Cuantificar la pérdida de superficie de bosque de tres quebrachos en el período 1957-2010.

Calcular la tasa de deforestación en diferentes períodos y compararla con valores provinciales y regionales.

Evaluar la evolución de la estructura del paisaje en el período 1957 – 2010 a través del uso de diferentes índices, estableciendo si la deforestación sobre el bosque implicó además la fragmentación del mismo.

Capítulo 3:

Determinar cuantitativamente la estructura (densidad de individuos y área basal) y la composición específica de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos.

Analizar el estado de conservación de estos bosques en comparación con otros quebrachales del Chaco Argentino.

Capítulo 4:

Evaluar efectos de la fragmentación, no sólo a nivel de fragmento sino a nivel de paisaje, sobre la estructura y regeneración del ensamble de especies arbóreas.

Capítulo 5:

Evaluar efectos de la fragmentación, no sólo a nivel de fragmento sino a nivel de paisaje, sobre la estructura de tamaños y la dinámica poblacional de las principales especies arbóreas.

Finalmente, en el capítulo 6, se presentan las conclusiones generales de la tesis y se analiza, a la luz de los resultados obtenidos, si la regulación legal sobre este ambiente es adecuada para asegurar su conservación.

## **D. ÁREA DE ESTUDIO**

El área de estudio ocupa aproximadamente 160.000 ha en el sudoeste de la Provincia del Chaco, en torno a las localidades de Las Breñas, Charata y General Pinedo (Figuras

1.4 y 1.5). La cobertura del suelo se caracteriza por la presencia de isletas de bosques de tres quebrachos en distintos estados de conservación inmersas en una matriz de uso agrícola. Los bosques asientan sobre suelos bien drenados, originados por deposición de sedimentos fluviales y eólicos, de textura limo-arenosa y perfil poco desarrollado (Morello 2012) Las precipitaciones se concentran en el verano, (decreciendo de E a O de 850 a 750 mm anuales), con alta variabilidad interanual. En el verano la temperatura media es de 27 °C, con una máxima media de 36 °C y en el invierno la temperatura media es de 15 °C, con una mínima media de 8 °C. El período libre de heladas tiene una duración media de 300 días al año (Alberto y Bruniard 1987).

Este área está incluida en el sector sub-húmedo del Chaco Argentino (sensu Burkart et al. 1999), y dentro la zona denominada del “óptimo de convivencia” de los dos quebrachos colorados, donde asientan los bosques en los que estos conviven en un mismo agrupamiento vegetal (Morello y Adámoli 1974).

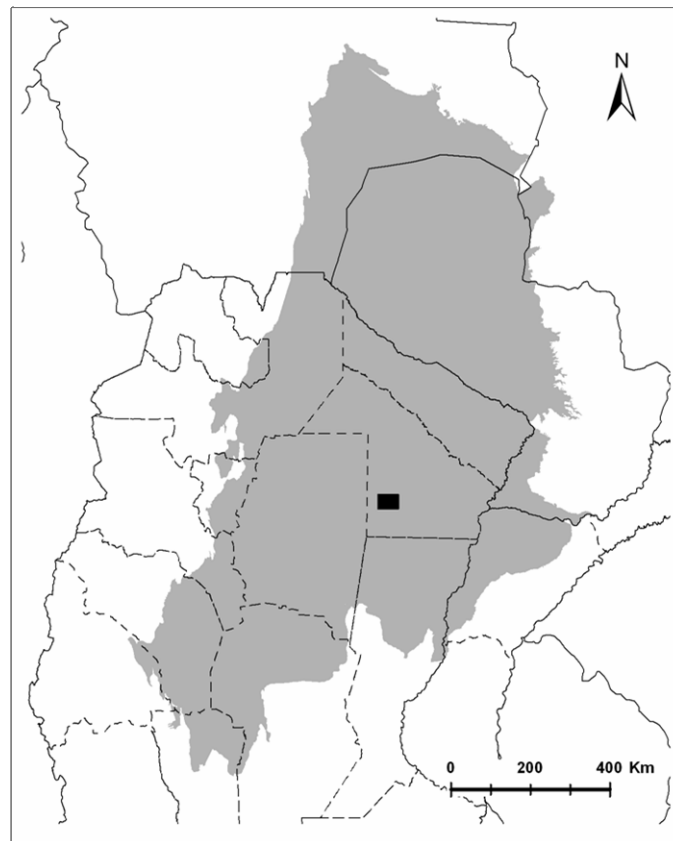


Figura 1.4. Gran Chaco americano (sensu The Nature Conservancy et al. 2005), en gris y área de estudio en negro.



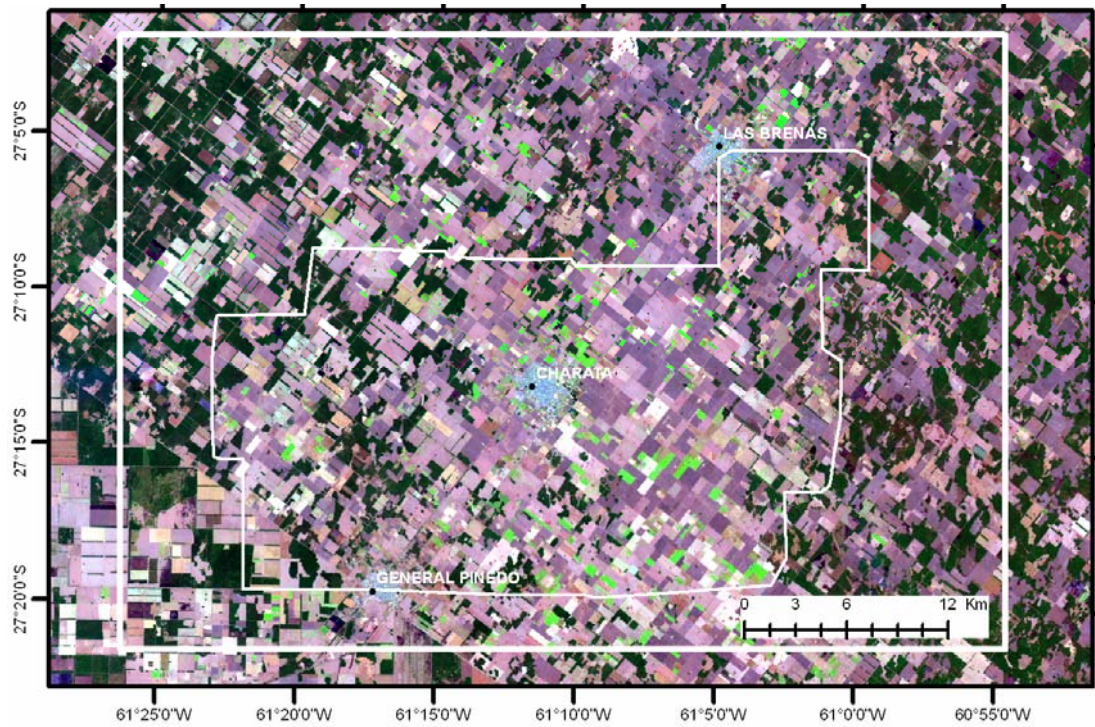


Figura 1.5. Detalle del área de estudio sobre una imagen satelital. Los bosques aparecen en color verde oscuro, las áreas agrícolas en blanco, verde claro, y distintos tonos de violeta. El rectángulo blanco exterior delimita el área utilizada en el capítulo 3 y el polígono irregular interior el área utilizada en los capítulos 2, 4 y 5.

# CAPÍTULO 2

## FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS ENTRE 1957 Y 2010



**CAPÍTULO 2****FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS  
EN EL SO DE LA PROVINCIA DE CHACO ENTRE 1957 Y 2010.****RESUMEN**

Cuando en un paisaje se transforma parte de la cobertura boscosa para otro uso, el bosque remanente no solamente pierde superficie sino que además ve modificada su estructura. A lo largo de este proceso de fragmentación, el bosque puede pasar de ser el elemento dominante en el paisaje a quedar presente en el mismo sólo como relictos aislados. El objetivo de este capítulo fue determinar la pérdida y cuantificar la fragmentación del bosque de tres quebrachos entre 1957 y 2010. El estudio se realizó en un área de 72.800 hectáreas, localizada en el SO de la Provincia de Chaco en el “óptimo de convivencia” de las dos especies de quebracho colorado, una de las zonas con mayor potencial agrícola, y por ende una de las más afectadas por la deforestación en la región. Mediante interpretación de fotografías aéreas e imágenes satelitales se cuantificó la pérdida de superficie de bosque de tres quebrachos entre 1957 y 2010. Se encontró que en este período se perdió el 53% de la superficie de bosque. Las tasas de deforestación en el área de estudio entre 1997 y 2005 son muy superiores a las reportadas oficialmente para la provincia y la región, mostrando que la zona es uno de los núcleos más activos de expansión agropecuaria. Utilizando diferentes índices o métricas de paisaje, se determinó que esta pérdida de área estuvo acompañada por un intenso proceso de fragmentación, que implicó un aumento en el número de fragmentos de bosque y en su grado de aislamiento, así como una disminución de su tamaño medio. Además se determinó que a lo largo de este proceso ha aumentado la relación perímetro / área del bosque remanente, lo que conlleva potenciales impactos negativos para su conservación. Finalmente, se discute la perspectiva de conservación del bosque de tres quebrachos en función de las regulaciones legales vigentes para concluir que éstas no son suficientes para asegurar la conservación de este ambiente fuertemente amenazado.

## INTRODUCCIÓN

La pérdida de hábitats está considerada actualmente como la principal amenaza para la conservación a nivel mundial (Foley et al. 2005). Cuando en un paisaje se transforma parte de la cobertura natural (ej. bosque) para otro uso, por ejemplo agrícola, el bosque remanente no solamente pierde superficie sino que además ve modificada su estructura (en términos de paisaje, la forma y disposición en el espacio de los fragmentos de bosque). A lo largo de un proceso, el bosque puede pasar de ser el elemento dominante en el paisaje a quedar presente en el mismo sólo como relictos aislados e incluso desaparecer (McIntyre y Hobbs 1999) (Figura 2.1). Este proceso, conocido como fragmentación, ha sido uno de los principales focos de atención de la biología de la conservación en los últimos tiempos (Fazey et al. 2005).

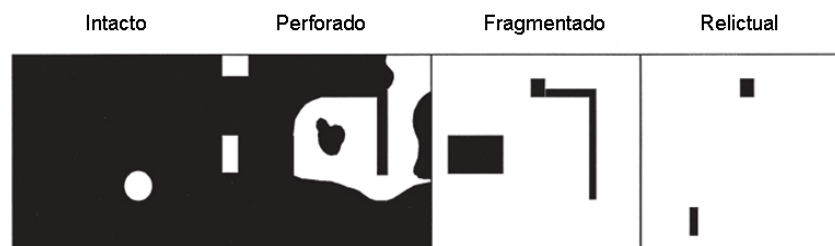


Figura 2.1. Etapas a lo largo del gradiente de alteración en la configuración del paisaje. En negro se presenta la cobertura original y en blanco el cambio de uso del suelo.

Adaptada de McIntyre y Hobbs 1999.

La fragmentación es un proceso complejo que involucra un conjunto de efectos en la disposición espacial del elemento de paisaje afectado: disminuyen la superficie total y el tamaño medio de los fragmentos mientras aumentan el grado de aislamiento y la relación perímetro / área de los fragmentos. La fragmentación entonces puede medirse de diferentes maneras, según se haga foco en uno u otro de estos efectos (aislamiento, reducción de tamaño de parche, etc.); y a su vez, cada uno de estos efectos puede tener un impacto diferente sobre la biodiversidad (Fahrig 2003). Por otro lado, el impacto de estos cambios en el patrón de paisaje sobre la biodiversidad es diferente (tanto en magnitud como en sentido) según cual sea el grupo taxonómico y la historia de vida de los organismos estudiados (Ewers y Didham 2006). Todo esto llevó a que no haya un patrón uniforme y general en los resultados de los estudios acerca de impactos de la fragmentación sobre la biodiversidad.

El gran avance de la frontera agrícola y urbana de las últimas décadas ha determinado que paisajes ocupados por vegetación nativa se transformen en un nuevo sistema formado por ambientes modificados por el hombre en el que quedan remanentes de sistemas naturales en distintos estados de conservación (Fischer y Lindenmayer 2007). Si bien la fragmentación y la pérdida de área de vegetación nativa pueden ser considerados procesos diferentes (Fahrig 2003, Didham et al. 2012), se dan inevitablemente juntos, lo que hace muy difícil separar sus efectos experimentalmente en situaciones donde no hay posibilidad de manipular factores (McGarigal y Cushman 2002). Por ello es esperable que sólo excepcionalmente sean además independientes (Didham et al. 2012). Por otro lado, el factor temporal (o histórico) tiene una influencia importante sobre las respuestas de los organismos frente a la fragmentación (Ewers y Didham 2006), por lo que es importante considerarlo explícitamente en estudios sobre este tema. Si bien el concepto de “fragmentación de hábitat” es de por sí complejo, vale la pena mantenerlo como un paradigma de alto valor heurístico (Ewers y Didham 2007), intentando realizar diseños experimentales que permitan evaluar distintos patrones, pero también procesos biológicos e, idealmente, una combinación de ambas aproximaciones. La posibilidad de abordar distintos componentes del marco teórico bajo el amplio dominio conceptual de la “fragmentación de hábitat”, permite evaluar su interdependencia y analizar los posibles efectos sobre algunos procesos funcionales de las especies.

En este marco se han propuesto numerosas definiciones para la fragmentación (Bogaert et al. 2004), a los fines de la presente tesis, se aceptará la siguiente, por considerarla completa y suficiente: La fragmentación es un proceso a nivel de paisaje durante el cual una clase de cobertura es progresivamente subdividida en fragmentos cada vez más pequeños y más aislados unos de otros, siendo alterados también en su geometría, como resultado de actividades naturales o antrópicas (Adaptada de McGarigal y McComb 1999 -citado en McGarigal et al. 2005- y de Matteucci 2004). Esta alteración en la forma de los fragmentos, generalmente conlleva un aumento en proporción de borde de los mismos (Collinge 1996).

En la literatura especializada, se habla en general de “fragmentación de hábitat”. Siendo que hábitat es un concepto especie-específico, y que en este trabajo no se hace foco en

una especie en particular sino en un ecosistema primero (el bosque de tres quebrachos) y en ensambles de especies después (las especies leñosas y luego las arbóreas), el término no será utilizado de esta manera. Es por esto que, al definir el proceso, se habló de una “clase de cobertura” y no de hábitat, siguiendo a Matteucci (2004).

Forman (1995) propone cinco procesos de transformación del paisaje: perforación, incisión, disección, fragmentación, encogimiento y eliminación. Posteriormente, Jaeger (2000) y McGarigal et al. (2005) reformulan lo que Forman (1995) llama fragmentación como disipación o subdivisión, e interpretan que cada uno de los procesos constituye una fase o etapa dentro del proceso más general de fragmentación (Figura 2.2). Este último enfoque se adecua mejor a la fragmentación como quedo aquí planteada y definida, y ayudará a entender y describir mejor la transformación en el paisaje estudiada en este trabajo. Si bien es cierto que la secuencia planteada por Jaeger (2000) tiene sentido lógico, él mismo advierte que en realidad las etapas no están estrictamente separadas unas de otras e incluso varias pueden actuar simultáneamente (Jaeger 2000). Se pueden entender, entonces, como distintos mecanismos o procesos específicos a través de los cuales se lleva adelante la fragmentación del bosque.



Figura 2.2. Representación del proceso de fragmentación y sus diferentes etapas. En blanco se presenta la cobertura original y en gris el cambio de uso del suelo. Adaptada de Jaeger 2000.

Entonces, teniendo en cuenta la definición expuesta arriba y los diferentes procesos específicos involucrados en la fragmentación, a lo largo del proceso es esperable que:

- La cantidad de fragmentos aumente en primer término, para comenzar a disminuir en las etapas finales, cuando el proceso de fragmentación se encuentre en un estadio avanzado.
- El tamaño medio de los fragmentos disminuya.
- El grado de aislamiento entre fragmentos aumente.
- La forma de los fragmentos se altere, volviéndose menos compacta y con mayor proporción de bordes.

El desarrollo y la generalización de los sistemas de información geográfica y las herramientas de computación asociadas a ellos han producido una gran proliferación de índices o métricas de paisaje, que hoy se cuentan por cientos. Como todos estos índices surgen de unas pocas variables estructurales del paisaje, muchos de ellos son redundantes o están altamente correlacionados. La relativa sencillez para su cálculo ha hecho que sean utilizados muchas veces indiscriminadamente, anteponiendo el uso de la herramienta a la pregunta ecológica (Matteucci 2004) o restándole importancia a su significado ecológico (Li y Wu 2004). Al mismo tiempo, los índices más complejos son dependientes de múltiples variables por lo que su interpretación no es sencilla (Li y Wu 2004).

Teniendo esto en consideración, en este capítulo se utilizan índices para evaluar la pérdida y la fragmentación del bosque de tres quebrachos, pero se seleccionaron índices lo más sencillos posible y en la cantidad mínima necesaria para verificar cada una de las predicciones asociadas a dicho proceso. La complejidad del proceso analizado hace que sea imposible evaluarlo o describirlo utilizando un solo índice, ya que puede suceder en un caso puntual que no se cumpla alguna de las predicciones generales del proceso, sin por eso dejar de ser un caso de fragmentación. Por ejemplo, si predomina la disección, aumentará el número de fragmentos y se reducirá el tamaño medio de los mismos, pero el grado de aislamiento entre ellos (medido como distancia al vecino más cercano) disminuirá. Asimismo, el análisis de los índices a través del tiempo permitirá evaluar cual o cuales procesos actuaron o predominaron en cada uno de los períodos.

Son entonces objetivos de este capítulo:

1. Cuantificar la pérdida de superficie de bosque de tres quebrachos en el período 1957-2010.
2. Calcular la tasa de deforestación en diferentes períodos y compararla con valores provinciales y regionales.
3. Evaluar la evolución de la estructura del paisaje en el período 1957 – 2010 a través del uso de diferentes índices, estableciendo si la deforestación sobre el bosque implicó además la fragmentación del mismo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El área de estudio ocupa 72.800 hectáreas en el SO de la Provincia de Chaco, dentro del área de distribución del bosque de tres quebrachos descripta en el capítulo 1 de esta tesis. Sus límites están definidos por la extensión del mosaico de fotografías aéreas que posibilitó la identificación y el mapeo de los bosques del año 1957.

### **Mapas de bosques**

Para obtener una secuencia cronológica se generaron nueve mapas de cobertura de bosques para la zona de estudio cubriendo el período entre 1957 y 2010. Para el mapa de 1957 se trabajó a partir fotografías aéreas (escala 1:50.000) las que fueron escaneadas y luego ensambladas digitalmente para obtener un mosaico fotográfico del área de estudio. Para los otros ocho mapas correspondientes a años posteriores se utilizaron imágenes satelitales: Landsat 2 (tamaño de píxel: 60m × 60m) para 1975, y Landsat 5 y 7 (tamaño de píxel: 28,5m × 28,5m) para las fechas más recientes (Tabla 2.1). Las imágenes fueron provistas por la Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE) de la Argentina. Se georreferenció la imagen satelital Landsat 7 del 2002, y sobre esta base se registraron las demás imágenes y el mosaico fotográfico. A la escala de trabajo utilizada, se consideró que había compatibilidad entre la foto aérea y las imágenes satelitales de distintos tamaños de píxel. Es decir, que los distintos



orígenes no son fuente de diferencias en los mapas más allá de aquellas que realmente se dieron en el terreno.

| Fecha           | Año  | Sensor           | Path-Row |
|-----------------|------|------------------|----------|
| desconocida     | 1957 | fotografía aérea | -        |
| 27 de febrero   | 1975 | LandSat 2 (MSS)  | 245-79   |
| 19 de marzo     | 1988 | LandSat 5 (TM)   | 228-79   |
| 11 de agosto    | 1994 | LandSat 5 (TM)   | 228-79   |
| 28 de marzo     | 1997 | LandSat 5 (TM)   | 228-79   |
| 13 de noviembre | 2002 | LandSat 7 (ETM)  | 228-79   |
| 9 de agosto     | 2005 | LandSat 5 (TM)   | 228-79   |
| 31 de agosto    | 2007 | LandSat 5 (TM)   | 228-79   |
| 26 de octubre   | 2010 | LandSat 5 (TM)   | 228-79   |

Tabla 2.1. Fechas y sensores de las imágenes utilizadas para elaborar los mapas de cobertura.

Los mapas se generaron mediante interpretación visual de las imágenes satelitales y del mosaico fotográfico. Visualizando las escenas en pantalla a escala 1:50.000, utilizando el programa ArcView Gis 3.2 se digitalizó manualmente el contorno de cada uno de los fragmentos de bosque identificados en cada una de las escenas. El tamaño mínimo de unidad de mapeo fue de una hectárea. A esta escala, los bosques atravesados por las rutas principales (rutas provinciales 6 y 94) de aproximadamente 100 m de ancho contando sus banquinas, quedan identificados como fragmentos diferentes. No ocurre lo mismo con los bosques atravesados por picadas o caminos vecinales (menos de 20 m de ancho), que se identifican como una única unidad. Esta metodología es similar, aunque con mayor detalle, a la utilizada por la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación para la elaboración del Inventario Nacional de Bosques Nativos (SAyDS 2005).

El contraste entre las firmas espectrales de los bosques y las áreas agrícolas es tan marcado, que la interpretación visual resulta sumamente eficiente en la distinción entre ellos. Se evaluó la precisión del mapa del año 2010 mediante 200 puntos de chequeo en campo (100 en bosque y 100 en no-bosque), de los cuales 189 (91 y 98, respectivamente) estaban correctamente mapeados, obteniendo entonces una precisión del 94,5%. Los errores encontrados se debieron a diferencias de pocos metros en los límites de los fragmentos de bosque.

### **Índices de paisajes y tasa de deforestación**

Detalle de índices utilizados:

1. Superficie total de bosque: Es la suma de las superficies de cada uno de los fragmentos de bosque identificados en el área de estudio.
2. Cantidad de fragmentos: Es la cantidad de fragmentos o isletas en los que está distribuido el bosque en el área de estudio.
3. Tamaño medio de los fragmentos: Es el promedio de las superficies de todos los fragmentos de bosque identificados en el área de estudio.
4. Media de la distancia al vecino más cercano: Es el promedio de la distancia de cada uno de los fragmentos hasta el fragmento vecino más cercano (la distancia es medida de vértice a vértice).
5. Media de la relación perímetro / área: Es el promedio de la relación entre el perímetro (en metros) y la superficie (en hectáreas) de los fragmentos de bosque en el área de estudio.

En el caso de los índices 3, 4 y 5 se calculó también el intervalo de confianza como un indicador del grado de desviación del parámetro. Para el cálculo de superficies y los índices de paisaje se emplearon las extensiones Patch Analyst 3.12 (Rempel et al. 2012), Xtools y Proximity analysis del programa ArcView 3.2.

Se calcularon las tasas de deforestación para todos los períodos analizados, utilizando la ecuación (1) propuesta por Puyravaud (2003), expresada como porcentaje, y que es utilizada por la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación para elaborar los monitoreos oficiales de los bosques nativos de Argentina. Los resultados obtenidos se compararon entonces con los reportados por esta dependencia (UMSEF 2007b) para relativizarlos con respecto a los valores provinciales y regionales.

$$(1) \quad r = \frac{1}{t_2 - t_1} \ln \frac{A_2}{A_1}$$

Donde  $r$  es la tasa de deforestación,  $t_2$  y  $t_1$  son los años al final y al principio del período considerado, respectivamente y  $A_2$  y  $A_1$  son las superficies de bosque al final y al principio del período considerado, respectivamente.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Mapas y superficie de bosque

A lo largo de la secuencia de mapas elaborados (Figura 2.3) pueden fácilmente observarse los siguientes patrones:

- la disminución del área oscura que corresponde con la desaparición los bosques en esta zona,
- los fragmentos grandes son reemplazados por una mayor cantidad de fragmentos pequeños, y
- surgen y se generalizan los fragmentos de formas rectas y alargadas que se corresponden con la subdivisión de los bosques.

La superficie total de bosques pasó de 27.377 ha en 1957 a 12.853 ha en 2010 (Figura 2.4). Es decir que en 53 años se perdieron 14.524 hectáreas, el 53% de la superficie de bosques en la zona. En términos porcentuales, los bosques pasaron de ocupar el 37,6% del área de estudio en 1957 a ocupar solamente el 17,7% en el año 2010. Es pertinente aclarar que el área de estudio nunca estuvo ocupada en un 100% por bosques, sino que existía un equilibrio dinámico entre éstos y los pastizales naturales, con el fuego como principal factor regulador (Herrera et al. 2003). Se estima que en este equilibrio los bosques ocupaban un 70% de la superficie (Jorge Adámoli, com. pers.). Siendo así, en el área de estudio desde la llegada de los primeros colonos a principios del Siglo XX, se habría perdido cerca del 75% de la masa forestal.

Los datos muestran que la superficie de bosque disminuyó permanentemente a lo largo del período considerado en este estudio. Sin embargo, se han encontrado también casos de recuperación de la cobertura de bosque. En el período entre 1957 y 1988 éstos tuvieron mayor relevancia, alcanzando las 690 ha. A pesar de que en el balance siempre fueron superados por la deforestación, esta capacidad del bosque para avanzar sobre superficies previamente desmontadas puede resultar de suma importancia a la hora de pensar estrategias de conservación y manejo.

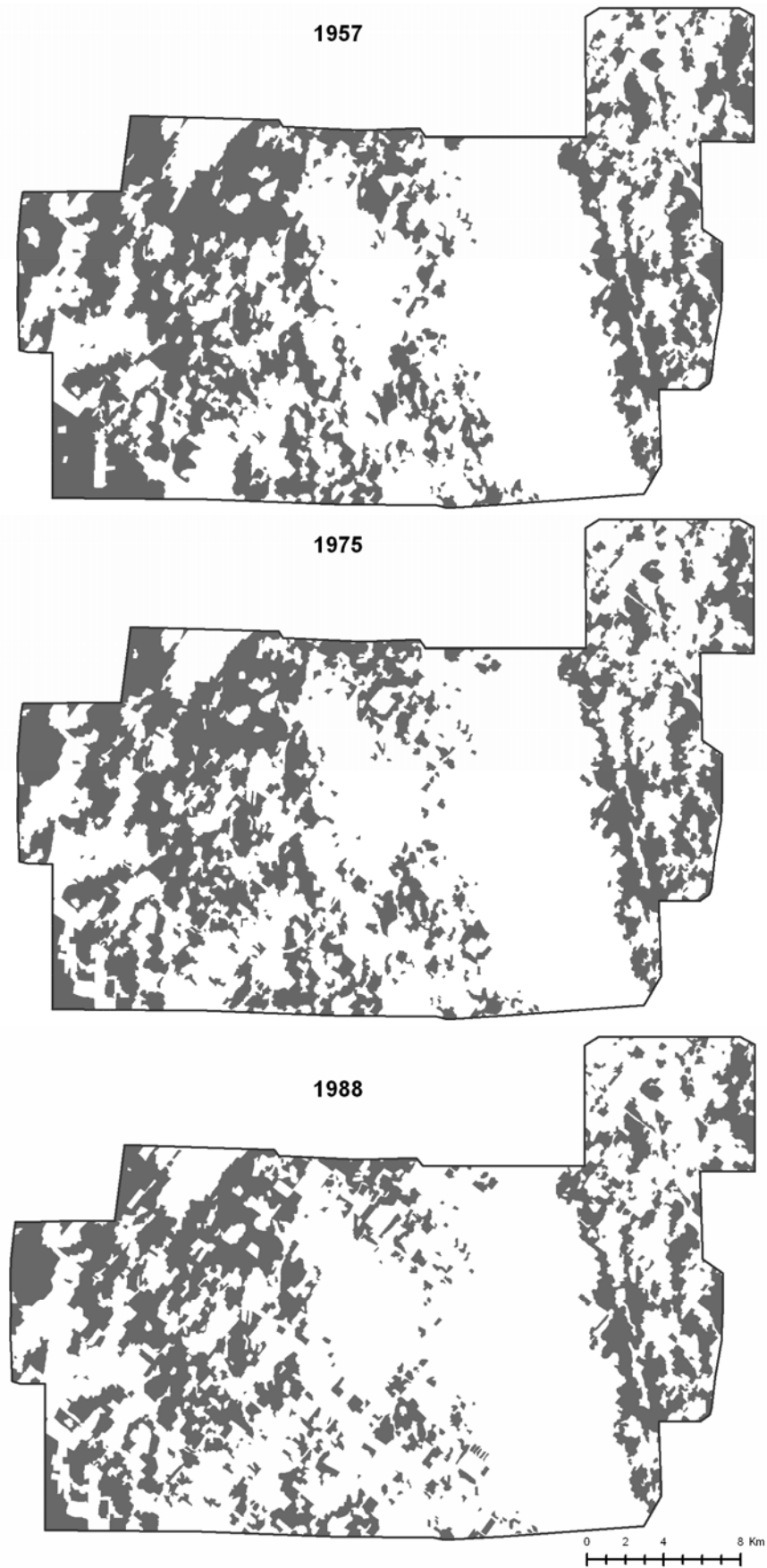


Figura 2.3. Mapas de bosques de la zona de estudio entre 1957 y 2010.  
Gris: bosque; blanco: no-bosque.

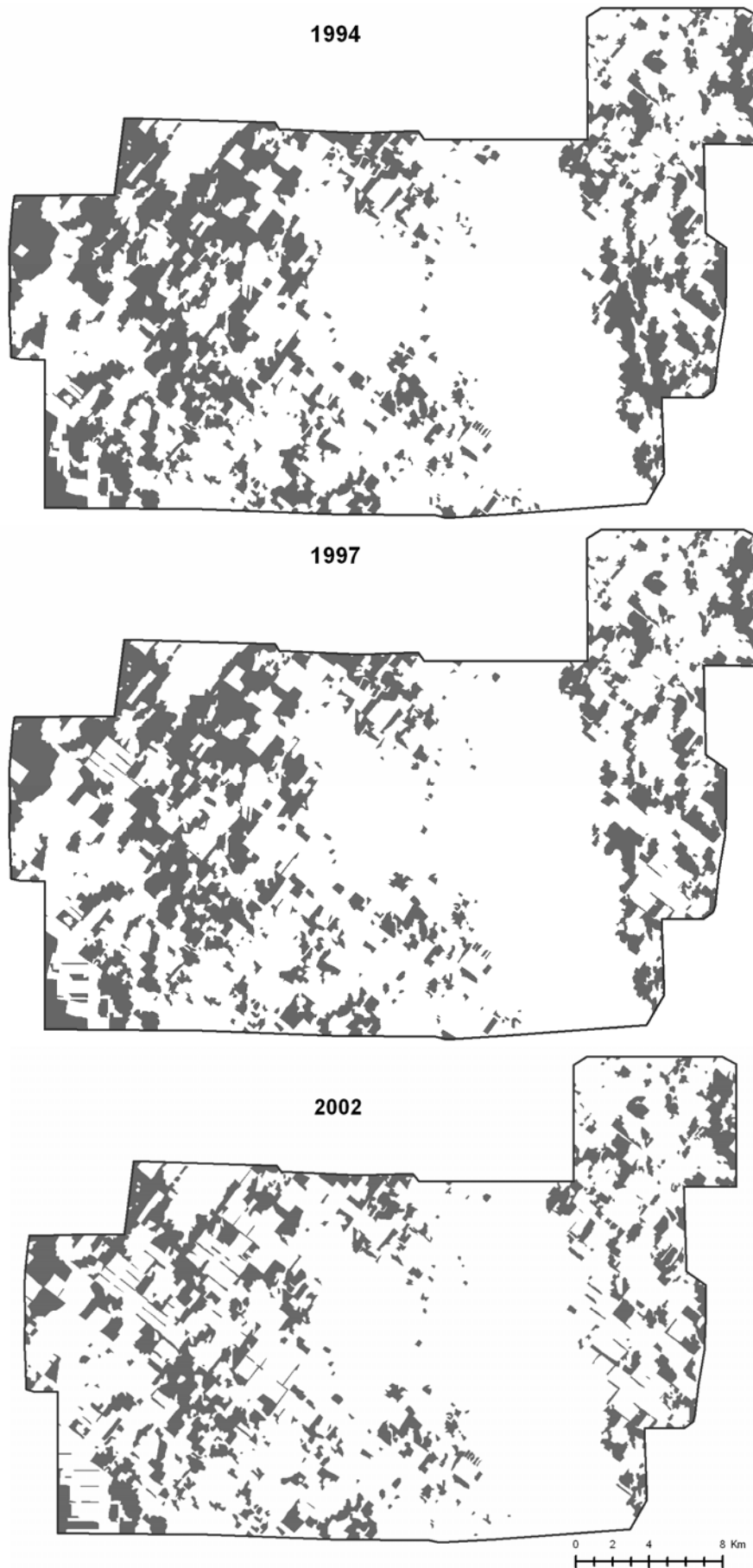


Figura 2.3. Continuación

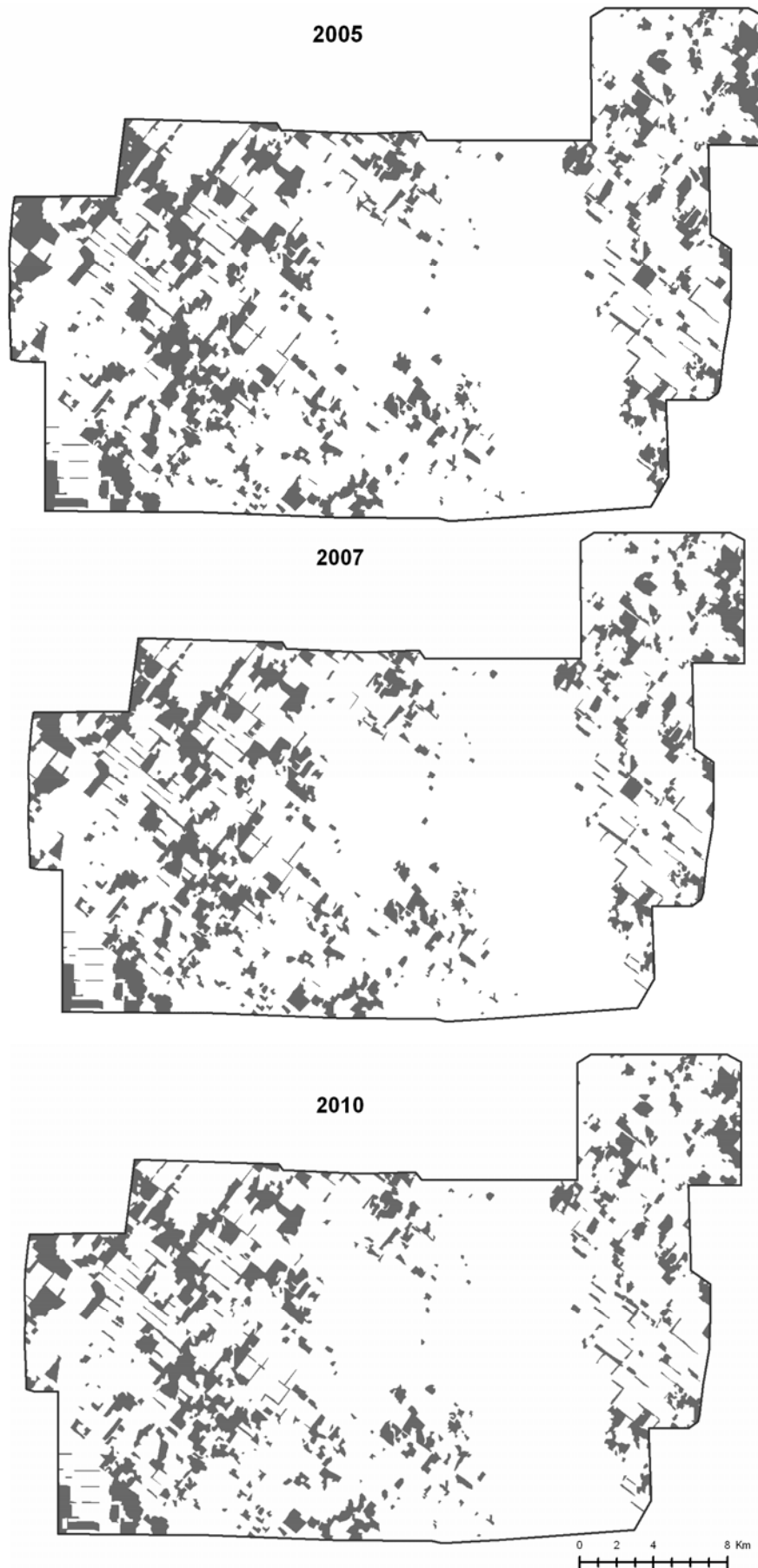


Figura 2.3. Continuación

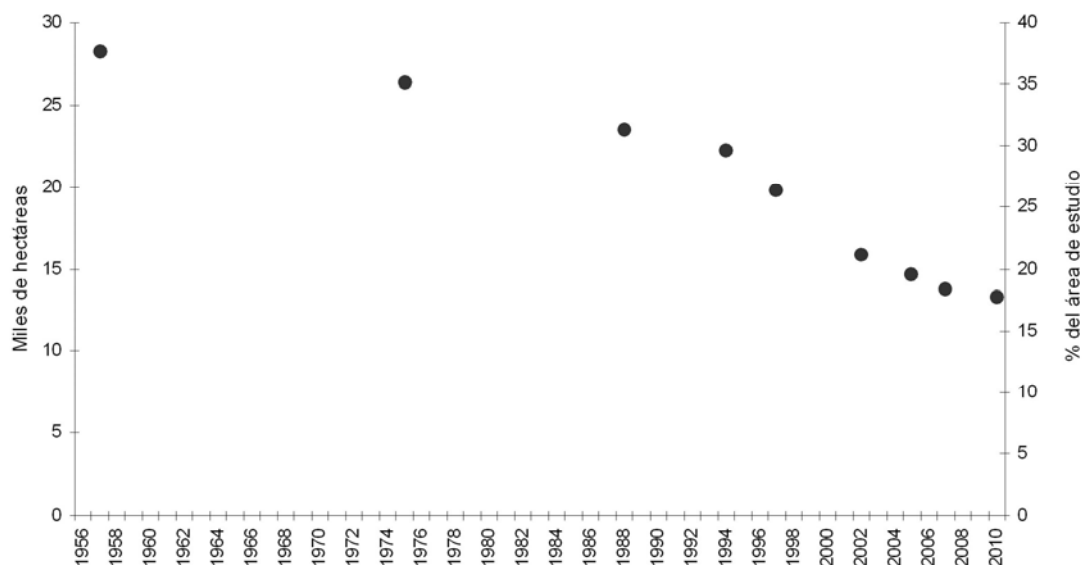


Figura 2.4. Superficie de bosque, en hectáreas (eje izquierdo) y en porcentaje de la superficie del área de estudio (eje derecho) entre los años 1957 y 2010.

### **Tasas de deforestación**

Los resultados obtenidos muestran que la tasa de deforestación presentó valores relativamente bajos entre 1957 y 1975. En 1994 hay un marcado incremento, alcanzando el máximo entre 1997 y 2002, y luego tiende a disminuir hacia el fin del período considerado, pero manteniéndose por encima de los valores de los primeros años (Figura 2.5). El valor observado en el período 1994-1997 se relaciona con la expansión algodonera de esos años; mientras que la deforestación entre 1997 y 2010 fue impulsada principalmente por el cultivo de soja (Adámoli et al. 2011).

Para tener idea de la magnitud relativa de estos valores, es útil compararlos con los datos oficiales, según los cuales la tasa de deforestación en la provincia de Chaco entre 1998 y 2002 fue del -0,57% y entre 2002 y 2006 del -0,65% (UMSEF 2007). Aunque los períodos reportados no son exactamente los mismos que los estudiados en este trabajo, estos resultados indican que el área de estudio presentó, entre 1997 y 2002 una tasa de deforestación aproximadamente siete veces mayor que la de la Provincia. Para el período entre 2002 y 2005 la diferencia es menor, pero la tasa en el área de estudio todavía es más de cuatro veces mayor que la tasa provincial. Las tasas de deforestación

regionales son mayores a las de la Provincia de Chaco, principalmente por el “aporte” de Santiago del Estero y Salta alcanzando los valores de -1.01% entre 1998 y 2002 y -1,35% entre 2002 y 2006 (UMSEF 2007). Una vez más, se observa que las tasas en la zona de estudio son superiores, más de cuatro veces en el primer período y casi el doble en el segundo.

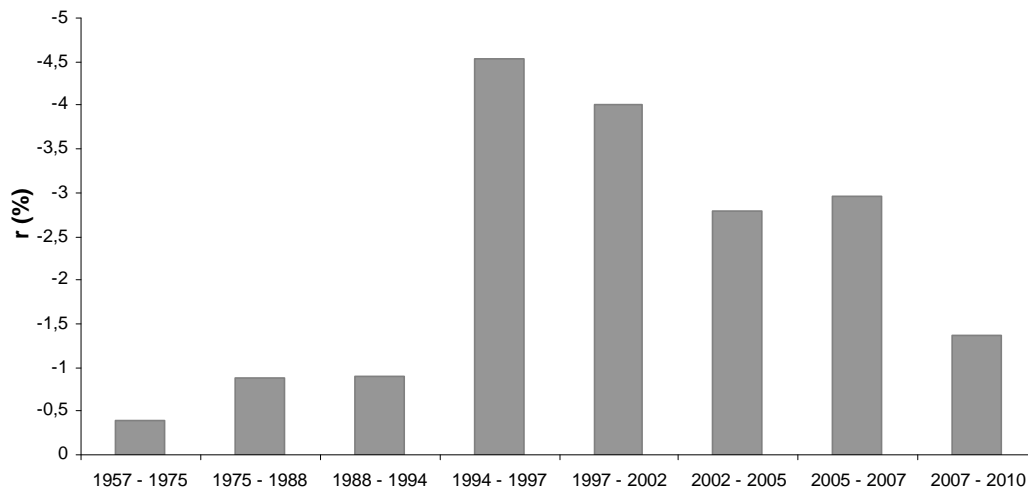


Figura 2.5. Tasas de deforestación (r) en el área de estudio en los diferentes períodos analizados entre 1957 y 2010.

Estos resultados demuestran que esta zona ha sido uno de los mayores núcleos de deforestación dentro del Chaco Argentino, es decir, uno de los sectores donde se ha concentrado el avance de la frontera agropecuaria en el último tiempo.

### **Estructura del paisaje**

La cantidad de fragmentos en los que se distribuye la superficie de bosque aumentó de 179 en 1957 a 342 en 2010 (Figura 2.6a); el tamaño medio de los fragmentos se redujo a un 25% del valor de 1957, cayendo de 152,9 ha a 37,6 ha (Figura 2.6b). La distancia media al vecino más cercano aumentó de 165 a 198 metros (Figura 2.6c). La evolución de estos tres índices coincide con las predicciones, indicando que la pérdida de superficie de bosque fue acompañada por un intenso proceso de fragmentación.



Un análisis en mayor detalle permite evaluar qué procesos específicos (sensu Jaeger 2000) de transformación fueron importantes en cada uno de los períodos estudiados. La cantidad de fragmentos aumentó claramente entre 1957 y 1988 y entre 1997 y 2005, como efecto del proceso de disección; en cambio, en los periodos 1988-99 y 2005-10 la cantidad de fragmentos se mantuvo relativamente estable, evidenciando que la disección fue compensada por la eliminación completa de fragmentos. Cuando este último proceso comienza a predominar, lo que se da comúnmente en una etapa avanzada del proceso general de fragmentación (Fahrig 2003), el número de fragmentos en el paisaje disminuye. Es probable que esta etapa final del proceso de fragmentación comience próximamente en el área de estudio. Como todos los tipos de transformación implican una pérdida de superficie, el tamaño medio de los fragmentos disminuye continuamente, aunque en algunos períodos la reducción es más acelerada, como durante el quinquenio 1997-2002. Es notable también como disminuye la variabilidad de este parámetro a lo largo del tiempo, dada la sucesiva desaparición de los fragmentos mayores. La media de la distancia al vecino más cercano muestra distintas tendencias a lo largo del período estudiado. Entre los años 1957 y 1988 disminuye. En ese período tiene mucha importancia la disección de fragmentos ya que, en general, dos fragmentos que provienen de un mismo fragmento de mayor tamaño pasan a ser vecinos más cercanos entre sí, y la distancia que los separa es relativamente pequeña. Esto hace que el promedio de la distancia al vecino más cercano en el paisaje se reduzca. En cambio, entre los años 1988 y 1997, y entre 2002 y 2010 el valor de este índice aumenta, debido a la incidencia que tienen los procesos de reducción y eliminación de fragmentos. Entre 2002 y 2005 la distancia al vecino más cercano se mantiene constante, indicando que el efecto de la disección fue compensado por el de la eliminación y reducción de fragmentos.

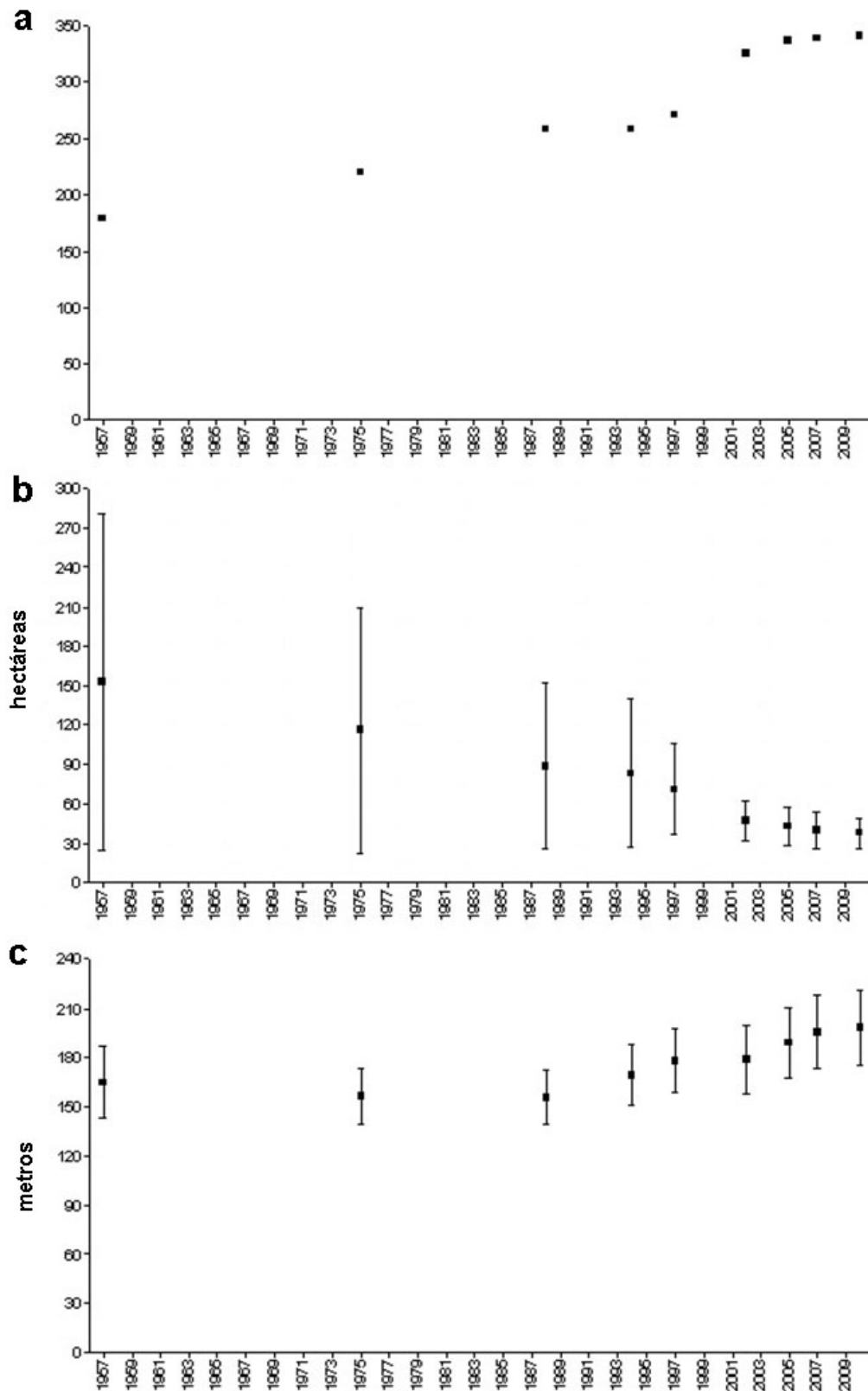


Figura 2.6. Índices utilizados para evaluar la fragmentación del bosque de tres quebrachos entre los años 1957 y 2010. A: cantidad de fragmentos, b: tamaño medio de los fragmentos, c: distancia al vecino más cercano. En b y c los puntos indican la media y las barras el intervalo de confianza con 95% de probabilidad.

La relación perímetro / área de los fragmentos aumentó considerablemente entre el principio y el final de todo el lapso de tiempo considerado (Figura 2.7). Esto muestra que la fragmentación provocó, además, un aumento en la proporción de ambientes de borde en el área de estudio, con las consecuencias físicas (Harper et al. 2005) y ecológicas que ello acarrea por ejemplo, sobre la estructura y composición del bosque (López de Casenave et al. 1995). El mayor aumento de esta relación perímetro / área de los fragmentos se dio a partir del año 1997, momento en el cual empiezan a aparecer en el paisaje las “cortinas forestales”. Las cortinas forestales son el resultado de dejar, como remanente del desmonte, fragmentos de bosque de configuración alargada, de un ancho variable entre 50 y 200 metros. Esta configuración maximiza la relación perímetro / área del fragmento y al generalizarse en el paisaje provocan un aumento considerable en el índice estudiado. Si bien las cortinas forestales fueron implementadas en la normativa provincial con el objetivo de mitigar los efectos negativos de la expansión agropecuaria, aportando a la conservación y la conectividad de los bosques, se ha visto que su aporte es muy limitado y que habría esquemas más eficientes para alcanzar esos objetivos (Ginzburg et al. 2012).

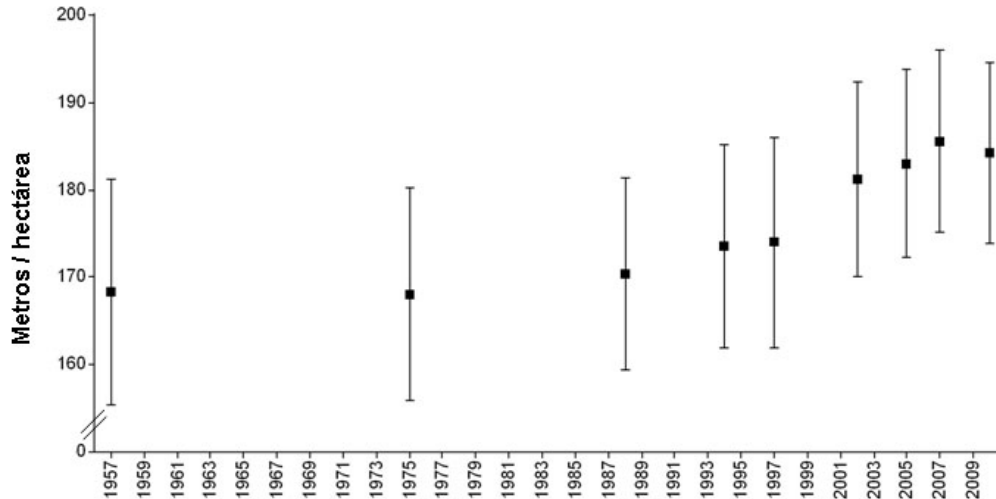


Figura 2.7. Media de la relación perímetro/área para los fragmentos de bosque de tres quebrachos entre 1957 y 2010. Las barras indican el intervalo de confianza con 95% de probabilidad.

**Implicancias y perspectivas para la conservación del bosque de tres quebrachos.**

Si bien hacia el final del período analizado las tasas de deforestación ya no son tan altas, el proceso de cambio de uso del suelo no se ha detenido en la zona. La normativa provincial ha incluido a los bosques de tres quebrachos dentro de la categoría de menor protección en el marco de la Ley Nacional 26.331 “de bosques nativos”, y permite los desmontes en determinados porcentajes en función del tamaño de los predios. En el área de estudio la mayoría de los predios tienen 100 hectáreas, y en ellos puede desmontarse hasta el 90% de la superficie, es decir que se permiten los desmontes mientras se mantengan en pie al menos 10 hectáreas de bosque en el predio. Al analizar la disposición espacial de los bosques, y dado que un alto porcentaje está ubicado en predios con más de 10 hectáreas de cobertura forestal, se ha evaluado que aún podrían desmontarse unas 8.300 hectáreas. En este escenario extremo, pero posible y admitido por la legislación actual, el área de estudio podría quedar con un escaso 6% de cobertura forestal, lo que condicionaría críticamente las posibilidades de conservación del bosque de tres quebrachos.

Por otro lado, esta ley regula solamente la superficie de bosque que debe quedar en pie en función del tamaño de la propiedad, sin importar la configuración espacial, la ubicación con respecto a bosques vecinos ni la cantidad de fragmentos que queden como remanentes. Si estos aspectos fueran considerados podría mitigarse al menos parcialmente la fragmentación del bosque. En términos de los índices aquí usados, se podría gestionar para que, ante cada solicitud de desmonte, se prioricen alternativas de diseño que afecten menos la estructura del paisaje, ya sea porque impliquen un remanente de bosque de mayor superficie, porque minimicen el número de fragmentos generado, o por que hagan mínima la distancia que quedará entre ellos. Esto implicaría pasar del enfoque sobre el predio o la parcela para el manejo de los recursos naturales, hacia un enfoque multi-escala (Liu y Taylor 2002), que considere también el entorno del predio analizado en cada caso.

# CAPÍTULO 3

## **ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS LEÑOSAS DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS EN EL SO DE LA PROVINCIA DE CHACO**



**CAPITULO 3****ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LA  
COMUNIDAD DE PLANTAS LEÑOSAS DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS EN  
EL SO DE LA PROVINCIA DE CHACO<sup>1</sup>****RESUMEN**

Se estudió la composición, la estructura y el estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas de los fragmentos remanentes del bosque de tres quebrachos en el SO de la Provincia de Chaco. Se trata de un tipo de bosque poco estudiado hasta el presente y fuertemente afectado por el avance de la frontera agropecuaria. A partir de 60 parcelas de muestreo distribuidas en 16 fragmentos (5 - >1000 ha), se determinó la riqueza y la composición específica de la comunidad, y el área basal y la densidad de cada una de las especies. Se detectaron 36 especies leñosas, todas ellas nativas; considerando a todas estas especies en conjunto se obtuvo un área basal promedio para todos los sitios de 24,73 m<sup>2</sup>/ha y una densidad de 13459 individuos/ha. Se encontró que entre las especies que conforman el estrato superior, se presenta una codominancia entre *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. El análisis de los tocones registrados muestra que, si bien existe la extracción selectiva, ésta no tiene una gran intensidad y no implicaría una alteración fuerte de la estructura del bosque. Para evaluar el estado de conservación se compararon los resultados obtenidos con datos publicados para quebrachales en áreas protegidas de otras subregiones del Chaco Argentino. Se encontró una notable similitud tanto en la riqueza como en los parámetros estructurales de la comunidad. Estas observaciones reflejan un estado de conservación del bosque de tres quebrachos que, teniendo en cuenta su alto grado de fragmentación, resulta sorprendentemente bueno.

---

<sup>1</sup> Este capítulo fue publicado en *Ecología Austral* 21: 179-188 (2011). Torrella, S., Oakley, L., Ginzburg, R., Adámoli, J., Galetto, L.

## INTRODUCCIÓN

A pesar de ser una de las comunidades del Chaco Argentino más amenazadas por el cambio de uso del suelo para agricultura, no se cuenta hasta el momento con información de detalle sobre los parámetros básicos de composición y estructura del ensamble de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos. En términos de composición específica, la información previa con la que se cuenta se limita a breves listados de las especies principales incluidas dentro de trabajos de orden regional o provincial. Morello y Adámoli (1974), en su clásico trabajo sobre la vegetación de la provincia del Chaco, para el “*quebrachal del óptimo de convivencia*”, hablan de codominancia entre *Schinopsis lorentzii*, *S. balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco* y mencionan a *Prosopis kuntzei*, *Caesalpinia paraguariensis* y *Cordia americana* como las principales acompañantes. Por su parte, Prado (1993), en una revisión sobre las distintas comunidades leñosas de la región, describe al bosque de tres quebrachos diferenciando sus dos estratos arbóreos: el superior codominado por los tres quebrachos y acompañados generalmente por *Ziziphus mistol* y *C. paraguariensis*, y, a veces por *Sideroxylon obtusifolium*; y el inferior compuesto por *Geoffroea decorticans* y especies de los géneros *Prosopis* y *Acacia*. Este autor también menciona un conspicuo estrato arbustivo compuesto por *Maytenus vitis-idaea*, *Capparis* spp. y *Porlieria microphylla*, entre otras. En su reseña sobre la vegetación del Chaco Santafesino, Lewis y Pire (1981), describen dos variantes de bosques de tres quebrachos en el noroeste de la provincia, aclarando que *S. lorentzii* aumenta en abundancia hacia el oeste, pero que dentro de los límites de la provincia, nunca llega a ser más importante que *S. balansae*. Además de las especies mencionadas por Prado (1993), agregan *Cercidium praecox*, *Celtis spinosa*, *Jodina rhombifolia*, *Trithinax biflabelata*, *Schinus polygamus*, *Scutia buxifolia*, *Acanthosyris falcata* y *Ruprechtia laxiflora* entre los árboles de segunda magnitud. En un trabajo previo sobre la vegetación de la provincia de Santa Fe, Ragonese (1941), destaca, además de algunas de las especies ya mencionadas, otros arbustos como *Castela coccinea* y *Achatocarpus* sp. Ninguno de estos trabajos aporta información cuantitativa sobre parámetros estructurales ni sobre la importancia relativa de cada una de las especies en la comunidad.

La composición específica y la estructura del bosque, en particular la densidad de individuos y su área basal pueden ser usadas para hacer inferencias sobre el estado de conservación del mismo. Dentro de la región chaqueña, en otros tipos de bosque, se ha

descrito por ejemplo una menor área basal (Bonino y Araujo 2005) y mayor riqueza, debido a la incorporación de especies asociadas a disturbios (Tálamó y Caziani 2003) en bosques secundarios que en primarios, y también menor densidad y área basal de las especies y clases diamétricas de mayor interés comercial en bosques explotados (Brassiolo 2005).

Como se dijo, no hay datos cuantitativos previos sobre parámetros estructurales en bosques de tres quebrachos. Por lo tanto, para referenciar la información generada en este trabajo, se la comparará con datos de riqueza y estructura de quebrachales de dos áreas protegidas de la región: el Parque Nacional Copo en el Chaco Semiárido (Tálamó 2006) y la Reserva El Bagual en el Chaco Húmedo (Maturó 2009).

La intensa fragmentación que presenta el bosque en el área de estudio (Capítulo 2), podría sugerir un estado general empobrecido en composición o degradado en estructura: se ha visto cómo el tamaño de los fragmentos de bosque podrían tener un efecto sobre la densidad de especies (Cagnolo et al. 2006), y cómo el borde del bosque se diferencia del interior, tanto en composición como en estructura (López de Casenave et al. 1995), por citar sólo ejemplos en esta región y sobre estos atributos.

Los objetivos de este capítulo son: generar información sobre composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos y evaluar su estado de conservación. En cuanto al primer objetivo, se plantea en particular (a) describir la composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas del bosque, evaluando la importancia relativa de cada una de las especies en la comunidad, (b) caracterizar a la comunidad (y a cada una de las especies) en términos de algunos atributos (presencia de espinas, persistencia del follaje, tipo de hoja y tipo de fruto) para poder compararlos con datos publicados para quebrachales del Chaco Húmedo, y (c) analizar la estructura poblacional de las principales especies del bosque, tanto las arbóreas como las arbustivas. Con respecto al segundo objetivo, evaluar el estado de conservación de estos bosques no resulta sencillo porque no se conocen bosques de tres quebrachos en excelente estado de conservación, contra los cuales comparar los parámetros aquí descritos. A modo de aproximación, por un lado se comparan los resultados del presente relevamiento con estudios realizados en quebrachales ubicados en otras subregiones del Chaco Argentino, algunos de ellos en áreas protegidas. Y por otro, se



evalúa la magnitud de la tala selectiva en los bosques de tres quebrachos, uno de los principales factores de disturbio de los bosques en la región Chaqueña (The Nature Conservancy et al. 2005).

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### Área de Estudio

El área de estudio ocupa aproximadamente 160.000 ha en el sudoeste de la Provincia del Chaco, en torno a las localidades de Las Breñas, Charata y General Pinedo (Figura 1). La cobertura del suelo se caracteriza por la presencia de isletas de bosques de tres quebrachos en distintos estados de conservación inmersas en una matriz de uso agrícola, que ya en 1957 ocupaba el 63% del área de estudio. Antes de que se desarrollara la actividad agropecuaria intensiva en la región, los bosques alternaban con “abras” o “pampas” ocupadas por pastizales nativos (Morello y Adámoli 1974). Naturalmente, estas abras fueron los primeros sectores en ocuparse para uso agrícola, a comienzos del Siglo XX. La presencia de las “pampas” quedó registrada en la toponimia local, así como en muchos otros sectores del Chaco Argentino. Posteriormente, se ha registrado un intenso proceso de desmonte, que además de provocar una drástica reducción en la superficie de bosque llevó a que los fragmentos remanentes sean cada vez más pequeños y se encuentren más aislados entre sí (ver Capítulo 2).

### Toma de datos

Se trabajó en 60 parcelas distribuidas en 16 fragmentos de bosque de diferentes tamaños, entre 5 y >1.000 hectáreas (Tabla 3.1 y Figura 3.1). En los fragmentos menores se ubicaron entre 1 y 3 parcelas, entre 6 y 7 en los medianos y 10-11 en los de mayor tamaño (Tabla 3.1). Las parcelas se dispusieron alejadas al menos 50 m del borde de los fragmentos y distanciadas entre sí al menos por 50 m (aunque por más de 100 m en la mayoría de los casos); su ubicación y orientación fueron elegidas al azar entre las posibilidades que no alteraran estos requisitos. Por razones logísticas, en 5 de las parcelas (3 de un fragmento pequeño y 2 de uno grande) el muestreo de arbustos y renovales no pudo realizarse. El muestreo se realizó durante el año 2008.

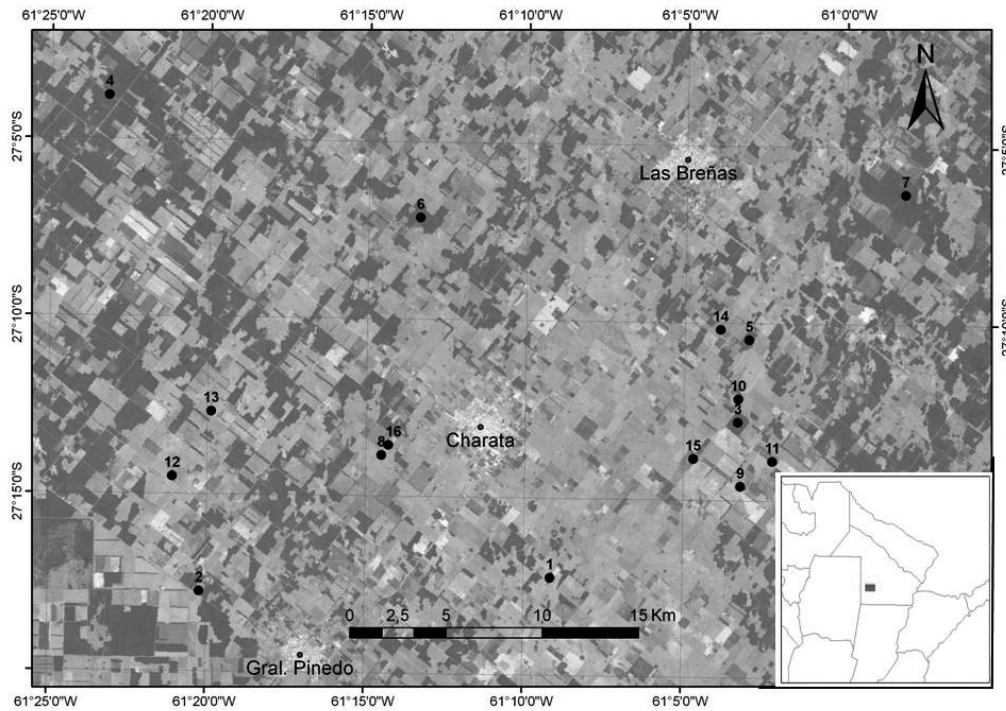


Figura 3.1. Imagen satelital de área de estudio, las áreas boscosas figuran en gris oscuro y las parcelas agrícolas en tonos de gris más claros. Los puntos numerados señalan los sitios de muestreo.

| Fragmento | Superficie (ha) | Parcelas |
|-----------|-----------------|----------|
| 13        | 5               | 1        |
| 16        | 7               | 1        |
| 1         | 9               | 3        |
| 8         | 9               | 3        |
| 14        | 9               | 1        |
| 11        | 11              | 1        |
| 9         | 17              | 1        |
| 12        | 17              | 1        |
| 10        | 19              | 1        |
| 15        | 27              | 1        |
| 5         | 54              | 6        |
| 3         | 96              | 7        |
| 2         | 125             | 6        |
| 6         | 205             | 6        |
| 7         | >500            | 10       |
| 4         | >1000           | 11       |

Tabla 3.1. Listado de los 16 sitios de muestreo donde se indica el número correspondiente que aparece en la Figura 3.1, la superficie de cada fragmento y la cantidad de parcelas de muestreo en cada uno de ellos.

En la selección de los sitios de muestreo se buscó evitar los fragmentos de bosque con evidentes signos de explotación forestal intensiva, (i.e. estrato superior muy abierto o ausente, sotobosques raleados con fines ganaderos), con el objetivo de representar las

situaciones de menor intervención antrópica. No fue posible encontrar fragmentos mayores a 500 ha que cumplieran en su totalidad con estos requisitos. No obstante lo cual se decidió incluir en el estudio dos fragmentos de más de 500 ha, para incorporar al análisis esta variabilidad presente en el paisaje.

En cada parcela, de 4 × 100 m, se registraron todos los individuos leñosos con DAP (diámetro a la altura del pecho) mayor o igual a 5 cm. Para cada individuo se registró la especie y el DAP. Para incluir a renovales y arbustos, dentro de cada una de estas parcelas se delimitó otra de 2 × 50 m, donde además se registraron todos los tallos o ramas (ya que no siempre es posible distinguir individuos) leñosos con DAP menor a 5 cm y con DA10 (diámetro a 10 cm de altura) mayor o igual a 1cm. Para cada tallo o rama se registró la especie y el DA10. Esta metodología de muestreo fue adaptada de Tálamo (2006) y Maturo (2009). También se midieron los diámetros de los tocones resultantes de la extracción selectiva. Los individuos que no pudieron ser identificados a campo fueron coleccionados e identificados en el herbario de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario. Para la nomenclatura botánica se utilizó el Catálogo de las Plantas Vasculares del Conosur ([www.darwin.edu.ar](http://www.darwin.edu.ar)).

Para evaluar si la lista de especies obtenida es lo suficientemente completa y si refleja la composición de la comunidad se elaboró la curva rarefaccionada de acumulación de especies y se estimó la riqueza de la comunidad de plantas leñosas en el paisaje, a través de los estimadores ACE -Abundance-based Coverage Estimator- y Chao 1, utilizando el programa Estimates 8.0.0 (Colwell 2006). La curva de acumulación de especies permite una primera aproximación, analizando si se alcanza o no una asíntota, en este caso se evaluó el ajuste al modelo asintótico de Clench (1) que en ambientes similares brindó soluciones adecuadas (Tálamo 2006). Luego, a partir de los estimadores no paramétricos mencionados, es posible estimar el grado de completitud de una muestra (Chao 2004) basándose en la distribución de las especies raras (a mayor cantidad de especies raras encontradas, mayor probabilidad de que haya especies no detectadas).

$$(1) S_{(x)} = ax / (1 + bx)$$

Donde S es la riqueza esperada para un determinado número de individuos (x), a y b son constantes.

Considerando en conjunto a las 60 parcelas del muestreo, se calculó para cada especie su área basal ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ), su densidad (cantidad de individuos (o tallos)/ha) y su frecuencia (número de parcelas en las que se registró la especie/número total de parcelas). A estos parámetros se los relativizó para obtener el índice de valor de importancia (IVI) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) de cada especie, según la fórmula 2. Este índice permite evaluar la importancia relativa de cada una de las especies en la comunidad.

$$(2) \text{IVI}_i = 100 \times \frac{\text{AB}_i}{\text{AB}_t} + 100 \times \frac{\text{D}_i}{\text{D}_t} + 100 \times \frac{\text{F}_i}{\text{F}_t}$$

Índice de valor de importancia (IVI) para la especie i:  $\text{AB}_i$ = área basal de la especie i,  $\text{AB}_t$ =área basal total,  $\text{D}_i$ = densidad de la especie i,  $\text{D}_t$ = densidad total,  $\text{F}_i$ = frecuencia de la especie i,  $\text{F}_t$ = frecuencia total.

El área basal ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ) y la densidad (cantidad de individuos (o tallos)/ha) promedio para la comunidad fueron también calculadas. Los valores encontrados para estos parámetros fueron comparados con resultados publicados para dos áreas protegidas en otras subregiones del Chaco: el Parque Nacional Copo en Santiago del Estero, en el Chaco Semiárido (Tálamo 2006) y los quebrachales de la Reserva El Bagual en la Provincia de Formosa, Chaco Húmedo (Maturó 2009).

A partir de datos bibliográficos (Peña-Chocarro et al. 2006) y observaciones de campo, se caracterizó a las especies registradas según los siguientes atributos: presencia de espinas, tipo de hoja (simple, compuesta, áfilo), tipo de fruto (seco, carnoso, subcarnoso), persistencia del follaje y hábito. Para el primero de ellos, se consideraron espinas y cualquier otra estructura funcionalmente similar presente en hojas, ramas o troncos. Los valores encontrados fueron comparados con resultados reportados para los quebrachales de la Reserva El Bagual.

## RESULTADOS

En las 60 parcelas muestreadas se han registrado y medido 9.458 individuos o tallos, correspondientes a 36 especies y 21 familias botánicas (Tabla 3.2). *Schinopsis heterophylla* (el híbrido entre ambos quebrachos colorados) fue considerada para las distintas estimaciones como una entidad taxonómica independiente.

| Especie   | Familia         | Hábito | Presencia  |   | Follaje | Tipo de | Tipo de | AB Rel. | Dens. Rel. | Frec. Rel. | IVI  |
|---|-----------------|--------|------------|---|---------|---------|---------|---------|------------|------------|------|
|   |                 |        | de espinas |   |         | hoja    | fruto   |         |            |            |      |
| <i>Schinopsis balansae</i>                      | Anacardiaceae   | 1      | si         | s | s       | s       | s       | 15,8    | 2,0        | 5,0        | 22,7 |
| <i>Aspidosperma quebracho-</i><br><i>blanco</i> | Apocynaceae     | 1      | si         | p | s       | s       | s       | 13,4    | 1,2        | 6,2        | 20,8 |
| <i>Prosopis kuntzei</i> **                      | Fabaceae        | 1      | si         | - | a       | subc    | subc    | 14,0    | 0,9        | 5,5        | 20,3 |
| <i>Ziziphus mistol</i>                          | Rhamnaceae      | 1      | si         | d | s       | c       | c       | 4,8     | 0,8        | 4,7        | 10,3 |
| <i>Caesalpinia paraguariensis</i>               | Fabaceae        | 1      | no         | d | c       | subc    | subc    | 4,3     | 0,9        | 4,5        | 9,7  |
| <i>Schinopsis lorentzii</i>                     | Anacardiaceae   | 1      | si         | s | c       | s       | s       | 5,6     | 0,4        | 3,1        | 9,1  |
| <i>Cordia americana</i>                         | Boraginaceae    | 1      | no         | d | s       | c       | c       | 3,0     | 2,2        | 3,1        | 8,3  |
| <i>Schinopsis heterophylla</i>                  | Anacardiaceae   | 1      | no         | s | s       | s-c     | s       | 1,8     | 0,0        | 0,9        | 2,8  |
| <i>Jodina rhombifolia</i>                       | Santalaceae     | 1      | si         | p | s       | c       | c       | 0,2     | 0,2        | 2,0        | 2,4  |
| <i>Prosopis alba</i>                            | Fabaceae        | 1      | si         | d | c       | subc    | subc    | 0,9     | 0,1        | 1,0        | 1,9  |
| <i>Acanthosyris falcata</i>                     | Santalaceae     | 1      | si         | p | s       | c       | c       | 0,2     | 0,1        | 0,6        | 0,9  |
| <i>Sideroxylon obtusifolium</i>                 | Sapotaceae      | 1      | si         | s | s       | c       | c       | 0,3     | 0,0        | 0,5        | 0,8  |
| <i>Carica quercifolia</i>                       | Caricaceae      | 1      | no         | s | s       | c       | c       | 0,1     | 0,0        | 0,2        | 0,3  |
| <i>Ceiba chodatii</i>                           | Bombacaceae     | 1      | si         | d | c       | s       | s       | 0,1     | 0,0        | 0,1        | 0,2  |
| <i>Tabebuia heptaphylla</i>                     | Bignoniaceae    | 1      | no         | d | c       | s       | s       | 0,0     | 0,0        | 0,0        | 0,01 |
| <i>Acacia praecox</i>                           | Fabaceae        | 1.2    | si         | d | c       | s       | s       | 15,5    | 13,8       | 6,7        | 36,0 |
| <i>Achatocarpus praecox</i>                     | Achatocarpaceae | 2      | si         | d | s       | c       | c       | 7,6     | 25,6       | 6,8        | 40,1 |
| <i>Celtis pallida</i>                           | Celtidaceae     | 2      | si         | d | s       | c       | c       | 3,1     | 14,7       | 6,5        | 24,3 |
| <i>Capparis retusa</i> *                        | Capparaceae     | 2      | no         | p | s       | s       | s       | 3,3     | 12,0       | 6,6        | 22,0 |
| <i>Coccoloba argentinensis</i>                  | Polygonaceae    | 2      | no         | d | s       | s       | s       | 1,7     | 13,6       | 6,0        | 21,3 |
| <i>Portleria microphylla</i>                    | Zygophyllaceae  | 2      | si         | d | c       | s       | s       | 0,3     | 2,5        | 5,2        | 8,0  |
| <i>Capparis tweediana</i>                       | Capparaceae     | 2      | no         | p | s       | c       | c       | 0,8     | 3,2        | 4,0        | 8,0  |
| <i>Schinus fasciculata</i>                      | Anacardiaceae   | 2      | si         | p | s       | c       | c       | 1,3     | 1,6        | 5,0        | 7,8  |
| <i>Castela coccinea</i>                         | Simaroubaceae   | 2      | si         | d | s       | c       | c       | 0,3     | 0,8        | 3,5        | 4,6  |
| <i>Solanum argentinum</i>                       | Solanaceae      | 2      | no         | d | s       | c       | c       | 0,1     | 0,8        | 2,2        | 3,2  |
| <i>Maytenus spinosa</i> **                      | Celastraceae    | 2      | si         | d | s       | s       | s       | 0,1     | 0,5        | 2,2        | 2,8  |
| <i>Cereus forbesii</i>                          | Cactaceae       | 2      | si         | - | a       | c       | c       | 0,3     | 0,2        | 2,4        | 2,8  |
| <i>Acacia aroma</i>                             | Fabaceae        | 2      | si         | d | c       | subc    | subc    | 0,1     | 0,4        | 1,0        | 1,5  |
| <i>Banara umbraticola</i>                       | Flacourtiaceae  | 2      | no         | s | s       | c       | c       | 0,1     | 0,3        | 1,1        | 1,5  |
| <i>Capparis speciosa</i>                        | Capparaceae     | 2      | no         | p | s       | c       | c       | 0,2     | 0,4        | 0,7        | 1,4  |
| <i>Capparis atamisquea</i>                      | Capparaceae     | 2      | no         | p | s       | c       | c       | 0,2     | 0,2        | 0,7        | 1,1  |
| <i>Schinus bumelioides</i>                      | Anacardiaceae   | 2      | si         | p | s       | c       | c       | 0,1     | 0,3        | 0,6        | 1,1  |
| <i>Gochnatia argentina</i>                      | Asteraceae      | 2      | no         | d | s       | s       | s       | 0,0     | 0,3        | 0,4        | 0,7  |
| <i>Aloysia</i> sp.                              | Verbenaceae     | 2      | no         | d | s       | s       | s       | 0,0     | 0,1        | 0,5        | 0,6  |
| <i>Mimosa detinens</i>                          | Fabaceae        | 2      | si         | d | c       | s       | s       | 0,0     | 0,1        | 0,4        | 0,5  |
| <i>Geoffroea decorticans</i>                    | Fabaceae        | 2      | si         | d | c       | c       | c       | 0,0     | 0,0        | 0,1        | 0,1  |

Tabla 3.2. Especies (arbóreas arriba, arbustivas abajo) registradas en el estudio y sus características. Abreviaturas: Hábito: 1= arbóreo, 2= arbustivo; Follaje d= decíduo, s= semidecíduo, p= perenne. Tipo de hoja: s= simples, c= compuestas, a= áfilo; Tipo de fruto: c= carnoso, s= seco, subc= subcarnoso; AB Rel. = área basal relativa (%); Dens. Rel.= densidad relativa (%); Frec. Rel.= frecuencia relativa (%); IVI = índice de valor de importancia. \*consideradas con frutos secos, aunque presentan semillas con arilos carnosos. \*\*como presenta hojas prontamente caducas, fue considerada áfila.

La curva rarefaccionada de acumulación de especies muestra una forma asintótica en la que los últimos 2000 individuos incorporan solamente una especie nueva (Figura 3.2), mostrando el alto grado de completitud que tiene el muestreo realizado. Los estimadores utilizados confirman esto, con valores que indican un 92,3% de completitud en el caso de Chao 1 y un 94,4% si se utiliza ACE. Estos resultados muestran que el esfuerzo de muestreo resultó satisfactorio para describir la composición específica de esta comunidad.

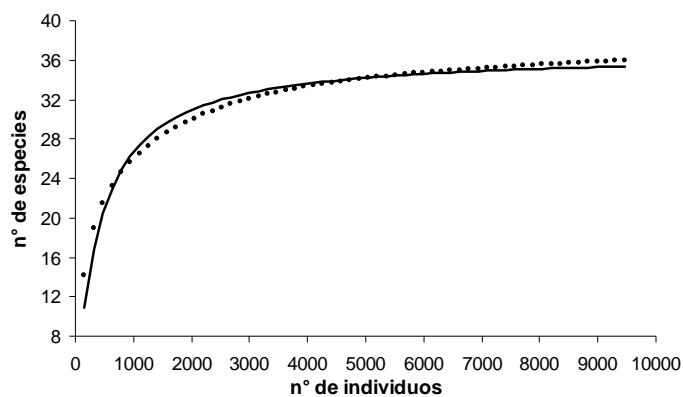


Figura 3.2. Curva rarefaccionada de acumulación de especies leñosas (puntos) y función asintótica de Clench ajustada a la curva (línea negra).  $R^2 = 0.97205$ ;  $y = 0.09782 x / (1 + 0.00266 x)$ .

La Tabla 3.2 muestra la lista de especies leñosas registradas y sus familias botánicas, ordenadas según el índice de valor de importancia (IVI), y las características de cada una de ellas en cuanto a hábito, presencia de espinas, caducidad de follaje, tipo de hojas y tipo de frutos. Las especies arbóreas con mayores valores de IVI son *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis kuntzei*, *Ziziphus mistol*, *Caesalpinia paraguariensis* y *Schinopsis lorentzii*. Sin embargo, por sus elevadas densidades y frecuencias relativas, son tres especies arbustivas (*Achatocarpus praecox*, *Acacia praecox*, *Celtis pallida*), las de mayores valores de IVI en la comunidad.

Considerando el conjunto de datos para todos los sitios, a todas las clases diamétricas y a todas las especies, los valores medios de área basal y densidad son 24,73 m<sup>2</sup>/ha y 13.459 individuos/ha respectivamente. La clase diamétrica inferior concentra a más del 90% de los individuos y supera al resto de las clases también en términos de área basal (Figura 3.3).

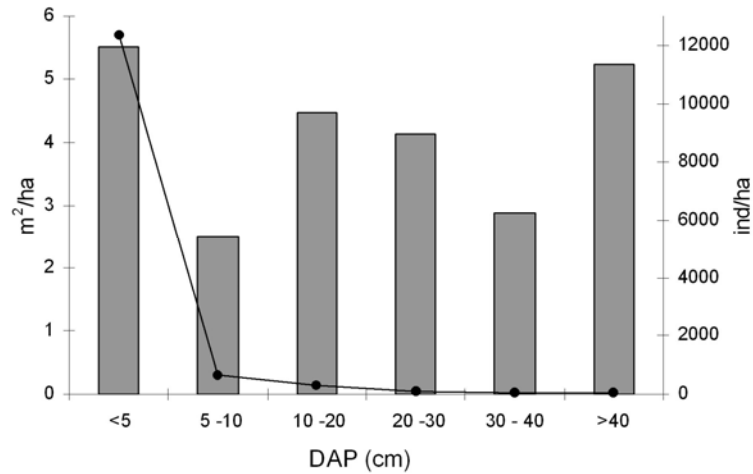


Figura 3.3. Estructura de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos considerando los datos de 60 parcelas distribuidas en 16 fragmentos de bosque. Barras: área basal; círculos: densidad.

Se encontró que el 70,3% de los individuos o tallos corresponde a especies que poseen espinas, el 79,1% a especies que pierden sus hojas (al menos parcialmente); el 73% presenta hojas simples y el 50% posee frutos carnosos. No se advierten grandes diferencias entre la distribución por individuos y por especies para las distintas características (Figura 3.4).

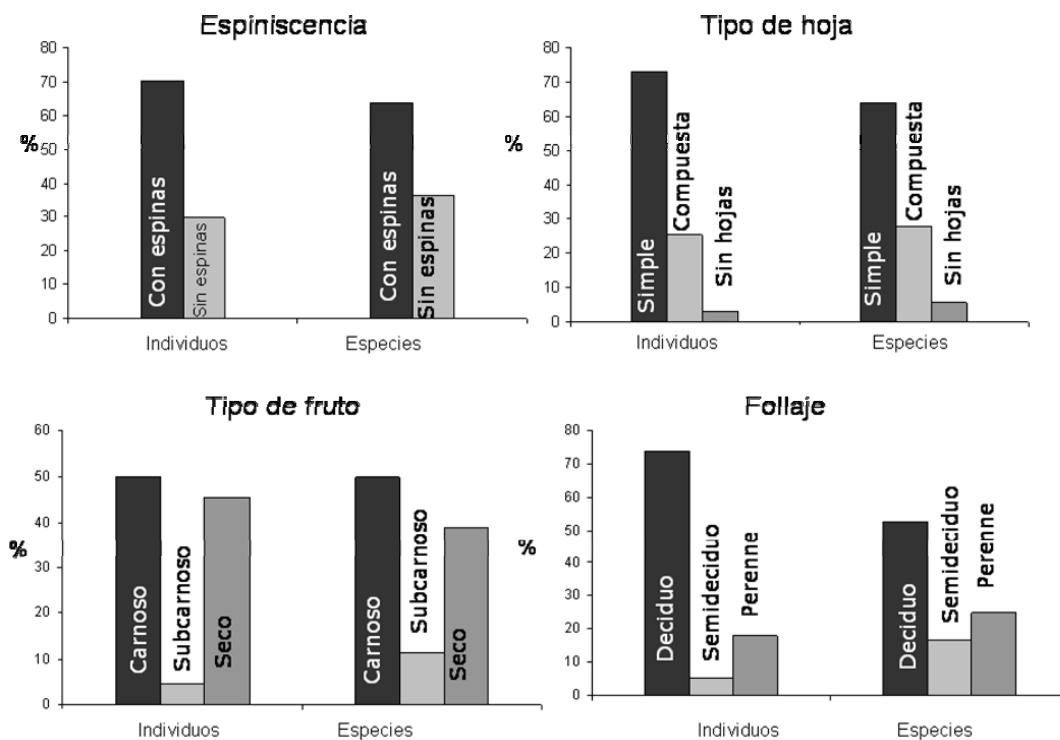


Figura 3.4. Distribución de algunas características de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos expresadas como porcentaje de individuos y de especies que las presentan.

Para las especies arbóreas, a excepción de *P. kuntzei*, los gráficos de densidad en función de diámetro muestran la característica curva en forma de “J” invertida, con un alto número de renovales (Figura 3.5). *Acacia praecox* presenta una densidad de individuos con DAP < 5 similar a la de las especies arbustivas más importantes, pero también valores altos de área basal en las clases intermedias (Figura 3.6), reflejando que puede presentarse como arbusto y como árbol de pequeño porte.

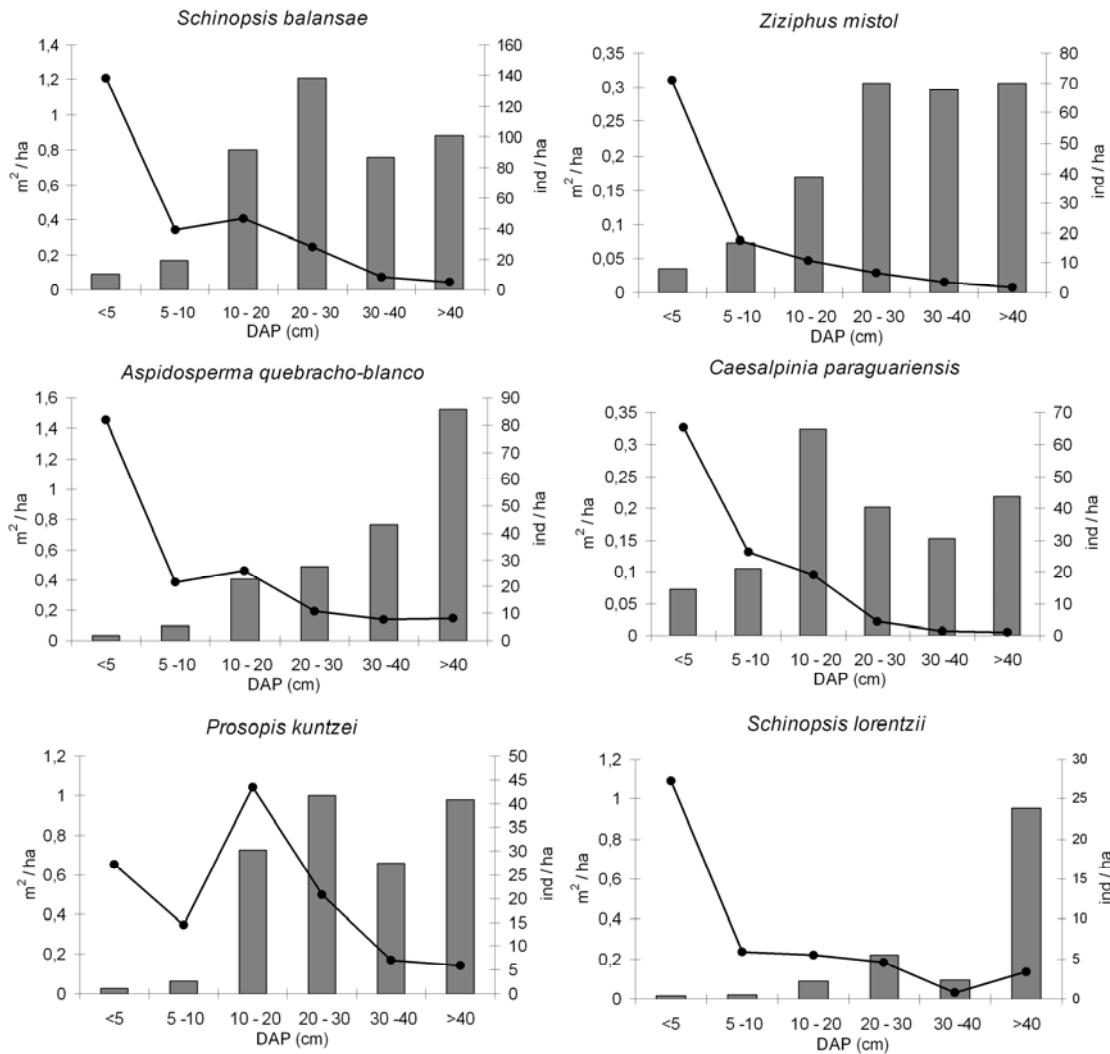


Figura 3.5. Estructura poblacional de las principales especies arbóreas del bosque de tres quebrachos según el índice de valor de importancia (IVI). Barras: área basal; círculos: densidad.



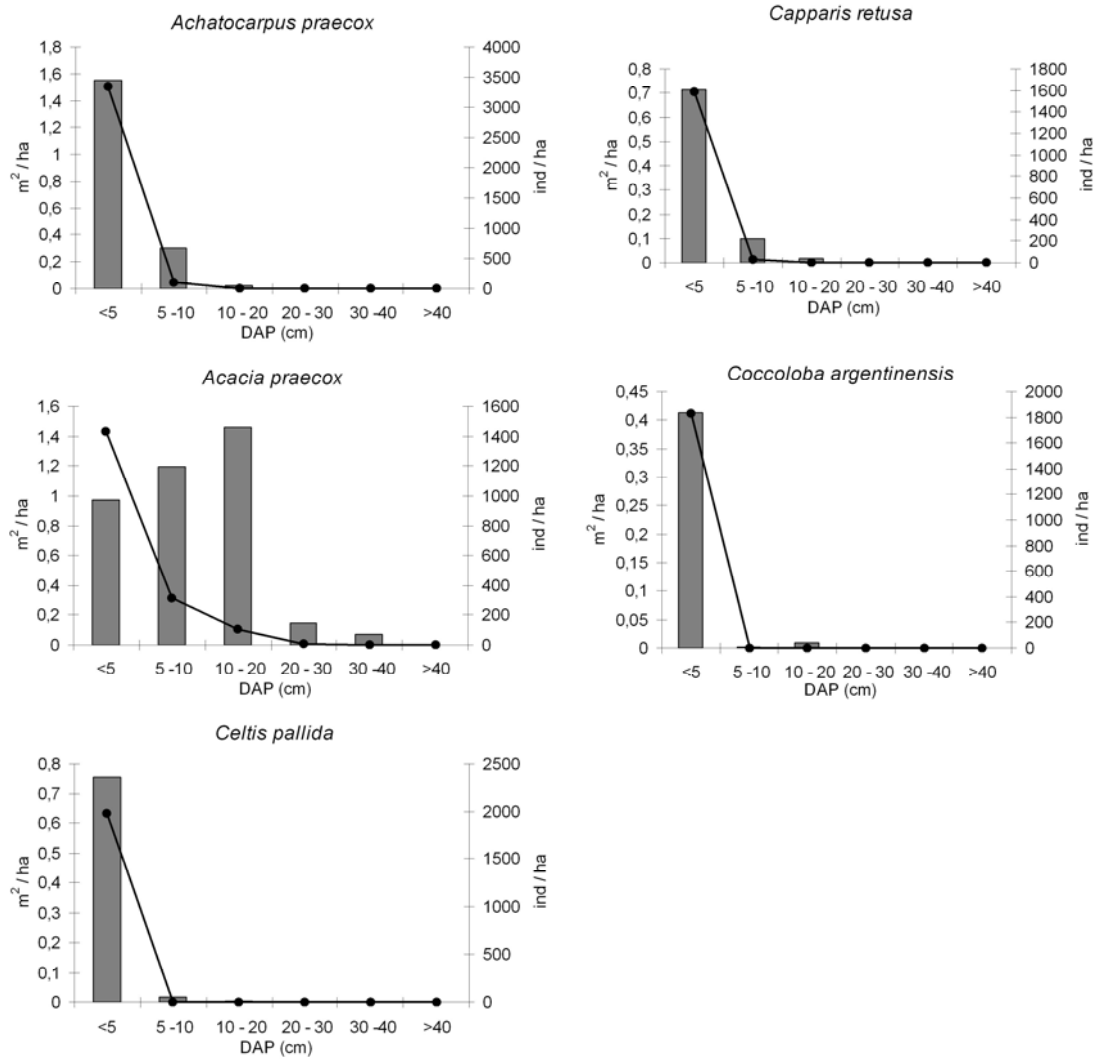


Figura 3.6 – Estructura poblacional de las principales especies arbustivas del bosque de tres quebrachos según el índice de valor de importancia (IVI). Barras: área basal; círculos: densidad.

En cuanto a los tocones, se los halló en una densidad de 27,08 ind/ha, con un área basal de 1,71 m²/ha. Esto representa el 0,2% de la densidad y el 6,92% del área basal de los individuos en pie. La clase diamétrica con más presencia de tocones es la de 10-20 cm pero la mayor parte del área basal es aportada por las 2 clases superiores (Figura 3.7).

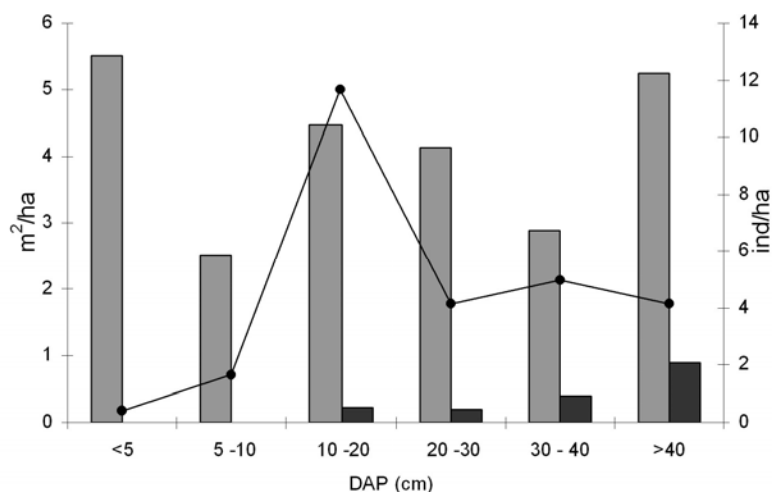


Figura 3.7. Densidad (círculos negros) y área basal (barras negras) de tocones por clase diamétrica, comparados con los datos de área basal correspondientes a individuos en pie (barras grises). Los datos fueron obtenidos en 16 fragmentos de bosque de tres quebrachos.

Los resultados de riqueza de especies leñosas, área basal y densidad obtenidos fueron comparados con aquellos reportados para los bosques primarios del Parque Nacional Copo en Chaco Semiárido (Tálamo 2006) y para los quebrachales de la Reserva El Bagual (REB), en el Chaco Húmedo (Maturo 2009). No se observan grandes diferencias en la riqueza de especies leñosas, el área basal es similar a la reportada para los quebrachales de la REB y está dentro del rango de valores encontrados en Copo; y la densidad de individuos resulta levemente superior en el bosque de tres quebrachos en comparación a los valores hallados en Copo (hay que tener en cuenta que en el trabajo en Copo se consideraron individuos y tallos desde 0,5cm de diámetro; Tabla 3.3). Si bien hay diferencias en los esfuerzos de muestreo (REB 500 m<sup>2</sup>, Copo 9.600 m<sup>2</sup>) y en las superficies abarcadas (REB 3.400 ha, Copo 114.000 ha), en ambos casos los autores estimaron una completitud en el relevamiento de más del 90% de las especies presentes.

|                                 | Copo         | REB  | B3Q   |
|---------------------------------|--------------|------|-------|
| Riqueza de especies             | 31           | 34   | 36    |
| Área basal (m <sup>2</sup> /ha) | 15.6 - 38    | 22,2 | 24,7  |
| Densidad total (ind/ha)         | 5550 - 12172 | sd   | 13460 |
| Densidad DAP>10cm (ind/ha)      | sd           | 640  | 440   |

Tabla 3.3. Riqueza y estructura de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos (B3Q), los quebrachales de la Reserva El Bagual (REB) y los bosques primarios del Parque Nacional Copo. sd = sin datos.

## DISCUSIÓN

### Composición y estructura

Los resultados indican que el esfuerzo de muestreo realizado para describir la composición específica de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos resultó satisfactorio. Tanto la curva de acumulación de especies como los estimadores de riqueza utilizados muestran que se registró un alto porcentaje de las especies presentes en el paisaje. La comparación con la riqueza de especies encontrada en áreas protegidas de la región Chaqueña apoya esta conclusión.

Entre las especies arbóreas, la de mayor índice de valor de importancia (IVI) es *Schinopsis balansae*, seguida por *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis kuntzei*, *Ziziphus mistol*, *Caesalpinia paraguariensis* y *Schinopsis lorentzii* (Tabla 3.2). Los gráficos de densidad en función de la clase diamétrica para estas especies, a excepción de *P. kuntzei*, muestran la característica curva en forma de “J” invertida, con un mayor número de individuos renovales (Figura 3.5). Esto indicaría, *a priori*, que hay regeneración de las principales especies arbóreas a nivel de paisaje. La forma de la curva de *P. kuntzei* es característica de especies con establecimiento esporádico de renovales, típicamente en respuesta a la formación de claros, como podría ser el caso.

De las especies arbóreas, *S. balansae*, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco* forman, junto con *S. heterophylla*, el estrato superior, y el resto se incluye en el estrato medio del bosque. Los resultados muestran que en el estrato superior los índices de valor de importancia de *S. balansae* y *A. quebracho-blanco* son similares entre sí (22,72 y 20,78 respectivamente), y duplican al de *S. lorentzii* (9,09). *S. heterophylla* presenta un IVI tres veces menor que este último (2,76). Estos resultados muestran que el estrato superior del bosque estaría codominado claramente por *S. balansae* y *A. quebracho-blanco*. No se encontró entonces, en este trabajo, la dominancia compartida entre *S. balansae*, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco* con la que se describió a estos bosques anteriormente (Morello y Adámoli 1974, Prado 1993). Esta discrepancia seguramente se deba a que mientras los trabajos citados cuentan con breves descripciones cualitativas del bosque de tres quebrachos en el marco de valiosos estudios de escala regional, la presente descripción tiene un nivel de detalle mucho mayor, permitiendo por primera

vez cuantificar la importancia relativa de cada una de las especies en la comunidad. En *S. lorentzii* es notable la diferencia entre el área basal aportada por la clase superior y las intermedias (Figura 3.5), lo que podría reflejar que ha sido particularmente afectada por la tala. El hecho de que muchos de los individuos mayores estén huecos (obs. pers.) apoyaría esta posibilidad. Se destaca que no se observó segregación espacial ni topográfica entre *S. balansae* y *S. lorentzii*, encontrándose las dos especies compartiendo las mismas formaciones, aunque siendo la primera mucho más abundante. Entre las principales especies según el IVI, se encuentran varias especies de hábito arbustivo: *Achatocarpus praecox*, *Acacia praecox*, *Celtis pallida*, *Capparis retusa* y *Coccoloba argentinensis*. Nótese que de ellas solamente *Acacia praecox* tiene valores importantes de área basal relativa (Tabla 3.2), ya que es la única que no se concentra casi exclusivamente en la clase diamétrica menor, sino que tiene una participación considerable hasta la clase de 20-30 cm de DAP, y presenta algunos ejemplares aún mayores. La elevada densidad de estas especies (junto con otras también muy abundantes, como *Capparis tweediana* y *Porlieria microphylla*) en la clase diamétrica inferior le dan a los fragmentos de bosque la característica de presentar un estrato arbustivo muy cerrado, a menos que se lo use para el pastoreo de ganado (obs. pers.). Es notable que la clase diamétrica inferior (DAP < 5 cm) supere al resto de las clases en términos de área basal (Figura 3.3). En comparación con las listas de especies mencionadas en los antecedentes, llama la atención que en ninguno de éstos estaba nombrada *C. argentinensis*, que apareció entre las más abundantes en este estudio. El caso contrario es el de los “algarrobos” (*Prosopis alba*, *P. nigra*); mientras que solamente fue encontrado *P. alba* con muy baja frecuencia, pero son mencionados dentro de las principales especies en la mayoría de las descripciones previas.

Con respecto a la distribución de las características encontradas en el bosque de tres quebrachos y en los quebrachales del Chaco Húmedo (Maturó 2009), las mayores diferencias radican en que estos últimos muestran comunidades con especies que tienen menor presencia de espinas (40%), de follaje deciduo (40%) y de frutos secos (40%); mientras que las proporciones de hojas simples y compuestas son similares en ambos tipos de bosque. Como era de esperar, considerando que las precipitaciones en el área de estudio son menores que en el Chaco Húmedo, se encontró en el bosque de tres quebrachos una mayor proporción de individuos con características que pueden asociarse a condiciones xerofíticas, como son presencia de espinas y follaje deciduo.

En otras subregiones del Chaco, en particular en el Chaco Serrano, se han estudiado los efectos de la fragmentación sobre comunidades y poblaciones vegetales, encontrándose algunas tendencias sobre distintos parámetros. En cuanto a composición, se ha encontrado mayor densidad de especies vegetales en los fragmentos grandes que en los chicos (Cagnolo et al. 2006). En cuanto a atributos funcionales, se estudiaron y detectaron efectos de la fragmentación sobre la polinización, fructificación y producción de semillas (Aizen y Feinsinger 1994, Aguilar y Galetto 2004, Chacoff et al. 2004, Galetto et al. 2007), la remoción y dispersión de frutos (Ferrerías et al. 2008, Aguilar et al. 2009, Grilli y Galetto 2009, Ponce et al. 2012), la germinación (Ashworth y Martí 2011), la herbivoría (Valladares et al. 2006, Galetto et al. 2007, Aguilar et al. 2009, Ferrerías y Galetto 2010) y sobre la colonización micorrízica (Grilli et al. 2012). Por otra parte, en el Chaco Semiárido, se reportaron diferencias en la composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas de los bordes con respecto al interior del bosque (López de Casenave et al. 1995). Teniendo en cuenta la historia reciente de fragmentación y la presión de cambio de uso del suelo que se mantiene sobre estos bosques, se plantea la necesidad de investigar si este proceso ha afectado o afecta a la composición, la estructura o la dinámica de los fragmentos remanentes del bosque de tres quebrachos.

### **Estado de conservación**

Este trabajo constituye el primer relevamiento detallado sobre la composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas de los bosques de tres quebrachos. Esto, sumado a la ausencia de un área de este tipo de bosque con algún estatus de protección (i.e., reserva o parque) y que pueda considerarse poco disturbada, constituye una dificultad para evaluar el estado de conservación de los fragmentos de bosques en el área de estudio, ya que no se cuenta con parámetros de base contra los cuales comparar los resultados obtenidos. Sin embargo, los parámetros de riqueza y estructura registrados en este trabajo son similares a los reportados para dos áreas que concentran un gran esfuerzo de conservación en el Chaco Argentino: el Parque Nacional Copo y la Reserva Privada El Bagual.

Brassiolo (2005) caracteriza los tipos de bosque en el Chaco Semiárido, según su nivel de degradación, definiendo tres categorías, en orden de degradación creciente: “monte

alto o bosque aprovechable”, “monte bajo o bosque en regeneración” y “monte degradado o bosque de mistol”. La primera de ellas tiene la característica de presentar en las clases diamétricas superiores (DAP >30) una densidad de “unos 35 ind/ha” y un área basal de quebrachos (*Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) de 7m<sup>2</sup>/ha. En el presente relevamiento encontramos una densidad de 56 ind/ha para esas clases diamétricas y un área basal de quebrachos (*Schinopsis lorentzii*, *S. balansae*, *S. heterophylla* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) de 9,08 m<sup>2</sup>/ha. Es decir, la densidad de individuos en las clases diamétricas superiores y el área basal de las especies del estrato superior (*S. balansae*, *S. lorentzii*, *S. heterophylla* y *A. quebracho-blanco*) se ubican por encima de los valores que Brassiolo (2005) define para los tipos de bosque menos degradados en el Chaco semiárido. Aunque hay que tener en cuenta las diferencias subregionales y las distintas escalas de análisis entre el trabajo citado y el aquí presentado.

Se destaca además el hecho de que en el relevamiento no se han registrado especies exóticas, sino que la totalidad de las especies registradas son consideradas nativas para el área de estudio. Esto tiene especial relevancia considerando que en otros ambientes se ha visto cómo la incidencia de especies exóticas es mayor en bosques fragmentados que en bosques continuos (Becerra y Simonetti 2013). Claro que esto no significa que alguna o algunas de las especies no estén actuando como invasoras en este sistema. Es decir, no se puede descartar un proceso de homogenización de las comunidades mediante la expansión de especies nativas como los descritos por Tabarelli et al. (2012). Solamente en los bordes de algunos pocos fragmentos se han observado ejemplares de *Melia azedarach* (“Paraíso”), una especie exótica y potencialmente invasora. No se han registrado ejemplares de esta especie (ni de otras especies exóticas) en las parcelas de muestreo, ni han sido vistos en el interior de los fragmentos fuera de las parcelas.

El análisis de los tocones registrados muestra que, si bien existe la extracción selectiva, ésta no tiene una gran intensidad. La mayor parte de los individuos cortados corresponde a las clases entre 10 y 30 cm de DAP, que son usadas principalmente para postes. Sin embargo, en esas clases diamétricas, los tocones solamente representan el 4% del total de individuos en pie. Esto no correspondería con un uso comercial del recurso sino con uno de autoconsumo. Es decir, el modo de uso de este recurso en el

tipo de fragmentos estudiados en la zona no implicaría una alteración fuerte de la estructura del bosque.

Se han hecho observaciones de avifauna en la zona y se ha detectado que los fragmentos remanentes de bosque de tres quebrachos albergan un interesante ensamble de aves. En 12 días de observaciones en el año 2008 se relevaron 28 fragmentos (2 - > 1.000 ha) registrando en total 149 especies considerando el interior y los bordes del bosque (Di Giácomo, Di Giácomo y Kopuchian, datos no publ.). Entre las aves observadas se destacan *Amazona aestiva* (Loro Hablador), de interés especial para la conservación; *Dryocopus schulzi* (Carpintero Negro), considerada globalmente amenazada; y la presencia de otras 7 especies de carpinteros que indicaría que la vegetación de los fragmentos de bosques presenta una estructura madura. También es notable la presencia de otras aves del interior del bosque como *Ortalis canicollis* (Charata) o *Crypturellus tataupa* (Tataupa común), que se verían rápidamente afectadas por la disminución de la cobertura boscosa (Di Giácomo, Di Giácomo y Kopuchian, com. pers.).

Teniendo en cuenta la intensidad del proceso de expansión agropecuaria en la zona de estudio, el conjunto de las observaciones presentadas en este trabajo indica que el bosque de tres quebrachos presenta fragmentos remanentes con una riqueza, composición y estructura que reflejan un estado de conservación sorprendentemente bueno. Teniendo en cuenta además el alto valor para la conservación que se ha destacado que tienen este tipo de fragmentos e incluso más pequeños en paisajes predominantemente agrícolas (e.g. Turner y Corlett 1996, Arroyo-Rodríguez et al. 2009, Berhane et al. 2013), se pueden albergar expectativas de conservación a largo plazo para el bosque de tres quebrachos, en la medida en que se implementen acciones en este sentido.

# CAPÍTULO 4

## RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE Y LA ESTRUCTURA Y REGENERACIÓN DE SU ENSAMBLE DE ESPECIES ARBÓREAS





**CAPÍTULO 4****RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE  
Y LA ESTRUCTURA Y REGENERACIÓN DE SU  
ENSAMBLE DE ESPECIES ARBÓREAS <sup>1</sup>****RESUMEN**

Los bosques del Chaco Argentino han sido severamente afectados por la expansión agropecuaria durante las últimas décadas, los más afectados son aquellos asentados en las zonas más favorables para la agricultura, como los bosques de tres quebrachos. El objetivo de este capítulo es analizar el proceso de fragmentación, considerando la escala espacial (a escala de fragmento y de paisaje) y temporal, estudiando sus efectos sobre la estructura del bosque (densidad y área basal) y sobre el reclutamiento de árboles. Todos los árboles (adultos y renovales) fueron registrados y medidos en 112 parcelas (400 m<sup>2</sup>) distribuidas en 28 fragmentos (0,9 a 160 ha) ubicados en cuatro muestras diferentes de paisaje (4.500 ha) en una zona ambientalmente homogénea. Las cuatro muestras de paisaje presentan distinto grado de cobertura de bosque (alto / bajo) y diferente historia de cambios en el uso del suelo (alta deforestación / baja deforestación). Usando modelos lineales mixtos e inferencia en múltiples modelos, se evaluaron los efectos del tamaño actual e histórico de los fragmentos, de la cobertura de bosque en el paisaje y de la historia de deforestación sobre la densidad y el área basal del ensamble de especies arbóreas del bosque. Se consideró el ensamble completo y también los grupos de especies de los estratos medio y superior por separado. Los resultados muestran que la fragmentación no ha afectado severamente la estructura de las clases etarias mayores en los fragmentos remanentes, pero sí al reclutamiento de árboles, lo que puede afectar la capacidad del bosque de perpetuarse como tal en el tiempo. Se encontraron relaciones positivas entre la densidad de renovales y el tamaño de los fragmentos para las especies

---

<sup>1</sup> Este capítulo fue publicado en *Forest Ecology and Management* 307:147-154 (2013). Torrella, S., Ginzburg, R., Adámoli, J. y Galetto, L.

del estrato medio; como también entre la densidad de renovales y la cobertura de bosque en el paisaje para las especies del estrato superior. Con respecto a los adultos, se encontró una relación negativa entre la densidad de individuos y el tamaño histórico de los fragmentos, probablemente debido a una explotación diferencial en el pasado. Estos resultados demuestran la importancia de considerar en forma simultánea la escala de fragmento y la de paisaje para un mejor entendimiento de los procesos de fragmentación y para mejorar las recomendaciones de manejo en paisajes fragmentados.

## **INTRODUCCIÓN**

Se ha destacado que la mayor parte de los estudios sobre fragmentación, al menos hasta algunos años atrás, abordaban el problema a escala de fragmentos (McGarigal y Cushman, 2002, Grez y Bustamante-Sanchez, 2006), tomando en la mayor parte de los casos a su superficie como indicador de fragmentación (menor área, mayor fragmentación). Este enfoque, a pesar de ser el más ampliamente utilizado y publicado, ha sido conceptualmente criticado ya que el proceso de fragmentación no actúa a escala de fragmentos sino a escala de paisajes, por lo que lo más pertinente sería analizar y comparar fragmentos en distintos paisajes (McGarigal y Cushman 2002). Más recientemente se han desarrollado ampliamente estudios de fragmentación utilizando un enfoque centrado en paisajes, analizando diferentes grupos de organismos, pero muy pocos analizando comunidades vegetales (e.g. Hernández-Stefanoni y Dupuy 2008, Arroyo-Rodríguez et al. 2009, Laforteza et al. 2010). Es así que la mayor parte de los estudios acerca de los efectos de la fragmentación de bosques sobre las plantas están desarrollados con el enfoque centrado en fragmentos (Hernández-Stefanoni y Dupuy 2008).

La fragmentación y la pérdida de bosques pueden afectar a las comunidades y poblaciones vegetales a través de diferentes procesos (Fahrig 2003, Hobbs y Yates 2003, Lienert 2004, Aguilar et al. 2006, Fischer y Lindenmayer 2007). Sin embargo, el estudio de los efectos de la fragmentación ha estado sesgado hacia la producción de semillas y frutos más que sobre reclutamiento efectivo de individuos (Hobbs y Yates 2003).

Fahrig (2003) a partir de una revisión de trabajos publicados sobre el tema ha advertido que en la mayor parte de las investigaciones se confunde el efecto de la fragmentación con el de la pérdida de hábitat independientemente de su configuración en el espacio. La investigadora concluye que la fragmentación *per se* tiene un efecto negativo mucho más débil que la pérdida de hábitat, y postula que sus efectos se hacen evidentes solamente debajo de un umbral mínimo de cantidad de hábitat remanente en el paisaje (Fahrig 2003). Finalmente la autora propone que para cuantificar el impacto de la fragmentación debe aislarse (experimentalmente o en el diseño de muestreo) el efecto de la pérdida de área y cuestiona la utilidad del término “fragmentación”.

La fragmentación se midió y se mide de múltiples maneras, dependiendo de cual de las alteraciones del paisaje vinculadas a este proceso sea considerada. Esto conduce a (y también es consecuencia de) que el término sea utilizado con un amplio rango de significados. Tal es así que algunos autores han propuesto que el término finalmente ha perdido significado y que su utilización es contraproducente (Lindenmayer y Fischer 2007). La alternativa planteada sería enfocar las investigaciones sobre los efectos puntuales comprendidos dentro del proceso (reducción de tamaño de fragmentos, aislamiento, etc.) y plantear diseños experimentales para estudiar sus impactos sobre la biodiversidad aisladamente (Fischer y Lindenmayer 2007). Esta postura, implícita o explícitamente supone independencia entre cada uno de los efectos comprendidos dentro de la fragmentación, lo que es cuestionado por otros autores (Didham et al. 2012), según los cuales esta independencia sería la excepción y no la norma (Figura 4.1). Estos autores proponen en contrapartida mantener el uso del término fragmentación dado su alto valor heurístico (Ewers y Didham 2007), pero reconociendo que es un concepto sumamente amplio y complejo dentro del cual intervienen distintos procesos que son interdependientes unos de otros (Didham et al. 2012), como se ilustra en la figura 4.2. En el marco del problema abordado en esta tesis, se considera que esta última postura es más correcta y brinda un mejor soporte conceptual. Si bien es cierto que la fragmentación y la pérdida de área son procesos diferentes, como remarcan Fahrig (2003) y Fischer y Lindenmayer (2007), también es cierto que en casos reales de deforestación para agricultura la pérdida de superficie de bosque siempre es acompañada por cierto grado de fragmentación. A los fines de analizar implicancias para el manejo no se considera prioritario identificar por separado el impacto provocado por la pérdida de área y el provocado por la fragmentación *per se*. Por un lado, realizar

esa separación experimentalmente conlleva grandes dificultades; y por otro, se simularía una situación que no ocurre en el caso estudiado. En cambio, la prioridad sería conocer si el proceso, en su conjunto y con toda su complejidad, produjo o no un impacto sobre la biodiversidad y eventualmente cuantificar ese impacto. Luego, en un nivel de sintonía más fina, seguramente será importante (y también de utilidad a los fines de manejo) analizar los impactos de cada uno de los cambios por separado.

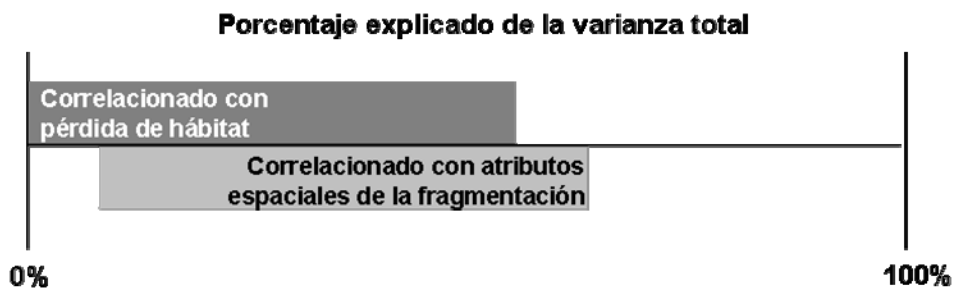


Figura 4.1. Se esquematiza la interdependencia entre fragmentación y pérdida de área, lo que dificulta asignar relaciones de causa-efecto a uno de los dos procesos por separado.

Adaptada de Didham et al. 2012.

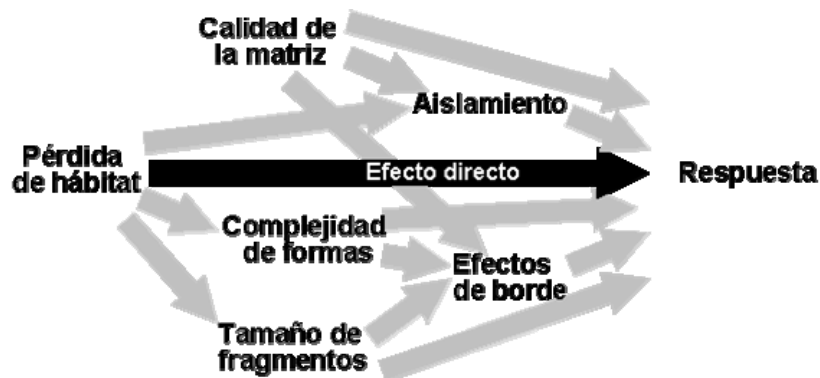


Figura 4.2. Esquema que muestra cómo la pérdida de área no solamente opera en forma directa sino que también lo hace a través de otras alteraciones en el patrón del paisaje vinculadas con la fragmentación.

Adaptada de Didham et al. 2012.

Grez y Galetto (2011) encontraron que la mayor parte de los estudios sobre fragmentación en América Latina que analizan niveles comunitarios describen riqueza y composición de especies. También señalaron que entre la gran cantidad de trabajos sobre fragmentación de bosques, la enorme mayoría evalúa efectos sobre la diversidad analizando el atributo compositivo.

No son muchos entonces los antecedentes acerca de los efectos de la fragmentación sobre la estructura y regeneración efectiva de los bosques. Se ha encontrado menor densidad y área basal de árboles adultos en fragmentos pequeños que en grandes (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006, Echeverría et al. 2007, Santos et al. 2008). En cuanto a los renovales, se han reportado distintos resultados: algunos autores han encontrado mayor densidad de renuevos en fragmentos mayores (Benítez-Malvido 1998, Borges do Carmo et al. 2011), otros no han encontrado efecto (Echeverría et al. 2007, Sánchez-Gallen et al. 2010), y otros han encontrado respuestas combinadas (Cordeiro y Howe 2001, Melo et al. 2010).

En la región chaqueña se encuentra uno de los principales focos de deforestación de América Latina (Grau y Aide 2008) y el mundo (Hansen et al. 2013). Solamente en la parte correspondiente a Argentina se han deforestado entre 1975 y 2010 unas seis millones de hectáreas de bosques nativos para ser convertidos en áreas agrícolas (Adámoli et al. 2011).

En particular para distintos tipos de bosques del Chaco, principalmente del Chaco serrano, se ha estudiado cómo diferentes alteraciones en el paisaje vinculadas con la fragmentación pueden tener efectos sobre los distintos atributos de la biodiversidad (*sensu* Noss 1990) como la composición y estructura (López de Casenave et al. 1995, Cagnolo et al. 2006, Dardanelli et al. 2006), o bien sobre atributos funcionales tales como polinización, fructificación y producción de semillas (Aizen y Feinsinger 1994, Aguilar y Galetto 2004, Chacoff et al. 2004, Galetto et al. 2007), remoción y dispersión de frutos (Ferrerías et al. 2008, Aguilar et al. 2009, Grilli y Galetto 2009, Ponce et al. 2012), germinación (Ashworth y Martí 2011), herbivoría (Valladares et al. 2006, Galetto et al. 2007, Aguilar et al. 2009, Ferrerías y Galetto 2010) y colonización micorrízica (Grilli et al. 2012).

Sin embargo, no se han realizado estudios de este tipo para el bosque de tres quebrachos, y se desconoce entonces si la fragmentación y la pérdida de superficie a las que estuvo sometido afectaron o están afectando la estructura y/o las funciones de los fragmentos remanentes; en particular la capacidad del bosque de mantenerse en el tiempo. Esa información podría ser determinante para diseñar estrategias de manejo orientadas a la conservación de estos bosques.

Entonces, el objetivo de este capítulo es evaluar el proceso de fragmentación del bosque a escala de paisaje y relacionarlo con la estructura del ensamble de especies arbóreas y con su reclutamiento. Como los tres factores considerados (tamaño de fragmento, cobertura de bosque en el paisaje e historia de deforestación) están íntimamente relacionados, a través de un análisis conjunto se espera determinar si estos factores explican la variabilidad en la estructura y en el proceso de regeneración de las especies arbóreas del bosque de tres quebrachos.

La hipótesis que se plantea es que si la regeneración de las especies arbóreas del bosque de tres quebrachos está siendo afectada por el proceso de fragmentación, se verán respuestas a través del análisis de la estructura del ensamble, que fue evaluada mediante dos indicadores: densidad de individuos y área basal, para distintas clases etarias. Se espera encontrar, en términos generales, una menor representación en algunas clases etarias en los paisajes que han sufrido mayor pérdida de bosque y, además, una disminución adicional a medida que disminuye el área de los fragmentos.

Si no se vieran efectos sobre la estructura de las clases adultas pero sí una menor densidad de juveniles, esto indicaría un impacto sobre el reclutamiento.

Si la afectación sobre la regeneración no es algo reciente sino que viene actuando de tiempo atrás (50 años), esperamos encontrar también respuestas en las clases etarias mayores frente a los factores históricos.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El área de estudio se corresponde con el área analizada en el capítulo 2 de esta tesis. Ocupa aproximadamente 72.800 ha en el norte Argentino, al sudoeste de la Provincia del Chaco (Figura 3). En las últimas décadas, el bosque de tres quebrachos ha sufrido un intenso proceso de fragmentación en la zona, y actualmente se lo encuentra como isletas inmersas en una matriz agrícola. Las precipitaciones se concentran en el verano, (decreciendo de E a O de 850 a 750 mm anuales), con alta variabilidad interanual. En el verano la temperatura media es de 27°C, con una máxima media de 36°C y en el

invierno la temperatura media es de  $15^{\circ}\text{C}$ , con una mínima media de  $8^{\circ}\text{C}$ . El período libre de heladas tiene una duración media de 300 días al año (Alberto y Bruniard 1987).

### Diseño de muestreo y toma de datos

A partir de los mapas de cobertura de bosque de 1957 y 2010 presentados en el capítulo 2 de esta tesis se seleccionaron 4 muestras de paisajes (polígonos subcirculares de aprox. 4500 ha cada uno) diferenciados por su cobertura actual de bosque y por su historia de deforestación: Las muestras de paisaje A y B presentan baja cobertura actual de bosque (14,5%) mientras que las muestras C y D presentan una cobertura comparativamente alta (34,5 y 34,7% respectivamente); a su vez, las muestras B y C experimentaron entre 1957 y 2010 una alta pérdida de bosque (1790 y 1534 ha, respectivamente), y las muestras A y D presentaron una pérdida de bosque comparativamente baja (659 y 715 ha, respectivamente) (Tabla 4.1 y Figura 4.3).

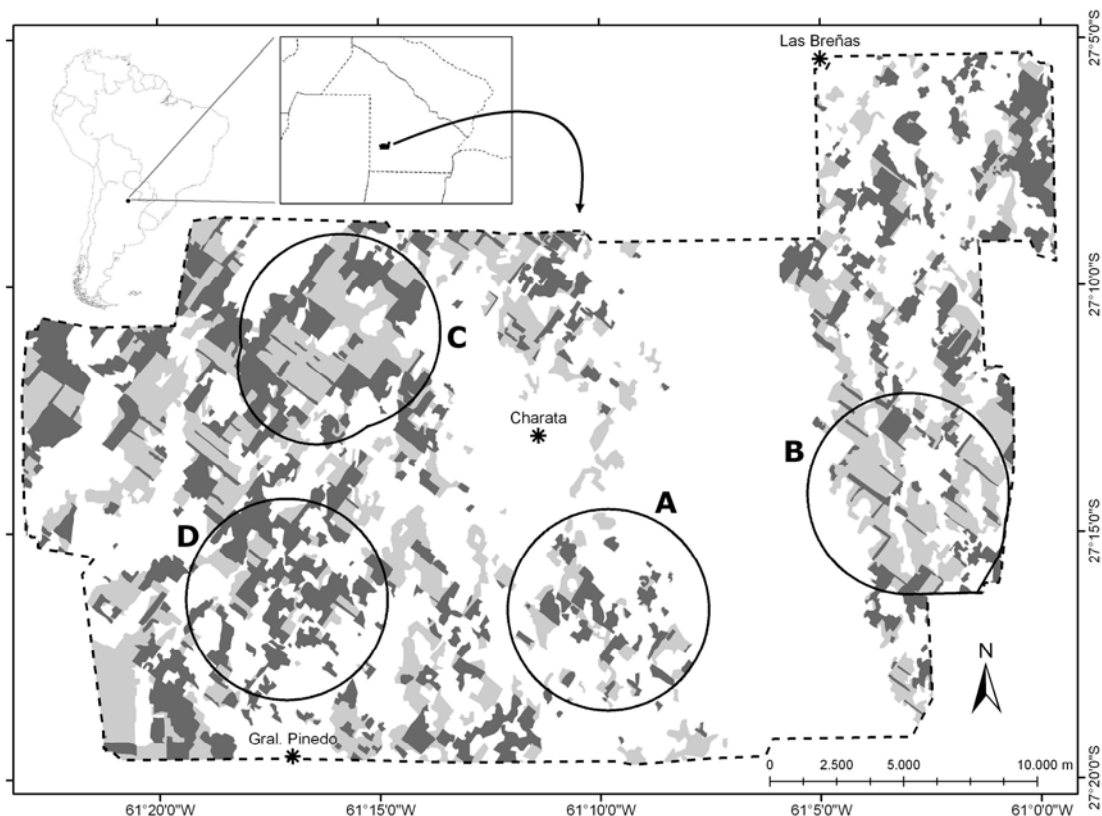


Figura 4.3. Ubicación de las 4 muestras de paisaje estudiadas (A, B, C y D) y su contexto. En gris oscuro se representan los bosques presentes en el año 2010 y en gris claro los bosques eliminados entre 1957 y 2010. Los asteriscos marcan los centros poblados.

En cada una de las muestras de paisaje se seleccionaron 7 fragmentos de diferentes tamaños, intentando abarcar el mismo rango de tamaños en cada una de las muestras: de ~ 1 a más de 100 ha. Lamentablemente no se tuvo acceso a fragmentos menores a 4,3 ha en la muestra C ni mayores a 50,4 ha en la D. Sin embargo, considerando las dificultades asociadas a este tipo de estudios de gran escala, se han conseguido rangos comparables entre las muestras de paisajes: de 1,6 a 158,8 ha en A; de 1,3 a 100,1 ha en B, 4,3 a 149,9 ha en C y de 0,9 a 50,4 ha en D. El tamaño de fragmento en 1957 varía entre 0,9 y 570 ha (Tabla 4.1).

|   | A     |       | B     |       | C     |       | D     |      |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| Superficie                                | 4460  |       | 4608  |       | 4676  |       | 4460  |      |
| Bosque 1957                               | 1208  |       | 2388  |       | 3153  |       | 2089  |      |
| Bosque 2010                               | 666   |       | 680   |       | 1635  |       | 1571  |      |
| Deforestación                             | 542   |       | 1708  |       | 1518  |       | 518   |      |
| Superficies de los fragmentos muestreados | 1,6   | 1,6   | 357,0 | 1,3   | 7,4   | 4,3   | 0,9   | 0,9  |
| 1957 - 2010                               | 9,0   | 2,5   | 6,6   | 6,6   | 10,1  | 10,1  | 11,1  | 1,6  |
|   | 11,7  | 11,7  | 313,5 | 10,0  | 570,6 | 13,8  | 1,7   | 1,7  |
|   | 29,5  | 18,3  | 36,3  | 12,0  | 448,8 | 28,9  | 11,1  | 11,1 |
|   | 30,5  | 31,2  | 313,5 | 13,0  | 448,8 | 46,7  | 21,5  | 14,5 |
|   | 141,1 | 44,6  | 61,7  | 61,7  | 453,8 | 100,0 | 145,1 | 37,4 |
|   | 249,5 | 158,8 | 263,5 | 100,1 | 175,7 | 149,9 | 50,4  | 50,4 |

Tabla 4.1. Características de las muestras del paisaje y de los fragmentos de bosque de tres quebrachos muestreados. Superficies en hectáreas.

En la selección se evitaron fragmentos con evidentes signos de explotación intensiva (i.e. estrato superior muy abierto o sotobosques raleados con fines ganaderos). El ensamble de árboles y renovales se relevó en parcelas de  $4 \times 100$  m. Se utilizaron dos parcelas en fragmentos menores a 10 ha, cuatro parcelas en fragmentos entre 10 y 35 ha, y seis parcelas en fragmentos mayores a 35 ha (exceptuando a un fragmento en el que por motivos logísticos sólo pudieron realizarse cuatro), alcanzando un total de 112 parcelas distribuidas en los 28 fragmentos y en las cuatro muestras de paisajes. Las parcelas se dispusieron evitando los bordes de los fragmentos por 30 m y distanciadas entre sí al menos 50 m. En algunos de los fragmentos pequeños esto fue físicamente imposible, por lo que las distancias mínimas se redujeron a 5 y 10 m respectivamente. La ubicación y orientación de las parcelas fue seleccionada al azar entre un conjunto de alternativas permitidas por las restricciones explicadas arriba. El trabajo de campo se realizó entre febrero de 2010 y marzo de 2011. En cada parcela se registraron todos los



individuos de las especies arbóreas del bosque de tres quebrachos (Tabla 4.2), que fueron identificadas en el muestreo presentado en el capítulo 3 de esta tesis.

| Especie   | Familia       |
|---|---------------|
| <i>Schinopsis balansae</i>                      | Anacardiaceae |
| <i>Aspidosperma quebracho-</i><br><i>blanco</i> | Apocynaceae   |
| <i>Prosopis kuntzei</i>                         | Fabaceae      |
| <i>Ziziphus mistol</i>                          | Rhamnaceae    |
| <i>Caesalpinia paraguariensis</i>               | Fabaceae      |
| <i>Schinopsis lorentzii</i>                     | Anacardiaceae |
| <i>Cordia americana</i>                         | Boraginaceae  |
| <i>Schinopsis heterophylla</i>                  | Anacardiaceae |
| <i>Jodina rhombifolia</i>                       | Santalaceae   |
| <i>Prosopis alba</i>                            | Fabaceae      |
| <i>Acanthosyris falcata</i>                     | Santalaceae   |
| <i>Sideroxylon obtusifolium</i>                 | Sapotaceae    |
| <i>Carica quercifolia</i>                       | Caricaceae    |
| <i>Ceiba chodatii</i>                           | Bombacaceae   |
| <i>Geoffroea decorticans</i>                    | Fabaceae      |
| <i>Tabebuia heptaphylla</i>                     | Bignoniaceae  |

Tabla 4.2. Listado de las especies arbóreas del bosque de tres quebrachos ordenadas según el índice de valor de importancia reportado en el capítulo 3.

En las parcelas se midió el DAP de cada individuo o tallo, en los casos en los que el DAP era menor a 5 cm se midió el diámetro del tallo a 10 cm de altura (D10). En los casos de individuos con más de un tallo o tronco, se midió cada uno por separado. Se consideró que los individuos con D10 menor a 1 cm no están definitivamente establecidos, por lo que no fueron tenidos en cuenta para este trabajo.

A partir del conteo de individuos se calculó la densidad (individuos/ha), y a partir de los diámetros se calculó el área basal ( $m^2/ha$ ), para cada uno de los fragmentos estudiados. Además se calculó por separado la densidad de “renovales” (DAP < 5 cm y DA10 > 1cm) y la densidad de “adultos” (DAP > 20 cm). La densidad de renovales resulta un buen indicador de la regeneración del bosque ya que incluye a los individuos jóvenes efectivamente establecidos. A su vez, cada uno de estos parámetros fueron calculados para el ensamble completo, para el grupo de especies que forman el estrato superior (*Schinopsis balansae*, *S. lorentzii*, *S. heterophylla* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) y para el grupo de especies que forman el estrato medio (el resto de las especies), según fueron definidos en el Capítulo 2.

### **Análisis de datos**

Para el análisis de los datos se utilizaron modelos lineales generales mixtos con cuatro factores fijos: (a) tamaño de fragmento en 2010, (b) tamaño de fragmento en 1957, (c) cobertura de bosque en el paisaje y (d) pérdida de bosque en el paisaje. Los dos primeros se analizaron como variables continuas y los otros como variables discretas con dos niveles cada uno (“alto” y “bajo”). El término identidad del paisaje fue incorporado a los modelos como factor aleatorio para evitar pseudoreplicación espacial (i.e., tamaño del fragmento; Underwood, 1997).

Los resultados se analizaron utilizando los conceptos de teoría de la información e inferencia en múltiples modelos (Burnham y Anderson 2002); fueron considerados los 16 modelos que surgen de todas las combinaciones posibles entre los 4 factores fijos utilizados. Los modelos se compararon usando las diferencias en AICc (Criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas). En los casos en los que fue necesario se modeló la estructura de las varianzas para corregir la heterocedasticidad.

Para cada modelo se calculó el peso de AICc ( $w_i$ ), que representa la probabilidad de que el modelo sea el mejor dentro del conjunto de modelos analizados. Se evaluó el sustento para cada uno de los factores sumando los  $w_i$  de todos los modelos que los contienen (“probabilidad del parámetro”) (Burnham y Anderson 2002). De forma complementaria, se calcularon los límites del intervalo de confianza (95%) de los estimadores de los parámetros. Todos los análisis se realizaron utilizando R 3.13.1 (R Development Core Team 2012)

### **RESULTADOS**

En las 112 parcelas de muestreo fueron registrados y medidos 3403 individuos o tallos de las 16 especies arbóreas que componen el ensamble estudiado. Los resultados muestran distintos efectos de los factores estudiados sobre la estructura y regeneración del bosque ya que las clases etarias consideradas mostraron distintas respuestas cuando se analiza el ensamble completo, y cuando se analizan por separado los dos estratos arbóreos del bosque de tres quebrachos (Tablas 4.3 y 4.4).

| Variable de respuesta                     | Modelo                    | AIC <sub>c</sub> | $\Delta$ AIC <sub>c</sub> | $w_i$ |
|---|---------------------------|------------------|---------------------------|-------|
| Densidad total                            | área10                    | 400,33           | 0,00                      | 0,432 |
|   | área10 área57             | 402,24           | 1,91                      | 0,166 |
|   | área10 cobert             | 402,88           | 2,55                      | 0,121 |
|   | área10 hist               | 403,14           | 2,81                      | 0,106 |
| Densidad total<br>estrato medio           | área10                    | 384,77           | 0,00                      | 0,338 |
|   | área10 cobert             | 385,71           | 0,95                      | 0,211 |
|   | área10 área57             | 386,33           | 1,56                      | 0,155 |
| Densidad total<br>estrato superior        | cobert                    | 363,84           | 0,00                      | 0,481 |
|   | cobert área57             | 366,44           | 2,60                      | 0,131 |
|   | cobert hist               | 366,78           | 2,94                      | 0,111 |
|   | cobert área10             | 366,83           | 2,99                      | 0,108 |
| Densidad de renovales                     | área10                    | 382,10           | 0,00                      | 0,313 |
|   | área10 área57             | 382,20           | 0,05                      | 0,305 |
|   | área10 área57 hist        | 384,00           | 1,88                      | 0,122 |
| Densidad de renovales<br>estrato medio    | área10 área57 hist        | 370,01           | 0,00                      | 0,190 |
|   | área10 área57             | 370,08           | 0,08                      | 0,183 |
|   | área10 cobert             | 370,40           | 0,40                      | 0,156 |
|   | área10 área57 cobert      | 370,53           | 0,52                      | 0,146 |
|   | área10 área57 hist cobert | 370,68           | 0,68                      | 0,135 |
|   | área10                    | 370,84           | 0,84                      | 0,125 |
| Densidad de renovales<br>estrato superior | cobert                    | 376,76           | 0,00                      | 0,494 |
|   | Modelo neutro             | 379,41           | 2,65                      | 0,132 |
|   | cobert hist               | 379,73           | 2,96                      | 0,112 |
|   | cobert área57             | 379,75           | 2,99                      | 0,111 |
| Densidad de adultos<br>(DAP > 20 cm)      | área57                    | 280,48           | 0,00                      | 0,266 |
|   | área57 hist               | 280,86           | 0,39                      | 0,219 |
|   | Modelo neutro             | 281,98           | 1,51                      | 0,125 |
| Densidad de adultos<br>estrato medio      | hist cobert               | 257,98           | 0,00                      | 0,189 |
|   | cobert                    | 258,21           | 0,23                      | 0,169 |
|   | Modelo neutro             | 258,89           | 0,91                      | 0,120 |
| Densidad de adultos<br>estrato superior   | área57 hist               | 282,86           | 0,00                      | 0,235 |
|   | Modelo neutro             | 283,72           | 0,87                      | 0,152 |
|   | área57                    | 283,93           | 1,07                      | 0,137 |
|   | hist                      | 284,77           | 1,91                      | 0,090 |

Tabla 4.3. Resumen de la selección de modelos para explicar la densidad de individuos de especies arbóreas en relación al área actual del fragmento (área10), al área histórica del fragmento (área57), a la cobertura de bosque en el paisaje (cobert) y a la deforestación histórica en el paisaje (hist). Se presentan los modelos con  $w_i > 0.1$  o  $\Delta$ AIC<sub>c</sub> < 2.

| Variable de respuesta                  | Variable explicatoria            | Probabilidad del parámetro | Estimador del parámetro | Intervalo de confianza |               |
|--|----------------------------------|----------------------------|-------------------------|------------------------|---------------|
|  |                                  |                            |                         | Inferior               | Superior      |
| Densidad total                         | <b>área10</b>                    | <b>0,98</b>                | <b>4,22</b>             | <b>1,67</b>            | <b>6,76</b>   |
|  | área57                           | 0,30                       | -0,37                   | -1,09                  | 0,34          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,22                       | -81,79                  | -861,59                | 698,01        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,21                       | -68,99                  | -789,81                | 651,84        |
| Densidad total estrato medio           | <b>área10</b>                    | <b>1,00</b>                | <b>4,23</b>             | <b>2,32</b>            | <b>6,15</b>   |
|  | área57                           | 0,32                       | -0,31                   | -0,85                  | 0,23          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,22                       | -64,48                  | -735,65                | 606,70        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,35                       | 101,00                  | -422,23                | 624,23        |
| Densidad total estrato superior        | área10                           | 0,18                       | 0,00                    | -1,35                  | 1,34          |
|  | área57                           | 0,21                       | -0,11                   | -0,46                  | 0,24          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,19                       | -18,92                  | -721,94                | 684,10        |
|  | <b>cobert (baja)<sup>b</sup></b> | <b>0,92</b>                | <b>-169,35</b>          | <b>-531,87</b>         | <b>193,18</b> |
| Densidad de renovales                  | <b>área10</b>                    | <b>0,99</b>                | <b>3,42</b>             | <b>1,56</b>            | <b>5,29</b>   |
|  | área57                           | 0,51                       | -0,40                   | -0,90                  | 0,10          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,23                       | -60,14                  | -602,22                | 481,95        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,18                       | 32,26                   | -478,57                | 543,09        |
| Densidad de renovales estrato medio    | <b>área10</b>                    | <b>1,00</b>                | <b>3,43</b>             | <b>1,96</b>            | <b>4,91</b>   |
|  | área57                           | 0,65                       | -0,41                   | -0,84                  | 0,02          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,39                       | -101,98                 | -680,70                | 476,73        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,47                       | 95,17                   | -365,58                | 555,91        |
| Densidad de renovales estrato superior | área10                           | 0,18                       | 0,07                    | -0,62                  | 0,75          |
|  | área57                           | 0,21                       | -0,04                   | -0,22                  | 0,14          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,23                       | 22,91                   | -297,24                | 343,05        |
|  | <b>cobert (baja)<sup>b</sup></b> | <b>0,73</b>                | <b>-65,06</b>           | <b>-261,62</b>         | <b>131,50</b> |
| Densidad de adultos (DAP > 20 cm)      | área10                           | 0,18                       | -0,01                   | -0,32                  | 0,31          |
|  | <b>área57</b>                    | <b>0,73</b>                | <b>-0,10</b>            | <b>-0,18</b>           | <b>-0,01</b>  |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,38                       | -21,12                  | -120,21                | 77,96         |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,21                       | 8,24                    | -96,82                 | 113,30        |
| Densidad de adultos estrato medio      | área10                           | 0,24                       | 0,08                    | -0,12                  | 0,28          |
|  | área57                           | 0,27                       | -0,03                   | -0,08                  | 0,03          |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,44                       | 13,24                   | -74,10                 | 100,58        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,62                       | 16,11                   | -56,34                 | 88,57         |
| Densidad de adultos estrato superior   | área10                           | 0,23                       | -0,12                   | -0,43                  | 0,20          |
|  | <b>área57</b>                    | <b>0,58</b>                | <b>-0,09</b>            | <b>-0,18</b>           | <b>-0,01</b>  |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,51                       | -30,05                  | -135,44                | 75,34         |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,20                       | -7,80                   | -140,72                | 125,11        |

Tabla 4.4. Probabilidades, estimaciones e intervalos de confianza de los estimadores para las variables explicatorias en función de la densidad de individuos. área10: área actual del fragmento; área57: área histórica del fragmento; cobert: cobertura de bosque en el paisaje; hist: deforestación histórica en el paisaje. Las variables explicatorias cuyo intervalo de confianza excluye al cero o con probabilidad > 0,7 se presentan en negrita. <sup>a</sup> Variable relativa al valor de historia de deforestación (alta). <sup>b</sup> Variable relativa al valor de cobertura de bosque (alta).

Para el ensamble completo, los mejores modelos que explican la variación en la densidad total de individuos incluyen todos al factor “área del fragmento en 2010” (Tabla 4.3). La densidad total de individuos es mayor en los fragmentos de mayor tamaño (Tabla 4.4 y Figura 4.4). Este patrón se observa también entre las especies del estrato medio (Figura 4.4). Por otro lado, para las especies del estrato superior no se observó una relación de la densidad con el área del fragmento en 2010 (Figura 4.4), pero sí con la cobertura de bosque en el paisaje (probabilidad = 0,92, aunque el cero está incluido en el intervalo de confianza del estimador), mostrando una tendencia a tener mayor densidad en muestras de paisaje con mayor cobertura de bosque (Tablas 4.3 y 4.4). La deforestación histórica en el paisaje y el tamaño histórico de los fragmentos no resultaron relevantes al explicar la variabilidad de la densidad total, ni del ensamble completo ni de los estratos por separado.

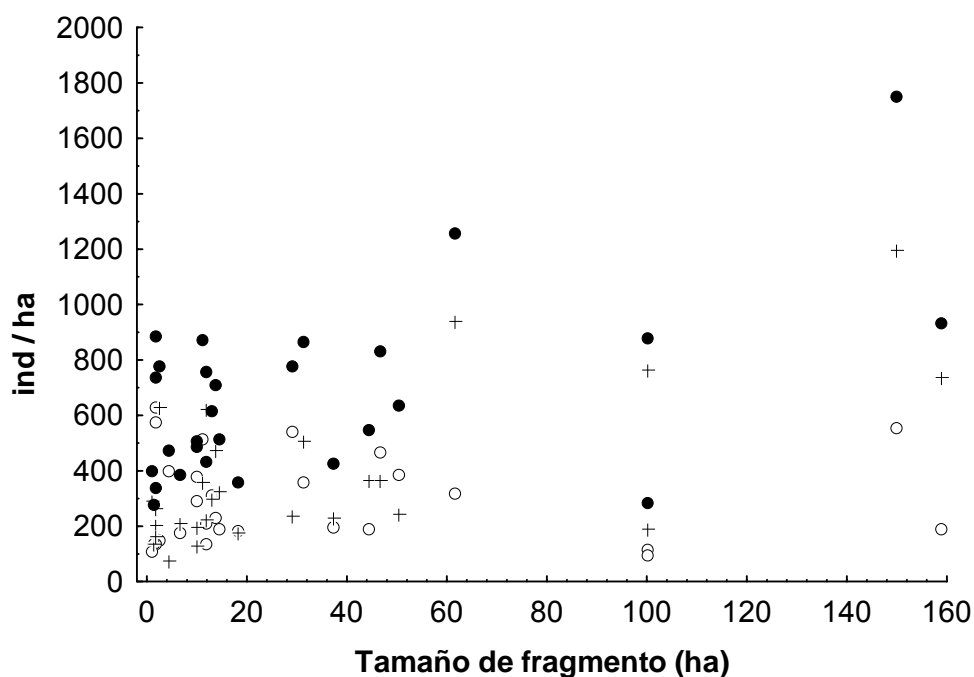


Figura 4.4. Densidad total de individuos en función del tamaño de fragmento de bosque en el bosque de tres quebrachos. Círculos negros: ensamble completo; cruces: especies del estrato medio; círculos blancos: especies del estrato superior.

Tanto para el ensamble completo como para cada estrato por separado, los modelos propuestos para explicar la variabilidad del área basal no resultaron mejores que el modelo nulo para explicar la variabilidad en el área basal (Tabla 4.5). Congruentemente

todos los factores mostraron parámetros bajos (i.e.  $w_i < 0.5$ ) cuando se considera el conjunto de los modelos (Tabla 4.6).

| Variable de respuesta       | Modelo      | AIC <sub>c</sub> | ΔAIC <sub>c</sub> | $w_i$ |
|-----------------------------|-------------|------------------|-------------------|-------|
| Área basal total            | Modelo nulo | 171,05           | 0,00              | 0,273 |
|                             | area57      | 171,98           | 0,93              | 0,171 |
| Área basal estrato medio    | Modelo nulo | 131,36           | 0,00              | 0,163 |
|                             | cobert      | 131,72           | 0,36              | 0,136 |
|                             | area10      | 132,04           | 0,68              | 0,116 |
| Área basal estrato superior | Modelo nulo | 172,99           | 0,00              | 0,243 |
|                             | cobert      | 174,13           | 1,14              | 0,138 |
|                             | area57      | 174,68           | 1,69              | 0,105 |

Tabla 4.5. Resumen de la selección de modelos para explicar el área basal de individuos de especies arbóreas en relación al área actual del fragmento (area10), al área histórica del fragmento (área57), a la cobertura de bosque en el paisaje (cobert) y a la deforestación histórica en el paisaje (hispai). Se presentan los modelos con  $w_i > 0.1$  o  $\Delta AIC_c < 2$ .

| Variable de respuesta       | Variable explicatoria      | Probabilidad del parámetro | Estimador del parámetro | Intervalo de confianza |          |
|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|-------------------------|------------------------|----------|
|                             |                            |                            |                         | Inferior               | Superior |
| Área basal total            | area10                     | 0,21                       | 0,01                    | -0,035                 | 0,055    |
|                             | area57                     | 0,44                       | -0,01                   | -0,020                 | 0,004    |
|                             | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,27                       | -1,82                   | -15,683                | 12,046   |
|                             | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,22                       | -1,09                   | -14,208                | 12,036   |
| Área basal estrato medio    | area10                     | 0,45                       | 0,016                   | -0,005                 | 0,036    |
|                             | area57                     | 0,26                       | -0,002                  | -0,008                 | 0,003    |
|                             | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,29                       | 0,907                   | -6,813                 | 8,627    |
|                             | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,43                       | 1,254                   | -5,111                 | 7,618    |
| Área basal estrato superior | area10                     | 0,19                       | -0,007                  | -0,053                 | 0,038    |
|                             | area57                     | 0,36                       | -0,008                  | -0,021                 | 0,004    |
|                             | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,32                       | -2,496                  | -19,321                | 14,330   |
|                             | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,36                       | -2,325                  | -16,767                | 12,117   |

Tabla 4.6. Probabilidades, estimaciones e intervalos de confianza de los estimadores para las variables explicatorias en función del área basal. area10: área actual del fragmento; área57: área histórica del fragmento; cobert: cobertura de bosque en el paisaje; hist: deforestación histórica en el paisaje.

## **Renovales**

Para la densidad de renovales, indicador de la regeneración del bosque, se encontraron los mismos patrones que para la densidad total (tablas 4.3 y 4.4): Para las especies del estrato medio, mayor densidad de renovales en los fragmentos con mayor tamaño actual

(Figura 4.5), y para las especies del estrato superior una tendencia de mayor densidad de renovales en los paisajes con alta (ca. 34%) cobertura de bosque (Figura 4.6).

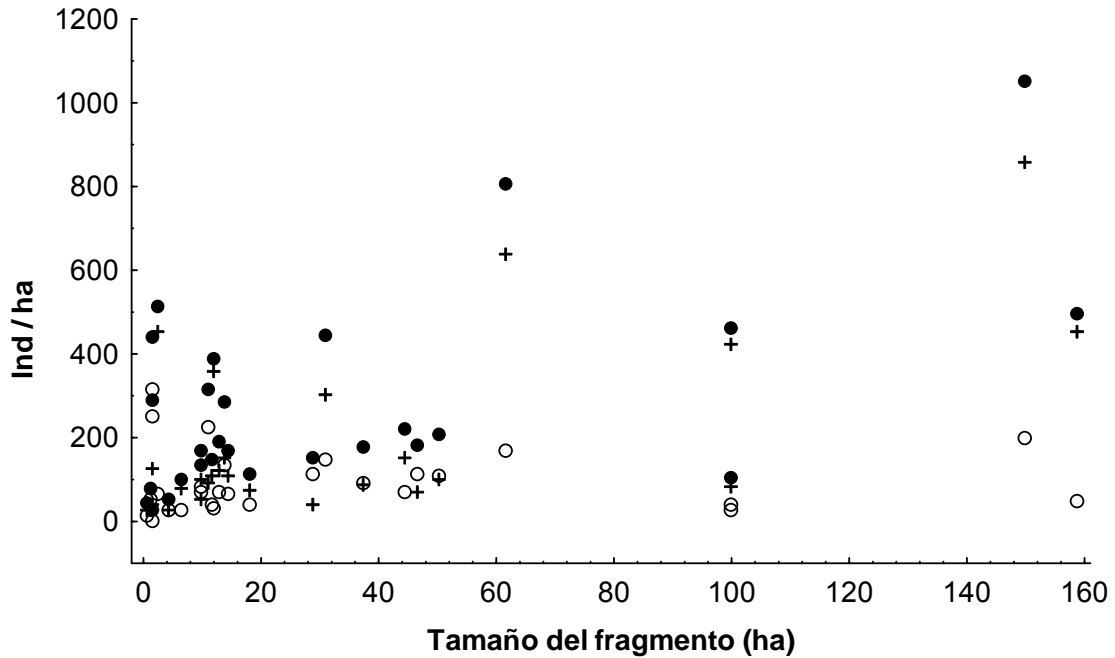


Figura 4.5. Densidad de renovales de las especies arbóreas en función del tamaño del fragmento. Círculos negros: ensamble completo; cruces: especies del estrato medio; círculos blancos: especies del estrato superior.

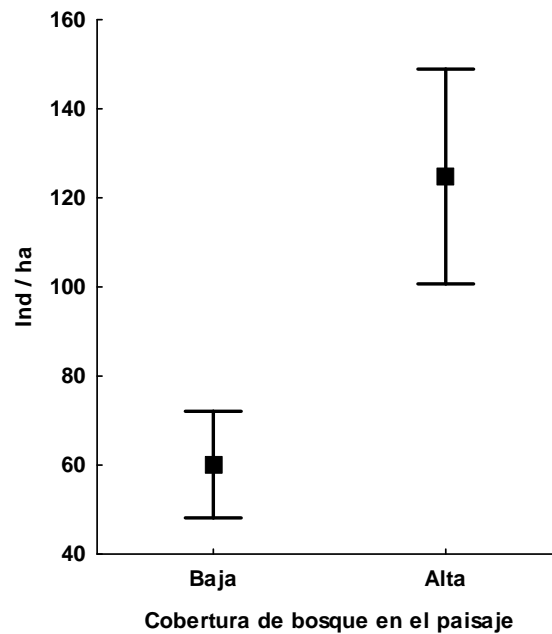


Figura 4.6. Densidad de renovales (DAP < 5 cm) de especies del estrato superior del bosque de tres quebrachos en paisajes con alta y baja cobertura de bosque. Media  $\pm$  error estándar.

### Adultos

Los modelos con menores valores de  $AIC_c$  para explicar la variabilidad total de adultos ( $DAP > 20\text{cm}$ ) incluyen el factor “área del fragmento en 1957” (probabilidad = 0.73) (Tablas 4.3 y 4.4). Área de fragmento en 1957 y densidad de adultos mostraron una relación negativa (Tabla 4.4), a mayor área histórica, menor densidad de adultos. Este resultado se repite cuando se analiza separadamente el estrato superior (Figura 4.7) mientras que en el estrato medio ninguno de los factores estudiados tiene relevancia para explicar la respuesta de esta variable (Tabla 4.4). El área actual del fragmento, la deforestación histórica en el paisaje y la cobertura de bosque en el paisaje no resultaron relevantes al explicar la variabilidad en la densidad de adultos.

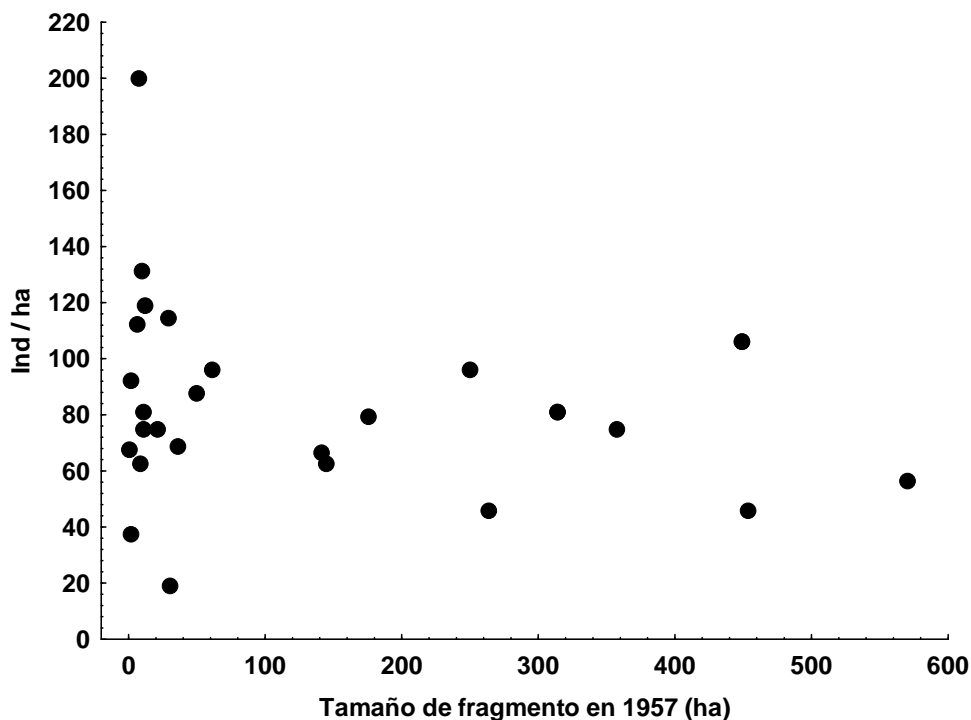


Figura 4.7. Densidad de individuos del estrato superior en función del área histórica (1957) de los fragmentos.

### DISCUSIÓN

Las respuestas de las densidades totales (todas las clases diamétricas sumadas) son, en todos los casos (estrato medio, estrato superior y ensamble completo) iguales a las respuestas de la densidad de renovales. Esto es por la gran incidencia que tienen los



renovales sobre la cantidad total de individuos en el ensamble. Se entiende entonces que, desde el punto de vista ecológico y considerando los objetivos del trabajo, más que analizar las respuestas de las densidades totales, corresponde analizar los resultados de los renovales por un lado, y de los adultos por el otro. Y eso es lo que se analiza a continuación.

### **Renovales y reclutamiento**

La densidad de renovales es un buen indicador del reclutamiento, ya que considera a los individuos jóvenes efectivamente establecidos. Hernández-Stefanoni y Dupuy (2008) notaron que los efectos de la fragmentación y los patrones de paisaje sobre las comunidades de plantas mayormente se estudiaron con foco en fragmentos individuales. Hay pocos antecedentes donde se ha evaluado el efecto del tamaño del fragmento sobre el reclutamiento en ensambles de especies arbóreas en diversos ambientes. Los resultados no son homogéneos: se han encontrado relaciones positivas -más reclutamiento en los fragmentos mayores- en bosques tropicales (Benitez-Malvido 1998) y en sabanas subtropicales (Borges do Carmo et al. 2011); pero también ausencia de relación, en bosques templados (Echeverría et al. 2007) y en bosques tropicales (Sánchez-Gallen et al. 2010). Al mismo tiempo, Cordeiro y Howe (2001) y Melo et al. (2010) encontraron, en bosques tropicales, los dos tipos de respuestas dentro de los ensambles de árboles, viendo en ambos casos que las especies afectadas por la reducción en el tamaño del fragmento son las que dependen en mayor medida de la fauna para su dispersión. El mismo patrón fue observado para las especies arbustivas en matorrales fragmentados de España (Alados et al. 2010). Estudios realizados sobre la lluvia de semillas en bosques tropicales fragmentados muestran resultados en el mismo sentido, mostrando una relación positiva entre el tamaño de los fragmentos y la cantidad de semillas dispersadas por animales (Jesús et al. 2012, Gomes Freitas et al. 2013).

En el presente estudio también se han encontrado dos tipos de respuestas: Entre las especies que componen el estrato medio se observó mayor regeneración a mayor tamaño de fragmento, mientras que entre las especies del estrato superior no se advirtió relación alguna. Estas diferencias también podrían estar explicadas por la estrategia de dispersión: En el bosque de tres quebrachos las especies del estrato superior tienen sámaras o semillas aladas dispersadas por viento, mientras que en el estrato medio

predominan ampliamente especies con frutos carnosos o subcarnosos (ver Capítulo 3), lo que indica que la dispersión en este segundo grupo está predominantemente mediada por fauna. Sin embargo, *Cordia americana*, la especie que aporta la mayor abundancia de renovales dentro del estrato medio, sería una excepción. Sus frutos son carnosos pero fueron considerados anemócoros (Benvenuti-Ferreira y Coelho 2009). Nuevos estudios detallados sobre la dispersión de *C. americana* serán necesarios para esclarecer su mecanismo de dispersión en el área de estudio.

En el bosque de tres quebrachos, las diferencias en la respuesta frente a la fragmentación, dado que estarían asociadas a los distintos estratos, podrían acarrear cambios en la estructura vertical del bosque en el futuro. Futuras investigaciones son necesarias para aportar información sobre la dispersión de las especies arbóreas, la fauna presente en el bosque de tres quebrachos y su capacidad para dispersar semillas en las condiciones actuales de fragmentación.

El aporte de este estudio, al considerar factores de manera conjunta incluyendo el fragmento, el paisaje y el proceso histórico (últimos 50 años), permitió detectar posibles impactos de la fragmentación adicionales a los causados por la reducción en el tamaño de los fragmentos. Así se pudo observar que el reclutamiento de las especies del estrato superior no varía en función del tamaño del fragmento pero sí en función de la cobertura de bosque en el paisaje. Esto podría indicar que procesos biológicos (e.g., herbivoría o fitosanidad diferencial o asociada a variabilidad genética) o antrópicos (e.g., cercanía a centros urbanos) no considerados pueden tener influencia determinante luego de iniciarse el proceso de regeneración y establecimiento. En el bosque de tres quebrachos este impacto trascendería lo relativo a la estructura del bosque, ya que compromete a las especies vegetales más emblemáticas y representativas de la región.

Si el impacto sobre el reclutamiento de juveniles del estrato medio actúa en el sistema desde hace tiempo, deberían encontrarse indicios sobre la densidad de adultos en aquellos fragmentos que son pequeños desde hace más tiempo, y sobre la densidad de adultos del estrato superior en aquellos paisajes que desde hace más tiempo tienen menor cobertura de bosque. Sin embargo, en los resultados obtenidos no se encuentran estos indicios. La densidad de adultos del estrato medio no muestra relación con la superficie histórica del fragmento. Habría por lo menos dos explicaciones posibles para

no haber encontrado estos indicios: (1) El impacto actúa desde hace tiempo, pero la densidad de renovales no es el factor limitante para la densidad de adultos en el ensamble estudiado: podría ocurrir que las clases etarias bajas tengan posibilidad de aumentar su densidad a escala de sitio, pero que luego existan restricciones físicas o biológicas que uniformen las densidades del estrato arbóreo; (2) El impacto no actuó sino hasta tiempos más recientes, tal vez a partir de que se haya superado cierto umbral en el grado de fragmentación o en la cobertura de bosque en el paisaje. Este estudio no brinda información para discernir entre estas dos posibles opciones, pero sería importante dilucidar esto con nuevas investigaciones, ya que si se verificara la segunda alternativa planteada, la conservación del bosque de tres quebrachos estaría aún más seriamente amenazada.

### **Árboles adultos**

En bosques templados se encontró una disminución en el área basal en los fragmentos pequeños, vinculada con un regreso a etapas sucesionales tempranas (Echeverría et al. 2007); y en bosques tropicales se encontró además una disminución en la densidad de los árboles mayores ( $DAP > 60$  cm) al reducirse el tamaño de los fragmentos, indicando un mayor grado de disturbio (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Por otro lado, también se han reportado efectos de la fragmentación sobre indicadores más complejos que densidad y área basal, como por ejemplo una alteración en la estructura de tamaños del ensamble de árboles en los fragmentos chicos del bosque atlántico de Brasil (Oliveira et al. 2008). De manera contrastante, en este estudio no se han encontrado diferencias en el área basal ni en la densidad de adultos en función del tamaño de los fragmentos, ni tampoco en función de la cobertura de bosque y la deforestación histórica en el paisaje. Tanto Arroyo-Rodríguez y Mandujano (2006) como Echeverría et al. (2007) proponen que la explotación diferencial explicaría las diferencias que encontraron, y Laurance y Cochrane (2001) sugieren que muchos efectos de la fragmentación están ligados a uso y explotación diferencial por parte del hombre. Es importante resaltar entonces que en este trabajo se intentó controlar este factor (el uso), apuntando a detectar solamente efectos biológicos, y esto debe ser tenido en cuenta en la interpretación de los resultados. Si bien en la zona no hay bosques prístinos y todos han sido explotados en mayor o menor medida hace más o menos tiempo, en la selección de fragmentos se buscó evitar aquellos con explotación forestal más intensa o

reciente. De todas formas, el conocimiento del área de estudio permite afirmar que no hay una relación evidente entre fragmentos pequeños y un mayor grado de explotación en el bosque de tres quebrachos. Por el contrario, es posible que los fragmentos más grandes hayan sido más atractivos para la industria forestal que los pequeños. Esta explotación diferencial podría explicar la menor densidad de adultos de especies del estrato superior que encontramos en los fragmentos con mayor tamaño histórico, ya que las especies del estrato superior son las más importantes como recurso maderero. Para evaluar esta posibilidad, se evaluó la correlación entre la densidad de tocones (que fueron registrados dentro de las parcelas) y el área histórica de los fragmentos, y se encontró una tendencia positiva, aunque estadísticamente no relevante (resultados no mostrados).

Estos resultados podrían indicar que la estructura del bosque no ha sido, al menos por el momento, severamente afectada por la fragmentación o bien que ha habido afectación pero fue homogénea con respecto al tamaño del fragmento y a los otros factores analizados. La primer alternativa es la más probable, ya que el diseño de muestreo abarca un amplio espectro de tamaños de fragmentos y coberturas a nivel de paisaje; y además, el área basal del bosque de tres quebrachos en esta zona es comparable a la de otros bosques chaqueños conservados en áreas protegidas (Capítulo 3).

En cualquier caso, se puede concluir que aún los fragmentos pequeños y/o en paisajes con alta deforestación tienen un potencial de conservación muy alto en esta zona, ya que su estructura no difiere de la que presentan los fragmentos de mayor tamaño o los paisajes con más cobertura. Considerando los resultados aquí presentados y los antecedentes mencionados, probablemente la explotación irracional de los bosques provoque una alteración, sobre los parámetros estructurales estudiados, de igual o mayor calibre que la fragmentación en sí misma.

### **Marco conceptual**

El diseño planteado permitió evaluar efectos tanto a escala de fragmento como de paisaje, explicitando el hecho de que la fragmentación es un proceso a escala de paisaje (McGarigal y Cushman 2002), pero también reconociendo la posibilidad de que haya

una interdependencia entre ambas escalas (Didham et al. 2012). Si bien en los resultados no se encontró esta dependencia, sí se encontró que mientras un grupo de especies responde a factores que actúan a escala de fragmento, otro grupo responde a factores que actúan a escala de paisaje. Esto refleja la pertinencia tanto del diseño realizado como del marco conceptual que lo fundamenta, ya que tienen implicancias no sólo para entender mejor los efectos de la fragmentación y pérdida de bosques, sino también para diseñar mejores estrategias de conservación en ambientes fragmentados.

### **Implicancias para la conservación y el manejo**

La estructura de las clases etarias mayores del componente arbóreo de los fragmentos remanentes del bosque de tres quebrachos no se encontró severamente afectada por la fragmentación. Sin embargo, sí parece estar comprometido el proceso de reclutamiento de individuos, lo que afectaría la capacidad del bosque de tres quebrachos de perpetuarse como tal en el tiempo.

Como se discutió en el Capítulo 2, la legislación provincial sobre los desmontes regula solamente la superficie de bosque que debe quedar en pie en función del tamaño de la propiedad. Sin importar la disposición espacial, la ubicación con respecto a bosques vecinos ni la cantidad de fragmentos que queden como remanentes; ni tiene en cuenta la cantidad de bosque presente en el entorno del predio.

Sin embargo, los resultados aquí presentados muestran que contemplar alguno de estos factores podría tener un efecto positivo sobre el ensamble de especies arbóreas. Para la regeneración de las especies del estrato medio, sería necesario priorizar el tamaño de los fragmentos remanentes por sobre el porcentaje de la superficie del predio. Una alternativa sería que la superficie deba quedar en un solo fragmento, y además podría orientarse a que propiedades vecinas dejen remanentes adyacentes, para incrementar el tamaño total del fragmento. Al mismo tiempo, para la regeneración de las especies del estrato superior, sería importante considerar la cantidad de bosque que existe a escala de paisaje, más allá del predio. Esto hace más complejo aún una eventual medida de gestión ya que obligaría a considerar no sólo los predios en forma individual sino también su entorno, a la hora de establecer una regulación al desmonte.

# CAPÍTULO 5

## RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN Y LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBÓREAS DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS



**CAPÍTULO 5****RELACIONES ENTRE LA FRAGMENTACIÓN Y LA ESTRUCTURA  
POBLACIONAL DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBÓREAS  
DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS****RESUMEN**

En el presente capítulo se analiza la estructura de tamaños de las poblaciones de cuatro de las principales especies arbóreas del bosque de tres quebrachos: *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Cordia americana* y *Prosopis kuntzei* y su relación con la fragmentación del bosque tanto a escala de fragmento como de paisaje. Estas cuatro especies presentan diferencias tanto en su ubicación en la estructura vertical del bosque, como en la tolerancia a la sombra en el proceso de reclutamiento. Se consideraron todos los individuos (adultos y renovales) de las cuatro especies estudiadas en 112 parcelas distribuidas en 28 fragmentos (0,9 a 160 ha) ubicados en cuatro muestras de paisaje con distinto grado de cobertura de bosque e historia de deforestación. Los datos se analizaron con modelos lineales mixtos e inferencia en múltiples modelos. Los resultados muestran que los efectos de la fragmentación del bosque son diferentes en las distintas especies analizadas. En *A. quebracho-blanco* y *P. kuntzei* no se observaron relaciones entre la estructura de tamaños y la fragmentación del bosque. En cambio, *C. americana* mostró una relación positiva de la densidad con el tamaño del fragmento para todas las clases de tamaño. Además esta especie mostró una estructura de tamaños como la esperada para especies tolerantes a la sombra, con máximas densidades en las clases menores, particularmente en los fragmentos grandes. Por su parte, la estructura de tamaños de *S. balansae* mostró diferencias en función de la cobertura de bosque a nivel de paisaje, con densidades más altas en las clases de tamaños menores (DAP < 20cm) en los paisajes con mayor cobertura de bosques. En los paisajes con menor cobertura de bosque, la estructura poblacional de esta especie, con densidades relativamente bajas en las clases de tamaños más pequeñas, reflejaría una afectación en el reclutamiento de la especie.

## INTRODUCCIÓN

En el Capítulo 4 se analizó la relación entre parámetros estructurales y funcionales del ensamble de árboles y de los distintos estratos del bosque con diferentes características del paisaje relacionadas con el proceso de fragmentación. En el presente capítulo se realiza un análisis análogo, pero haciendo foco en algunas de las principales especies que componen el bosque, estudiando los impactos de la fragmentación sobre su estructura y la dinámica poblacional. Para hacer inferencias sobre la dinámica de las especies leñosas, en particular, sobre si la población está estable, en crecimiento o en decrecimiento, pueden utilizarse los gráficos de distribución de tamaños.

Típicamente se clasifica a las distribuciones de tamaño entre aquellas con forma de “J invertida” o “L”, con mucha mayor cantidad de individuos en la clase de menor tamaño que en las clases mayores; y “en forma de campana”, con mayores abundancias en las clases de tamaño intermedio (Melo Cruz y Vargas Ríos 2003, Newton 2007). Se interpreta que las poblaciones con forma de “J invertida” tienen reclutamiento continuo y están en crecimiento o en equilibrio; en cambio, las poblaciones con bajas cantidades de juveniles en relación a adultos están en retroceso (Condit et al. 1998). Sin embargo, a partir de comparar la estructura de tamaños de las poblaciones en un momento dado y su evolución a partir de mediciones sucesivas en estudios de largo plazo, se vio que la relación entre la estructura de tamaños y las tendencias en el crecimiento poblacional no es unívoca (Condit et al. 1998, Kohira y Ninomiya 2003, Bernucci Virillo et al. 2011, Bin et al. 2012). Dependiendo de cómo se comportan otras variables (i.e. crecimiento y supervivencia) en las distintas clases de edades, poblaciones en expansión o estables pueden presentar distribuciones diferentes a la “J invertida”.

Al mismo tiempo, el tipo de estructura de tamaños de una población está también condicionado por sus características ecológicas, en particular por su “temperamento” (concepto que se refiere a la tolerancia a la sombra o dependencia de luz en los estadios tempranos). Así, se espera que en un bosque maduro y cerrado, las especies tolerantes a la sombra presenten una estructura de tipo “J invertida” y las especies demandantes de luz, de regeneración post-disturbio, presenten una estructura del tipo de “campana” (Kohira y Ninomiya 2003).



Aún teniendo en cuenta las complejidades mencionadas arriba, es reconocido el valor que tienen las estructuras de tamaño como una primera aproximación al estudio de la dinámica poblacional de árboles, considerando la dificultad de contar con mediciones a lo largo de tiempos prolongados, y sobre todo para análisis comparativos (e.g. de Souza et al. 2010). Entonces, si bien las estructuras de tamaños tienen documentadas limitaciones para inferir el funcionamiento de las poblaciones, son una herramienta interesante para comparar poblaciones o comunidades en distintas situaciones. De hecho, en la actualidad, son frecuentemente usadas para realizar comparaciones de diferente índole, por ejemplo: entre comunidades rodeadas por matrices con distintos usos del suelo (de Souza et al. 2010, Jurisch et al. 2012), poblaciones bajo distintas intensidades o tipos de explotación (Schumann et al. 2011, Herrero-Jaureguy et al. 2012), bosques con diferente exposición a inundaciones (Assis y Withmann 2011), bosques de lenga sometidos o no al impacto del castor en Tierra del Fuego (Arismendi et al. 2008), y también para comparaciones entre poblaciones de ambientes fragmentados y continuos (Barbeta et al. 2011), entre otras.

El objetivo de este capítulo, entonces, es estudiar la estructura de tamaños de algunas de las principales especies del bosque de tres quebrachos, y analizar si la fragmentación del bosque ha tenido algún impacto sobre ellas. Se estudian cuatro de las especies de árboles más abundantes del bosque de tres quebrachos, *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Cordia americana* y *Prosopis kuntzei*. Estas especies presentan distintas características fisonómicas y ecológicas: las dos primeras corresponden al estrato superior, y las dos últimas al estrato medio del bosque; *S. balansae*, *A. quebracho-blanco* y *P. kuntzei* son definidas como heliófilas (Wenzel y Hampel 1998, Tortorelli 2009) y *C. americana* como umbrófila (Wenzel y Hampel 1998), medio-heliofila (Tortorelli 2009) o hemiesciófila (Scarpa 1996).

Teniendo en cuenta estos atributos de las especies estudiadas en relación a la incidencia de luz y el contexto en el que se realiza el trabajo, podría suponerse *a priori* que los fragmentos pequeños sean más propicios para el desarrollo de las especies heliófilas. Esto se desprende de que los bordes de los fragmentos reciben mayor incidencia lumínica (Harper et al. 2005) que el interior y de que en los fragmentos pequeños la proporción de borde es mucho mayor que en los grandes. En este estudio, se ha puesto el foco sobre efectos de la fragmentación no vinculados al llamado “efecto borde”, por

lo que se han evitado explícitamente los bordes en el muestreo, y entonces este posible efecto no podría analizarse. También podría esperarse que los fragmentos pequeños presenten, independientemente de los bordes, una mayor incidencia de luz por tener una menor cobertura de dosel. Los resultados del Capítulo 5 no apoyan esta posibilidad, ya que mostraron que no hay una asociación entre el tamaño de fragmento ni con la densidad de individuos adultos ( $DAP > 20\text{cm}$ ), ni con el área basal total, que serían determinantes, y por eso buenos indicadores, para la cobertura del dosel.

Considerando los antecedentes presentados se espera que: las especies heliófilas (*S. balansae*, *A. quebracho-blanco* y *P. kuntzei*) muestren una estructura de tamaños con un perfil cercano a una campana, y que *C. americana*, con renovales tolerantes a la sombra, muestre un perfil del tipo de “J invertida”. Al mismo tiempo, teniendo en cuenta los resultados obtenidos en el capítulo anterior de la tesis, se espera también que: la estructura de tamaños de las especies del estrato superior (*S. balansae* y *A. quebracho-blanco*) varíe en función de la cobertura de bosque en el paisaje, en particular, que tengan una mayor densidad de renovales en los paisajes con mayor cobertura de bosques; y que la estructura de tamaños de las especies del estrato medio (*P. kuntzei* y *C. americana*) varíe en función del tamaño de los fragmentos, en particular, que presenten mayor densidad de renovales en los fragmentos de mayor tamaño.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

En este capítulo se analiza un subconjunto del total de datos considerados en el capítulo anterior, ya que solamente se comparan aquellos correspondientes a cuatro de las especies arbóreas más abundantes del bosque, con diferencias en su ubicación en la estructura vertical y en sus requerimientos lumínicos para el reclutamiento: *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Cordia americana* y *Prosopis kuntzei*. Las dos primeras se ubican en el estrato superior y las dos últimas en el estrato medio; mientras que *C. americana* es la única de las cuatro que no ha sido descrita como heliófila. El diseño de muestreo y la toma de datos son los presentados en el Capítulo 4.

### **Análisis de datos**

Se utilizaron modelos lineales generales mixtos de estructura análoga a los presentados en el capítulo 5, con cuatro factores fijos: (a) tamaño de fragmento en 2010, (b) tamaño de fragmento en 1957, (c) cobertura de bosque en el paisaje y (d) pérdida de bosque en el paisaje; y con la identidad del paisaje como factor aleatorio.

Los resultados se analizaron utilizando los conceptos de teoría de la información e inferencia en múltiples modelos (Burnham y Anderson 2002); fueron considerados los 16 modelos que surgen de todas las combinaciones posibles entre los 4 factores fijos utilizados. Los modelos se compararon usando las diferencias en  $AIC_c$  (Criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas).

Con el objetivo de obtener un estimador más completo de la estructura poblacional de estas especies y de poder elaborar los gráficos de las estructuras de tamaños de cada población, se analizaron como variables de respuesta las densidades de individuos en más clases diamétricas que cuando se analizó el ensamble completo de especies en el capítulo anterior, esto es:  $DAP < 5$  cm, 5-10 cm, 10-20 cm y  $> 20$  cm. Complementariamente se analizó también al área basal total de cada una de las especies.

### **RESULTADOS**

En esta sección se presentan los resultados estadísticos de todos los factores analizados en las tablas, pero se grafican sólo aquellos resultados que resultaron relevantes en cada una de las especies.

| Variable de respuesta                           | Modelo                    | AIC <sub>c</sub> | ΔAIC <sub>c</sub> | w <sub>i</sub> |
|---|---------------------------|------------------|-------------------|----------------|
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP<5cm      | área57 hist cobert        | 309,97           | 0,00              | 0,242          |
|   | área10 área57 hist cobert | 310,32           | 0,35              | 0,203          |
|   | área57 cobert             | 310,63           | 0,66              | 0,174          |
|   | cobert                    | 311,28           | 1,32              | 0,125          |
|   | área10 cobert             | 311,69           | 1,72              | 0,102          |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP 5-10 cm  | cobert                    | 274,53           | 0,00              | 0,345          |
|   | modelo nulo               | 276,25           | 1,72              | 0,146          |
|   | área57 cobert             | 276,77           | 2,24              | 0,113          |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP 10-20 cm | cobert                    | 285,24           | 0,00              | 0,409          |
|   | área57 cobert             | 287,54           | 2,30              | 0,129          |
|   | modelo nulo               | 287,82           | 2,58              | 0,113          |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP>20 cm    | hist                      | 273,48           | 0,00              | 0,349          |
|   | área57 hist               | 274,69           | 1,21              | 0,191          |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>densidad total    | cobert                    | 351,55           | 0,00              | 0,272          |
|   | modelo nulo               | 352,6            | 1,05              | 0,161          |
|   | hist cobert               | 352,74           | 1,19              | 0,150          |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>área basal total  | hist                      | 152,79           | 0,00              | 0,501          |
|   | modelo nulo               | 155,44           | 2,66              | 0,133          |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP<5cm      | área57                    | 237,57           | 0,00              | 0,202          |
|   | área57 hist               | 238,02           | 0,45              | 0,161          |
|   | modelo nulo               | 238,30           | 0,73              | 0,140          |
|   | hist                      | 239,14           | 1,57              | 0,092          |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP 5-10 cm  | área57                    | 253,18           | 0,00              | 0,235          |
|   | modelo nulo               | 253,97           | 0,80              | 0,158          |
|   | área57 cobert             | 254,79           | 1,61              | 0,105          |
|   | área10                    | 255,13           | 1,95              | 0,089          |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP 10-20 cm | área57                    | 242,66           | 0,00              | 0,372          |
|   | modelo nulo               | 244,22           | 1,56              | 0,170          |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP>20cm     | modelo nulo               | 262,18           | 0,00              | 0,388          |
|   | cobert                    | 263,91           | 1,73              | 0,163          |
|   | área10                    | 264,24           | 2,06              | 0,139          |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>densidad total    | modelo nulo               | 311,04           | 0,00              | 0,432          |
|   | área57                    | 312,71           | 1,67              | 0,187          |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>área basal total  | área10                    | 144,04           | 0,00              | 0,215          |
|   | área10 cobert             | 144,08           | 0,04              | 0,211          |
|   | modelo nulo               | 144,45           | 0,41              | 0,175          |
|   | cobert                    | 145,04           | 1,00              | 0,131          |

Tabla 5.1. Resumen de la selección de modelos para explicar la densidad y el área basal de las cuatro especies estudiadas en relación al área actual del fragmento (área10), al área histórica del fragmento (área57), a la cobertura de bosque en el paisaje (cobert) y a la deforestación histórica en el paisaje (hist). Se presentan los modelos con  $w_i > 0.1$  o  $\Delta AIC_c < 2$ .

| Variable de respuesta                        | Modelo                    | AIC <sub>c</sub> | ΔAIC <sub>c</sub> | w <sub>i</sub> |
|--|---------------------------|------------------|-------------------|----------------|
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP<5cm      | área10 área57 hist        | 354,92           | 0,00              | 0,521          |
|  | área10                    | 357,87           | 2,94              | 0,120          |
|  | área10 área57             | 357,88           | 2,96              | 0,119          |
|  | área10 área57 hist cobert | 358,03           | 3,11              | 0,110          |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP 5-10 cm  | área10 área57             | 252,57           | 0,00              | 0,267          |
|  | área10 área57 cobert      | 253,58           | 1,01              | 0,161          |
|  | área10 cobert             | 253,93           | 1,36              | 0,135          |
|  | área10                    | 254,18           | 1,62              | 0,119          |
|  | área10 hist               | 254,5            | 1,93              | 0,102          |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP 10-20 cm | área10 cobert             | 206,62           | 0,00              | 0,38           |
|  | área10                    | 207,11           | 0,49              | 0,297          |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP>20cm     | área10 supai              | 182,3            | 0,00              | 0,327          |
|  | área10 área57 cobert      | 183,31           | 1,01              | 0,197          |
|  | área10                    | 183,71           | 1,41              | 0,162          |
|  | área10 área57             | 183,87           | 1,57              | 0,149          |
| <i>Cordia americana</i><br>densidad total    | área10 cobert             | 362,27           | 0,00              | 0,191          |
|  | área10                    | 362,67           | 0,39              | 0,157          |
|  | área10 hist               | 362,02           | 0,75              | 0,131          |
|  | área10 área57 hist        | 363,2            | 0,93              | 0,120          |
|  | supai                     | 363,21           | 0,94              | 0,120          |
| <i>Cordia americana</i><br>área basal total  | área10                    | 18,2             | 0,00              | 0,408          |
|  | área10 hist               | 19,22            | 1,02              | 0,245          |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>dens DAP 5-10 cm  | hist                      | 220,09           | 0,00              | 0,296          |
|  | modelo nulo               | 220,29           | 0,19              | 0,269          |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>dens DAP 10-20 cm | cobert                    | 275,54           | 0,00              | 0,303          |
|  | modelo nulo               | 275,94           | 0,40              | 0,248          |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>dens DAP>20cm     | hist                      | 243,71           | 0,00              | 0,186          |
|  | área10                    | 244,03           | 0,32              | 0,158          |
|  | área10 hist               | 244,31           | 0,60              | 0,138          |
|  | modelo nulo               | 244,76           | 1,05              | 0,110          |
|  | hist cobert               | 245,19           | 1,48              | 0,089          |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>densidad total    | área57                    | 309,59           | 0,00              | 0,310          |
|  | modelo nulo               | 310,48           | 0,89              | 0,199          |
|  | hist                      | 311,28           | 1,69              | 0,133          |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>área basal total  | modelo nulo               | 120,39           | 0,00              | 0,359          |
|  | hist                      | 121,62           | 1,23              | 0,154          |

Tabla 5.1. (Continuación)

| Variable de respuesta                           | Variable explicatoria            | Probabilidad del parámetro | Estimador del parámetro | Intervalo de confianza (95%) |               |
|---|----------------------------------|----------------------------|-------------------------|------------------------------|---------------|
|   |                                  |                            |                         | Inferior                     | Superior      |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP<5cm      | área10                           | 0,38                       | 0,17                    | -0,30                        | 0,65          |
|   | área57                           | 0,69                       | -0,06                   | -0,19                        | 0,08          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,51                       | -16,72                  | -259,98                      | 226,53        |
|   | <b>cobert (baja)<sup>b</sup></b> | <b>0,95</b>                | <b>-36,12</b>           | <b>-240,39</b>               | <b>168,15</b> |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP 5-10 cm  | área10                           | 0,18                       | -0,04                   | -0,22                        | 0,14          |
|   | área57                           | 0,25                       | 0,03                    | -0,03                        | 0,08          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,19                       | -4,18                   | -86,24                       | 77,88         |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,68                       | -31,61                  | -127,13                      | 63,91         |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP 10-20 cm | área10                           | 0,16                       | -0,01                   | -0,25                        | 0,22          |
|   | área57                           | 0,24                       | 0,03                    | -0,04                        | 0,11          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,17                       | -1,91                   | -115,23                      | 111,41        |
|   | <b>cobert (baja)<sup>b</sup></b> | <b>0,76</b>                | <b>-39,09</b>           | <b>-143,09</b>               | <b>64,91</b>  |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>dens DAP>20cm     | área10                           | 0,19                       | -0,06                   | -0,33                        | 0,22          |
|   | área57                           | 0,31                       | -0,04                   | -0,12                        | 0,04          |
|   | <b>hist (baja)<sup>a</sup></b>   | <b>0,81</b>                | <b>-28,10</b>           | <b>-103,84</b>               | <b>47,64</b>  |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,18                       | -0,06                   | -124,60                      | 124,48        |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>densidad total    | área10                           | 0,16                       | -0,01                   | -0,77                        | 0,76          |
|   | área57                           | 0,19                       | 0,07                    | -0,18                        | 0,32          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,33                       | -41,91                  | -365,37                      | 281,56        |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,61                       | -105,57                 | -524,56                      | 313,42        |
| <i>Schinopsis balansae</i><br>área basal total  | área10                           | 0,13                       | 0,01                    | -0,02                        | 0,03          |
|   | área57                           | 0,15                       | 0,00                    | -0,01                        | 0,01          |
|   | <b>hist (baja)<sup>a</sup></b>   | <b>0,74</b>                | <b>-2,53</b>            | <b>-8,59</b>                 | <b>3,54</b>   |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,14                       | 0,56                    | -10,45                       | 11,56         |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP<5cm      | área10                           | 0,24                       | -0,04                   | -0,13                        | 0,05          |
|   | <b>área57</b>                    | <b>0,61</b>                | <b>0,02</b>             | <b>0,00</b>                  | <b>0,04</b>   |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,43                       | 13,31                   | -43,64                       | 70,26         |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,21                       | 1,67                    | -40,78                       | 44,13         |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP 5-10 cm  | área10                           | 0,27                       | -0,09                   | -0,28                        | 0,11          |
|   | área57                           | 0,58                       | -0,04                   | -0,09                        | 0,01          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,23                       | -4,58                   | -70,59                       | 61,42         |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,28                       | -7,68                   | -61,01                       | 45,66         |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP 10-20 cm | área10                           | 0,22                       | 0,06                    | -0,01                        | 0,13          |
|   | <b>área57</b>                    | <b>0,64</b>                | <b>-0,03</b>            | <b>-0,04</b>                 | <b>-0,01</b>  |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,15                       | -0,10                   | -35,08                       | 34,88         |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,16                       | -1,31                   | -35,85                       | 33,22         |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>dens DAP>20cm     | área10                           | 0,25                       | 0,16                    | -0,04                        | 0,36          |
|   | área57                           | 0,14                       | -0,02                   | -0,08                        | 0,04          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,14                       | -1,04                   | -67,52                       | 65,45         |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,28                       | 12,25                   | -34,29                       | 58,78         |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>densidad total    | área10                           | 0,13                       | -0,04                   | -0,41                        | 0,34          |
|   | área57                           | 0,28                       | -0,08                   | -0,18                        | 0,02          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,16                       | 10,47                   | -94,18                       | 115,12        |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,14                       | -7,33                   | -133,66                      | 118,99        |
| <i>A. quebracho-blanco</i><br>área basal total  | <b>área10</b>                    | <b>0,58</b>                | <b>0,03</b>             | <b>0,01</b>                  | <b>0,05</b>   |
|   | área57                           | 0,16                       | 0,00                    | -0,01                        | 0,00          |
|   | hist (baja) <sup>a</sup>         | 0,13                       | 0,01                    | -10,02                       | 10,03         |
|   | cobert (baja) <sup>b</sup>       | 0,45                       | 1,53                    | -2,99                        | 6,05          |

Tabla 5.2. Probabilidades, estimaciones e intervalos de confianza de los estimadores para las variables explicatorias en función de la densidad de individuos. área10: área actual del fragmento; área57: área histórica del fragmento; cobert: cobertura de bosque en el paisaje; hist: deforestación histórica en el paisaje. Las variables explicatorias cuyo intervalo de confianza excluye al cero o con probabilidad > 0,7 se presentan en negrita.

<sup>a</sup> Variable relativa al valor de historia de deforestación (alta). <sup>b</sup> Variable relativa al valor de cobertura de bosque (alta).

| Variable de respuesta                        | Variable explicatoria      | Probabilidad del parámetro | Estimador del parámetro | Intervalo de confianza (95%) |              |
|--|----------------------------|----------------------------|-------------------------|------------------------------|--------------|
|  |                            |                            |                         | Inferior                     | Superior     |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP<5cm      | <b>área10</b>              | <b>1,00</b>                | <b>3,17</b>             | <b>2,02</b>                  | <b>4,32</b>  |
|  | <b>área57</b>              | <b>0,78</b>                | <b>-0,40</b>            | <b>-0,75</b>                 | <b>-0,06</b> |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,69                       | -118,44                 | -461,31                      | 224,42       |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,20                       | 33,20                   | -422,12                      | 488,53       |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP 5-10 cm  | <b>área10</b>              | <b>0,90</b>                | <b>0,12</b>             | <b>0,05</b>                  | <b>0,19</b>  |
|  | área57                     | 0,54                       | -0,02                   | -0,03                        | 0,00         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,24                       | 8,17                    | -32,01                       | 48,35        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,38                       | 14,12                   | -34,39                       | 62,63        |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP 10-20 cm | <b>área10</b>              | <b>1,00</b>                | <b>0,18</b>             | <b>0,13</b>                  | <b>0,22</b>  |
|  | área57                     | 0,19                       | -0,01                   | -0,03                        | 0,01         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,18                       | -4,51                   | -37,25                       | 28,24        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,52                       | 7,59                    | -14,54                       | 29,73        |
| <i>Cordia americana</i><br>dens DAP>20cm     | <b>área10</b>              | <b>1,00</b>                | <b>0,10</b>             | <b>0,06</b>                  | <b>0,14</b>  |
|  | área57                     | 0,42                       | -0,01                   | -0,01                        | 0,00         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,16                       | -0,27                   | -17,68                       | 17,14        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,62                       | 5,04                    | -10,15                       | 20,22        |
| <i>Cordia americana</i><br>densidad total    | <b>área10</b>              | <b>0,75</b>                | <b>2,62</b>             | <b>1,33</b>                  | <b>3,92</b>  |
|  | área57                     | 0,25                       | -0,29                   | -0,77                        | 0,19         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,42                       | -116,24                 | -560,68                      | 328,20       |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,47                       | 89,27                   | -216,09                      | 394,64       |
| <i>Cordia americana</i><br>área basal total  | <b>área10</b>              | <b>0,92</b>                | <b>0,01</b>             | <b>0,00</b>                  | <b>0,01</b>  |
|  | área57                     | 0,16                       | 0,00                    | 0,00                         | 0,00         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,36                       | -0,05                   | -0,23                        | 0,14         |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,16                       | 0,02                    | -0,21                        | 0,25         |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>dens DAP 5-10 cm  | área10                     | 0,19                       | 0,03                    | -0,03                        | 0,09         |
|  | área57                     | 0,14                       | 0,00                    | -0,01                        | 0,02         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,48                       | 4,62                    | -9,62                        | 18,86        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,19                       | -3,51                   | -31,02                       | 24,01        |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>dens DAP 10-20 cm | área10                     | 0,17                       | -0,02                   | -0,19                        | 0,16         |
|  | área57                     | 0,17                       | 0,00                    | -0,06                        | 0,05         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,2                        | -4,57                   | -76,52                       | 67,38        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,53                       | -27,84                  | -129,23                      | 73,56        |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>dens DAP>20cm     | área10                     | 0,47                       | -0,12                   | -0,26                        | 0,03         |
|  | área57                     | 0,19                       | 0,00                    | -0,05                        | 0,05         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,56                       | 16,30                   | -37,66                       | 70,25        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,27                       | 7,52                    | -63,04                       | 78,08        |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>densidad total    | área10                     | 0,15                       | -0,12                   | -0,44                        | 0,20         |
|  | <b>área57</b>              | <b>0,50</b>                | <b>-0,10</b>            | <b>-0,20</b>                 | <b>-0,01</b> |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,28                       | 19,64                   | -57,62                       | 96,90        |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,15                       | -16,39                  | -176,68                      | 143,91       |
| <i>Prosopis kuntzei</i><br>área basal total  | área10                     | 0,17                       | 0,00                    | -0,01                        | 0,02         |
|  | área57                     | 0,18                       | 0,00                    | 0,00                         | 0,00         |
|  | hist (baja) <sup>a</sup>   | 0,34                       | 0,94                    | -3,80                        | 5,68         |
|  | cobert (baja) <sup>b</sup> | 0,18                       | 0,21                    | -4,94                        | 5,37         |

Tabla 5.2. (Continuación)

*Schinopsis balansae*

Al analizar la estructura de clases etarias de esta especie se encontró, para los renovales (DAP < 5 cm), el mismo patrón que para el conjunto de las especies del estrato superior frente a la cobertura de bosque en el paisaje. Es decir, hay una tendencia hacia mayor densidad de renovales en los paisajes con mayor cobertura de bosque, ya que este factor está incluido en los mejores modelos para explicar esta variable (Tabla 5.1) y presenta una alta probabilidad (0,92), aunque el cero está incluido en el intervalo de confianza del estimador (Tabla 5.2). Un patrón similar mostraron las clases siguientes diamétricas (5-10 y 10-20 cm), con probabilidades para cobertura de bosque de 0,68 y 0,76, respectivamente (Tabla 5.2). En consecuencia, al analizar la estructura de tamaños de esta especie en función de la cobertura de bosque en el paisaje se encuentran diferencias en los diámetros menores a 20cm pero no en las clases de mayor tamaño (Figura 5.1). En ambas situaciones, el patrón observado se aleja de la forma de campana esperada en la estructura de tamaños de una especie heliófila.

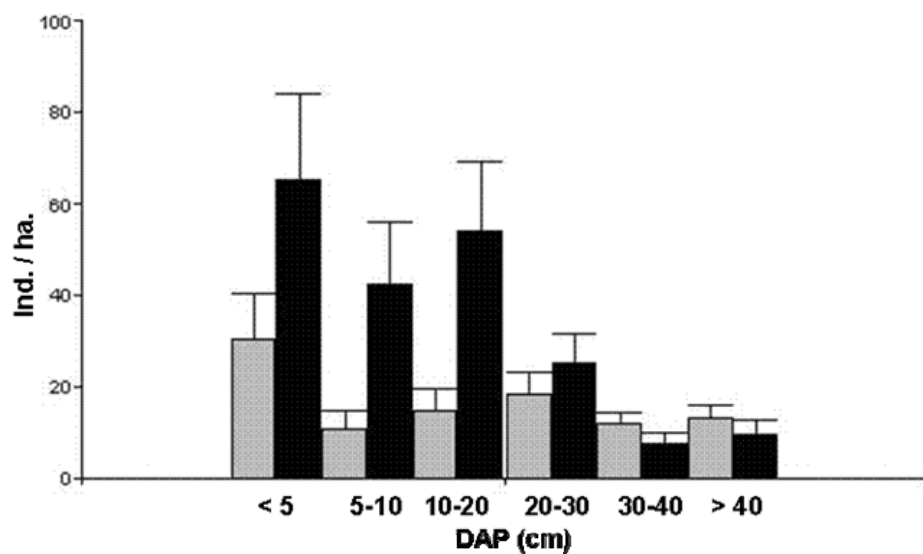


Figura 5.1. Estructura de tamaños de *Schinopsis balansae*. En negro: paisajes con alta cobertura de bosque, en gris: paisajes con baja cobertura de bosque. Se grafica la media y el error estándar para cada situación. Las clases mayores a 20 cm se grafican por separado pero estadísticamente fueron analizadas en conjunto.

La densidad total de individuos de esta especie no se mostró asociada con ninguno de los factores analizados. Tanto para el área basal, como para la densidad de adultos (DAP>20cm), el factor historia de deforestación en el paisaje presenta valores altos en su probabilidad (0,74 y 0,81, respectivamente). La tendencia es a mostrar menores



valores (de densidad de adultos y de área basal) en paisajes con bajos niveles de deforestación histórica.

### *Aspidosperma quebracho-blanco*

Para *A. quebracho-blanco*, en cambio, no se encontró que la cobertura de bosque en el paisaje sea relevante para explicar la densidad de las clases de menor tamaño. Tanto para la clase inferior (< 5 cm) como para la clase 10-20 cm, el área histórica del fragmento presenta una probabilidad relativamente alta (0,61 y 0,64, respectivamente) y el intervalo de confianza del estimador excluye al cero, sin embargo el parámetro estimado es muy bajo (0,02 y -0,04) por lo que el tamaño del efecto no sería ecológicamente relevante (Tabla 5.2). Lo mismo ocurre con la relación encontrada entre el área basal de esta especie y el tamaño actual de los fragmentos de bosque. La densidad de la clase 5-10 cm no se vio relacionada con ninguno de los factores analizados (Tablas 5.1 y 5.2).

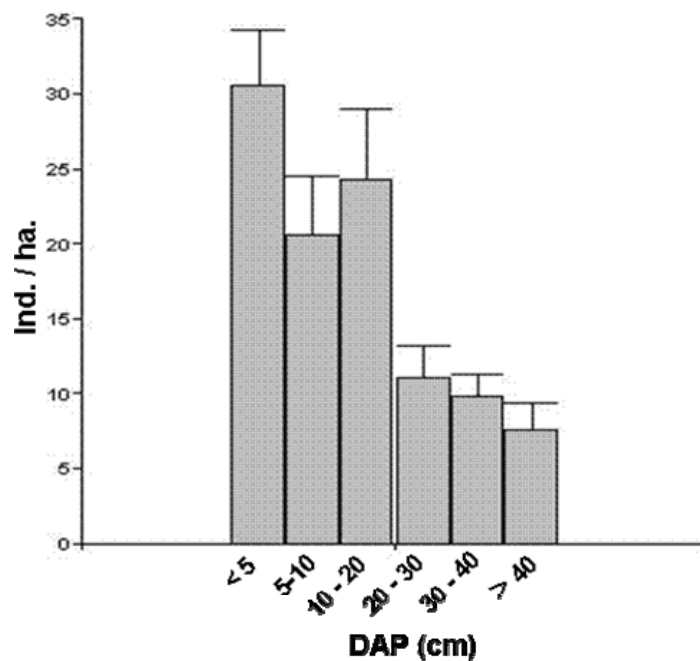


Figura 5.2. Estructura de tamaños de *Aspidosperma quebracho-blanco*. Se grafica la media y el error estándar para cada clase diamétrica. Las clases mayores a 20 cm se grafican por separado pero estadísticamente fueron analizadas en conjunto.

Al no haberse encontrado ningún factor que muestre relaciones con las densidades de las diferentes clases diamétricas, se analiza la estructura de tamaños de la especie

agrupando los distintos tipos de paisajes y tamaños de fragmentos. Se observan mayores densidades en los tamaños inferiores, en un patrón lejano a la forma de campana esperada en las especies heliófilas (Figura 5.2).

### *Cordia americana*

Se encontró una relación positiva entre el área actual de los fragmentos y las seis variables de respuesta analizadas en esta especie. El factor está presente en los modelos con menores valores de AIC<sub>c</sub> (Tabla 5.1) y presenta valores altos de probabilidad (entre 0,75 y 1,00) en todos los casos (Tabla 5.2). Para el caso de los renovales (DAP < 5 cm), el factor tamaño histórico del fragmento también aparece como relevante, pero en este caso la relación sería negativa: mayor densidad de renovales en aquellos fragmentos con menor tamaño histórico. De esta manera, los renovales de esta especie muestran el mismo patrón que el que se encontró al analizar a las especies del estrato medio en forma agrupada; pero además, este patrón se presenta también en las otras clases de tamaño (Figura 5.3). Las estructuras de tamaño se graficaron en función del tamaño de los fragmentos para facilitar la interpretación de los resultados, observándose mayores densidades en las clases de tamaño menores (Figura 5.3), como era de esperar para una especie con renovales tolerantes a la sombra.

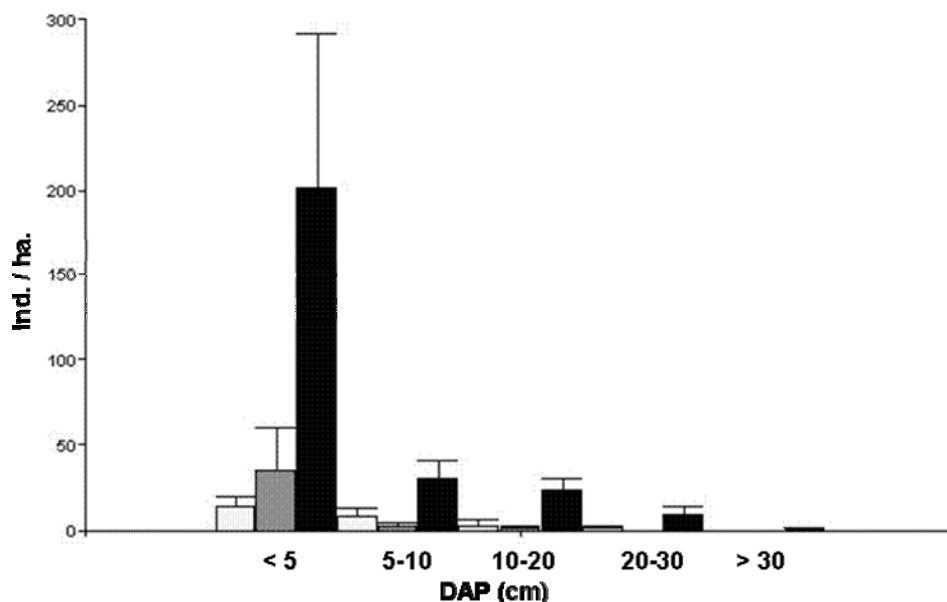


Figura 5.3. Estructuras de tamaños de *Cordia americana* en fragmentos de diferentes tamaños. Gris claro: fragmentos pequeños (< 10 ha); gris oscuro: fragmentos medianos (10 - 35 ha); negro: fragmentos grandes (> 35 ha). Se grafica la media y el error estándar para cada situación. Las categorías de tamaño de fragmento se establecieron sólo a los fines de la elaboración de los gráficos, en el análisis estadístico se usó como variable continua.

*Prosopis kuntzei*

No se pudo realizar el análisis para los renovales (DAP < 5 cm) de esta especie, son muy escasos y no se pudieron ajustar los modelos. Los factores analizados no resultaron relevantes para explicar la densidad de las otras tres clases estudiadas ni el área basal de esta especie. En el caso de la densidad total, el intervalo de confianza del estimador del factor área histórica del fragmento excluye al cero, aunque no presenta un alto valor de probabilidad (0,50) y el parámetro estimado es bajo (0,10) por lo que el tamaño del efecto no sería ecológicamente relevante.

Al no haberse encontrado ningún factor que muestre relaciones con las densidades de las diferentes clases diamétricas, se analiza la estructura de tamaños de la especie agrupando los distintos tipos de paisajes y tamaños de fragmentos. Se observa que el patrón corresponde al esperado para especies heliófilas, con los mayores valores de densidad en las clases intermedias, decreciendo tanto en las clases menores como en las mayores (Figura 5.4).

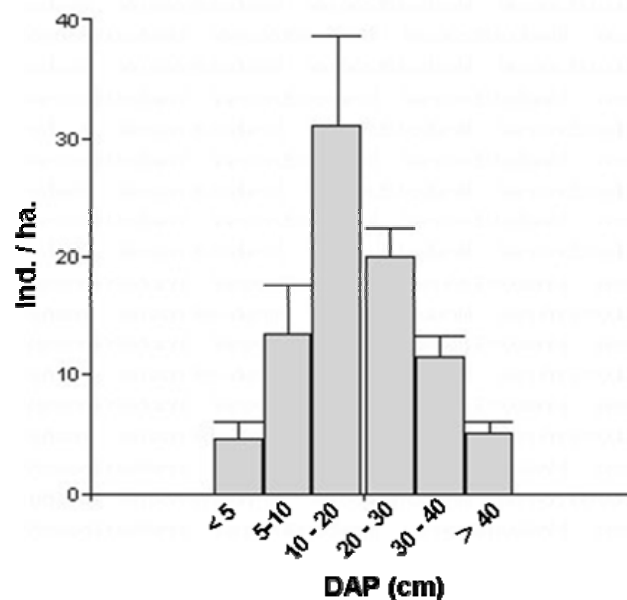


Figura 5.4. Estructura de tamaños de *Prosopis kuntzei*. Se grafica la media y el error estándar para cada clase diamétrica. Las clases mayores a 20 cm se grafican por separado pero estadísticamente fueron analizadas en conjunto.

## DISCUSIÓN

De las cuatro especies analizadas, en dos (*A. quebracho-blanco* y *P. kuntzei*) no se observaron relaciones entre la estructura de tamaños y la fragmentación del bosque. *C. americana* mostró una relación positiva de la densidad de individuos, de todas las clases de tamaños, con el tamaño del fragmento. Por su parte, la estructura de tamaños de *S. balansae* mostró diferencias en función de la cobertura de bosque a nivel de paisaje. En los paisajes con menor cobertura de bosque, la estructura poblacional de esta especie, con densidades relativamente bajas en las clases de tamaños más pequeñas, reflejaría una afectación en el reclutamiento de la especie. Estas dos especies mostraron en sus renovales la misma respuesta exhibida por el grupo de especies del estrato al que pertenecen según el análisis presentado en el Capítulo 4 de esta tesis. Entre las especies heliófilas, solamente *P. kuntzei* mostró la estructura de tamaños con forma de campana que se espera en este tipo de especies. Para *C. americana* se encontró mucha mayor densidad de renovales que de adultos, como era de esperar en una especie con plántulas y renovales tolerantes a la sombra.

Los resultados muestran que, más allá de los patrones generales observados para distintos grupos de especies, ya se trate de grupos estructurales o funcionales, los efectos de los cambios en la estructura del paisaje son diferentes en las distintas especies analizadas. Estos efectos diferenciales podrían provocar, a largo plazo, cambios en la composición específica de la comunidad, como se ha observado tanto en bosques templados (e.g. Echeverría et al. 2007) como tropicales (e.g. Laurance et al. 2006, Oliveira et al. 2008). A continuación se analiza en detalle el caso de cada una de las especies.

### *Schinopsis balansae*

La estructura de tamaños de la población muestra un patrón, sobre todo en el caso de los paisajes con alta cobertura de bosque, que indica reclutamiento continuo y se aleja de la “forma de campana” que se espera en teoría para una especie heliófila (Figura 5.1). En esta figura se observa claramente que la tendencia de mayores densidades en los paisajes con mayor cobertura de bosque se da en las clases diamétricas inferiores (hasta 20 cm de DAP) pero desaparece en las clases superiores. Podría ser entonces que, las

poblaciones ubicadas en paisajes con diferente cobertura de bosque hayan sido iguales en el pasado y eso explique que no se observen diferencias en las densidades de las clases etarias superiores. Pero, a partir de un determinado momento y de un cierto grado de cobertura de bosque en el paisaje, se haya afectado la regeneración de estas poblaciones, y entonces muestren densidades muy inferiores en las clases de tamaño menores. De ser así, estas poblaciones de paisajes con baja cobertura se encontrarían en una etapa de decrecimiento poblacional. En efecto, otros estudios caracterizaron a poblaciones con este tipo de estructuras de tamaños como “en riesgo” (Kohira y Ninomiya 2003). Si se considera un valor medio de crecimiento diametral de 3 mm al año (Tortorelli 2009), esta diferenciación debió comenzar unos 83 años antes de la toma de datos (es decir hacia 1927). Sin embargo, el mismo autor advierte que se han medido a campo tasas de crecimiento de hasta 8 mm al año, por lo que esta estimación tiene un grado de incertidumbre muy alto. Tratándose de una de las principales especies del bosque de tres quebrachos, una de las especies dominantes de su estrato superior y uno de los principales recursos forestales en todo el Chaco Oriental, este patrón observado merece ser tenido particularmente en cuenta a la hora de evaluar las perspectivas de conservación de este ambiente.

*S. balansae* es considerada una especie heliófila (Tortorelli 2009), por lo que sus renovales no podrían sobrevivir en la sombra (Galarza 1915, Valentini 1960 citados en Barberis et al. 2012, Petrak 1959). Más allá de esta caracterización, y a diferencia de lo reportado por Wenzel y Hampel (1998) en el Chaco Húmedo, en este trabajo se ha encontrado regeneración de la especie dentro de los fragmentos de bosque, en particular en aquellos ubicados en paisajes con alta cobertura de bosque (Figura 5.1). La regeneración observada en este estudio podría deberse a que los bosques en el área de estudio sean más abiertos y reciban mayor incidencia de luz que los bosques del este donde fue descrito el temperamento heliófilo. En este sentido, Barberis y colaboradores (2012) señalan que la regeneración de *S. balansae* en “quebrachales abiertos” es mucho más abundante que en los bosques altos cerrados del Chaco Húmedo. Una alternativa es que *S. balansae* no sea necesariamente demandante de luz directa para su regeneración, sino que simplemente la tolere. Esto le daría la posibilidad de establecerse bajo distintas circunstancias ambientales, y en bosques más cerrados y diversos, como los del Chaco Húmedo, donde competiría con otras especies netamente umbrófilas, lo hace principalmente en los claros o en los bordes; mientras que en

bosques más occidentales, donde no están presentes estas otras especies, se establece exitosamente también dentro del bosque. En este sentido, en el Chaco húmedo la especie actúa como pionera dentro de la sucesión ecológica (Morello y Adámoli 1974, Wenzel y Hampel 1998). Sin embargo, en el área de estudio no hay otras especies arbóreas que reemplacen a los quebrachos en una segunda etapa de una hipotética sucesión ecológica.

Se ha reportado que las sámaras de *S. balansae* pueden ser transportadas por el viento entre 60 y 150 metros (Galarza 1915, Dieringer 2003, ambos citados en Barberis et al. 2012). En el área de estudio es plausible entonces que a un fragmento arriben propágulos provenientes de árboles localizados en otros fragmentos del entorno. Esto podría explicar la mayor regeneración observada en los paisajes con alta cobertura de bosque frente a aquellos con menor cobertura. Para esto sería necesario que la cantidad de semillas disponible sea el factor limitante para la regeneración de la especie. En la Cuña Boscosa santafesina, se ha reportado alta variabilidad en la germinación de semillas entre sitios con alta disponibilidad de sámaras (Barberis et al. 1998), lo que indicaría que, al menos en esa situación, este factor no sería el limitante para la regeneración.

Se observó también una tendencia a mostrar menores valores de densidad de individuos con  $DAP > 20$  cm y menor área basal en paisajes con bajos niveles de deforestación histórica. No resulta sencillo encontrar una explicación (o una relación causal) posible a esta tendencia. Los dos paisajes categorizados como con baja deforestación histórica, son además los dos que tenían menor cobertura de bosque al inicio del período considerado (Tabla 4.1 del capítulo 4: paisaje A: 1208 ha, D: 2089 ha en 1957, contra las 3153 y 2388 que tenían los paisajes B y C). Considerando lo observado para los renovales, tal vez la cobertura de bosque en el pasado sea más relevante (que la deforestación 1957-2010) para explicar la densidad de individuos adultos: paisajes con menor cobertura tenían menor regeneración y por eso ahora tienen menor densidad de adultos.

***Aspidosperma quebracho-blanco***

El análisis estadístico no detectó que los factores estudiados sean relevantes para explicar la densidad de individuos de *A. quebracho-blanco* en sus diferentes clases diamétricas. La estructura de tamaños de esta población en el área de estudio muestra los valores de densidad más altos en las clases de tamaños menores. Esto correspondería a una población con reclutamiento continuo. Como se dijo, este patrón no es el esperado en una especie heliófila. La especie ha sido considerada heliófila (Wenzel y Hampel 1998, Gómez y Hampel 2005) y en el área de estudio presenta reclutamiento en condiciones de alta insolación, ya que es común la presencia de renovales en las zonas abiertas (observación personal). Al mismo tiempo, se ha observado -en el Chaco árido- que el reclutamiento se ve facilitado por la sombra brindada por arbustos (Barchuk et al. 2005). Entonces, *A. quebracho-blanco*, al igual que *S. balansae*, más que depender de la luz directa para su reclutamiento, la toleraría bajo ciertas condiciones.

Es interesante destacar que, más allá del análisis estadístico, las tres especies del estrato superior del bosque, muestran la misma tendencia que se encontró al analizarlas en conjunto: mayor densidad de renovales (DAP < 5 cm) en los paisajes con mayor cobertura de bosque (Figura 5.5).

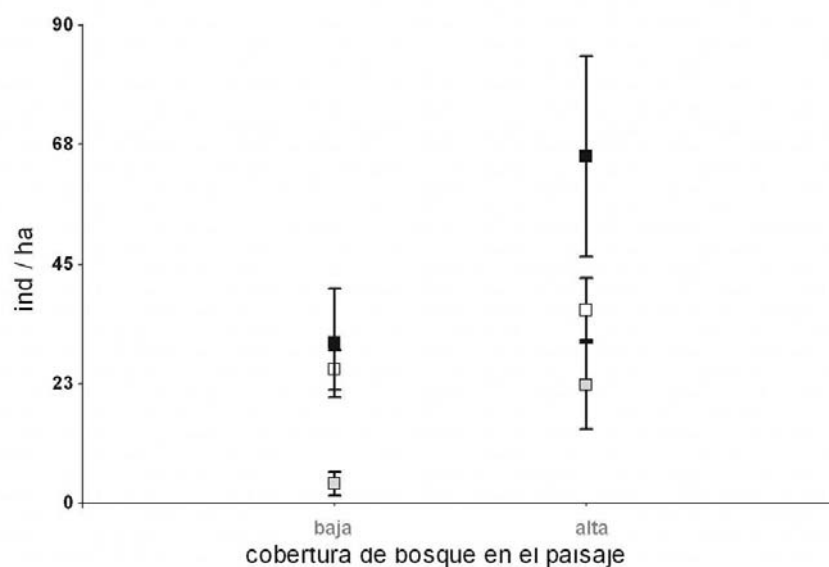


Figura 5.5. Densidad de renovales (DAP < 5cm) de *Aspidosperma quebracho-blanco* (cuadrados blancos), *Schinopsis balansae* (cuadrados negros) y *S. lorentzii* (cuadrados grises) en paisajes con baja y alta cobertura de bosques. Media +/- ES.

### ***Cordia americana***

En esta especie se verificó el mismo patrón observado en los renovales del conjunto de las especies del estrato medio: mayor densidad en fragmentos de mayor tamaño. Adicionalmente, se observó el mismo patrón para el resto de las clases diamétricas analizadas, así como para el área basal.

A diferencia de las otras tres especies aquí consideradas, *C. americana* no ha sido definida como una especie heliófila, sino que ha sido caracterizada como umbrófila (Wenzel y Hampel 1998), medio-heliófila (Tortorelli 2009) y como hemiesciófito (Scarpa 1996). Cualquiera sea el caso, está claro que el establecimiento de las plántulas puede darse en condiciones de sombra. De hecho, durante el trabajo de campo de esta tesis no fueron observados renovales de *C. americana* en los bordes de los bosques, donde hay mucha mayor incidencia de luz, como sí ocurrió con las otras especies aquí tratadas. Sin embargo, como se mencionó en la introducción, no habría motivos para pensar que el patrón aquí observado tenga su causa en una diferencia en la incidencia de luz recibida en fragmentos de diferentes tamaños.

Al analizar las estructuras de tamaños en función del tamaño de los fragmentos (Figura 5.4) se advierte que si bien las clases más pequeñas son las más abundantes incluso en los fragmentos chicos, sólo en los fragmentos grandes la estructura de tamaños mostrada por las poblaciones de *C. americana* se corresponde con la “J invertida” que se espera en especies con renovales tolerantes a la sombra. En contraste con lo observado en *S. balansae*, se observan diferencias en todas las clases de tamaños, y no solamente en las inferiores. Hay que tener en cuenta que, una eventual respuesta de esta población a cambios en la estructura del paisaje (en este caso el tamaño del fragmento) se daría en tiempos más cortos que en *S. balansae*, ya que *C. americana* tiene una mayor tasa de crecimiento, que puede llegar a los 3 cm de DAP al año (Palma et al. 2000).

En el capítulo anterior se analizó el hecho de que la mayor parte de los árboles que conforman el estrato medio del bosque tienen frutos carnosos y que esto estaría asociado a un mecanismo de dispersión mediado por la fauna. El caso de *C. americana* parece ser una excepción ya que, si bien su fruto es carnoso, presenta una estructura que



hace que se disperse por viento (Benvenuti-Ferreira y Coelho 2009). También se ha observado que distintas especies de loros consumen sus frutos (Alejandro Di Giacomo, com. pers.), aunque éstos no actuarían como dispersores ya que estas aves rompen las semillas al comer el fruto. No se puede descartar que otras aves consuman los frutos y dispersen las semillas, pero no se pudo encontrar información que documente este hecho. Serán necesarias nuevas investigaciones para dilucidar si el modo de dispersión de *C. americana* puede explicar el patrón observado de mayor densidad de esta especie en los fragmentos de bosque de mayor tamaño.

### ***Prosopis kuntzei***

A diferencia de lo observado en las otras tres especies, la estructura de tamaños de *P. kuntzei* tiene un patrón de “campana” (Figura 5.5), con bajas densidades relativas en las clases menores y en las mayores, y valores más altos en las clases medias, característica de especies heliófilas. Como se dijo, este tipo de estructura poblacional, diferente a la “J invertida” no necesariamente implica que la población no esté en estado de equilibrio, o incluso que no esté en crecimiento. Lo que estaría indicando es una población con reclutamiento discontinuo, probablemente asociado a disturbios, lo que es de esperar teniendo en cuenta que se trata de una especie heliófila (Wenzel y Hampel 1998, Tortorelli 2009). Es interesante que, según los resultados obtenidos, la estructura poblacional no estaría siendo afectada por la fragmentación del bosque analizada en este estudio.

Resulta relevante comentar aquí el contraste que se observa entre la gran importancia que tiene *P. kuntzei* en la zona de estudio en términos de densidad y frecuencia dentro de la comunidad y su baja frecuencia en otros bosques chaqueños. En la zona del Parque Nacional Copo sólo se la encontró como una de las especies dominantes en uno de los 12 sitios estudiados (Tálamo 2006). En la zona de Hermoso Campo (50 km al SO del área de estudio de la tesis), donde se encuentran más de 1500 hectáreas de bosque sólo interrumpido por caminos internos y pequeñas “abras”, *P. kuntzei* solamente aparece en altas densidades cerca de los bordes del bosque y casi no se lo ha encontrado en el interior (S. Torrella, obs. pers.). Solamente a partir de estas observaciones no se puede inferir una relación causal entre la fragmentación del bosque y la densidad de *P. kuntzei*. Pero, en caso de que esa relación exista, los niveles de fragmentación necesarios para

provocar el aumento en la densidad de esta especie no serían tan extremos como los que presenta el bosque en la actualidad, ya que en el año 1968, antes de que se desencadenara la fragmentación del bosque en forma más intensa (ver Capítulo 2), la especie ya aparecía como una de las dominantes en este paisaje (Morello y Adámoli 1974).

# CAPÍTULO 6

## CONCLUSIONES, DISCUSIÓN GENERAL Y PERSPECTIVAS PARA LA CONSERVACIÓN DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS



**CAPÍTULO 6****CONCLUSIONES, DISCUSIÓN GENERAL Y PERSPECTIVAS PARA LA  
CONSERVACIÓN DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS**

A lo largo del presente estudio se han analizado diferentes aspectos del bosque de tres quebrachos en el SO de la Provincia de Chaco:

En el Capítulo 2 se analizó la evolución de la estructura del paisaje en las últimas décadas. Se mostró que el ambiente ha sido severamente afectado por el cambio de uso del suelo, exhibiendo tasas de deforestación muy superiores a las del resto de la Provincia y la región. Al mismo tiempo, se evidenció que esta deforestación fue acompañada por un intenso proceso de fragmentación del bosque, que alteró distintos aspectos de su disposición en el espacio.

En el Capítulo 3 se analizó detalladamente la composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas de fragmentos remanentes de estos bosques. Se encontraron valores de riqueza específica, densidad y área basal comparables a los de quebrachales de áreas protegidas en otras subregiones del Chaco Argentino. No se registró presencia, dentro de los bosques, de especies leñosas exóticas. Se encontró que el estrato superior está claramente dominado por *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco*, y que presenta densidades y áreas basales comparables con las de bosques poco degradados. Todos estos parámetros indican que el bosque de tres quebrachos presenta fragmentos remanentes que mantienen una comunidad de plantas leñosas en buen estado de conservación en términos de estructura y composición específica.

En el Capítulo 4 se analizaron las relaciones de la fragmentación del bosque con la estructura y la regeneración del ensamble de especies arbóreas. Pudo determinarse que, en términos generales, la fragmentación no ha afectado la estructura de las clases etarias mayores del ensamble. Considerando los resultados obtenidos y los antecedentes sobre el tema, probablemente sea la explotación irracional de los bosques el factor que provoque una mayor alteración sobre este aspecto de la estructura del bosque. Sin

embargo, sí parece estar afectado por la fragmentación el proceso de regeneración de los árboles, lo que puede repercutir sobre la conservación del bosque en el largo plazo. El enfoque utilizado en el diseño del muestreo, considerando no sólo la escala de fragmento sino también la del paisaje, permitió distinguir distintos tipos de relaciones. Mientras que el reclutamiento de las especies del estrato medio presenta una relación positiva con el tamaño de los fragmentos, el de las especies del estrato superior aparece asociado a la cobertura de bosque en el paisaje.

En el Capítulo 5 se realizó un análisis puntual sobre la estructura de tamaños de las poblaciones de cuatro de las principales especies de árboles: *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Cordia americana* y *Prosopis kuntzei*. Se pudo observar que las estructuras de tamaños de *A. quebracho-blanco* y *P. kuntzei* no aparecieron influenciadas por el proceso de fragmentación del bosque. Por su parte, *C. americana* presentó mayores densidades a lo largo de todas las clases de tamaños, al aumentar el tamaño de los fragmentos. En el caso de *S. balansae*, se observaron diferencias en la estructura poblacional entre paisajes con baja y alta cobertura de bosques. La densidad de individuos de las clases de tamaño menores a 20 cm de DAP en los paisajes con baja cobertura de bosque es menor que en los paisajes con mayor cobertura. Esto puede estar indicando una afectación en el reclutamiento de esta especie, lo que sería de suma importancia dada su gran importancia no solamente en el área de estudio sino también en todo el sector oriental de la región.

Al no estar el bosque de tres quebrachos representado en ningún área protegida del país, la única oportunidad que queda para su conservación se centra en estos fragmentos remanentes que se encuentran dispersos en la matriz agrícola. Resulta pertinente entonces analizar el marco legal que regula a los bosques de tres quebrachos para evaluar, considerando los resultados obtenidos en este trabajo, si dicho marco resulta adecuado para asegurar la conservación de este ambiente.

#### **MARCO LEGAL NACIONAL Y PROVINCIAL**

Como respuesta al descontrolado avance de la frontera agropecuaria en la región chaqueña que provocó la pérdida de más de 6 millones de hectáreas de bosques nativos

(Adámoli et al. 2011), el Congreso Nacional sanciona en diciembre de 2007 la ley de “presupuestos mínimos de protección ambiental de los bosques nativos”, que lleva el número 26.331. El objetivo principal de esta ley es “*Promover la conservación mediante el Ordenamiento Territorial de los Bosques Nativos y la regulación de la expansión de la frontera agropecuaria y de cualquier otro cambio de uso del suelo*”.

La ley 26.331 instó a las provincias a realizar el “ordenamiento” de sus bosques nativos, clasificándolos en tres categorías de conservación definidas en la misma:

Categoría 1 (rojo): sectores de muy alto valor de conservación. En estos bosques no está permitido el cambio de uso del suelo ni el aprovechamiento forestal.

Categoría 2 (amarillo): sectores de mediano valor de conservación. En estos bosques no está permitido el cambio de uso del suelo pero si el “aprovechamiento sostenible”.

Categoría 3 (verde): sectores de bajo valor de conservación. En estos bosques se puede hacer cambio de uso del suelo total o parcial.

La ley también estableció los criterios que debían ser usados para categorizar los bosques, entre ellos se incluyen superficie, valores biológicos sobresalientes, estado de conservación, potencial forestal y conectividad entre ecorregiones.

La regulación del proceso de avance de la frontera agropecuaria constituía una necesidad imperiosa para, entre otras cosas, asegurar la conservación de los bosques nativos. En ese sentido, la sanción de la ley marca un hito sumamente saludable. Sin embargo, y más allá de las buenas intenciones formuladas en ella, su aplicación en las distintas provincias, y en particular en la región chaqueña ha despertado numerosas discusiones. En muchos casos, más que una zonificación en función del valor de conservación, parece haberse aplicado una zonificación en función inversa de la capacidad de uso. Así, los bosques en zonas sin aptitud agrícola ni para pasturas conforman la categoría 1, los bosques en zonas aptas para pasturas pero no agrícolas conforman la categoría 2, y los bosques que asientan sobre suelos con potencial agrícola fueron incluidos en la categoría 3.

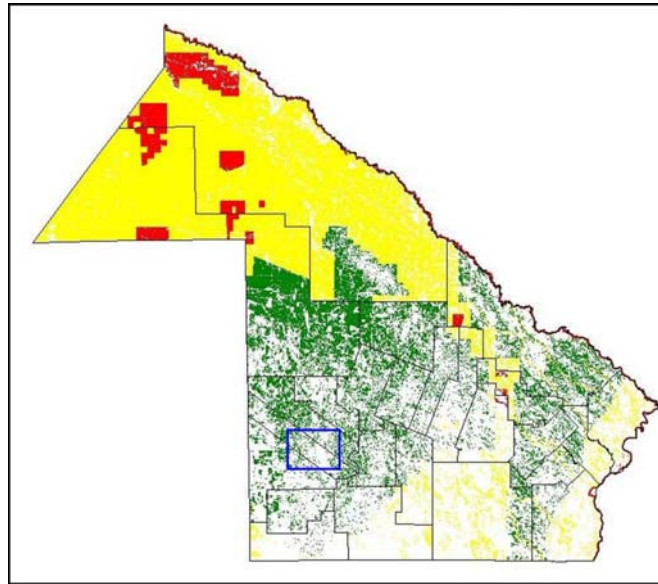


Figura 6.1. Mapa de la aplicación de la ley nacional 26.331 en la Provincia de Chaco. En azul el área de estudio de esta tesis.

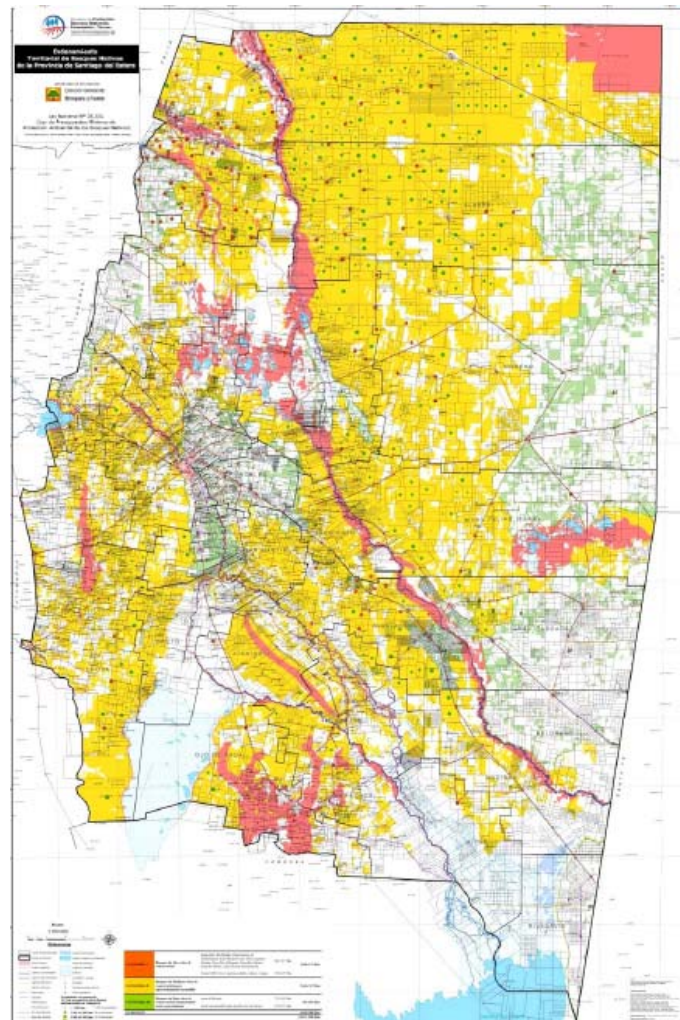


Figura 6.2. Mapa de la aplicación de la ley nacional 26.331 en la Provincia de Santiago del Estero. Las áreas verdes en el este de la provincia corresponden a bosques de tres quebrachos.

Puede decirse que de esta manera se aplicó la ley tanto en Chaco (Ley provincial 6.409; Figura 6.1) como en Santiago del Estero (Ley provincial 6.942; Figura 6.2), lo que afectó directamente a los bosques de tres quebrachos en ambas provincias, que fueron, sin excepción, categorizados como de “bajo valor de conservación”. En el caso de Santiago del Estero el texto mismo de la ley provincial, que dice que fueron incluidos en la categoría 3 “*los fragmentos de bosque ubicados en las zonas de mayor aptitud agrícola*”.

Este criterio, que puede ser válido como decisión política, no se ajusta sin embargo a lo establecido en la ley nacional. Desde el punto de vista ecológico, que la zona presente aptitud agrícola no puede determinar de ninguna manera que los bosques allí ubicados presenten bajo valor de conservación. Para el caso de los bosques de tres quebrachos, considerando todo lo expuesto en los capítulos precedentes de esta tesis, se puede decir que presentan por el contrario un muy alto valor de conservación. Por otro lado, la aplicación de este criterio hace que los bosques menos protegidos, sean justamente los más amenazados por la expansión agropecuaria, lo que es un sin sentido si se tienen en cuenta los objetivos planteados explícitamente en la ley nacional.

Si bien en la categoría 3 se podrían permitir desmontes totales, tanto Chaco como Santiago del Estero tienen limitaciones parciales al desmonte en esta categoría. En Chaco estas limitaciones dependen del tamaño del predio y del manejo que se haga de la superficie de bosque remanente, pudiéndose desmontar entre un 90% y un 50% del bosque dependiendo del caso. En Santiago del Estero, en la zona donde se encuentran bosques de tres quebrachos, se puede desmontar, dependiendo también del tamaño del predio, el 60 o el 70% de la superficie de bosque. Hay que aclarar que los porcentajes vigentes en Chaco son los mismos que establecía la ley provincial 2.386, sancionada en el año 1979; mientras que los vigentes en Santiago del Estero son equivalentes a los establecidos en la ley 6.841 del año 2006. Por lo tanto, la aplicación de la ley nacional 26.331 no implicó una disminución de la superficie de bosque de tres quebrachos susceptible de ser desmontada.

Otro aspecto relevante para la conservación del bosque de tres quebrachos es que en ambas provincias, los porcentajes mencionados de bosques remanentes incluyen a las llamadas “cortinas forestales” (fragmentos de entre 50 y 200 metros de ancho y hasta



2000 metros de largo). De hecho, muchas veces luego de un desmonte solamente quedan como bosques estas “cortinas forestales”, cuya configuración espacial maximiza el efecto borde y le quita valor de conservación a los bosques (Ginzburg et al. 2012). Como dato positivo, en la provincia de Chaco, según comentarios recientes de técnicos de la dirección de bosques, se estaría desalentando la implementación de las cortinas forestales en los desmontes actuales.

Por último, la ley 26.331 crea el “Fondo Nacional para el Enriquecimiento y la Conservación de los Bosques Nativos”, cuyo objetivo es *“compensar a las jurisdicciones que conservan los bosques nativos, por lo servicios ambientales que ellos brindan”*. Según la misma ley, el fondo no podría ser menor al 0,3% del presupuesto nacional, y se debe conformar, entre otras fuentes, a partir del 2% de las retenciones a las exportaciones de productos agropecuarios. La creación del fondo es por demás importante, y además incursiona en el pago por servicios ambientales, una herramienta escasamente desarrollada en Argentina pero conceptualmente muy interesante y con experiencias exitosas en otros paisajes de la región (Gobbi 2011). Sin embargo, la ejecución del fondo en la práctica no es eficiente para cumplir este objetivo. En primer lugar porque los fondos nunca alcanzaron el piso del 0,3% previsto, sino que fueron muy inferiores. En segundo lugar, porque los fondos no están destinados a compensar directamente a los productores que decidan no desmontar, sino a financiar proyectos que mayoritariamente involucran el manejo productivo del bosque. Por último, pero no por eso menos importante, este fondo se distribuye entre toda la superficie forestal del país, y no solamente entre los bosques pasibles de ser afectados por la expansión agropecuaria, como podría haber sido atendiendo a los objetivos definidos en la ley. De esta manera, los fondos eventualmente disponibles para compensar a los propietarios de bosques efectivamente amenazados por el avance de la frontera agropecuaria son mucho menores y no alcanzarían para incidir en la decisión acerca de si conservar el bosque (y recibir la compensación) o desmontarlo (y recibir el ingreso por la producción agropecuaria).

**PERSPECTIVAS PARA LA CONSERVACIÓN DEL BOSQUE DE TRES QUEBRACHOS**

En el área de estudio la mayoría de los predios tiene 100 hectáreas, y en ellos puede desmontarse hasta el 90% de la superficie, es decir que se permiten los desmontes mientras se mantengan en pie al menos 10 hectáreas de bosque en el predio. Al analizar la disposición espacial de los bosques, y dado que un alto porcentaje está ubicado en predios con más de 10 hectáreas de cobertura forestal, se ha evaluado que aún podrían desmontarse unas 8.300 hectáreas. Esto implicaría la pérdida del 65% de la superficie forestal presente en 2010. En este escenario extremo, pero posible y admitido por la legislación actual, el área de estudio podría quedar con un escaso 6% de cobertura forestal, lo que condicionaría críticamente las posibilidades de conservación del bosque de tres quebrachos.

La norma vigente regula solamente la superficie de bosque que debe quedar en pie en función del tamaño de la propiedad. Al no considerar la configuración espacial, la ubicación con respecto a bosques vecinos ni la cantidad de fragmentos que queden como remanentes, se favorece la fragmentación del bosque, lo que atenta aún más contra la conservación de este ambiente. De este análisis se desprende que la normativa vigente no impacta favorablemente sobre el bosque de tres quebrachos y, por lo tanto, no resulta suficiente para garantizar su conservación en el futuro.

Si las autoridades provinciales, en la instancia de regulación de los desmontes, consideraran atributos de la configuración espacial del paisaje podrían al menos reducirse parcialmente los impactos de la fragmentación del bosque en distintos aspectos. Para mitigar el impacto sobre la estructura del paisaje se podría gestionar para que, ante cada solicitud de desmonte, se prioricen alternativas de diseño que impliquen un remanente de bosque de mayor superficie, minimicen el número de fragmentos generados, o bien que hagan mínima la distancia entre ellos.

En términos funcionales, para favorecer la regeneración de las especies del estrato medio, y en particular de *Cordia americana*, sería necesario priorizar el tamaño de los fragmentos remanentes por sobre el porcentaje de la superficie del predio. Una alternativa sería que la superficie deba quedar en un solo fragmento, y además podría orientarse a que propiedades vecinas dejen remanentes adyacentes, para incrementar el

tamaño de un fragmento focal, aunque quede distribuido en distintas propiedades particulares. Al mismo tiempo, para favorecer la regeneración de las especies del estrato superior, y en particular de *Schinopsis balansae*, sería importante considerar la cantidad de bosque que existe a escala de paisaje, más allá de los fragmentos grandes que se promuevan conservar en las distintas propiedades. Esto hace más complejo aún una eventual medida de gestión ya que obligaría a no considerar los predios en forma individual a la hora de establecer una regulación al desmonte. Sería necesario entonces pasar del enfoque sobre el predio o la parcela para el manejo de los recursos naturales, hacia un enfoque multi-escala (Liu y Taylor 2002) que contemple al predio, pero también su contexto en el paisaje.

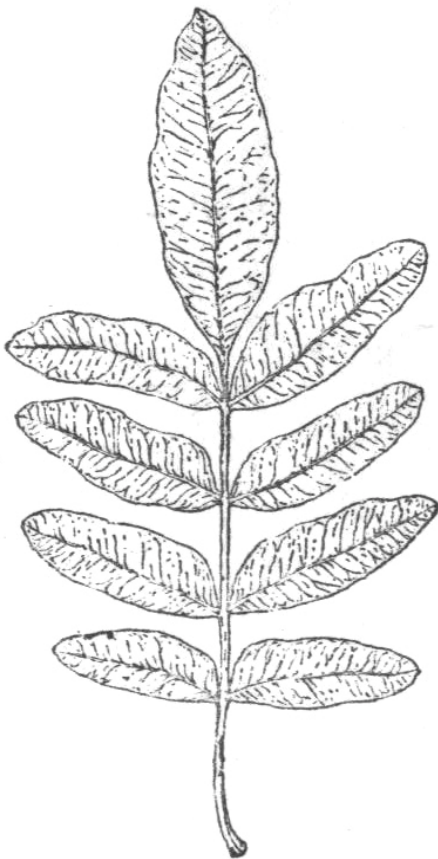
Considerando que estas medidas son complejas y su implementación no sería sencilla, lo más recomendable en el corto plazo por la urgencia de esta coyuntura es simplemente reducir el porcentaje permitido de desmontes en la zona, determinando que el bosque remanente quede en un solo fragmento y que éste sea lo más extenso posible. Esta medida, que coincide con medidas propuestas en general tanto para paisajes agrícolas (Fischer et al. 2006) como para ambientes fragmentados (Tabarelli y Gascon 2005), necesariamente mitigaría los impactos de la fragmentación, ayudaría a que los fragmentos remanentes sean unidades de conservación viables y podría ser determinante para la conservación del bosque de tres quebrachos en el Chaco argentino. Evidentemente esto requeriría de una gran decisión político-técnica, avalada idealmente por un debate entre la población en general y los actores involucrados en particular, dentro de un proceso de ordenamiento territorial que resuelva el uso y las medidas de conservación que se le dará a este valioso ambiente. Un eventual programa de manejo y conservación a escala de paisaje, podría contar con la capacidad que ha mostrado el bosque de avanzar sobre superficies desmontadas, permitiendo la recuperación de la superficie boscosa, en un proceso de restauración con un costo relativamente bajo.

Una alternativa interesante sería que el Estado compense económicamente a los propietarios que, teniendo la oportunidad de realizar un desmonte y obtener un beneficio económico a partir de la producción agropecuaria, decidan conservar el bosque. Esto podría aplicarse a través de medidas específicas (exenciones impositivas, por ejemplo) orientadas al menos a que estos productores no se vean desfavorecidos económicamente mientras contribuyen al bien común favoreciendo la conservación de

la biodiversidad y los servicios ambientales asociados a los bosques. La ley 26.331 analizada anteriormente brinda un marco propicio para este tipo de iniciativas a través de la creación del mencionado fondo presupuestario. Lamentablemente, como se explicó arriba, estos fondos no están siendo efectivamente utilizados para alcanzar este objetivo.

Como se dijo anteriormente, el bosque de tres quebrachos no está incluido en ningún área protegida del país y son muy remotas las posibilidades de implementación de nuevas áreas protegidas en su área de distribución ya que no hay tierras fiscales y la densidad de ocupación y presión sobre el bosque son muy altas. Necesariamente, debe pensarse en estrategias de conservación que cuenten con la participación activa de los propietarios y productores agropecuarios de la zona, ya que es en los campos que ellos manejan donde se disponen los fragmentos remanentes del bosque. En situaciones similares en otras regiones ya se ha rescatado el alto valor para la conservación que tienen incluso los fragmentos más pequeños de bosque (Turner y Corlett 1996, Arroyo-Rodríguez et al. 2009, Berhane et al. 2013). Para la conservación de este ambiente está planteado entonces el desafío de compatibilizar la producción y la conservación en un paisaje predominantemente agrícola, desafío que está planteado también a escala global (Tschardt et al. 2005, Fischer et al. 2006, Vandermeer y Perfecto 2007, Tschardt et al. 2012) y que será necesario resolver para asegurar la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos a grandes escalas. Esta tesis aporta algunos elementos que pueden resultar valiosos para una mejor gestión del bosque de tres quebrachos a la hora de enfrentar este desafío.

# BIBLIOGRAFÍA



**BIBLIOGRAFÍA**

- Adámoli, J., Ginzburg, R., Torrella, S. 2011. Escenarios productivos y ambientales del Chaco Argentino. 1977-2010. Ed. Fundación Producir Conservando. Buenos Aires.
- Adámoli, J., Sennhauser, E., Acero, J.M., Rescia, A. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography*, 17 : 491-500.
- Aguilar, R. 2005. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre el éxito reproductivo de especies nativas del bosque chaqueño serrano de Córdoba. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de Córdoba.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Cagnolo, L., Jausoro, M., Quesada, M., Galetto, L. 2009. Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En: Medel, R., Aizen, M., Zamora, R. (eds), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 199-231.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9: 968-980.
- Aguilar, R., Galetto, L. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia*, 138: 513-520.
- Aizen, M., Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications*, 4: 378-392.
- Alados, C.L., Navarro, T., Komac, B., Pascual, V., Rietkerk, M. 2010. Dispersal abilities and spatial patterns in fragmented landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 935-947.
- Alberto, J.A., Bruniard, E.D. 1987. Atlas geográfico de la Provincia del Chaco: Tomo 1 el medio natural. *Geográfica*, 5: 1-60.
- Araujo, P., Iturre, M.C., Acosta, V.H., Renolfi, R.F. 2008. Estructura del Bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. *Quebracho*, 16: 5-19.

- Arismendi, I., Szejner, P., Lara, A., González, M. 2008. Impacto del castor en la estructura de bosques ribereños de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego, Chile. *Bosque*, 29: 146-154.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity Conservation*, 15: 4159–4179.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J. 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23: 729-739.
- Ashworth, L., Martí, M., 2011. Forest fragmentation and seed germination of native species from the Chaco Serrano forest. *Biotropica*, 43: 496-503.
- Assis, R.A., Withmann, F. 2011. Forest structure and tree species composition of the understory of two central Amazonian várzea forests of contrasting flood heights. *Flora*, 206: 251-260.
- Barberis, I.M., Batista, W.B., Pire, E.F., Lewis, J.P., León, R.J.C. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13: 607-614.
- Barberis, I.M., Mogni V., Oakley, L., Alzugaray, C., Vesprini, J.L., Prado, D.E. 2012. Biología de especies australes: *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana*, 37: 56-86.
- Barberis, I.M., Pire, E.F., Lewis, J.P. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 46: 515-524.
- Barbeta, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Jump, A.S. 2011. Reduced tree health and seedling production in fragmented *Fagus sylvatica* forest patches in the Montseny Mountains (NE Spain). *Forest Ecology and Management*, 261: 2029-2037.
- Barchuk, A.H., Diaz, M.P. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest Ecology and Management*, 118: 31-36.

- Barchuk, A.H., Diaz, M.P., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Karlin, U.O. 1998. Experimental study on survival rates in two arboreal species from the Argentinean Dry Chaco. *Forest Ecology and Management*, 103: 203-210.
- Barchuk, A.H., Valiente-Banuet, A., Díaz, M.P. 2005. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology*, 30: 695–705.
- Barsky, O., Gelman, J. 2001. *Historia del agro argentino*. Grijalbo-Mondadori, Buenos Aires.
- Becerra, P.I., Simonetti, J.A. 2013. Patterns of exotic species richness of different taxonomic groups in a fragmented landscape of central Chile. *Bosque*, 34: 45-51.
- Benítez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12: 380-389.
- Benvenuti-Ferreira, G., Coelho, G.C., 2009. Floristics and structure of the tree component in a seasonal forest remnant, Chiapetta, Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Biociências*, 7: 344-353.
- Berhane, A., Totland, O., Moe, S.R. 2013. Woody plant assemblages in isolated forest patches in a semiarid agricultural matrix. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2519-2535.
- Bernucci Virillo, C., Martins, F.R., Tamashiro, J. Y., Maës dos Santos, F.A. 2011. Is size structure a good measure of future trends of plant populations? An empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). *Acta Botanica Brasilica*, 25: 593-600.
- Bianchi, A.R., Cravero, S.A.C. 2010. *Atlas climático digital de la República Argentina*. Ediciones INTA, Cerrillos.
- Bin, Y., Ye, W., Muller-Landau, H.C., Wu, L., Lian, J., Cao, H. 2012. Unimodal tree size distributions possibly result from relatively strong conservatism in intermediate size classes. *PLOS ONE* , 7: e52596.
- Boletta, P., Ravelo, A., Planchuelo, A., Grilli, M., 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228: 108-114.



- Bonino, E.E., Araujo, P. 2005. Structural differences between a primary and a secondary forest in the Argentine Dry Chaco and management implications. *Forest Ecology and Management*, 206: 407-412.
- Borges do Carmo, A., Vasconcelos, H.L., Monteiro de Araújo, G., 2011. Estrutura da comunidade de plantas lenhosas em fragmentos de cerrado: relação com o tamanho do fragmento e seu nível de perturbação. *Revista Brasileira de Botânica*, 34: 31-38.
- Botzat, A., Fischer, L., Farwig, N. 2013. Forest-fragment quality rather than matrix habitat shapes herbivory on tree recruits in South Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 29:111–122
- Brassiolo, M. 2005. Los bosques del chaco semiárido. *IDIA XXI*, 8: 23-28.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J. 2006. Conclusiones de la situación ambiental por ecorregiones. En: Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J. (eds). *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. Pp 373-378.
- Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R., Gómez, D. 1999. *Eco-regiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference, a practical information-theoretic approach*. Second Ed. Springer, New York.
- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14: 1–42.
- Cagnolo, L., Cabido, M., Valladares, G. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation*, 132: 510-519.
- Carnevale, N., Alzugaray, C., Di Leo, N. 2007. Estudio de la deforestación en la Cuña Boscosa santafesina mediante teledetección espacial. *Quebracho*, 14: 47-56.
- Chacoff, N.P., Morales, J.M., Vaquera, M. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica*, 36: 109-117.

- Chao, A. 2004. Species richness estimation. En: Balakrishnan, N., Read, C.B., Vidakovic, B. (eds.). *Encyclopedia of Statistical Sciences*. Wiley, New York.
- Collinge, S.K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning*, 36: 59-77.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. 1998. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*, 152: 495-509.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in african forest fragments. *Conservation Biology*, 15: 1733-1741.
- Dardanelli, S., Nores, M.L., Nores, M., 2006. Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distributions* 12, 687-693.
- de Souza, I. F., Souza, A.F., Pizo, M.A., Ganade, G. 2010. Using tree population size structures to assess the impacts of cattle grazing and eucalypts plantations in subtropical South America. *Biodiversity and Conservation* 19, 1683–1698.
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, 121: 161-170.
- Echeverría, C., Newton, A.C., Lara, A., Rey Benayas, J.M., Coomes, D.A. 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape forest of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 426-439.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81: 117-142.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2007. Habitat fragmentation: panchreston or paradigm? *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 511.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487–515.

- Fazey, I., Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, 124: 63-73.
- Ferreras, C., Galetto, L. 2010. From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica*, 36: 211-218.
- Ferreras, A.E, Torres, C., Galetto, L. 2008. Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments*, 72: 1573-1580.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265-280.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D. 2006. Biodiversity, ecosystem functions and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4: 80-86.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, C., Ramankutty, N., Snyder, P.K. 2005. Global consequences of land use. *Science*, 309: 570-574.
- Forman, R.T. 1995. *Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Galetto, L., Aguilar, R., Musicante, M., Astegiano, J., Ferreras, A., Jausoro, M., Torres, C., Ashworth, L., Eynard, C. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 17: 67-80.
- Gasparri, N.I., Grau, H.R. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972-2007). *Forest Ecology and Management*, 258: 913-921.
- Ginzburg, R.G., Torrella, S.A., Adámoli, J.M. 2007. Cuantificación y análisis regional de la expansión agropecuaria en el Chaco Argentino. En: Pacha, M.J., Luque, S., Galetto, L., Iverson, L. (eds.). *Understanding biodiversity loss: an overview of forest fragmentation in South America*. IALE Landscape Research and Management papers. International Association of Landscape Ecology. Pp 28-38.

- Ginzburg, R.G., Torrella, S.A, Adámoli, J.M. 2012. Las cortinas forestales de bosque nativo, ¿son eficaces para mitigar los efectos de la expansión agrícola? *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes*, 3: 34-42.
- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Espinar, L.A., Morero, R., Gurvich, D.E., Tecco, P.A., Subils, R., Cabido, M. 2011. Composición florística del bosque chaqueño serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36: 9-43.
- Gobbi, J.A. 2011. Pago por servicios ambientales: ¿Qué son y cómo funcionan? En: Laterra, P., Jobbágy, E., Paruelo, J.M. (eds). *Valoración de servicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. Ediciones INTA, Buenos Aires. Pp 293-315.
- Gomes Freitas, C., Dambros, C., Campana Camargo, J.L. 2013. Changes in seed rain across Atlantic Forest fragments in Northeast Brazil. *Acta Oecologica*, 53: 49-55.
- Gómez, C., Hampel, H. 2005. Dinámica y manejo de bosques en el Chaco Húmedo. *IDIA XXI*, 8: 29-32.
- González, M., Ladet, S., Deconchat, M., Cabenettes, A., Alard, D., Balent, G. 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, 259: 266-274.
- Gori, G. 2006. *La Forestal, la tragedia del quebracho colorado*. Mauro Jardín Ediciones, Santa Fe.
- Grau, H.R., Aide, M. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society*, 13: Art. 16.
- Grau, H. R., Gasparri, N.I., Aide, T.M. 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environmental Conservation*, 32: 140-148.
- Grez, A.G., Bustamante-Sánchez, M.A. 2006. Aproximaciones experimentales en estudios de fragmentación. En: Grez, A.G., Simonetti, J.A., Bustamante, R.O. (eds.) *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*. Editorial Universitaria, Santiago. pp. 17-40.

- Grez, A.G., Galetto, L. 2011. Fragmentación del paisaje en América Latina: ¿en qué estamos? En: Simonetti, J.A., Dirzo, R. (eds). Conservación Biológica: Perspectivas desde América Latina. Editorial Universitaria, Santiago, pp. 63-67.
- Grilli, G., Galetto, L. 2009. Remoción de frutos de una especie invasora (*Lantana camara*, L.) en el Bosque Chaqueño de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral*, 19: 149-156.
- Grilli, G., Urcelay, C., Galetto, L. 2012. Forest fragment size and nutrient availability: complex responses of mycorrhizal fungi in native–exotic hosts. *Plant Ecology*, 213: 155-165.
- Grilli, G., Urcelay, C., Galetto, L. 2013. Linking mycorrhizal fungi and soil nutrients to vegetative and reproductive ruderal plant development in a fragmented forest at central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 310: 442-449.
- Hansen, M.C. Potapov, P.V., Moore, M., Hancher, S.A., Turubanova, A., Tyukavina, D., Thau, S.V., Strehman, S.J., Goetz, T.R., Loveland, A., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, R.G. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342: 850-852.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Broszofski, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Per-Anders, E. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19: 768-782.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M. 2008. Effects of landscape patterns on species density and abundance of trees in a tropical subdeciduous forest of the Yucatan Peninsula. *Forest Ecology Management*, 255: 3797-3805.
- Herrera, P., Adámoli, J.M., Torrella, S.A. 2003. Los incendios forestales como modeladores del paisaje en la región Chaqueña. En: Kunst C., Bravo S., Panigatti J.L. (eds). Fuego en los ecosistemas argentinos”, ediciones INTA, Santiago del Estero. Pp. 145-156.
- Herrero-Jaureguy, C., Sist, P., Casado, M.A. 2012. Population structure of two low-density neotropical tree species under different management systems. *Forest Ecology and Management*, 280: 31–39.

- Hobbs, R.J., Yates, C.J., 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51: 471-488.
- Hoyos, L.E., Cingolani, A.M., Zak, M.R., Vaieretti, M.V., Gorla, D.E., Cabido, M.R. 2012. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 16: 260-271.
- Iriondo, M.H. 1993. Geomorphology and late Quaternary of the Chaco (South America). *Geomorphology*, 7: 289-303.
- Jaeger, J. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology*, 15: 115-130.
- Jesús, F.M., Pivello, V.R., Meirelles, S.T., Franco, G.A., Metzger, J.P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science*, 23:1126–1136.
- Jurisch, K., Hahn, K., Wittig, R., Bernhardt-Römermann, M. 2012. Population structure of woody plants in relation to land use in a semi-arid savanna, West Africa. *Biotropica*, 44: 744–751.
- Kohira, M., Ninomiya, I. 2003. Detecting tree population at risk for forest conservation Management: using single-year vs. long-term inventory data. *Forest Ecology and Management*, 174: 423-435.
- Lafortezza, R., Coomes, D.A., Kapos, V., Ewers, R.M. 2010. Assessing the impacts of fragmentation on plant communities in New Zealand: scaling from survey plots to landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 741-754.
- Laurance, W.F., Cochrane, M.A. 2001. Special section: Synergistic effects in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 15: 1488-1489.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E., Laurance, S.E., Andrade, A.C., Feranside, P.M., Ribeiro, J.E., Capretz, R.L. 2006 Rain forest fragmentation and the proliferation of sucesional trees. *Ecology*, 87: 469-482.
- Lewis, J.P., Pire, E.F. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. Serie Fitogeográfica, 18. Ediciones INTA, Buenos Aires.

- Lewis, J.P., Pire, E.F., Barberis, I.M. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 45: 1013-1020.
- Li, H., Wu, J. 2004. Use and misuse of landscape metrics. *Landscape Ecology*, 19: 389-399.
- Lindenmayer, D.B., Fischer, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 127-132.
- Lienert, J. 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. *Journal of Nature Conservation*, 12: 53-72.
- Liu, J., Taylor, W.W. 2002. Coupling landscape ecology with natural resource management: paradigm shifts and new approaches, in: Liu, J., Taylor, W.W. (Eds.), *Integrating landscape ecology into natural resource management*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-20.
- López de Casenave, J., Pelotto, J.P., Protomastro, J. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 72: 61-69.
- Matteucci, S.D. 2004. Los índices de configuración del mosaico como una herramienta para el estudio de las relaciones patrón-proceso. En G. Buzai (compilador) *Memorias del primer seminario argentino de geografía cuantitativa: Avances conceptuales y metodológicos para una geografía en acción*; Publicación especial de Fronteras, GEPAMA-Planetario Galileo Galilei.
- Maturo, H.M. 2009. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva El Bagual, Formosa-Argentina. Tesis de maestría en manejo y conservación de recursos naturales, Universidad Nacional de Rosario. Argentina.
- McEuen, A.B., Curran, L.M. 2006. Plant recruitment bottlenecks in temperate forest fragments: seed limitation and insect herbivory. *Plant Ecology*, 184: 297-309.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12: 335-345.
- McGarigal, K., Cushman, S., Regan, C. 2005. *Quantifying terrestrial habitat loss and fragmentation: a protocol*. 140 pp.

- McIntyre, S., Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research model. *Conservation Biology*, 13: 1282-1292.
- Melo, F.P., Martínez-Salas, E., Benítez-Malvido, J., Ceballos, G. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 35-43.
- Melo Cruz, O.A., Vargas Ríos, R. 2003 . Evaluación ecológica y silvicultural de los ecosistemas boscosos. Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia.
- Morello, J. Ecorregión Chao Seco. En Morello, J., Matteucci, S., Rodríguez, A.F., Silva, M.E. (eds.) Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, pp. 151-204.
- Morello, J., Adámoli, J.M. 1974. Las Grandes Unidades de Vegetación y Ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica, 13. Ediciones INTA, Buenos Aires.
- Morello, J., Pengue, W., Rodríguez, A. 2005. Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del Chaco. *Fronteras*, 4: 1-17.
- Morello, J., Saravia Toledo, C. 1959. El bosque chaqueño II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3: 209-258.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Newton, A.C. 2007. Forest ecology and conservation: A handbook of techniques. Oxford University Press, Nueva York.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.
- Oliveira, M.A., Santos, A.M.M., Tabarelli, M. 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 256: 1910-1917.



- Palma, R.M., Defrieri R.L., Tortarolo, M.F., Prause, J., Gallardo, J.F. 2000. Seasonal changes of bioelements in the litter and their potential return to green leaves in four species of the Argentine subtropical forest. *Annals of Botany*, 85: 181-186.
- Peña-Chocarro, M.C., De Egea Juvenil, J., Vera, M., Maturo, H., Knapp, S. 2006. Guía de árboles y arbustos del Chaco Húmedo. The Natural History Museum, Guyra Paraguay, Fundación Moisés Bertoni y Fundación Hábitat y Desarrollo, Asunción.
- Petrak, J. 1959. Regeneración natural y artificial del quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.). Folletos Técnicos Forestales 3, Dirección de Investigaciones Forestales, Administración Nacional de Bosques, Buenos Aires.
- Placci, L.G. 1995. Estructura y funcionamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Piotti, A. 2009. The genetic consequences of habitat fragmentation: the case of forest. *iForest*, 2: 75-76.
- Ponce, A.M., Grilli, G., Galetto, L. 2012. Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque*, 33: 33-41.
- Prado, D. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A Review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *V. Candollea*, 48: 145-172.
- Puyravaud, J.P. 2003. Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *Forest Ecology and Management*, 177: 593-596.
- R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ragonese, A.E. 1941. La vegetación de la Provincia de Santa Fe (R.A.). *Darwiniana*, 5: 369-416.
- Ragonese, A.E., Castiglioni, J.A. 1947. Nueva especie del género “*Schinopsis*” y área geográfica de las especies argentinas. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 1: 93-100.

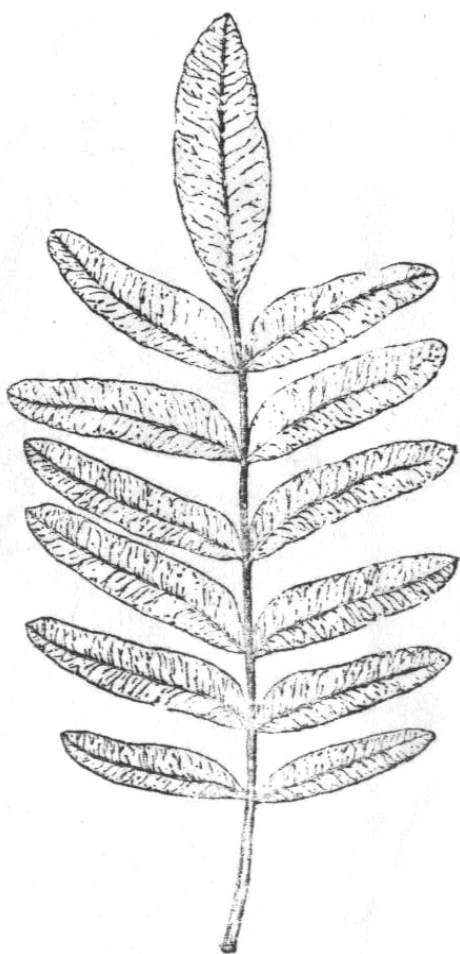
- Ragonese, A.E., Castiglioni, J.A. 1970. La vegetación del parque chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 11 (supl.): 133-160.
- Ramankutty, N., Evan, A.T., Monfreda, C., Foley, J.A. 2008. Farming the planet: 1 Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biochemical Cycles*, 22, GB1003.
- Rempel, R.S., Kaukinen, D., and Carr, A.P. 2012. Patch analyst and patch grid. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario.
- Rodríguez-Cabal, M.A., Aizen, M., Novaro, A.C. 2007. Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation*, 139: 195-202.
- Ruiz-Guerra, B., Guevara, R., Mariano, N.A., Dirzo, R. 2010. Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos*, 119: 317–325.
- Sánchez-Gallen, I., Álvarez-Sánchez, F.J., Benítez-Malvido, J. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 143: 2111-2118.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alvez-Costa, C.P., Tabarelli, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*, 141: 249-260.
- SAyDS (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable) 2005. Primer inventario nacional de bosques nativos: Informe regional Parque Chaqueño. Secretaría de Ambiente y Desarrollo sustentable. 114 pp.
- Scarpa G.F. 1996. Patrones de regeneración natural en algarrobales sometidos a distintos tipos de explotación en el centro-oeste de la Provincia de Formosa. En: Sarmiento, G., Cabido, M. (eds). *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina*. CYTED-CIELAT. Mérida, Venezuela. Pp 183-192.
- Schumann, K., Wittig, R., Thiombiano, A., Becker, U., Hahn, K. 2011. Impact of land-use type and harvesting on population structure of a non-timber forest product-providing tree in a semi-arid savanna, West Africa. *Biological Conservation*, 144: 2369–2376.

- Sender, M.B. 2012. Regeneración de especies leñosas en comunidades boscosas de diferentes posiciones topográficas del sureste de Formosa. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario. Argentina.
- Tabarelli, M., Gascon, C. 2005. Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 19: 734-739.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P. 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revised: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155: 136-140.
- Tálamo, A. 2006. Biodiversidad de plantas leñosas y disturbios humanos en el bosque chaqueño semiárido: efectos del aprovechamiento forestal. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Tálamo, A., Caziani, S.M. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184: 79-92.
- Tálamo, A., López de Casenave, J., Caziani, S. 2012. Components of woody plant diversity in semi-arid Chaco forests with heterogeneous land use and disturbance histories. *Journal of Arid Environments*, 85: 79-85.
- Tálamo, A., López de Casenave, J., Núñez-Regueiro, M., Caziani, S.M. 2013. Regeneración de plantas leñosas en el Chaco semiárido argentino: relación con factores bióticos y abióticos en micrositios creados por el aprovechamiento forestal. *Bosque*, 34: 53-62.
- The Nature Conservancy, Fundación Vida Silvestre Argentina, Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco, Wildlife Conservation Society Bolivia. 2005. Evaluación Ecorregional del Gran chaco Americano / Gran Chaco Americano Ecoregional Assessment. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Tortorelli L.A. 2009. Maderas y bosques argentinos. Segunda Edición. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A. 2012. Global food security, biodiversity

- conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*, 151: 53-59.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. 2005. Landscapes perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8: 857-874.
- Turner, I.M., Corlett, R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution*, 11: 330-333.
- UMSEF (Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal) 2007. Monitoreo del bosque nativo. Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Salud y Ambiente. Buenos Aires, Argentina. 11 Pp.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valladares, G., Salvo, A. Cagnolo, L. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology*, 20: 212-217.
- Vandermeer, J., Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology*, 21: 274-277.
- Volante, J.N., Alcaraz-Segura, D., Mosciaro, M.J., Viglizzo, E.F., Paruelo, J.M. 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agriculture, Ecosystem & Environment*, 154: 12-22.
- Wenzel, M., Hampel, H. 1998. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco húmedo argentino. *Quebracho* 6: 5-18.
- Zak, M.R., Cabido, M., Hodgson, J.G. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, 120: 589-598.
- Zarrilli, A.G. 2008. El oro rojo. La industria del tanino en la Argentina (1890-1950). *Silva Lusitana*, 16: 239-259.

# ANEXOS

## LISTADO DE ESPECIES PUBLICACIONES EMERGENTES



Las ilustraciones de las carátulas de los capítulos corresponden a los distintos tipos de hojas presentes en *Schinopsis heterophylla*. Tomadas de Ragonese y Castiglioni (1947). Ilustrador: Carlos M. Oliva.

## LISTADO DE ESPECIES

| Nombre Científico                    | Nombre común                   | Familia         |
|--------------------------------------|--------------------------------|-----------------|
| <i>Acacia aroma</i>                  | Tusca                          | Fabaceae        |
| <i>Acacia praecox</i>                | Garabato                       | Fabaceae        |
| <i>Acanthosyris falcata</i>          | Saucillo                       | Santalaceae     |
| <i>Achatocarpus praecox</i>          | Palo tinta                     | Achatocarpaceae |
| <i>Aloysia</i> sp.                   | Cedrón del monte               | Verbenaceae     |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> | Quebracho blanco               | Apocynaceae     |
| <i>Banara umbraticola</i>            |                                | Flacourtiaceae  |
| <i>Caesalpinia paraguariensis</i>    | Guayacán                       | Fabaceae        |
| <i>Capparis atamisquea</i>           | Atamisqui                      | Capparaceae     |
| <i>Capparis retusa</i>               | Sacha poroto                   | Capparaceae     |
| <i>Capparis speciosa</i>             | Sacha limón                    | Capparaceae     |
| <i>Capparis tweedii</i>              | Sacha membrillo                | Capparaceae     |
| <i>Carica quercifolia</i>            | Mamón del monte                | Caricaceae      |
| <i>Castela coccinea</i>              | Mistol del zorro               | Simaroubaceae   |
| <i>Ceiba chodatii</i>                | Palo borracho                  | Bombacaceae     |
| <i>Celtis pallida</i>                | Tala                           | Celtidaceae     |
| <i>Cereus forbesii</i>               | Ucle                           | Cactaceae       |
| <i>Coccoloba argentinensis</i>       | Granadillo                     | Polygonaceae    |
| <i>Cordia americana</i>              | Guayaibí                       | Boraginaceae    |
| <i>Geoffroea decorticans</i>         | Chañar                         | Fabaceae        |
| <i>Gochnatia argentina</i>           | Chilca                         | Asteraceae      |
| <i>Jodina rhombifolia</i>            | Sombra de toro                 | Santalaceae     |
| <i>Maytenus spinosa</i>              | Abreboca                       | Celastraceae    |
| <i>Mimosa detinens</i>               | Garabato blanco                | Fabaceae        |
| <i>Porlieria microphylla</i>         | Cucharero                      | Zygophyllaceae  |
| <i>Prosopis alba</i>                 | Algarrobo blanco               | Fabaceae        |
| <i>Prosopis kuntzei</i>              | Itín                           | Fabaceae        |
| <i>Schinopsis balansae</i>           | Quebracho colorado chaqueño    | Anacardiaceae   |
| <i>Schinopsis heterophylla</i>       | Quebracho colorado mestizo     | Anacardiaceae   |
| <i>Schinopsis lorentzii</i>          | Quebracho colorado santiagueño | Anacardiaceae   |
| <i>Schinus bumelioides</i>           | Molle                          | Anacardiaceae   |
| <i>Schinus fasciculata</i>           | Molle                          | Anacardiaceae   |
| <i>Sideroxylon obtusifolium</i>      | Guaraniná                      | Sapotaceae      |
| <i>Solanum argentinum</i>            | Cabra yuyo                     | Solanaceae      |
| <i>Tabebuia heptaphylla</i>          | Lapacho rosado                 | Bignoniaceae    |
| <i>Ziziphus mistol</i>               | Mistol                         | Rhamnaceae      |

Tabla 8.1 Listado de las especies mencionadas a lo largo de la tesis con sus nombres comunes y familia botánica a la que pertenecen.

**PUBLICACIONES EMERGENTES**

- Torrella, S., Oakley, L., Ginzburg, R., Adámoli, J., Galetto, L. 2011. Estructura, composición y estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos en el Chaco Subhúmedo Central. *Ecología Austral* 21: 179-188.
- Torrella, S., Guizburg, R., Adámoli, J. y Galetto, L. 2013. Changes in forest structure and tree recruitment in Argentinean Chaco: Effects of fragment size and landscape forest cover. *Forest Ecology and Management* 307:147-154.

## Estructura, composición y estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos en el Chaco Subhúmedo Central

SEBASTIÁN A. TORRELLA<sup>1,✉</sup>, LUIS J. OAKLEY<sup>2</sup>, RUBÉN G. GINZBURG<sup>1</sup>, JORGE M. ADÁMOLI<sup>1</sup> & LEONARDO GALETTO<sup>3</sup>

1. Grupo de Estudios de Sistemas Ecológicos en Ambientes Agrícolas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
2. Cátedra de Botánica. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario. Campo Experimental José F. Villarino. Zavalla, Santa Fe, Argentina.
3. Cátedra de Diversidad Vegetal II. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. CONICET. Córdoba, Argentina.

**RESUMEN.** El bosque de tres quebrachos en el SO de la Provincia de Chaco es un tipo de bosque poco estudiado y muy afectado por la expansión agropecuaria. Se estudió la composición, la estructura y el estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas de los fragmentos remanentes. A partir de 60 parcelas distribuidas en 16 fragmentos (entre 5 y >1000 ha) se determinó la riqueza y la composición específica de la comunidad y el área basal y la densidad de cada una de las especies. Se detectaron 36 especies leñosas, todas ellas nativas, con un área basal de 24.73 m<sup>2</sup>/ha y una densidad de 13459 individuos/ha. Entre las especies del estrato superior se encontró una codominancia entre *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho blanco*. Para evaluar el estado de conservación se compararon los resultados obtenidos con datos publicados para quebrachales en áreas protegidas de otras subregiones del Chaco argentino. Se encontró una notable similitud tanto en la riqueza como en los parámetros estructurales. El análisis de los tocones sugiere que la extracción selectiva no es de gran intensidad. Estas observaciones reflejarían un estado de conservación del bosque de tres quebrachos que resulta sorprendentemente bueno si se tiene en cuenta su alto grado de fragmentación.

[Palabras clave: Bosque Chaqueño, *Schinopsis*, diversidad vegetal, conservación en paisajes agrícolas]

**ABSTRACT.** Structure, composition and state of conservation of the woody-plant community of the "tres quebrachos" forests in the Subhumid Central Chaco: The "tres quebrachos" forests in the SW Province of Chaco was scantily studied and strongly affected by the advance of the agricultural frontier. We studied the composition, structure and state of conservation of the woody plant community in remnants fragments. We determined the species richness and the community composition, and basal area and density of each woody species sampling 60 plots distributed in 16 forest fragments (between 5 and >1000 ha). We detected 36 species (trees and shrubs), all of them native. Considering all species together, the mean basal area for all sites was of 24.73 m<sup>2</sup>/ha, and the density of 13459 individuals/ha. We found a codominance between *Schinopsis balansae* and

---

✉ Grupo de Estudios de Sistemas Ecológicos en Ambientes Agrícolas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160, 4° piso (39), Pabellón II, Ciudad Universitaria, (C1428EGA) Buenos Aires, Argentina  
sebast@ege.fcen.uba.ar

Recibido: 28 de septiembre de 2010; Fin de arbitraje: 21 de diciembre de 2010; Revisión recibida: 14 de enero de 2011; Aceptado: 16 de marzo de 2011



*Aspidosperma quebracho-blanco* among the species of the upper strata. The stump's analysis showed that selective extraction is limited and it does not imply a strong alteration of the forest structure. To assess the conservation status of these forests, results were compared with published data for other quebracho forests of protected areas from other subregions of the Argentine Chaco. We found a remarkable similarity in the richness and structural parameters of the community. Considering the severe fragmentation of "tres quebrachos" forests, our results reflect a surprisingly satisfactory state of conservation. It is necessary to design and implement management strategies to ensure the conservation of this environment.

[Keywords: : Chaco Forest, *Schinopsis*, plant diversity, conservation in agricultural landscapes]

## INTRODUCCIÓN

Entre las formaciones fisonómicas de la Región Chaqueña argentina se destacan distintos tipos de bosques caracterizados por la dominancia de especies de *Schinopsis* (Morello & Adámoli 1974; Prado 1993), como el quebracho colorado chaqueño (*S. balansae*) y el quebracho colorado santiagueño (*S. lorentzii*), característicos del Chaco Húmedo y del Semiárido, respectivamente. El área de distribución de estas dos especies se superpone en una franja con sentido SO-NE desde el SE de la Provincia de Santiago del Estero y NO de Santa Fe hacia el centro de Formosa. Sin embargo, su convivencia en sentido estricto es rara. En la Provincia de Chaco, la zona del "óptimo de convivencia" se reduce a una pequeña área en el centro y SO de la provincia (Morello & Adámoli 1974). La formación es denominada "bosque de tres quebrachos" por la presencia, además, del quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*).

Las primeras descripciones y revisiones posteriores en la escala regional sobre la vegetación del Chaco argentino identifican a este bosque, mencionando algunas de sus especies principales (Ragonese 1941; Ragonese & Castiglioni 1970; Morello & Adámoli 1974; Lewis & Pire 1981; Prado 1993; The Nature Conservancy et al. 2005). A diferencia de otros bosques del Chaco argentino como los quebrachales de *Schinopsis balansae* de la Cuña Boscosa santafesina (Lewis et al. 1997; Barberis et al. 1998; Barberis et al. 2002), los quebrachales de *S. lorentzii* en Santiago del Estero (López de Casenave et al. 1995; Tálamo 2006; Araujo et al. 2008), los bosques

más diversos del este de la región (Placci 1995; Maturo 2009), o los bosques del Chaco Serrano en Córdoba (e.g., Kurtz 1904; Zak & Cabido 2002; Galetto et al. 2007), este sistema ha recibido escasa atención.

En las primeras descripciones del bosque de tres quebrachos se destacaba el potencial agrícola de sus suelos y se alertaba sobre esta amenaza implícita para su conservación (Morello & Adámoli 1974; Lewis & Pire 1981). En la actualidad, estos bosques constituyen uno de los ecosistemas argentinos más afectados por la expansión agropecuaria. Se ubican en el Chaco Subhúmedo Central (The Nature Conservancy et al. 2005), que en 2002 presentaba 42% de su superficie transformada para uso agrícola (Ginzburg et al. 2007). En un estudio de mayor detalle, sobre un área de 70000 ha se registró para los últimos 50 años una fragmentación intensa, con una pérdida de 50% de su superficie (Torrella et al. 2007; Torrella datos no publicados). Además, este bosque no está representado en el sistema de áreas protegidas, y está distribuido exclusivamente en tierras privadas.

El objetivo general del trabajo es cuantificar aspectos estructurales, poblacionales y morfológicos de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos. En particular se propone (1) describir la composición y estructura de la comunidad, evaluando la importancia relativa de cada especie, (2) caracterizar la comunidad y las especies en términos de algunos atributos (presencia de espinas, persistencia del follaje, tipo de hoja y de fruto) y (3) analizar la estructura poblacional de las principales especies. Además, se evaluará el estado de

conservación de estos bosques mediante comparaciones con estudios realizados en quebrachales de otras subregiones del Chaco argentino, algunos de ellos en áreas protegidas, y de la evaluación de la magnitud de la tala selectiva, uno de los principales factores de disturbio en la región (The Nature Conservancy et al. 2005).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

El área de estudio ocupa ~160000 ha en el sudoeste de la Provincia de Chaco (27°11' S, 61° 11' O), en torno a las localidades de Las Breñas, Charata y General Pinedo. El paisaje se caracteriza por la presencia de fragmentos remanentes de bosque de tres quebrachos en distintos estados de conservación inmersos en una matriz agrícola. Las precipitaciones se concentran en el verano, decreciendo de E a O de 850 a 700 mm/año, con una variabilidad interanual elevada. La temperatura media en los meses cálidos es 28 °C, y 13 °C en los fríos, con máximas y mínimas absolutas de 42 °C y -7.5 °C. El período libre de heladas varía entre 280 y 300 días/año (INTA EEA Las Breñas, comunicación pública).

### *Diseño del muestreo*

Se trabajó en 60 parcelas distribuidas en 16 fragmentos de bosque de diferentes tamaños, entre 5 y >1000 ha. En los fragmentos menores se realizaron entre 1 y 3 parcelas, entre 6 y 7 en los medianos, y entre 10 y 11 en los de mayor tamaño (ver Información suplementaria). Las parcelas se dispusieron alejadas al menos 50 m del borde de los fragmentos y distanciadas entre sí al menos por 50 m (más de 100 m en la mayoría de los casos); su ubicación y orientación fueron determinadas al azar entre las posibilidades que no alteraran estos requisitos. Por razones logísticas, en 5 de las parcelas (3 de un fragmento pequeño y 2 de uno grande) el muestreo de arbustos y renovales no pudo realizarse. El muestreo se realizó durante el año 2008. En la selección

de los fragmentos se buscó evitar aquellos con evidentes signos de explotación forestal intensiva (i.e., estrato superior muy abierto o sotobosques raleados con fines ganaderos). No fue posible encontrar fragmentos grandes (>400 ha) con estos requisitos, aunque se incluyeron dos de más de 500 ha a fin de incorporar esta variabilidad presente en el paisaje.

En cada parcela (4x100 m) se registraron todos los individuos leñosos con DAP (diámetro a la altura del pecho) mayor o igual a 5 cm. Para cada individuo se registró la especie y el DAP. Para incluir a renovales y arbustos, dentro de cada una de estas parcelas se delimitó otra de 2x50 m donde, además, se registraron todos los tallos o ramas (ya que no siempre es posible distinguir individuos) leñosos con DAP menor a 5 cm y con DA10 (diámetro a 10 cm de altura) mayor o igual a 1 cm. Para cada tallo o rama se registró la especie y el DA10. Esta metodología de muestreo fue adaptada de Tálamo (2006) y Maturó (2009). También se midieron los diámetros de los tocones resultantes de la extracción selectiva. Los individuos que no pudieron ser identificados a campo fueron coleccionados e identificados en el herbario de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario.

Se estimó la completitud del listado de especies por medio de una curva rarefaccionada de acumulación de especies, y a través de los estimadores no paramétricos ACE (Abundance-based Coverage Estimator) y Chao 1, utilizando el programa Estimates 8.0.0 (Colwell 2006). Considerando en conjunto las 60 parcelas, se calculó para cada especie su área basal (m<sup>2</sup>/ha), su densidad (cantidad de individuos o tallos/ha) y su frecuencia (número de parcelas con presencia de la especie/número total de parcelas). A estos parámetros se los relativizó para obtener el Índice de valor de importancia (IVI) (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), según la fórmula 1. Este índice permite evaluar la importancia relativa de cada una de las especies en la comunidad donde  $AB_i$ = área basal de la especie i,  $AB_t$ =área basal total,  $D_i$ =densidad de la especie i,  $D_t$ =densidad total,  $F_i$ =frecuencia de la especie i,  $F_t$ =frecuencia total.

## Ecuación 1

$$IVI_t = 100 * \frac{AB_t + 100 * D_t + 100 * F_t}{AB_t + D_t + F_t}$$

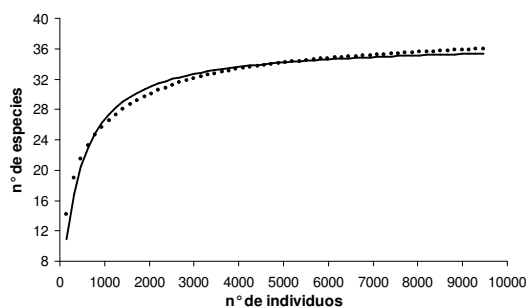
Se calculó el área basal ( $m^2/ha$ ) y la densidad [cantidad de individuos (o tallos)/ha] promedio para la comunidad. Estos parámetros y la riqueza de especies fueron comparados con resultados reportados para dos áreas protegidas en otras subregiones del Chaco: los bosques primarios del Parque Nacional Copo en el Chaco Semiárido (Tálamo 2006) y los quebrachales de la Reserva El Bagual (REB en adelante) en el Chaco Húmedo (Maturó 2009).

A partir de datos bibliográficos y observaciones de campo se caracterizó a las especies según estos atributos: presencia de espinas (o cualquier otra estructura funcionalmente similar), tipo de hoja (simple, compuesta, áfilo), tipo de fruto (seco, carnoso, subcarnoso), persistencia del follaje y hábito. Los valores encontrados fueron comparados con resultados reportados para los quebrachales de la REB.

## RESULTADOS

Se registró un total de 9458 individuos o tallos, correspondientes a 36 especies y 21 familias (ver información suplementaria en [www.ecologiaaustral.com.ar](http://www.ecologiaaustral.com.ar)). *Schinopsis heterophylla*, el híbrido entre ambos quebrachos colorados, fue considerada una entidad taxonómica independiente. La curva rarefaccionada de acumulación de especies mostró una forma asintótica (Figura 1), y los estimadores indicaron valores de completitud de 94.4% (ACE) y 92.3% (Chao1). Estos resultados indican que el esfuerzo de muestreo resultó satisfactorio para describir la composición específica de esta comunidad.

Las especies arbóreas con mayores valores de IVI fueron *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis kuntzei*, *Ziziphus mistol*, *Caesalpinia paraguariensis* y *Schinopsis*



**Figura 1.** Curva rarefaccionada de acumulación de especies leñosas (puntos) y función asintótica de Clench ajustada a la curva (línea negra).  $R^2=0.97205$ ;  $y=0.09782 x/(1+0.00266 x)$ .

**Figure 1.** Rarefaction curve of woody species (points) and Clench asymptotic function fitted to the curve (black line).  $R^2=0.97205$ ;  $y=0.09782 x/(1+0.00266 x)$ .

*lorentzii*. Sin embargo, por sus elevadas densidades y frecuencias relativas, tres especies arbustivas presentaron los mayores valores de IVI en la comunidad (*Achatocarpus praecox*, *Acacia praecox*, *Celtis pallida*) (ver Información suplementaria en [www.ecologiaaustral.com.ar](http://www.ecologiaaustral.com.ar)). Estas especies, junto con otras como *Capparis retusa* y *Coccoloba argentinensis*, le confieren a los bosques su característico estrato arbustivo muy cerrado, a menos que se los use para pastoreo de ganado (Observación personal).

Los valores promedio de área basal y densidad fueron  $24.7 m^2/ha$  y  $13459$  individuos/ha, respectivamente. La clase diamétrica inferior concentró a más de 90% de los individuos y superó al resto de las clases también en términos de área basal (Figura 2). El 70.3% de los individuos o tallos correspondió a especies con espinas, 79.1% a especies que pierden sus hojas (al menos parcialmente), 73% presentó hojas simples y 50% presentó frutos carnosos. No se advirtieron grandes diferencias entre la distribución por individuos y por especies para las distintas características (Figura 3).

La densidad en función del diámetro mostró una forma de "J" invertida, con un número alto de renovales (Figura 4). *Acacia praecox* mostró una densidad de individuos con  $DAP < 5$ , similar a la de las especies arbustivas

**Tabla 1.** Riqueza y estructura de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos (B3Q), los quebrachales de la Reserva El Bagual (REB) y los bosques primarios del Parque Nacional Copo. sd=sin datos.

**Table 1.** Woody plants Richness and community structure of the "tres quebrachos" forest (B3Q), the quebracho forest of Bagual Reserve (REB) and primary forests of Copo National Park. sd=no data.

|                                   | Copo       | REB  | B3Q   |
|-----------------------------------|------------|------|-------|
| Riqueza de especies               | 31         | 34   | 36    |
| Área basal (m <sup>2</sup> /ha)   | 15.6-38    | 22.2 | 24.7  |
| Densidad total (individuos/ha)    | 5550-12172 | sd   | 13460 |
| Densidad DAP>10cm (individuos/ha) | sd         | 640  | 440   |

más importantes, pero también valores altos de área basal en las clases intermedias (Figura 4); esto refleja que puede presentarse como arbusto y como árbol de pequeño porte. La densidad de tocones fue de 27.08 individuos/ha y ocuparon un área basal de 1.71 m<sup>2</sup>/ha, lo que representa 0.2% de la densidad y 6.9% del área basal de los individuos en pie. La clase diamétrica con más presencia de tocones fue la de 10-20 cm pero la mayor parte del área basal fue explicada por las dos clases superiores (Figura 5).

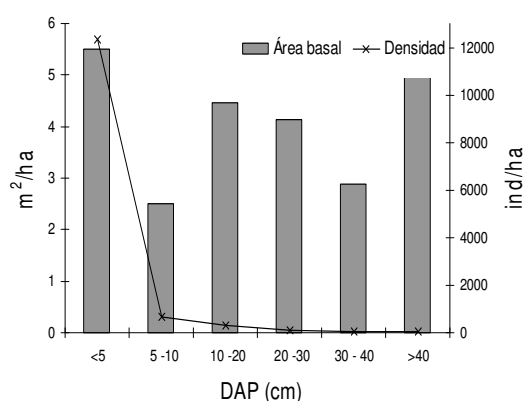
La riqueza no difirió notablemente de la de los quebrachales de la REB, y los bosques primarios de Copo (Tabla 1). Si bien hubo diferencias en los esfuerzos de muestreo (REB 500 m<sup>2</sup>, Copo 9600 m<sup>2</sup>) y en las superficies abarcadas (REB 3400 ha, Copo 114000 ha), en ambos casos se estimó un relevamiento de más de 90% de las especies presentes. El área basal encontrada resultó similar a la de REB y dentro del rango de valores de Copo. La densidad total de individuos resultó levemente superior a la de Copo (hay que considerar que en Copo se registraron individuos desde 0.5 cm de diámetro); y la densidad de individuos con DAP>10 cm resultó menor que la de REB (Tabla 1).

Las principales diferencias entre las características del bosque de tres quebrachos y los quebrachales del Chaco Húmedo

radican en que estos últimos muestran menor proporción de individuos con presencia de espinas (40%), con hojas compuestas (20%), de follaje deciduo (40%) y de frutos carnosos (40%). El bosque de tres quebrachos presentó una mayor proporción de individuos con características que podrían asociarse a condiciones xerofíticas, tales como presencia de espinas y follaje deciduo.

## DISCUSIÓN

Nuestro trabajo muestra que el estrato superior del bosque está codominado por *S. balansae*, y *A. quebracho-blanco*, a diferencia de la dominancia compartida entre *S. balansae*, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco* descripta previamente para este mismo sistema (Morello & Adámoli 1974; Prado 1993; The Nature Conservancy et al. 2005). Esta discrepancia seguramente se deba a que mientras los trabajos citados cuentan con breves descripciones cualitativas del bosque, en el marco de estudios de escala regional este trabajo presenta una descripción mucho más detallada y permite por primera vez cuantificar la importancia relativa de cada una de las especies. En *S. lorentzii* es notable la diferencia entre el área basal aportada



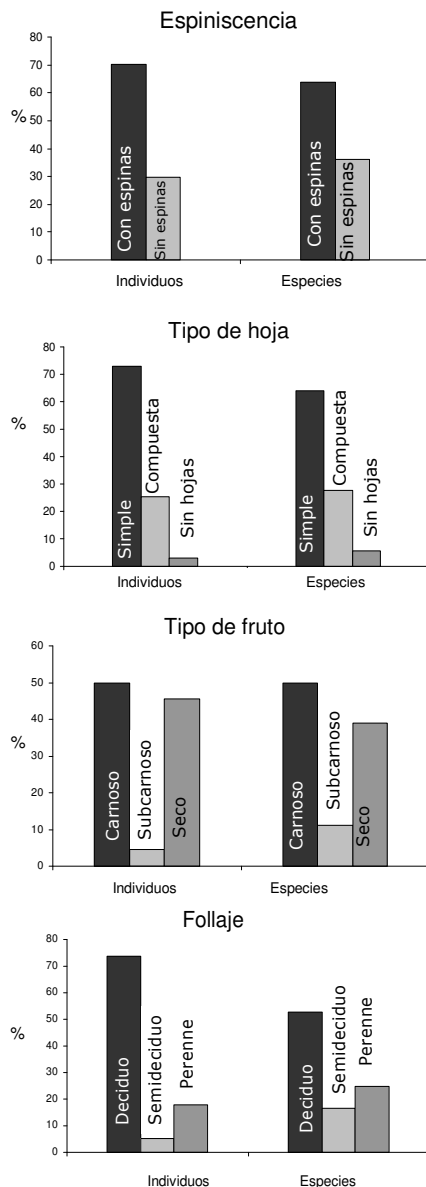
**Figura 2.** Estructura de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos considerando los datos de 60 parcelas distribuidas en 16 fragmentos de bosque.

**Figure 2.** Structure of woody plants community of "tres quebrachos" forest considering the data of 60 plots in 16 forest fragments.

por la clase superior y las intermedias (Figura 4), lo que podría reflejar que ha sido particularmente afectada por la tala. El hecho de que muchos de los individuos mayores

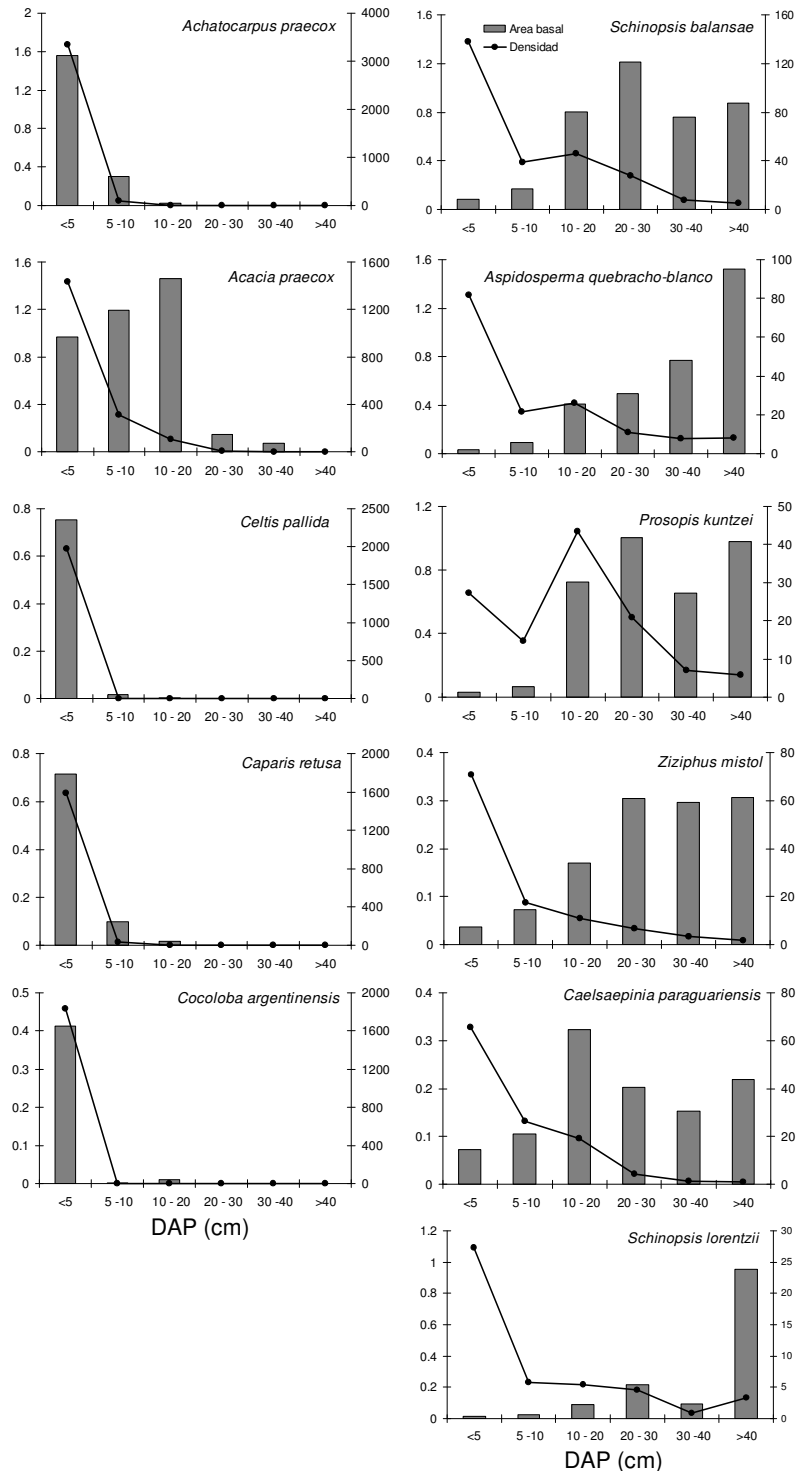
estén huecos (observación personal) apoyaría esta posibilidad. La estructura poblacional de las principales especies arbóreas indicaría que presentan buena regeneración a nivel de paisaje (Figura 4). La forma de la curva de *P. kuntzei* es característica de especies con establecimiento esporádico de renovales, típicamente en respuesta a la formación de claros, como podría ser el caso.

La fragmentación afecta parámetros estructurales, la composición, la riqueza y el área basal de otros bosques (ver Cagnolo et al. 2006; Echeverría et al. 2007). Sin embargo, estos estudios no muestran tendencias generales que permitan predecir cómo la fragmentación podría afectar este bosque en particular. La ausencia de áreas protegidas en la región impide evaluar de una manera adecuada su estado de conservación, ya que no se cuenta con parámetros de referencia para poder realizar comparaciones. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que la riqueza y estructura de este bosque sería similar a la de los quebrachales de dos áreas que concentran un gran esfuerzo de conservación en el Chaco argentino tales como el Parque Nacional Copo y la REB. Brassiolo (2005) clasifica a los rodales del Chaco Semiárido en tres categorías de degradación creciente: monte alto o bosque aprovechable, monte bajo o bosque en regeneración, y monte degradado o bosque de mistol. La primera presenta en las clases diamétricas superiores ( $DAP > 30$ ) una densidad de unos 35 individuos/ha y un área basal de quebrachos (*Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) de  $7\text{m}^2/\text{ha}$ . En el presente relevamiento encontramos para el paisaje una densidad de 56 individuos/ha para esas clases diamétricas y un área basal de quebrachos (*S. lorentzii*, *S. balansae*, *S. heterophylla* y *Aspidosperma quebracho-blanco*) de  $9.08\text{m}^2/\text{ha}$ . Es decir, la densidad en las clases diamétricas superiores y el área basal de las especies del estrato superior (*S. balansae*, *S. lorentzii*, *S. heterophylla* y *A. quebracho-blanco*) se ubican por encima de los valores definidos para los rodales menos degradados en el Chaco Semiárido. Aun si se consideran las diferencias subregionales y las distintas escalas de análisis, esto refuerza la percepción del buen estado de conservación de este bosque.



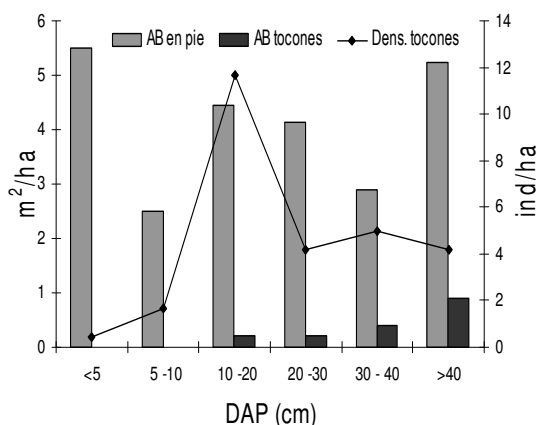
**Figura 3.** Distribución de algunas características de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos expresadas como porcentaje de individuos y de especies que las presentan.

**Figure 3.** Distribution of some characteristics of woody plants community of "tres quebrachos" forest expressed as a percentage of individuals and species that have.



**Figura 4.** Estructura poblacional de las principales especies arbustivas (izquierda) y arbóreas (derecha) del bosque de tres quebrachos según el índice de valor de importancia (IVI). El eje de la izquierda corresponde al área basal ( $m^2/ha$ ) y el de la derecha a la densidad (individuos/ha).

**Figure 4.** Population structure of the main shrub (left) and tree (right) species of “tres quebrachos” forest according to importance value index (IVI). The left axis corresponds to the basal area ( $m^2/ha$ ) and the right to density (individuals/ha).



**Figura 5.** Densidad y área basal (número de individuos/ha y  $m^2/ha$ , respectivamente) de tocones por clase diamétrica, comparados con los datos de área basal correspondientes a individuos en pie del bosque de tres quebrachos.

**Figure 5.** Density and basal area (number of individuals/ha and  $m^2/ha$ , respectively) of stumps by diameter class, compared with basal area data for standing woody plants in “tres quebrachos” forest.

Se destaca, además, que en el relevamiento no se registraron especies leñosas exóticas. Sólo en los bordes de algunos pocos fragmentos se observaron ejemplares de *Melia azedarach* (paraíso), especie exótica y potencialmente invasora.

El análisis de los tocones muestra que la extracción selectiva no tiene gran intensidad. La mayor parte de los individuos cortados corresponde a las clases entre 10 y 30 cm de DAP, que se las usa principalmente para postes. Sin embargo, en esas clases diamétricas, los tocones sólo representan 4% del total de individuos en pie. Es decir, el modo de uso del recurso en el tipo de fragmentos estudiados no implicaría una alteración fuerte de la estructura del bosque. El cambio de uso del suelo es una de las principales amenazas para la conservación a nivel mundial (Foley et al. 2005). Si se considera la intensidad del proceso de expansión agropecuaria en la zona de estudio, el conjunto de las observaciones presentadas en este trabajo indican que el bosque de tres quebrachos presenta

fragmentos remanentes con una composición y una estructura que indicarían un estado de conservación sorprendentemente bueno. Esto permite albergar expectativas de conservación a largo plazo de estos bosques, siempre que se implementen acciones en este sentido.

Este bosque no está incluido en ningún área protegida del país, y las posibilidades de implementación de nuevas áreas protegidas en la región son escasas. Es necesario pensar en estrategias de conservación que cuenten con la participación activa de los propietarios en cuyos campos que se encuentran los fragmentos remanentes. Se ha rescatado el alto valor para la conservación que tienen en algunos casos, incluso los fragmentos más pequeños de bosque (Turner & Corlett 1996; Arroyo-Rodríguez et al. 2009). Estas estrategias deberán resolver el desafío de compatibilizar la producción agropecuaria y la conservación de la biodiversidad y de los servicios ambientales, un enfoque cada vez más generalizado en todo el mundo, que aparece como una alternativa realista y viable para la conservación en grandes escalas (Tscharntke et al. 2005; Fischer et al. 2006; Vandermeer & Perfecto 2007; Roldán et al. 2010). Por ejemplo, tal como prevé la recientemente sancionada Ley 26331 (“Ley de Bosques Nativos”), el Estado podría compensar económicamente a los propietarios que decidan conservar el bosque, en lugar de realizar desmontes para producción agropecuaria. Los datos aquí presentados servirán como información de base para el diseño de nuevas estrategias de conservación.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a dos revisores anónimos por las sugerencias sobre versiones anteriores del manuscrito. A la familia Listello y a A. Langellotti que han colaborado con la logística de las campañas y el contacto con los productores. A los propietarios locales: Sres. Barzo, Eisenhauer, Melchor, Mayer, Escrepe, Lazo, Bois y Meyer. A O. Ingaramo, A. Slobodzian, R. Cáceres Díaz y J. Pektloff (INTA EEA Las Breñas). A P. Festa, L. Galletti y J. Bonanata que han colaborado

en las campañas. A la Fundación Williams & Williams que financió este trabajo. LG pertenece a la Carrera del investigador de CONICET.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARAUJO, P; MC ITURRE; VH ACOSTA & RF RENOLFI. 2008. Estructura del Bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. *Quebracho* 16:5-19.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V; E PINEDA; F ESCOBAR & J BENÍTEZ-MALVIDO. 2009. Value of Small Patches in the Conservation of Plant-Species Diversity in Highly Fragmented Rainforest. *Conserv. Biol.* 23:729-739.
- BARBERIS, IM; EF PIRE & JP LEWIS. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 46:515-524.
- BARBERIS, IM; WB BATISTA; EF PIRE; JP LEWIS & RJC LEÓN. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *J. Veg. Sci.* 13:607-614.
- BRASSIOLO, M. 2005. Los bosques del chaco semiárido. *IDIA XXI* 8:23-28.
- CAGNOLO, L; M CABIDO & G VALLADARES. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biol. Conserv.* 132: 510-519.
- CHAO, A. 2004. Species richness estimation. En: Balakrishnan, N; CB Read & B Vidakovic (eds.). *Encyclopedia of Statistical Sciences*. Wiley, New York. USA.
- COLWELL, RK. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- ECHEVERRÍA, C; AC NEWTON & A LARA. 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecol. Biogeogr.* 16:426-439.
- FISCHER, J; DB LINDENMAYER & A MANNING. 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 4:80-86.
- FOLEY, JA; R DEFRIES; GP ASNER; C BARFORD; G BONAN; ET AL. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570-574.
- GALETTO, L; R AGUILAR; M MUSICANTE; J ASTEGIANO; A FERRERAS; ET AL. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecol. Austral* 17:67-80.
- GINZBURG, RG; SA TORRELLA & JM ADÁMOLI. 2007. Cuantificación y análisis regional de la expansión agropecuaria en el Chaco Argentino. En: Pacha, MJ; S Luque; L Galetto & L Iverson (eds.). *Understanding biodiversity loss: an overview of forest fragmentation in South America*. IALE Landscape Research and Management papers. International Association of Landscape Ecology. ISSN:1570-6532.
- INTA EEA LAS BREÑAS. Información disponible en <http://www.inta.gov.ar/lasbrenas/info/meteor.htm> (último acceso: marzo de 2011).
- KURTZ, F. 1904. Flora. En: Río, M & L Achával (eds.). *Geografía de la Provincia de Córdoba* 1:270-343.
- LEWIS, JP & EF PIRE. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. *Serie Fitogeográfica* 18. INTA, Buenos Aires. Pp. 42.
- LEWIS, JP; EF PIRE & IM BARBERIS. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1013-1020.
- LOPEZ DE CASENAVE, J; JP PELOTTO & J PROTOMASTRO. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *For. Ecol. Manage.* 72:61-69.
- MATURO, HM. 2009. *Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva El Bagual, Formosa-Argentina*. Tesis de maestría en manejo y conservación de recursos naturales, Universidad Nacional de Rosario. Argentina.
- MORELLO, J & JM ADÁMOLI. 1974. Las Grandes Unidades de Vegetación y Ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. *Serie Fitogeográfica* 13. INTA, Buenos Aires. Pp. 130.
- MUELLER-DOMBOIS, D & H ELLENBERG. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York. USA. John Wiley & Sons. Pp. 547.
- PLACCI, LG. 1995. *Estructura y funcionamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- PRADO, D. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A Review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea* 48:145-172.
- RAGONESE, AE. 1941. La vegetación de la Provincia de Santa Fe (R.A.). *Darwiniana* 5:369-416.
- RAGONESE, AE & JA CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del parque chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11(supl.):133-160.



- ROLDÁN, M; A CARMINATI; F BIGANZOLI & JM PARUELO. 2010. Las reservas privadas ¿son efectivas para conservar las propiedades de los ecosistemas? *Ecol. Austral* **20**:185-199.
- TÁLAMO, A. 2006. *Biodiversidad de plantas leñosas y disturbios humanos en el bosque chaqueño semiárido: efectos del aprovechamiento forestal*. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- THE NATURE CONSERVANCY (TNC), FUNDACIÓN VIDA SILVESTRE ARGENTINA (FVSA), FUNDACIÓN PARA EL DESARROLLO SUSTENTABLE DEL CHACO (DESDEL CHACO) & WILDLIFE CONSERVATION SOCIETY BOLIVIA (WCS). 2005. Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano / Gran Chaco Americano Ecoregional Assessment. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- TORRELLA, SA; RG GINZBURG & JM ADÁMOLI. 2007. Expansión agropecuaria en el Chaco Argentino: Amenazas para la conservación de la biodiversidad. En: Matteucci, SD (ed.). *Panorama de la ecología de paisajes en Argentina y países sudamericanos*. INTA-UNESCO, Buenos Aires. Pp. 53-63.
- TSCHARNITKE, T; AM KLEIN; A KRUESS; I STEFFAN-DEWENTER & C THIES. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol. Lett.* **8**: 857-874.
- TURNER, IM & RT CORLETT. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Tree* **11**:330-333.
- VANDERMEER, J & I PERFECTO. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conserv. Biol.* **21**:274-277.
- ZAK, MR & M CABIDO. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Appl. Veg. Sci.* **5**:213-226.

## INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

## SUPPLEMENTARY INFORMATION

Listado y descripción de los fragmentos de B3Q muestreados.

| Fragmento | Superficie (ha) | No. de parcelas |
|-----------|-----------------|-----------------|
| 1         | 5               | 1               |
| 2         | 7               | 1               |
| 3         | 9               | 3               |
| 4         | 9               | 3               |
| 5         | 9               | 1               |
| 6         | 11              | 1               |
| 7         | 17              | 1               |
| 8         | 17              | 1               |
| 9         | 19              | 1               |
| 10        | 27              | 1               |
| 11        | 54              | 6               |
| 12        | 96              | 7               |
| 13        | 125             | 6               |
| 14        | 205             | 6               |
| 15        | >500            | 10              |
| 16        | >1000           | 11              |

Especies y familias registradas en el estudio y sus características. Abreviaturas: Hábito: 1=arbóreo, 2=arbusivo; Follaje d=deciduo, s=semideciduo, p=perenne. Tipo de hoja: s=simples, c=compuestas, a=áfilo; Tipo de fruto: c=carnoso, s=seco, subc=subcarnoso; AB Rel.=área basal relativa (%); Dens. Rel.=densidad relativa (%); Frec. Rel.=frecuencia relativa (%); IVI=índice de valor de importancia.

\*como presenta hojas prontamente caducas, fue considerada áfila.

\*\*consideradas con frutos secos, aunque presentan semillas con arilos carnosos.

| Especie                              | Familia         | Hábito | Presencia de espinas | Follaje | Tipo de hoja | Tipo de fruto | AB Rel. | Dens. Rel. | Frec. Rel. | IVI  |
|--------------------------------------|-----------------|--------|----------------------|---------|--------------|---------------|---------|------------|------------|------|
| <i>Achatocarpus praecox</i>          | Achatocarpaceae | 2      | si                   | d       | s            | c             | 7.6     | 25.6       | 6.8        | 40.1 |
| <i>Acacia praecox</i>                | Fabaceae        | 1.2    | si                   | d       | c            | s             | 15.5    | 13.8       | 6.7        | 36.0 |
| <i>Celtis pallida</i>                | Celtidaceae     | 2      | si                   | d       | s            | c             | 3.1     | 14.7       | 6.5        | 24.3 |
| <i>Schinopsis balansae</i>           | Anacardiaceae   | 1      | si                   | s       | s            | s             | 15.8    | 2.0        | 5.0        | 22.7 |
| <i>Capparis retusa</i> **            | Capparaceae     | 2      | no                   | p       | s            | s             | 3.3     | 12.0       | 6.6        | 22.0 |
| <i>Coccoloba argentinensis</i>       | Polygonaceae    | 2      | no                   | d       | s            | s             | 1.7     | 13.6       | 6.0        | 21.3 |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> | Apocynaceae     | 1      | si                   | p       | s            | s             | 13.4    | 1.2        | 6.2        | 20.8 |
| <i>Prosopis kuntzei</i> *            | Fabaceae        | 1      | si                   | -       | a            | subc          | 14.0    | 0.9        | 5.5        | 20.3 |
| <i>Ziziphus mistol</i>               | Rhamnaceae      | 1      | si                   | d       | s            | c             | 4.8     | 0.8        | 4.7        | 10.3 |
| <i>Caesalpinia paraguariensis</i>    | Fabaceae        | 1      | no                   | d       | c            | subc          | 4.3     | 0.9        | 4.5        | 9.7  |
| <i>Schinopsis lorentzii</i>          | Anacardiaceae   | 1      | si                   | s       | c            | s             | 5.6     | 0.4        | 3.1        | 9.1  |
| <i>Cordia americana</i>              | Boraginaceae    | 1      | no                   | d       | s            | c             | 3.0     | 2.2        | 3.1        | 8.3  |
| <i>Porlieria microphylla</i>         | Zygophyllaceae  | 2      | si                   | d       | c            | s             | 0.3     | 2.5        | 5.2        | 8.0  |
| <i>Capparis tzeedii</i>              | Capparaceae     | 2      | no                   | p       | s            | c             | 0.8     | 3.2        | 4.0        | 8.0  |

## Información Suplementaria Continuación.

## Supplementary Information Continuation.

Especies y familias registradas en el estudio y sus características. Abreviaturas: Hábito: 1=arbóreo, 2=arbusitivo; Follaje d=deciduo, s=semideciduo, p=perenne. Tipo de hoja: s=simples, c=compuestas, a=áfilo; Tipo de fruto: c=carnoso, s=seco, subc=subcarnoso; AB Rel.=área basal relativa (%); Dens. Rel.=densidad relativa (%); Frec. Rel.=frecuencia relativa (%); IVI=índice de valor de importancia.

\*como presenta hojas prontamente caducas, fue considerada áfila.

\*\*consideradas con frutos secos, aunque presentan semillas con arilos carnosos.

| Especie                         | Familia        | Hábito | Presencia de espinas | Follaje | Tipo de hoja | Tipo de fruto | AB Rel. | Dens. Rel. | Frec. Rel. | IVI  |
|---------------------------------|----------------|--------|----------------------|---------|--------------|---------------|---------|------------|------------|------|
| <i>Schinus fasciculata</i>      | Anacardiaceae  | 2      | si                   | p       | s            | c             | 1.3     | 1.6        | 5.0        | 7.8  |
| <i>Castela coccinea</i>         | Simaroubaceae  | 2      | si                   | d       | s            | c             | 0.3     | 0.8        | 3.5        | 4.6  |
| <i>Solanum argentinum</i>       | Solanaceae     | 2      | no                   | d       | s            | c             | 0.1     | 0.8        | 2.2        | 3.2  |
| <i>Maytenus spinosa**</i>       | Celastraceae   | 2      | si                   | d       | s            | s             | 0.1     | 0.5        | 2.2        | 2.8  |
| <i>Cereusbesii</i>              | Cactaceae      | 2      | si                   | -       | a            | c             | 0.3     | 0.2        | 2.4        | 2.8  |
| <i>Schinopsis heterophylla</i>  | Anacardiaceae  | 1      | si                   | s       | s-c          | s             | 1.8     | 0.05       | 0.9        | 2.8  |
| <i>Jodina rhombifolia</i>       | Santalaceae    | 1      | si                   | p       | s            | c             | 0.2     | 0.2        | 2.0        | 2.4  |
| <i>Prosopis alba</i>            | Fabaceae       | 1      | si                   | d       | c            | subc          | 0.9     | 0.1        | 1.0        | 1.9  |
| <i>Acacia aroma</i>             | Fabaceae       | 2      | si                   | d       | c            | subc          | 0.1     | 0.4        | 1.0        | 1.5  |
| <i>Banara umbraticola</i>       | Flacourtiaceae | 2      | no                   | s       | s            | c             | 0.1     | 0.3        | 1.1        | 1.5  |
| <i>Capparis speciosa</i>        | Capparaceae    | 2      | no                   | p       | s            | c             | 0.2     | 0.4        | 0.7        | 1.4  |
| <i>Capparis atamisquea</i>      | Capparaceae    | 2      | no                   | p       | s            | c             | 0.2     | 0.2        | 0.7        | 1.1  |
| <i>Schinus bumelioides</i>      | Anacardiaceae  | 2      | si                   | p       | s            | c             | 0.1     | 0.3        | 0.6        | 1.1  |
| <i>Acanthosyris falcata</i>     | Santalaceae    | 1      | si                   | p       | s            | c             | 0.2     | 0.07       | 0.6        | 0.9  |
| <i>Sideroxylon obtusifolium</i> | Sapotaceae     | 1      | si                   | s       | s            | c             | 0.3     | 0.03       | 0.5        | 0.8  |
| <i>Gochmatia argentina</i>      | Asteraceae     | 2      | no                   | d       | s            | s             | 0.03    | 0.3        | 0.4        | 0.7  |
| <i>Aloysia sp.</i>              | Verbenaceae    | 2      | no                   | d       | s            | s             | 0.01    | 0.09       | 0.5        | 0.6  |
| <i>Mimosa detinens</i>          | Fabaceae       | 2      | si                   | d       | c            | s             | 0       | 0.08       | 0.4        | 0.5  |
| <i>Carica quercifolia</i>       | Caricaceae     | 1      | no                   | s       | s            | c             | 0.07    | 0.03       | 0.2        | 0.3  |
| <i>Ceiba chodatii</i>           | Bombacaceae    | 1      | si                   | d       | c            | s             | 0.08    | 0          | 0.1        | 0.2  |
| <i>Geoffroea decorticans</i>    | Fabaceae       | 2      | si                   | d       | c            | c             | 0       | 0.01       | 0.1        | 0.1  |
| <i>Tabebuia heptaphylla</i>     | Bignoniaceae   | 1      | no                   | d       | c            | s             | 0       | 0          | 0          | 0.01 |



## Changes in forest structure and tree recruitment in Argentinean Chaco: Effects of fragment size and landscape forest cover



Sebastián Andrés Torrella<sup>a,\*</sup>, Rubén Gabriel Ginzburg<sup>a</sup>, Jorge Miguel Adámoli<sup>a</sup>, Leonardo Galetto<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Grupo de Estudios de Sistemas Ecológicos en Ambientes Agrícolas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Intendente Güiraldes 2160, 4 piso #56, Pabellón II, Ciudad Universitaria (C1428EGA), Buenos Aires, Argentina

<sup>b</sup> Cátedra de Diversidad Vegetal II, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, CONICET, CC 495 (5000) Córdoba, Argentina

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 20 February 2013

Received in revised form 9 July 2013

Accepted 10 July 2013

#### Keywords:

Forest fragmentation

Land use changes

Chaco forest

Tree recruitment

Forest structure

### ABSTRACT

Subtropical Argentinean Chaco forests have been severely deforested and fragmented due to agriculture during the last six decades. The most affected forests are located in areas that are most favorable for crops. This is the case of the semi-deciduous “bosque de tres quebrachos” (“three quebrachos forest”) in southwest of Chaco Province (Argentina), where this study was carried out. The aim of this work was to analyze the fragmentation process, considering spatial (fragments and landscape levels) and temporal (land use changes) scales, studying the effects on the forest structure (density and basal area) and tree recruitment. All trees (adults and saplings) were recorded and measured in 112 plots (400 m<sup>2</sup>) distributed in 28 forest fragments (0.9–160 ha) located at four different landscape samples (4500 ha) in one environmentally homogeneous zone (72,804 ha). The four landscape samples have different current forest cover (low/high) and different land use history (low/high). Using linear mixed models, we evaluated the effects of current and historic fragment size, landscape forest cover and land use changes on the density and basal area at stand level, and considering the two different strata (upper and middle). Results showed that fragmentation did not severely affect the structure of the older age classes of trees in the remaining fragments but affect the tree recruitment, which could influence over the ability of the forest to perpetuate itself. We found positive relationships between sapling density and fragment size for the tree species of middle stratum, and between sapling density and forest cover at landscape level for the species of upper stratum. Regarding adults, we found a negative relationship between density and historic fragment size, probably related to the past timber harvesting. We concluded that even small fragments of three quebrachos forest and those located in highly deforested landscapes have high conservation value since their structure does not differ from that of the larger fragments or landscapes with higher forest cover. Our results reveal the importance of considering landscape and fragment scales simultaneously to better understand the fragmentation process and improve the recommendations for the management of fragmented landscapes.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Land use change for crop and pasture production, which inevitably leads to environment loss and fragmentation, has become one of the main threats to biodiversity conservation worldwide (Foley et al., 2005). Agriculture expansion and deforestation in Argentinean Chaco have been very intense in recent decades (Bolletta et al., 2006; Carnevale et al., 2007; Gasparri and Grau, 2009; Volante et al., 2012; Zak et al., 2004), due to the application of new technologies and commodity prices (Grau et al., 2005; Hoyos

et al., 2013; Zak et al., 2008). As a consequence, this region is one of the main deforestation areas of Latin America (Grau and Aide, 2008), where about 6 million ha of native forest were cleared between 1975 and 2010 (Adámoli et al., 2011).

Most of the fragmentation studies addressed the subject at fragment scale (Grez and Bustamante-Sanchez, 2006; McGarigal and Cushman, 2002), using the area as an indicator for the fragmentation process. Although this “fragment approach” has been criticized because fragmentation is fundamentally a landscape-scale process (McGarigal and Cushman, 2002), it is more appropriate to analyze and compare fragments at different landscapes. This “landscape approach” has begun to be widely used in fragmentation studies of different organisms, but few of them were applied over forest plant communities (e.g. Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Hernández-Stefanoni and Dupuy, 2008; Laforteza et al., 2010).

\* Corresponding author. Tel.: +54 11 4576 3300/212.

E-mail addresses: [sebast@ege.fcen.uba.ar](mailto:sebast@ege.fcen.uba.ar), [sebatortorrella@gmail.com](mailto:sebatortorrella@gmail.com) (S.A. Torrella), [rubenginzburg@yahoo.com.ar](mailto:rubenginzburg@yahoo.com.ar) (R.G. Ginzburg), [jorge@ege.fcen.uba.ar](mailto:jorge@ege.fcen.uba.ar) (J.M. Adámoli), [leo@imbiv.unc.edu.ar](mailto:leo@imbiv.unc.edu.ar) (L. Galetto).

Consequently, most studies of the effects of fragmentation on plant communities focus on particular patches (Hernández-Stefanoni and Dupuy, 2008).

Forest loss and fragmentation can impact several processes of plant communities and populations (Aguilar et al., 2006; Fahrig, 2003; Fischer and Lindenmayer, 2007; Hobbs and Yates, 2003; Lienert, 2004). However, most of the studies have been focused on seed and fruit production rather than on successful recruitment (Hobbs and Yates, 2003), and in Latin America most of the studies analyzed compositional attributes rather than structural or functional (Grez and Galetto, 2011).

There is a big amount of background about the edge effect over the forest structure and tree recruitment (Harper et al., 2005; Murcia, 1995). However we found few studies considering fragmentation and forest structure or successful recruitment at the community level, e.g. density and basal area of adult trees in different fragment sizes (Arroyo-Rodríguez and Mandujano, 2006; Echeverría et al., 2007; Santos et al., 2008). Regarding tree recruitment, some authors have found higher densities of saplings in larger fragments (Benitez-Malvido, 1998; Borges do Carmo et al., 2011), whereas others have found no effects (Echeverría et al., 2007, Sánchez-Gallen et al., 2010) and others have found both responses (Cordeiro and Howe, 2001; Melo et al., 2010). It is must be noted that all these works had been based on the fragment-approach.

The aim of this study was to evaluate the process of forest fragmentation at landscape scale and relate it to the structure of woody plants and tree recruitment of three quebrachos forest in Central Argentinean Chaco. We analyze three factors: fragment size, landscape forest cover and land use history, attempting to contemplate landscape integrity to avoid misleading interpretations as was warned by Fahrig (2003).

Our hypothesis was that if the tree regeneration was affected by fragmentation process, we can find responses in the forest structure through the use of two indicators: density and basal area for different age classes. We expected lower frequency of some age classes in landscapes which have suffered greater forest loss, and in the smaller fragments. If we found no effects on adult classes

but a significative effect at juvenile classes, this would indicate an impact on tree recruitment.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

The study area occupies 72,804 ha in Central Argentinean Chaco, southwest of Chaco Province, between 61°0' and 61°25'W, and between 27°5' and 27°20'S (Fig. 1), within the distribution area of the three quebrachos forest (Torrella et al., 2011 and references therein). It is characterized by a fragmentation process, where remaining fragments of the three quebrachos forest were immersed in an agricultural matrix. The three quebrachos forest are located in private properties with high potential for agriculture.

Annual rainfall is 750–850 mm, mostly during the summer season, and decreasing from E to W. Mean temperature is 27 °C in summer and 15 °C in winter, with a mean maximum and minimum of 36–8 °C, respectively. The frost-free period extends during a mean of 300 days per year (Alberto and Bruniard, 1987).

### 2.2. Sampling design

We use forest maps elaborated with aerial photographs of 1957 and Landsat 5 TM image (scene 228/79) of 2010. Aerial photographs were scanned and georeferenced using ArcView 3.2 software by ESRI. Land cover was categorized into two classes: forest and no-forest; and polygons were digitalized directly over the computer screen at 1:50.000 scale using ArcView 3.2 software by ESRI. To assess the accuracy of the 2010 map, we conducted a ground survey for 200 GPS-located points (100 at forest sites and 100 at no-forest sites in the field) along the study area. The percentage of accuracy was high (94.5%) because of the 100 forest and no-forest points defined in the field, 91 and 98 were correctly mapped, respectively. Most of the errors are related to mismatches in the edges of the fragments. From these maps we selected four landscape samples (sub-circular polygons, approximately 4500 ha) differentiated by their current (2010) forest cover and

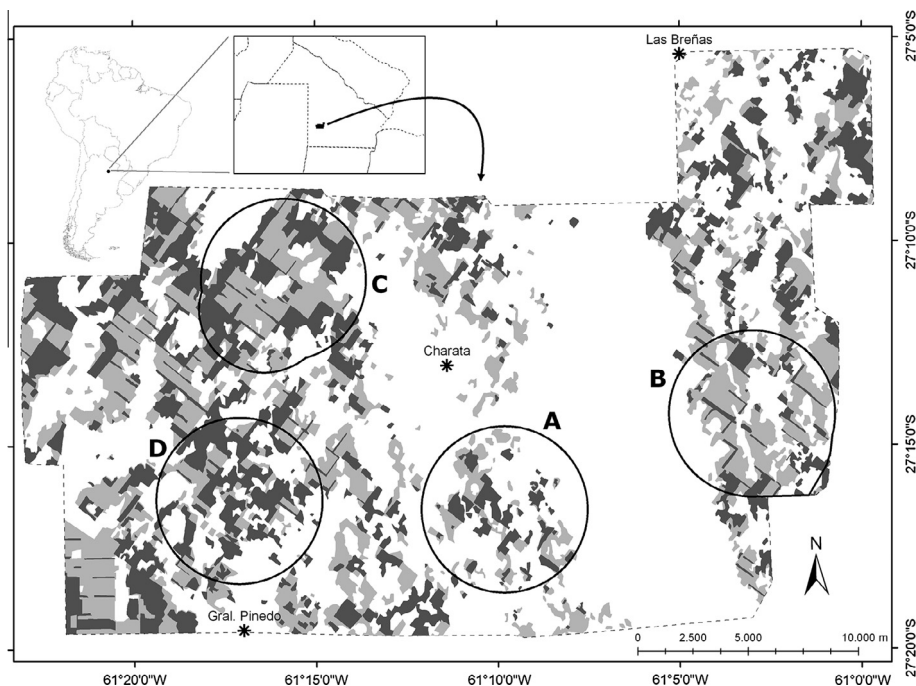


Fig. 1. Location of the study area. Polygons in black are the landscape samples (A, B, C and D). In dark gray: forest cover in 2010; in light gray: deforested areas between 1957 and 2010. Asterisks indicate cities.

their land use change history (i.e., a comparison between forest cover in 1957 and 2010). Samples A and B have low forest cover (14.5%) and samples C and D have comparatively a higher forest cover (34.5 and 34.7%, respectively); in turn, samples B and C have higher land use change between time periods (1790 and 1534 ha respectively) compared to samples A and D which have a lower land use change (659 and 715 ha, respectively) (Table 1 and Fig. 1). Forest recovery was negligible during this time period: only 2.2% of the forests identified in 2010 were not present in 1957.

Within each landscape sample, we selected seven forest fragments, attempting to use the same size range in each landscape sample, from  $\sim 1$  to  $\geq 100$  ha. Regrettably, we have not had access to fragments smaller than 4.3 ha in sample C, nor fragments larger than 50.4 ha in sample D. However, given the difficulties of the large-scales studies, we have achieved comparable ranges between landscape samples: 1.6 to 158.8 in A; 1.3 to 100.1 in B, 4.3 to 149.9 in C and 0.9 to 50.4 in D. Historic fragment size (size in 1957) range from 0.9 to 570.6 ha.

Tree assemblage was surveyed in  $4 \times 100$  m plots. We measured two plots in fragments  $< 10$  ha, four plots in fragments between 10 and 35 ha, and six plots in fragments  $> 35$  ha. A total of 112 plots arranged in the 28 fragments and four landscape samples were assessed. Within each fragment, plots were located avoiding forest edges by at least 30 m, and distanced from each other by at least 50 m. In some small fragments, this was impossible, so the minimum distances were reduced to 5 and 10 m, respectively. Plots location and orientation were randomly selected using aleatory numbers assigned to possible locations on the map, among the alternative plots allowed by the requirements explained above.

In each plot, we recorded all the individuals of the tree species previously identified in the three quebrachos forest by Torrella et al. (2011). Species were classified into two groups according to their location in the forest strata: *Schinopsis balansae*, *S. lorentzii*, *S. heterophylla* and *Aspidosperma quebracho-blanco* into the upper stratum and the remaining tree species into the middle stratum (Table 2). The lower stratum is composed of 21 species of shrubs (Torrella et al., 2011) and was not assessed in this study.

In each plot, we measured the diameter at breast height (DBH) of trees with DBH  $\geq 5$  cm and in trees with DBH  $< 5$  cm we measured stump diameter at 10 cm height (D10). In individuals with more than one stem, each one was measured individually.

The number of individuals for all the tree species registered in the total number of plots considered per fragment was used to calculate individual density (ind/ha). We also calculated density of saplings (DBH  $< 5$  cm and D10  $> 1$  cm) and density of “adults” (DBH  $> 20$  cm). DBH and D10 were used to calculate basal area ( $m^2/ha$ ) of tree species for each forest fragment. These variables were calculated at stand level and, separately, for the upper and middle stratum. Individuals with D10  $< 1$  cm were considered as not definitely established, and thus not taken into account.

### 2.3. Data analysis

We used general linear mixed models with four fixed factors: (a) fragment size in 2010, (b) fragment size in 1957, (c) forest cover in the landscape in 2010 and (d) the difference between forest cover in 2010 and 1957 (Table 1). Current and historic fragment sizes were analyzed as continuous variables, whereas forest cover in

**Table 1**  
Attributes of landscape samples included in the study. Areas are in hectares.

| Landscape sample          | A    | B    | C    | D    |
|---------------------------|------|------|------|------|
| Area                      | 4460 | 4608 | 4676 | 4460 |
| Forest cover 1957         | 1306 | 2460 | 3148 | 2264 |
| Forest cover 2010         | 647  | 670  | 1614 | 1549 |
| Land use change 1957–2010 | 659  | 1790 | 1534 | 715  |

**Table 2**

Tree species of the three quebrachos forest in decreasing order of important value index (IVI) according to previous studies (Torrella et al. 2011).

| Species                              | Family        | IVI   |
|--------------------------------------|---------------|-------|
| <i>Schinopsis balansae</i>           | Anacardiaceae | 22.72 |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> | Apocynaceae   | 20.78 |
| <i>Prosopis kuntzei</i>              | Fabaceae      | 20.31 |
| <i>Ziziphus mistol</i>               | Rhamnaceae    | 10.34 |
| <i>Caesalpinia paraguariensis</i>    | Fabaceae      | 9.68  |
| <i>Schinopsis lorentzii</i>          | Anacardiaceae | 9.09  |
| <i>Cordia americana</i>              | Boraginaceae  | 8.31  |
| <i>Schinopsis heterophylla</i>       | Anacardiaceae | 2.76  |
| <i>Jodina rhombifolia</i>            | Santalaceae   | 2.37  |
| <i>Prosopis alba</i>                 | Fabaceae      | 1.94  |
| <i>Acanthosyrus falcata</i>          | Santalaceae   | 0.94  |
| <i>Sideroxylon obtusifolium</i>      | Sapotaceae    | 0.84  |
| <i>Carica quercifolia</i>            | Caricaceae    | 0.34  |
| <i>Ceiba chodatii</i>                | Bombacaceae   | 0.21  |
| <i>Geoffroea decorticans</i>         | Fabaceae      | 0.14  |
| <i>Tabebuia heptaphylla</i>          | Bignoniaceae  | 0.01  |

2010 and land use change history were analyzed as discrete ones, with two levels (high and low) each. Landscape sample identity was included in models as random effect to avoid spatial pseudoreplication (i.e. fragment size) (Underwood, 1997).

Models were evaluated with information-theoretic procedures and multiple-model inference (Burnham and Anderson, 2002). A total of 16 statistical models were evaluated and compared using Akaike information criterion corrected for small samples differences ( $AIC_c$ ). We calculated the  $AIC_c$  weight of each model ( $w_i$ ), which indicates the relative likelihood that the each model is the best of all models. We evaluated the support for each factor summing  $w_i$  across all models that contained the parameter being considered (parameter likelihood) (Burnham and Anderson, 2002). To supplement parameter-likelihood evidence of important effects, we calculated 95% confidence interval limits (CL) of each parameter estimates. All the analyses were carried out using R 2.13.1 software (R Core Team, 2012).

### 3. Results

A total of 3403 individuals or stems of the 16 tree species were recorded and measured in the 112 sampling plots. Results showed different relationships between the studied factors and forest structure and tree recruitment, since age classes showed different responses when the stand level and each stratum were analyzed separately (Tables 3 and 4).

#### 3.1. Stand level

The best models that explained the variation in density of individuals include the factor “fragment size in 2010” (Table 3), where the larger the fragments, the higher the density of individuals. This pattern was also observed for the species of the middle stratum, but not for those of the upper stratum (Table 4 and Fig. 2). Although the species of the upper stratum showed no relationship between density and fragment size in 2010 (Fig. 2), they showed a trend to have higher densities in landscape samples with high forest cover ( $w_i = 0.92$  although zero is included in the confidence interval, Tables 3 and 4). The historical factors considered (i.e., “past use history” and “historic fragment size”) were not significant to define density variations (at stand and each stratum level).

Models for basal area were not better than the null model to explain variability at stand level and for each stratum separately (Table 5). Congruently, all the factors showed low parameters (i.e.  $w_i < 0.5$ ) within the statistical model set that was evaluated (Table 6).



**Table 3**

Summary of model-selection results for models explaining variability in density of tree species in the three quebrachos forest in relation to fragment size (size10), historic fragment size (size57), forest cover at landscape level (fcover) and land use change history at landscape level (hist). Only models with  $w_i > 0.1$  or  $\Delta AIC_c < 2$  are shown. MS: Middle stratum; US: Upper stratum.

| Response variable     | Candidate models          | AIC <sub>c</sub> | ΔAIC <sub>c</sub> | w <sub>i</sub> |
|-----------------------|---------------------------|------------------|-------------------|----------------|
| Total density         | size10                    | 400.33           | 0.00              | 0.432          |
|                       | size10 size57             | 402.24           | 1.91              | 0.166          |
|                       | size10 fcover             | 402.88           | 2.55              | 0.121          |
|                       | size10 hist               | 403.14           | 2.81              | 0.106          |
| MS total density      | size10                    | 384.77           | 0.00              | 0.338          |
|                       | size10 fcover             | 385.71           | 0.95              | 0.211          |
|                       | size10 size57             | 386.33           | 1.56              | 0.155          |
| US total density      | fcover                    | 363.84           | 0.00              | 0.481          |
|                       | fcover size57             | 366.44           | 2.60              | 0.131          |
|                       | fcover hist               | 366.78           | 2.94              | 0.111          |
|                       | fcover size10             | 366.83           | 2.99              | 0.108          |
| Sapling density       | size10                    | 382.10           | 0.00              | 0.313          |
|                       | size10 size57             | 382.20           | 0.05              | 0.305          |
|                       | size10 size57 hist        | 384.00           | 1.88              | 0.122          |
| MS sapling density    | size10 size57 hist        | 370.01           | 0.00              | 0.190          |
|                       | size10 size57             | 370.08           | 0.08              | 0.183          |
|                       | size10 fcover             | 370.40           | 0.40              | 0.156          |
|                       | size10 size57 fcover      | 370.53           | 0.52              | 0.146          |
|                       | size10 size57 hist fcover | 370.68           | 0.68              | 0.135          |
|                       | size10                    | 370.84           | 0.84              | 0.125          |
| US sapling density    | fcover                    | 376.76           | 0.00              | 0.494          |
|                       | Null model                | 379.41           | 2.65              | 0.132          |
|                       | fcover hist               | 379.73           | 2.96              | 0.112          |
|                       | fcover size57             | 379.75           | 2.99              | 0.111          |
| DBH >20 cm density    | size57                    | 280.48           | 0.00              | 0.266          |
|                       | size57 hist               | 280.86           | 0.39              | 0.219          |
|                       | Null model                | 281.98           | 1.51              | 0.125          |
| MS DBH >20 cm density | hist fcover               | 257.98           | 0.00              | 0.189          |
|                       | fcover                    | 258.21           | 0.23              | 0.169          |
|                       | Null model                | 258.89           | 0.91              | 0.120          |
| US DBH >20 cm density | size57 hist               | 282.86           | 0.00              | 0.235          |
|                       | Null model                | 283.72           | 0.87              | 0.152          |
|                       | size57                    | 283.93           | 1.07              | 0.137          |
|                       | hist                      | 284.77           | 1.91              | 0.090          |

### 3.2. Saplings

Density of saplings, an indicator of forest recruitment, showed the same patterns as total density (Tables 3 and 4): the species of the middle stratum showed higher density of saplings in larger fragments (Fig. 3), while those of the upper stratum showed a trend to have higher density of saplings in landscape samples with high (ca. 34%) forest cover (Fig. 4).

### 3.3. Adult trees (DBH >20 cm)

The models with lower AIC<sub>c</sub> values to explain variability in density of adults (DBH >20 cm) at the stand level, include the factor “fragment size in 1957” ( $w_i = 0.73$ ) (Tables 3 and 4). Fragment size in 1957 and density of adults showed a negative relationship (Table 4). This pattern was also observed for the species of the upper stratum (Fig. 5), but none of the factors was relevant to explain variability in density of adults in the species of the middle stratum (Table 4). Current fragment size, land use change history and forest cover at landscape scale were not relevant to explain variability of density of trees >20 cm (DBH).

## 4. Discussion

Responses in total density of tree species to the fragmentation process coincided with those in sapling density, but were different from those found in adult density at the stand level and for each

stratum separately. These results suggest that the overall response is determined by the variations in the sapling density. Thus, with an ecological perspective and taking our aims into account, it is more reasonable to analyze separately these results in terms of sapling density on one hand and density of adults on the other hand, rather than in terms of total densities (see discussion below).

### 4.1. Saplings and tree recruitment

Density of saplings is a good indicator of successful recruitment, as it includes young individuals effectively established. Hernández-Stefanoni and Dupuy, (2008) stated that the effects of fragmentation and landscape patterns on plant communities commonly focus on particular patches. There are few studies that solely considered the effect of fragment size on plant recruitment and divergent results can be pointed out: positive relationships (more recruitment in larger fragments) have been reported in tropical forests (Benitez-Malvido, 1998) and subtropical savannas (Borges do Carmo et al., 2011), whereas no relationship has been found in temperate (Echeverria et al., 2007) and tropical forests (Sánchez-Gallen et al., 2010). At the same time, Cordeiro and Howe (2001) and Melo et al. (2010) found the two kinds of responses in tree assemblages of tropical forests and that the species affected by fragment size are the most dependent on the fauna for fruit dispersal.

In the present work, we also found the two kinds of responses: greater recruitment at higher fragment size for the group of species of the middle stratum and no relationship for the species of the upper stratum. These differences could also be explained by the dispersal strategy: species of the upper stratum have samaras or winged seeds dispersed by the wind, while most of the species of the middle stratum have fleshy or sub-fleshy fruits (Torrella et al., 2011), which indicates that dispersal in this group is predominantly mediated by animals. However, there are exceptions as *Cordia americana*. This species showed the greatest abundance of saplings within the middle stratum but is considered with anemochorous fruits (Benvenuti-Ferreira and Coelho, 2009). Nevertheless, new detailed studies on dispersion of *C. americana* are required because the fruits have a fleshy pericarp that would be related to biotic dispersal.

This study, which jointly considered factors such as fragment size, landscape forest cover and historic processes (last 50 years), allowed us to detect possible effects of fragmentation additional to those related to reduction in fragment size. Recruitment of the species of the upper stratum did not vary with respect to fragment size, but seems to depend on the forest cover at landscape scale. This suggests that biological (e.g., differential herbivory or phytosanitary conditions) or anthropogenic (e.g., distance to human population) processes not considered in this study can have a decisive influence after the beginning of the regeneration and recruitment processes. In the three quebrachos forest, this impact could transcend those relative to forest structure, as it involves the most emblematic and representative plant species of the Chaco Region.

Considering biological constraints, in general terms, there are some tree recruitment differences in response to the fragmentation process in the three quebrachos forest that seem to be associated with forest strata. Thus, fragmentation could lead to future changes in the vertical structure of the forest if this trend is maintained.

### 4.2. Adult trees

In temperate forests, a lower basal area has been found in smaller fragments, linked with a return to early successional stages (Echeverria et al., 2007); whereas in tropical forests, a lower density of adult trees has also been found in smaller fragments, linked with a greater disturbance (Arroyo-Rodriguez and Mandujano,

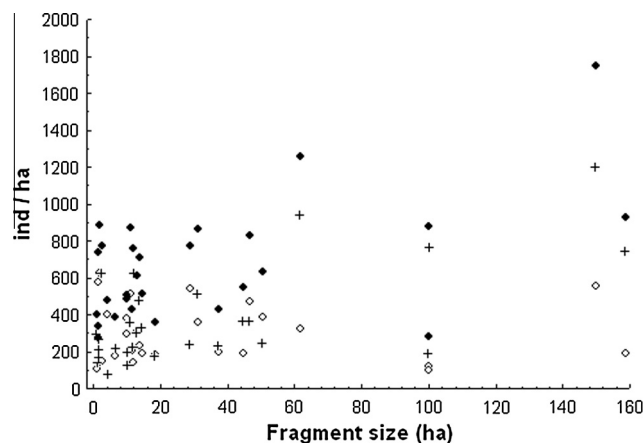
**Table 4**

Parameter likelihoods, estimates, and 95% confidence interval limits for explanatory variables describing variation in density of individuals. Explanatory variables with confidence level excluding zero or parameter >0.7 are in bold. Size10: fragment size, size57: historic fragment size, fcover: forest cover at landscape level, hist: land use change history at landscape level.

| Response variable                 | Explanatory variable            | Parameter likelihood | Parameter estimate | Confidence   |              | Level |
|-----------------------------------|---------------------------------|----------------------|--------------------|--------------|--------------|-------|
|                                   |                                 |                      |                    | Lower        | Upper        |       |
| Total density                     | <b>size10</b>                   | <b>0.98</b>          | <b>4.22</b>        | <b>1.67</b>  | <b>6.76</b>  |       |
|                                   | size57                          | 0.30                 | -0.37              | -1.09        | 0.34         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.22                 | -81.79             | -861.59      | 698.01       |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.21                 | -68.99             | -789.81      | 651.84       |       |
| Middle stratum total density      | <b>size10</b>                   | <b>1.00</b>          | <b>4.23</b>        | <b>2.32</b>  | <b>6.15</b>  |       |
|                                   | size57                          | 0.32                 | -0.31              | -0.85        | 0.23         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.22                 | -64.48             | -735.65      | 606.70       |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.35                 | 101.00             | -422.23      | 624.23       |       |
| Upper stratum total density       | size10                          | 0.18                 | 0.00               | -1.35        | 1.34         |       |
|                                   | size57                          | 0.21                 | -0.11              | -0.46        | 0.24         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.19                 | -18.92             | -721.94      | 684.10       |       |
|                                   | <b>fcover (low)<sup>b</sup></b> | <b>0.92</b>          | -169.35            | -531.87      | 193.18       |       |
| Sapling density                   | <b>size10</b>                   | <b>0.99</b>          | <b>3.42</b>        | <b>1.56</b>  | <b>5.29</b>  |       |
|                                   | size57                          | 0.51                 | -0.40              | -0.90        | 0.10         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.23                 | -60.14             | -602.22      | 481.95       |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.18                 | 32.26              | -478.57      | 543.09       |       |
| Middle stratum sapling density    | <b>size10</b>                   | <b>1.00</b>          | <b>3.43</b>        | <b>1.96</b>  | <b>4.91</b>  |       |
|                                   | size57                          | 0.65                 | -0.41              | -0.84        | 0.02         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.39                 | -101.98            | -680.70      | 476.73       |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.47                 | 95.17              | -365.58      | 555.91       |       |
| Upper stratum sapling density     | size10                          | 0.18                 | 0.07               | -0.62        | 0.75         |       |
|                                   | size57                          | 0.21                 | -0.04              | -0.22        | 0.14         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.23                 | 22.91              | -297.24      | 343.05       |       |
|                                   | <b>fcover (low)<sup>b</sup></b> | <b>0.73</b>          | -65.06             | -261.62      | 131.50       |       |
| DBH >20 cm density                | size10                          | 0.18                 | -0.01              | -0.32        | 0.31         |       |
|                                   | <b>size57</b>                   | <b>0.73</b>          | <b>-0.10</b>       | <b>-0.18</b> | <b>-0.01</b> |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.38                 | -21.12             | -120.21      | 77.96        |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.21                 | 8.24               | -96.82       | 113.30       |       |
| Middle stratum DBH >20 cm density | size10                          | 0.24                 | 0.08               | -0.12        | 0.28         |       |
|                                   | size57                          | 0.27                 | -0.03              | -0.08        | 0.03         |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.44                 | 13.24              | -74.10       | 100.58       |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.62                 | 16.11              | -56.34       | 88.57        |       |
| Upper stratum DBH >20 cm density  | size10                          | 0.23                 | -0.12              | -0.43        | 0.20         |       |
|                                   | <b>size57</b>                   | <b>0.58</b>          | <b>-0.09</b>       | <b>-0.18</b> | <b>-0.01</b> |       |
|                                   | hist (low) <sup>a</sup>         | 0.51                 | -30.05             | -135.44      | 75.34        |       |
|                                   | fcover (low) <sup>b</sup>       | 0.20                 | -7.80              | -140.72      | 125.11       |       |

<sup>a</sup> Relative variable to value of land use change history (high).

<sup>b</sup> Relative variable to value of forest cover (high).



**Fig. 2.** Total density of the three quebrachos forest related to fragment size. Black circles: stand level ( $w_i = 0.98$ ); crosses: middle stratum ( $w_i = 1.00$ ); white circles: upper stratum ( $w_i = 0.18$ ).

2006). On the other hand, fragmentation effects on indicators more complex than density and basal area, such as a change in the size structure of the tree assemblage of the Brazilian Atlantic forest, have also been reported (Oliveira et al., 2008).

**Table 5**

Summary of model-selection results for models explaining variability in basal area in the three quebrachos forest related to fragment size (size10), historic fragment size (size57), forest cover at landscape level (fcover) and land use change history at landscape level (hist). MS: Middle stratum; US: Upper stratum; AIC<sub>c</sub>: Akaike information criterion corrected for small samples;  $\Delta AIC_c$ : Differences in AIC<sub>c</sub>. Only models with  $w_i > 0.1$  or  $\Delta AIC_c < 2$  are shown.

| Response variable | Candidate models | AIC <sub>c</sub> | $\Delta AIC_c$ | $w_i$ |
|-------------------|------------------|------------------|----------------|-------|
| Total basal area  | Null model       | 171.05           | 0.00           | 0.273 |
|                   | size57           | 171.98           | 0.93           | 0.171 |
| MS basal area     | Null model       | 131.36           | 0.00           | 0.163 |
|                   | fcover           | 131.72           | 0.36           | 0.136 |
|                   | size10           | 132.04           | 0.68           | 0.116 |
| US basal area     | Null model       | 172.99           | 0.00           | 0.243 |
|                   | fcover           | 174.13           | 1.14           | 0.138 |
|                   | size57           | 174.68           | 1.69           | 0.105 |

In contrast, in the three quebrachos forest, we did not find differences in the basal area or adult tree density according to current fragment size, forest cover or land use changes history at the landscape scale. Echeverria et al. (2007) and Arroyo-Rodriguez and Mandujano (2006) have proposed differential harvesting as explanation for the differences found in that studies, whereas Laurance and Cochrane (2001) have suggested that many effects of fragmen-

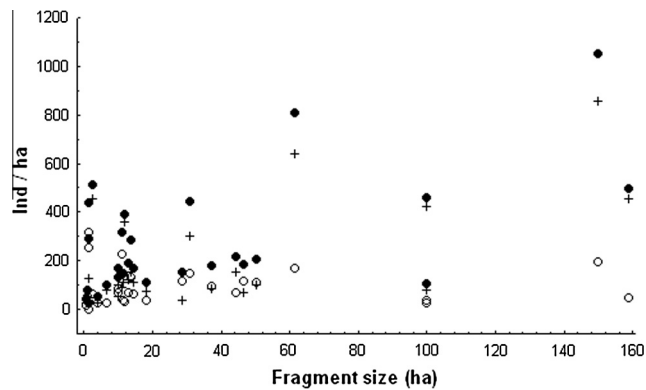


**Table 6**  
Parameter likelihoods, estimates, and 95% confidence interval limits for explanatory variables describing variability in basal area. Size10: fragment size, size57: historic fragment size, fcover: forest cover at landscape level, hist: land use change history at landscape level.

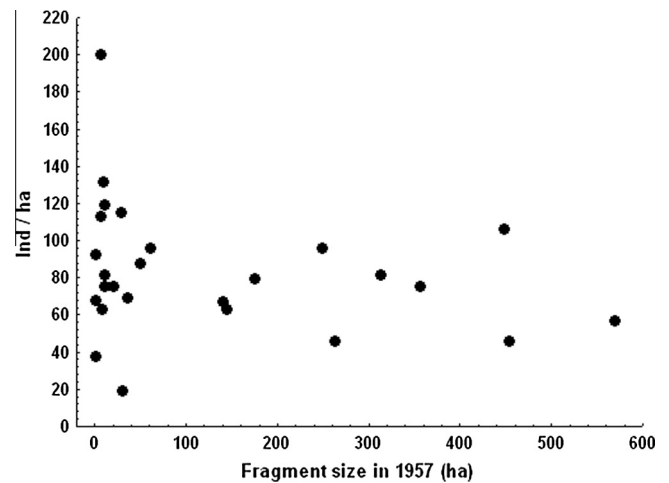
| Response variable         | Explanatory variable      | Parameter likelihood | Parameter estimate | Confidence Level |        |
|---------------------------|---------------------------|----------------------|--------------------|------------------|--------|
|                           |                           |                      |                    | Lower            | Upper  |
| Total basal area          | size10                    | 0.21                 | 0.01               | -0.035           | 0.055  |
|                           | size57                    | 0.44                 | -0.01              | -0.020           | 0.004  |
|                           | hist (low) <sup>a</sup>   | 0.27                 | -1.82              | -15.683          | 12.046 |
|                           | fcover (low) <sup>b</sup> | 0.22                 | -1.09              | -14.208          | 12.036 |
| Middle stratum basal area | size10                    | 0.45                 | 0.016              | -0.005           | 0.036  |
|                           | size57                    | 0.26                 | -0.002             | -0.008           | 0.003  |
|                           | hist (low) <sup>a</sup>   | 0.29                 | 0.907              | -6.813           | 8.627  |
|                           | fcover (low) <sup>b</sup> | 0.43                 | 1.254              | -5.111           | 7.618  |
| Upper stratum basal area  | size10                    | 0.19                 | -0.007             | -0.053           | 0.038  |
|                           | size57                    | 0.36                 | -0.008             | -0.021           | 0.004  |
|                           | hist (low) <sup>a</sup>   | 0.32                 | -2.496             | -19.321          | 14.330 |
|                           | fcover (low) <sup>b</sup> | 0.36                 | -2.325             | -16.767          | 12.117 |

<sup>a</sup> Relative variable to value of land use change history (high).

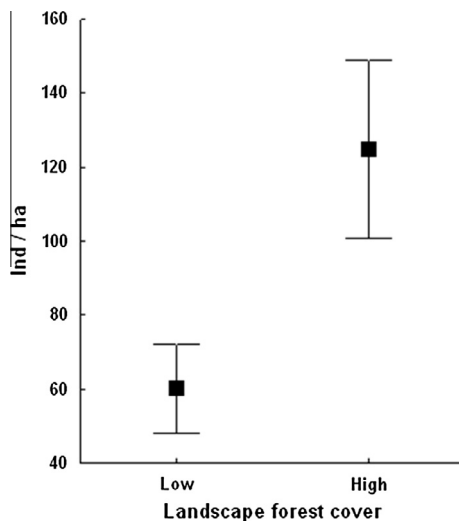
<sup>b</sup> Relative variable to value of forest cover (high).



**Fig. 3.** Density of saplings of the three quebrachos forest in relation to fragment size. Black circles: stand level ( $w_i = 0.99$ ); crosses: middle stratum ( $w_i = 1.00$ ); white circles: upper stratum ( $w_i = 0.18$ ).



**Fig. 5.** Density of adult trees (DBH > 20 cm) of the upper stratum of the three quebrachos forest in relation to the historic fragment size ( $w_i = 0.58$ ).



**Fig. 4.** Density of saplings (DBH < 5 cm) of species of the upper stratum in landscapes with high and low forest cover. Mean  $\pm$  SE.

tation are related to human uses. We attempted to control this factor (human use) in the present study, aiming to detect “purely biological effects”, and this must be taken into account in interpreting our results. Although there are no “pristine forests” in the study

area and all fragments have been harvested in the past to some extent for more or less time, we did not select fragments with more intense or recent harvesting. However, our knowledge of the study area allows us to state that there is no obvious relationship between fragment size and forest harvesting degree (Torrella et al., 2011). Instead, larger fragments could have been more attractive for timber harvesting than smaller ones. This differential harvesting could explain the lower density of adults of the upper stratum found in fragments historically larger, since the species of the upper stratum are the most important as timber resource. Our general results for adult trees may indicate that either the forest structure has not been – at least so far – severely affected by fragmentation or that it has been homogeneously affected with respect to fragment size and the other factors considered here. We think that the first alternative is more likely (a) because the sampling design covered a wide range of fragment sizes and forest covers at landscape level, and (b) because we have compared the basal area of the three quebrachos forest in the study area with those of other Chaco forests in protected areas and they showed similar values (Torrella et al., 2011). In this regard, we have previously highlighted the almost complete absence of exotic woody species (Torrella et al., 2011), although we cannot discard a process of homogenization of communities by the expansion of native species, as described by Tabarelli et al. (2012) for Amazonia and the Atlantic forest.

### 4.3. Implications for management and conservation

The sampling design linked to the current conceptual framework of the fragmentation process allowed us to evaluate effects both at fragment and landscape scales, making explicit the fact that fragmentation is a landscape-scale process (McGarigal and Cushman, 2002), but also recognizing the possibility that both scales may be interdependent (Didham et al., 2012). Although we did not find this interdependence, we found that while a group of species respond to factors acting at the fragment scale, another group responds to factors acting at landscape scale.

The structure of the older age tree class in the remaining fragments of the three quebrachos forest seems not be linked with the three studied factors of the fragmentation process (fragment size, landscape forest cover and deforestation history). However, the recruitment of young individuals appeared to be affected, which could in turn affect the ability of the forest to conserve the same structure and richness along the time.

In the study area we have previously recorded a loss of 50% of the three quebrachos forest area between 1957 and 2010 (from 26,000 to 13,000 ha respectively) and a twofold increase in the number of fragments (Torrella et al., 2007; Torrella, unpublished data); land use changes are still taking place nowadays. The legal regulation of the provincial state set limits to land use changes depending on the size of properties. Most of the properties are 100 ha, and their owners can deforest up to 90% surface, i.e. at least 10 ha of forest must remain standing. Then in an extreme (but possible) scenario, the study area could have only 10% of forest cover. This would mean the loss of about 50% of the current forest area and lead fragmentation to an extreme level.

Beyond that, we think that the current legal regulation for the Chaco region, which is crucial to generate practices to mitigate the impacts of fragmentation on the three quebrachos forest, is liberal and permissive, thus promoting deforestation.

Current laws regulate only the forest area that must be standing, but not its spatial distribution, its position with respect to neighbor fragments, the number of fragments in which the remaining surface will be scattered, or the forest cover in the landscape. In addition, the control of those regulations is weak and deficient.

Our results show that the size of the remnant fragments should be maximized for an accurate recruitment of the tree species of the middle stratum of the forest. An option would be that the remaining area after legal land use change must stay in a single large fragment; in addition, neighbor properties could be oriented to maintain adjacent fragments, to increase the chances of functional connectivity.

However, considering that these guidelines are complex and their implementation would not be easy, we think that the most advisable in the short term is to simply reduce the percentage of land use change allowed in this region, and determine that the remaining forest must stay in a single fragment. This guideline, which coincides with those proposed in general terms for conservation in agricultural (Fischer et al., 2006) and fragmented landscapes (Tabarelli and Gascon, 2005), would necessarily mitigate the fragmentation effects, would help to preserve the remaining fragments as functional conservation units, and could be determining in the conservation of the three quebrachos forest in the Argentinean Chaco.

## 5. Conclusions

The main messages based on our results are: (A) Recruitment of the species of the middle stratum could be affected by fragment size, while recruitment of the species of the upper stratum appears to be affected by forest cover at landscape level. Thus, if this trend

is maintained, fragmentation could lead to future changes in composition and vertical structure of the forest. (B) The three quebrachos forest would be seriously threatened if a recruitment threshold is exceeded. (C) Data on biological interactions are needed to better understand some of the trends evidenced here. (D) Future research on animal-plant interactions of tree species in the three quebrachos forest is needed to provide information about periodic measurement of tree saplings, recruitment, extant fauna in forest fragments, and seed dispersal in the current condition of fragmented landscape. (E) Small fragments of three quebrachos forest have high conservation value in the study area, mainly for adult trees, even those located in highly deforested landscapes, since their structure does not differ from that of the larger fragments not either from those fragments located within landscapes with lower forest loss.

## Acknowledgements

Special thanks are given to Serge Listello and Angel Langellotti for their collaboration in the logistics during fieldwork and the following local owners and farmers who provided access to their properties: Achaval, Alvarez, Andreu, Baugner, Bois, Borda, Eisenhauer, Franquesa, Gallego, Giglioni, Gnaedinger, Habenschus, Haldemann, Iliazabal, Jabs, Kalbermater, Kristo, Marzolini, Melchor, Muller, Osigo, Parra, Sartor, Sastre, Secuencia, Sholtz, Sthiele, Taddeo, Tadinak, Uguet, Urinovsky and Worf. We thank L. Oakley, V. Mogni, J. Bonanata, A. Palmerio and F. Massa for their collaboration in the fieldwork. We also thank G. Grilli and B. Gomez Valencia for their support in the statistical analysis and V. Eusevi for improving the English text. This Project was funded by The Rufford Small Grants Foundation. LG is a researcher from Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina. We also thank three anonymous reviewers for helpful comments which substantially improved the manuscript.

## References

- Adámoli, J., Ginzburg, R., Torrella, S., 2011. Escenarios productivos y ambientales del Chaco Argentino. 1977–2010 ed. Fundación Producir Conservando. Buenos Aires.
- Aguiar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M., 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9, 968–980.
- Alberto, J.A., Bruniard, E.D., 1987. Atlas geográfico de la Provincia del Chaco: Tomo 1 el medio natural. *Geográfica* 5, 1–60.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 15, 4159–4179.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23, 729–739.
- Benvenuti-Ferreira, G., Coelho, G.C., 2009. Floristics and structure of the tree component in a seasonal forest remnant, Chiapetta, Rio Grande do Sul, Brazil. *Rev. Bras. Biocienc.* 7, 344–353.
- Benítez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conserv. Biol.* 12, 380–389.
- Borges do Carmo, A., Vasconcelos, H.L., Monteiro de Araújo, G., 2011. Estrutura da comunidade de plantas lenhosas em fragmentos de cerrado: relação com o tamanho do fragmento e seu nível de perturbação. *Rev. Bras. Bot.* 34, 31–38.
- Boletta, P., Ravelo, A., Planchuelo, A., Grilli, M., 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *For. Ecol. Manage.* 228, 108–114.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference, a practical information-theoretic approach, second ed. Springer, New York.
- Carnevale, N., Alzugaray, C., Di Leo, N., 2007. Estudio de la deforestación en la Cuenca Boscosa santafesina mediante teledetección espacial. *Quebracho* 14, 47–56.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F., 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in african forest fragments. *Conserv. Biol.* 15, 1733–1741.
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M., 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121, 161–170.
- Echeverría, C., Newton, A.C., Lara, A., Rey Benayas, J.M., Coomes, D.A., 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape forest of southern Chile. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 426–439.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34, 487–515.

- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., 2006. Biodiversity, ecosystem functions and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 4, 80–86.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 265–280.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570–574.
- Gasparri, N.I., Grau, H.R., 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *For. Ecol. Manage.* 258, 913–921.
- Grau, R., Aide, M., 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecol. Soc.* 13, 16. Art.
- Grau, H.R., Gasparri, N.I., Aide, T.M., 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environ. Conserv.* 32, 140–148.
- Greig, A.G., Bustamante-Sanchez, M.A., 2006. Aproximaciones experimentales en estudios de fragmentación. In: Greig, A.G., Simonetti, J.A., Bustamante, R.O. (Eds.), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*. Universitaria, Santiago, pp. 17–40.
- Greig, A.G., Galetto, L., 2011. Fragmentación del paisaje en América Latina: ¿en qué estamos? In: Simonetti, J.A., Dirzo, R. (Eds.), *Conservación Biológica: Perspectivas desde América Latina*. Universitaria, Santiago, pp. 63–67.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Broszofski, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaitoh, M.S., Per-Anders, E., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 19, 768–782.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., 2008. Effects of landscape patterns on species density and abundance of trees in a tropical subdeciduous forest of the Yucatan Peninsula. *For. Ecol. Manage.* 255, 3797–3805.
- Hobbs, R.J., Yates, C.J., 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Aust. J. Bot.* 51, 471–488.
- Hoyos, L.E., Cingolani, A.M., Zak, M.R., Vaieretti, M.V., Gorla, D.E., Cabido, M.R., 2013. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 16, 260–271.
- Laforteza, R., Coomes, D.A., Kapos, V., Ewers, R.M., 2010. Assessing the impacts of fragmentation on plant communities in New Zealand: scaling from survey plots to landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 741–754.
- Laurance, W.F., Cochrane, M.A., 2001. Special section: synergistic effects in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 15, 1488–1489.
- Lienert, J., 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. *J. Nat. Conserv.* 12, 53–72.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecol. Appl.* 12, 335–345.
- Melo, F.P., Martínez-Salas, E., Benitez-Malvido, J., Ceballos, G., 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi deciduous tropical forest of southern Mexico. *J. Trop. Ecol.* 26, 35–43.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservations. *Trends Ecol. Evol.* 10, 58–62.
- Oliveira, M.A., Santos, A.M.M., Tabarelli, M., 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic Forest. *For. Ecol. Manage.* 256, 1910–1917.
- R Core Team, 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0.
- Sánchez-Gallen, I., Alvarez-Sanchez, F.J., Benitez-Malvido, J., 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biol. Conserv.* 143, 2111–2118.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alvez-Costa, C.P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 141, 249–260.
- Tabarelli, M., Gascon, C., 2005. Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conserv. Biol.* 19, 734–739.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P., 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revised: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155, 136–140.
- Torrella, S.A., Ginzburg, R.G., Adámoli, J.M., 2007. Análisis multitemporal de la fragmentación y reducción del Bosque de Tres Quebrachos. En Pacha, M.J., Luque, S., Galetto, L., Iverson, L. (Eds.), *Understanding biodiversity loss: an overview of forest fragmentation in South America*. IALE Landscape Research and Management papers. International Association of Landscape Ecology. pp. 19–27.
- Torrella, S.A., Oakley, L., Ginzburg, R.G., Adámoli, J.M., Galetto, L., 2011. Estructura, composición y estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos en el Chaco Subhúmedo Central. *Ecol. Aust.* 21, 179–188.
- Volante, J.N., Alcaraz-Segura, D., Mosciaro, M.J., Viglizzo, E.F., Paruelo, J.M., 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* 154, 12–22.
- Underwood, A.J., 1997. *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zak, M.R., Cabido, M., Cáceres, D., Díaz, S., 2008. What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environ. Manage.* 42, 181–189.
- Zak, M.R., Cabido, M., Hodgson, J.G., 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biol. Conserv.* 120, 589–598.