



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Estructura y funcionamiento de bosques secos y estacionalmente secos de la región chaqueña a lo largo de un gradiente de precipitación: análisis a distintos niveles de organización

Tesis presentada para optar por el título de doctora de la Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Biológicas

Lic. Samanta Thais Efron

Director de Tesis: Dr. Guillermo Hernán Goldstein

Directora adjunta de Tesis: Dra. Piedad María Cristiano

Consejera de estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (UBA-CONICET)

Buenos Aires, 27 de noviembre de 2025

Resumen

La Región Chaqueña Argentina es una llanura con presencia de Bosques Secos (BS) y, al estar atravesada por cuerpos de agua, de Bosques Estacionalmente Secos (BES). Ambos bosques se distribuyen a lo largo de un gradiente de precipitaciones que varía entre 600 y 1400 mm anuales de oeste a este. El objetivo general fue estudiar características estructurales, morfofuncionales y funcionales de cinco sitios de BS y cuatro sitios de BES, analizando si varían a lo largo del gradiente y comparando entre tipos de bosque. Las precipitaciones anuales (PPT) y la cercanía a cuerpos de agua (CCU) se consideraron indicadores de la disponibilidad de agua. Los resultados mostraron que los BS y BES son taxonómica, morfofuncional y funcionalmente distintos. La diferenciación taxonómica estuvo relacionada con ambas variables ambientales. Los BS mostraron cambios en la estructura de la vegetación y mantuvieron una estrategia morfofuncional conservativa en el gradiente. En los BES la estructura de la vegetación fue más estable y mostraron una tendencia a una estrategia más adquisitiva con el aumento de las PPT. La diferencia morfofuncional entre ambos tipos de bosques se correlacionó con la CCU mostrando la relevancia de la hidrología local. Los BES presentaron mayor biomasa aérea (BA), mayor capacidad fotosintética del dosel (IAF) y mayor productividad primaria neta aérea (PPNA). Las diferencias en BA e IAF entre bosques fueron mayores con el aumento de las PPT, mientras que la PPNA aumentó de manera similar para ambos bosques en el gradiente. La información generada constituye un aporte para el conocimiento ecológico de estos bosques y representa una base para futuras aplicaciones, como el desarrollo de modelos regionales de captura de carbono y la planificación de estrategias de conservación y restauración frente a escenarios de cambio climático.

Palabras Clave: Tipo de bosque, disponibilidad de agua, composición, rasgos, productividad

Structure and functioning of dry and seasonally dry forests of the Chaco region along a precipitation gradient: analysis at different organization levels

Abstract

The Chaco region of Argentina is a plain with dry forests (DF) and, since it is crossed by water bodies, seasonally dry forests (SDF). Both forest types are distributed along a rainfall gradient ranging from 400 to 1200 mm per year from west to east. The overall objective was to study the structural, morphofunctional, and functional characteristics of five DF sites and four SDF sites, analyzing their variation along the gradient and comparing between forest types. Annual rainfall (PPT) and proximity to water bodies (PWB) were considered indicators of water availability. Results show that DF and SDF are taxonomically, morphofunctionally, and functionally distinct. Taxonomic differentiation was related to both environmental variables. These differences in the BS were reflected in changes in vegetation structure, but maintained a conservative morphofunctional strategy along the gradient. The SDF showed a more stable vegetation structure and a tendency toward a more acquisitive strategy with increasing PPT. The morphofunctional difference between both forest types correlated with the PWB, demonstrating the relevance of local hydrology. Regarding ecosystem attributes, the SDF presented higher aboveground biomass (AB), higher canopy photosynthetic capacity (LAI), and higher aboveground net primary productivity (ANPP). Differences in AB and LAI between forests were greater with increasing PPT, while ANPP increased similarly in both forests. The information generated contributes to the ecological understanding of these forests and represents a basis for future applications, such as the development of regional carbon capture models and the planning of conservation and restoration strategies.

Keywords: Forest type, water availability, composition, traits, productivity

Agradecimientos

¡A mi familia! Siempre presente, siempre amorosa.

Al CONICET, a la UBA y a mis directores, Guillermo Goldstein, Piedad Cristiano y Paula Campanello por la oportunidad y la guía para realizar este trabajo.

Al resto del equipo del laboratorio de Ecología Funcional, por los aportes y charlas que contribuyeron a tomar decisiones. Especialmente a Nora Madanes por su acompañamiento, leyendo y releendo, por sus comentarios y sugerencias.

A la Administración de Parques Nacionales, por permitirme trabajar en los PN Chaco, Copo y El Impenetrable. A todos los trabajadores de dichos parques por facilitarme el trabajo, por asesorarme, acompañarme al campo, por compartir montones de comidas y anécdotas junto al fogón. A la delegación regional NEA, y especialmente a Andrés Bosso por abrirme las puertas y darme un espacio en Corrientes.

Al Parque Provincial Pampa del Indio y en particular a Santiago de Jesús y Facundo Bordón. Amigos que me regaló este trabajo. Gracias por siempre recibirme en su casa, por acompañarme en múltiples muestreos, por mostrarme los rincones del monte chaqueño, por compartirse.

A Serge Listello y su familia por permitirme trabajar en su campo “Los 3 Quebrachos”, por contarme su historia.

A la Estancia El Bagual y especialmente a Alejandro Di Giacomo, por su amabilidad y disponibilidad.

A quienes me acompañaron al campo: Chule, Vera, Fabio, Maxi, Kari, Leti, Ro, Santi, Facu, German, Feli, Leal, Alesio, Kango, Pascacio, Mati, Gonza y seguro me están faltando algunos nombres. Infinitas gracias, sin ustedes esto no hubiera sido posible.

A Axel y Andrey, por las charlas, las ideas y el acompañamiento, por compartir la pasión por los bosques del Chaco.

A Agustín, por las charlas y la colaboración para que el ceptómetro viaje desde la Patagonia al Chaco, y a Sandra y Fabian por prestarme el equipo.

A Mario, por recibirme en su laboratorio y brindarme su amistad.

A Chule, gran compañero de aventuras. Gracias por la paciencia, por la ternura, por bancarme siempre, por acompañarme infinitas veces.

A Pablo, por su infinita ternura y por traerme claridad.

A mis abuelas Rosa y Nora.

A mis abuelos Bebe, Ian y Leo.

A mis amigas y amigos, de siempre y de cada momento, por la escucha, el sostén, por seguir creciendo juntas.

A mi familia, mi mama, mi papa y mi hermano, de nuevo y siempre.

Al camino recorrido.

Al camino por recorrer.

Índice

Resumen	2
Abstract	3
Agradecimientos.....	4
Índice	6
Índice de figuras	7
Índice de tablas.....	11
<u>Capítulo 1:</u> Introducción general	13
Objetivo general	18
Estructura de la tesis	19
<u>Capítulo 2:</u> Estructura de la comunidad vegetal de los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña.....	20
Introducción	20
Materiales y Métodos.....	24
Resultados	33
Discusión.....	51
<u>Capítulo 3:</u> Rasgos funcionales de especies leñosas de los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña.....	56
Introducción	56
Materiales y Métodos.....	62
Resultados	69
Discusión.....	76
<u>Capítulo 4:</u> Biomasa aérea, capacidad fotosintética y productividad primaria neta aérea de los bosques secos y estacionalmente secos de la región chaqueña	81
Introducción	81
Materiales y métodos.....	87
Resultados	95
Discusión.....	101
<u>Capítulo 5:</u> Discusión general	106
Referencias	111
Anexo 1	128
Anexo 2	140
Anexo 3	150
Anexo 4	160
Anexo 5	167

Índice de figuras

Figura 1.1: A) Unidades de vegetación de la Argentina, se detallan los nombres florísticos fisionómicos y el nombre popular (entre paréntesis) de las zonas descritas. Más detalle de las referencias en Oyarzabal et al. (2018). B) La distribución de la vegetación estacionalmente seca en el Neotrópicos donde se observa que la Región Chaqueña está excluida de la distribución de los Bosques Estacionalmente Secos. Más detalle de las referencias en Pennington et al. (2000). 17

Figura 2.2: Curvas rarefaccionadas de acumulación de especies en función del número de especies para los Bosques Secos (BS) (A) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES) (B) en los distintos sitios de estudio. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco, Impe = PN El Impenetrable, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, Copo = PN Copo, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”. La línea completa corresponde a la curva rarefaccionada y la línea punteada a lo estimado por el programa iNEXT (Chao et al., 2016). La sombra del color de la línea corresponde al intervalo de confianza del 95%. 29

Figura 2.3: Índice de Valor de Cobertura (IVC) de las 10 especies que mayor valor tiene para los Bosques Secos (azul) y los Bosques Estacionalmente Secos (naranja). A y B: Reserva Privada El Bagual; C y D: Parque Nacional (PN) Chaco; E: Estancia Los 3 Quebrachos; F: Parque Provincial Pampa del Indio; G y H: PN El Impenetrable; I: PN Copo. 41

Figura 2.4: Relación entre la precipitación media anual y los índices de diversidad para Bosques Secos (BS) y Bosques Estacionalmente Secos (BES). A: Riqueza; B: número de especie equivalentes cuando $q = 1$ (^1D), siendo el parámetro “q” la sensibilidad a especies raras; C: Equitatividad medida como la relación entre ^1D y la riqueza (S). Los modelos no fueron significativos ($p\text{-val} > 0,05$ para la interacción y para cada factor (*Precipitación y Bosque*)) 43

Figura 2.5: Escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) donde se ordenan los sitios en función de las abundancias de las especies. BS = Bosque Seco y BES = Bosque Estacionalmente Seco. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco, Impe = PN El Impenetrable, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, Copo = PN Copo, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”. 44

Figura 2.6: Estructura de la comunidad de leñosas representada a través del área basal (columnas, eje y-1) y el número de fustes por hectárea (líneas, eje y-2) de cada clase diamétrica (eje x). RP = Reserva Privada, PN = Parque Nacional, PP = Parque Provincial. 46

Figura 2.7: Variación de variables de la estructura de la vegetación en función del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES). Las líneas de colores muestran la tendencia del modelo lineal mixto (*Precipitación y Bosque* como factores fijos y cruzados y *Sitio* como factor aleatorio) y las sombras son el intervalo de confianza del modelo (95%). El factor *Bosque* en C y el factor *Precipitación* en D fueron estadísticamente significativos ($p\text{-val} < 0,005$) 47

Figura 2.9: Estratificación vertical de la vegetación del sotobosque para el Bosque Seco (A) y el Bosque Estacionalmente Seco (B) en los distintos sitios estudiados. Las barras de error corresponden al desvío estándar. Bagual = Reserva Privada El Bagual; Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco; PPI = Parque Provincial Pampa del Indio; 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”; Impe = PN El Impenetrable; Copo = PN Copo. 49

Figura 2.10: Biplots de los primeros tres ejes del análisis de componentes principales (PCA) que explican en total el 95,8 % de la varianza en el ordenamiento de los sitios en función de estas variables. Sitios: Bagual = Reserva Privada El Bagual; Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco; PPI = Parque Provincial Pampa del Indio; 3Q = Estancia “Los 3 quebrachos”; Impe = PN El Impenetrable; Copo = PN Copo. BS = Bosque Seco; BES = Bosque Estacionalmente Seco. Variables: Fustes = fustes/ha; Altura = Altura media del dosel; AB = Área basal; Ind = Individuos/ha; CV = cobertura verde del sotobosque a nivel del suelo. 51

- Figura 3.1: Esquema del espectro de economía de recursos en las plantas. Cada extremo representa una estrategia ecológica diferente (adquisitiva o conservativa) definida por las relaciones entre rasgos funcionales. 58
- Figura 3.2: Variación de los rasgos funcionales comunitarios (CWM) en función del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES). A) Densidad de madera (DM); B) Contenido saturado de agua en xilema activo (CSA); C) Área foliar específica (AFE); D) Proporción es individuos con espinas; E) Proporción de individuos con fenología foliar siempreverde; F) Proporción de individuos con hojas compuestas. En todos los casos se utilizó un modelo lineal con dos factores cruzados (*precipitación* y *bosque*) y los supuestos se verificaron por inspección de gráficos de residuos. 73
- Figura 3.4: Comparación entre los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) para la concentración de Clorofila a (A) y la Eficiencia en el uso del agua (EUA) (B). Las barras de error muestran el error estándar. Letras distintas informan diferencias significativas (modelo lineal de un factor (*Bosque*) $p\text{-val} < 0,05$) 74
- Figura 3.3. Ordenación no métrica multidimensional (NMDS) basada en los valores comunitarios ponderados (CWM) de rasgos funcionales en sitios de Bosques Secos (BS) y Bosques Estacionalmente Secos (BES). Las elipses indican intervalos de confianza del 68% para cada tipo de bosque. Las flechas negras representan los vectores de rasgos funcionales, y las rojas las variables ambientales ajustados mediante *envfit*. Se destacan con asterisco (*) los rasgos con correlaciones significativas (*envfit*, $p \leq 0,05$). El valor de *stress* indica la calidad de ajuste. 76
- Figura 4.2: Polígonos de las áreas de interés utilizadas en Landviewer. En azul áreas de Bosque Seco y en naranja de Bosque Estacionalmente Seco. RP: reserva provincial, PN: parque nacional, PP: parque provincial 92
- Figura 4.3: Biomasa aérea a lo largo del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) (A) y boxplot por tipo de bosque (B). En A, la línea muestra el ajuste del modelo para cada bosque y el área sombreada los intervalos de confianza 97
- Figura 4.5: Índice de Área Foliar (IAF) para los Bosques Secos (BS) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES) en tres estaciones del año (A) y a lo largo del gradiente (B). En A letras de color distintas indican diferencias entre estaciones para cada tipo de bosque. En B se grafican juntos los modelos de invierno (líneas punteadas) y verano (líneas continuas), los puntos corresponden a la media y el EE de cada sitio, las líneas corresponden a la tendencia del modelo y el sombreado al intervalo de confianza del 95% del modelo. 98
- Figura 4.7: Relación entre el Área Foliar Específica (IAF) y la fracción de la Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (fRFAA) con todos los datos disponibles. BES = Bosque Estacionalmente Seco, BS = Bosque Seco. 99
- Figura 4.8: Dinámica anual del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) durante un periodo de 5 años para los Bosques Estacionalmente Secos (BES) (naranja en A y B y escala de naranjas en B) y los Bosques Secos (BS) (azul en A y B y escala de celestes en C). En A cada serie corresponde al promedio de las series por tipo de bosques y las barras de error corresponden al desvío estándar. En B son los boxplots del conjunto de datos para cada tipo de bosque. En C cada serie corresponde a un sitio de estudio y las barras de error corresponden al desvío estándar del conjunto de píxeles que la página Landviewer utilizó para ese sitio. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia "Los 3 Quebrachos", Impe = PN El Impenetrable, Copo = PN Copo. 100
- Figura 4.9: Coeficiente de variación interanual (A) e intraanual (B) del NDVI para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) en el gradiente de precipitaciones. En A se utilizó un modelo que estructura la varianza (GLS) por tipo de bosque y las bandas reflejan la varianza modelada por varIdent. En B se utilizó un modelo lineal (LM) y las bandas corresponden al intervalo de confianza. 101

Figura 4.10: Productividad primaria neta aérea (PPNA) a lo largo del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) (A) y boxplot por tipo de bosque (B). En A, la línea muestra el ajuste del modelo para cada bosque y el área sombreada los intervalos de confianza.	102
Figura A1.1: A) Mapa de la estancia y reserva El Bagual. B) Mapa de vegetación de la Reserva El Bagual. Fuente: Herrera et al., 2005. El triángulo azul indica la zona de muestreo del bosque seco y el triángulo naranja indica la zona de muestreo de bosque estacionalmente seco.	131
Figura A1.2: Mapa de las unidades de vegetación del Parque Nacional Chaco (APN, 2019). El triángulo azul indica la zona de muestreo del Bosque Seco (abarca parte del Quebrachal y del Bosque bajo abierto) y el triángulo naranja indica la zona de Bosque Estacionalmente Seco (en la zona de Selva).	132
Figura A1.3: Área de trabajo en el Parque Provincial Pampa del Indio. Mapa tomado del Plan de gestión (2023). El triángulo naranja indica la zona de muestreo de Bosque Estacionalmente Seco.	134
Figura A1.4: Área de trabajo en la estancia “Los 3 Quebrachos”. Croquis facilitado por el dueño del campo Serge Listello. El triángulo azul indica la zona de muestreo de bosque seco.	135
Figura A1.5: Mapa de unidades ambientales del Parque Nacional El Impenetrable. El triángulo azul indica la zona de muestreo del Bosque Seco (Bosque alto de dos quebrachos) y el triángulo naranja indica la zona de Bosque Estacionalmente Seco (Bosque de algarrobos). Fuente: APN, 2021.	137
Figura A1.6: A) Mapa del Gran Copo formado por el Parque Nacional Copo, el Parque Provincial y Reserva Provincial Copo, Parque Provincial Loro Hablador, Reserva Provincial La Pirámide y su zona de amortiguamiento. B) Mapa de vegetación del Parque Nacional (PN) Copo. El triángulo azul indica la zona de muestreo del Bosque Seco (Bosque de interfluvio). Fuente: APN, 2019.	138
Figura A1.7: Temperatura media y precipitación acumulada media mensuales de las áreas de estudio para el período 2000-2019. RP = Reserva privada, PN = Parque Nacional, PP = Parque Provincial	139
Figura A2.1: Curvas de rango-abundancia (línea continua, eje 1) de las especies del Bosque Seco (A) y del Bosque Estacionalmente Seco (B) de la Reserva Privada El Bagual. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica de cada especie. En negro se presentan los árboles unifiste, en rojo las especies arbóreas con por lo menos un ejemplar con más de un fuste a la altura del pecho, en azul las especies arbustivas unifuste y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.	144
Figura A2.2: Curvas de rango-abundancia (línea, eje 1) de las especies del Bosque Seco (BS) (A) y del Bosque Estacionalmente Seco (BES) (B) del Parque Nacional Chaco. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.	146
Figura A2.3: Curva de rango-abundancia (línea, Eje 1) de las especies presentes en el Bosque Estacionalmente Seco del Parque Provincial Pampa del Indio. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.	147
Figura A2.4: Curva de rango-abundancia (línea, Eje 1) de las especies presentes en el Bosque Seco de la Estancia “Los 3 Quebrachos”. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.	148

Figura A2.5: Curvas de rango-abundancia (línea, eje 1) de las especies del Bosque Seco (BS) (A) y del Bosque Estacionalmente Seco (BES) (B) del Parque Nacional El Impenetrable. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste. 150

Figura A2.6: Curva de rango-abundancia (línea, Eje 1) de las especies presentes en el Bosque Seco del Parque Nacional Copo. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste. 151

Figura A3.3: Contenido saturado de agua en xilema activo de las especies que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = RP El Bagual, Chaco = Parque Nacional Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Impe = Parque Nacional El Impenetrable, Copo = Parque Nacional Copo. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco). 156

Figura A5.1: Hojas colectadas para la calibración del SPAD. A: *Aspidosperma quebracho-blanco*; B: *Lividibia paraguariensis*, C: *Myracrodruon balansae* 163

Figura A5.1: Relación entre el índice verde de diferencia normalizada (NDVI) y el índice de área foliar (IAF) (A), y la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA) (B). En naranja los datos correspondientes a los Bosques Estacionalmente Secos (BES) y en azul los correspondientes a los Bosques Secos (BS). 169

Figura A5.2: Las diez especies que mas aportan a la biomasa aérea en cada sitio. BS: Bosque Seco, BES: Bosque Estacionalmente Seco. RP: Reserva privada, PN: Parque Nacional, PP: Parque provincial. 170

Índice de tablas

Tabla 2.1: Esfuerzo de muestreo	29
Tabla 2.2: Información ambiental asociada a la disponibilidad de agua de los sitios estudiados.	34
Tabla 2.3: Especies registradas en las áreas de estudio y sus características funcionales. Área: con color se marca el sitio donde se registró la especie, verde si se encontró tanto en el Bosque Seco (BS) como en el Bosque Estacionalmente Seco (BES), naranja si solo se registró en el BES y azul si solo se registró en el BS. Áreas ordenados de húmedo a seco. Código sitios: Ba = Reserva privada “El Bagual”, Ch = PN Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, IM = PN El Impenetrable, Co = PN Copo. Hábito: 1 = Árbol, 2 = Arbusto, 3 = Palmera. Fenología foliar: SV = Siempre verde, B = Brevidécida, D = Decidua. Tipo de hojas: S = hojas simples, C = Hojas compuestas. Al <i>Neltuma kuntzei</i> se lo considera áfilo ya que la presencia de sus hojas (compuestas) es muy efímera.	36
Tabla 3.1: Resumen de las variaciones en los atributos morfofuncionales de las especies leñosas analizadas en el gradiente de precipitaciones de la región chaqueña. TCR = Tasa de crecimiento relativo; DM = Densidad de madera; CSA = Contenido saturado de agua en xilema activo; AFE = Área foliar específica; Chl a = Contenido de clorofila a ; EUA = Eficiencia en el uso del agua	71
Tabla 3.2: Rasgos funcionales analizados. Se indican los coeficientes de variación interespecíficos e intraespecíficos, así como el valor p de una prueba t ($n = \#$ sp, última columna, detalle de las especies y de los sitios para cada especie en Tabla A3.1 del Anexo 3). La estadística descriptiva corresponde a las especies incluidas en este análisis.	72
Tabla 4.1: Referencia geográfica del centro de las áreas de interés utilizadas en LandViewer. RP: reserva provincial, PN: parque nacional, PP: parque provincial, BS: Bosque Seco, BES: Bosque Estacionalmente Seco.	91
Tabla A2.1: Riqueza (S cuando $q=0$), índices de diversidad (${}^1D$ cuando $q = 1$ y ${}^2D$ cuando $q = 2$) y equitatividad (${}^1D/S$ y ${}^2D/S$) estimadas con las ecuaciones de Hill para los datos observados, rarefaccionadas al menor esfuerzo de muestreo registrado (133 individuos) para fines comparativos y riqueza extrapolada para evaluar completitud del muestreo	142
Tabla A3.1: Variables morfofuncionales asociadas al tallo: tasa de crecimiento relativo (TCR), densidad de madera (DM) y contenido saturado de agua (CSA) en xilema para las especies muestreadas en los distintos sitios. El valor presentado es el promedio de todos los individuos muestreados. Las celdas vacías indican que esa especie no fue muestreada para esa variable. En azul las especies fueron muestreadas en los Bosques Secos y en naranja las especies fueron muestreadas en los Bosques Estacionalmente Secos, de los sitios informados en la tabla. La tabla continúa en la siguiente página. Las especies listadas luego de la fila amarilla fueron muestreadas en un solo sitio por lo que no se analizó su variación entre sitios y el valor que se informa es el promedio de los individuos muestreados en el sitio informado. * $P\text{-val} < 0,05$ indica que hay diferencias significativas entre los sitios analizados (ANOVA de un factor, Kruskal Wallis si no se cumplían los supuestos de normalidad y homocedacea). Ba = Reserva privada “El Bagual”, Ch = Parque Nacional (PN) Chaco, Pi = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Im = PN El Impenetrable, Co = PN copo.	152
Tabla A3.2: Variables morfofuncionales asociadas a las hojas: Área foliar específica (AFE), contenido de clorofila (Chl a) y eficiencia en el uso del agua (EUA), para las especies muestreadas en los distintos sitios. El valor presentado es el promedio de todos los individuos muestreados. Las celdas vacías indican que esa especie no fue muestreada para esa variable. En azul las especies fueron muestreadas en los Bosques Secos y en naranja las especies fueron muestreadas en los Bosques Estacionalmente Secos, del sitio informado en la tabla. La tabla continúa en la siguiente página. Las especies listadas luego de la fila amarilla fueron	

muestreadas en un solo sitio por lo que no se analizó su variación entre sitios y el valor que se informa es el promedio de los individuos muestreados en el sitio informado * P-val < 0,05 indica que hay diferencias significativas entre los sitios analizados (ANOVA de un factor, Kruskall Wallis si no se cumplían los supuestos de normalidad y homocedacea). Ba = Reserva privada “El Bagual”, Ch = Parque Nacional (PN) Chaco, Pi = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Im = PN El Impenetrable, Co = PN copo.

157

Tabla A5.1: Sitios de muestreo de las hojas que se utilizaron para las curvas de calibración de cada especie

164

Tabla A5.2: Ecuaciones de calibración del SPAD para clorofila a, clorofila b y carotenoides

166

Introducción general

Gradientes ambientales y filtros abióticos

Los gradientes ambientales son ampliamente estudiados en ecología por constituir grandes estructuradores de las comunidades biológicas (Whittaker, 1972; Grime 1977; Tilman, 1982). Factores abióticos como la disponibilidad de agua, la temperatura o los nutrientes pueden funcionar como filtros ambientales, de modo que sólo aquellas especies con características específicas que les permiten tolerar dichas condiciones logran establecerse (Keddy, 1992; Cornwell et al., 2006). Esta perspectiva se enmarca en la hipótesis del “Santo Grial” de la ecología funcional, que plantea que los cambios ambientales conducen a modificaciones en los atributos funcionales de las plantas y/o en la composición de las comunidades, afectando en consecuencia el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel et al., 2007).

Entre los filtros ambientales, la disponibilidad de agua constituye uno de los más relevantes en ecosistemas terrestres (Chesson et al., 2004). En regiones áridas y semiáridas, la dinámica hídrica actúa como el principal modulador de la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales (Maestre et al., 2016). Un indicador clave de dicha disponibilidad es la precipitación media anual de un sitio (Holdridge, 1967), aunque también la presencia de cuerpos de agua superficiales puede aumentar localmente la humedad edáfica y, en consecuencia, modificar la estructura comunitaria (Placci, 1994). En este marco, a lo largo de un gradiente de precipitaciones se espera observar cambios tanto en la riqueza de especies como en la composición florística. Como tendencia general, ecosistemas sometidos a condiciones más extremas, como los más secos, tienden a

presentar menor diversidad debido a las adaptaciones necesarias para sobrevivir, tales como mayor densidad de madera u hojas espinescentes para disminuir la pérdida de agua por transpiración (Salgado Negret, 2015).

El análisis de la distribución de los rasgos funcionales en las comunidades constituye una herramienta fundamental para comprender los mecanismos de estructuración comunitaria (McGill et al., 2006) dado que estos mecanismos son el resultado de las interacciones entre los rasgos de las especies, las condiciones abióticas y las interacciones bióticas (Salgado Negret, 2015). Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, que impactan el éxito biológico al relacionarse con procesos de crecimiento, reclutamiento y mortalidad (Violle et al., 2007). Cada valor particular que un rasgo puede tomar en un espacio y tiempo determinado se denomina atributo (Lavorel et al., 2007).

Las especies vegetales pueden ordenarse dentro de un espectro continuo de estrategias conocido como “economía de recursos” (Díaz et al., 2004; Reich, 2014). En un extremo se ubican las estrategias adquisitivas, caracterizadas por un crecimiento rápido, altas tasas de fotosíntesis y hojas de corta vida, mientras que en el otro se encuentran las estrategias conservativas, con crecimiento lento, alta inversión en tejidos resistentes y una mayor supervivencia a largo plazo. Los filtros ambientales restringen el rango de estrategias posibles en un sitio dado, seleccionando aquellas más aptas para las condiciones locales (Díaz et al., 1998; Cornwell et al., 2006). Por ejemplo, en ambientes xéricos las especies con mayor densidad de madera o con rasgos de ahorro hídrico suelen tener ventajas competitivas (Salgado Negret, 2015).

De este modo, los cambios en atributos intraespecíficos o en la composición florística se traducen en variaciones de los rasgos funcionales comunitarios, que a su vez influyen en procesos ecosistémicos claves, como la acumulación de biomasa o la productividad primaria neta aérea

(Chapin et al., 2002; Díaz et al., 2004). Así, comprender la interacción entre gradientes ambientales, rasgos funcionales y funcionamiento ecosistémico resulta esencial para evaluar la dinámica de los bosques en un contexto de cambio ambiental.

Relevancia de integrar diversidad, funcionalidad y productividad

El estudio conjunto de la diversidad taxonómica, la diversidad funcional y las variables ecosistémicas es clave para comprender el funcionamiento de los bosques. Por un lado, la diversidad taxonómica describe la riqueza y abundancia relativa de especies; por otro, la diversidad funcional refleja el rango de estrategias ecológicas presentes, lo que permite inferir mecanismos de coexistencia y compensación en el uso de recursos (Díaz et al., 2004; Díaz et al., 2015). Finalmente, la productividad primaria neta aérea y la biomasa constituyen indicadores centrales del aporte de los bosques al ciclo del carbono y a los servicios ecosistémicos globales (Zhang et al., 2016). La integración de estas dimensiones resulta especialmente relevante en contextos de cambio climático y de expansión de la frontera agropecuaria en el Chaco, donde la pérdida de cobertura boscosa compromete la resiliencia de los ecosistemas (Gasparri y Grau, 2009).

La región chaqueña y el gradiente de precipitaciones

La Región Chaqueña Argentina se caracteriza por un clima subtropical con marcada estacionalidad. Los vientos húmedos del Atlántico determinan que el sector oriental reciba mayores precipitaciones que el occidental, configurando un gradiente hídrico de este a oeste, con valores medios que varían entre 1.400 mm y 600 mm anuales (Bianchi y Cravero, 2010). Este gradiente permite reconocer dos grandes subregiones climáticas: húmeda y semiárida (Gómez y Kees, 2009),

que representan los extremos de un continuo climático y ecológico (Ragonese y Castiglioni, 1970; Oyarzabal et al., 2018).

A pesar de su aparente homogeneidad, la planicie chaqueña presenta diferencias microtopográficas que, junto con la red de ríos y cuerpos de agua permanentes, generan heterogeneidad en la disponibilidad de humedad edáfica (Ragonese y Castiglione, 1970; Miro et al., 2016). Esta heterogeneidad espacial constituye un factor determinante en los patrones de diversidad y en la distribución de tipos de bosques en la región (Placci, 1994; Barberis et al., 2005; Maturo 2008).

Tipos de bosques en el Chaco

La Ecorregión Chaqueña alberga una notable variedad de fisonomías forestales (Cabrera, 1973; Maldonado y Hohne, 2006; Morello 2012). De acuerdo con Oyarzabal et al. (2018), puede dividirse en unidades de vegetación que incluyen bosques de xerófitas y de mesófitas.

Los **bosques de xerófitas** del Chaco, son bosques secos (BS) caracterizados por especies de linaje chaqueño sensu stricto (Prado, 1993a). En la zona semiárida (conocida como Chaco Semiárido, Figura 1.1 - A), se encuentra el bosque de xerófitas dominado por *Schinopsis lorentzii* (Quebracho colorado santiagueño) y *Aspidosperma quebracho-blanco* (Quebracho blanco) ocupando suelos arenoso-limosos y coexisten con *Ceiba chodatii* (Palo borracho o Yuchan) y *Sarcomphalus mistol* (Mistol). Hacia el centro (Chaco Subhúmedo, Figura 1.1 - A) se encuentra el bosque de xerófitas de los tres quebrachos dominado por *Schinopsis lorentzii*, *Schinopsis balansae* (Quebracho colorado chaqueño) y *Aspidosperma quebracho-blanco* que ocupa suelos altos limoso-arenosos y las principales acompañantes son *Schinopsis heterophylla* (Quebracho colorado híbrido), *Ceiba chodatii* y *Sarcomphalus mistol* (Torrella et al., 2011). Al este (Chaco Húmedo, Figura 1.1 - A) el bosque de xerófitas está dominado por *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco* junto con

Neltuma nigra (Algarrobo negro), *Libidibia paraguariensis* (Guayacán) y *Sarcomphalus mistol* en suelos franco-arcillosos a veces dispuestos en parches (Oyarzabal et al., 2018).

Los **bosques de mesófitas** se encuentran principalmente descriptos en la zona del Chaco Húmedo (Figura 1.1 – A) y presentan especies de afinidad extra-chaqueña, como *Cordia americana* (Guayaibi), *Gleditsia amorphoides* (Espina corona), *Pisonia zapallo* (Francisco álvarez), y se corresponden florísticamente con los **Bosques Estacionalmente Secos Neotropicales (BES)** (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000; Mogni et al., 2015). Son ecosistemas arbóreos y arbustivos, con el dosel relativamente continuo y caducifolio que se desarrollan bajo precipitaciones intermedias (350 – 1.000 mm/año) y una estación seca de 3–6 meses (DRYFLOR, 2016; Anzotegui et al. 2019). Si bien la Región Chaqueña se encuentra fuera de la distribución central de los BES (Figura 1.1 - B), se han registrado intrusiones vinculadas a albardones y cursos fluviales (Prado, 2000) lo que les otorga mayor aporte de nutrientes y semillas, aumentando potencialmente su diversidad (Prado, 1993b).

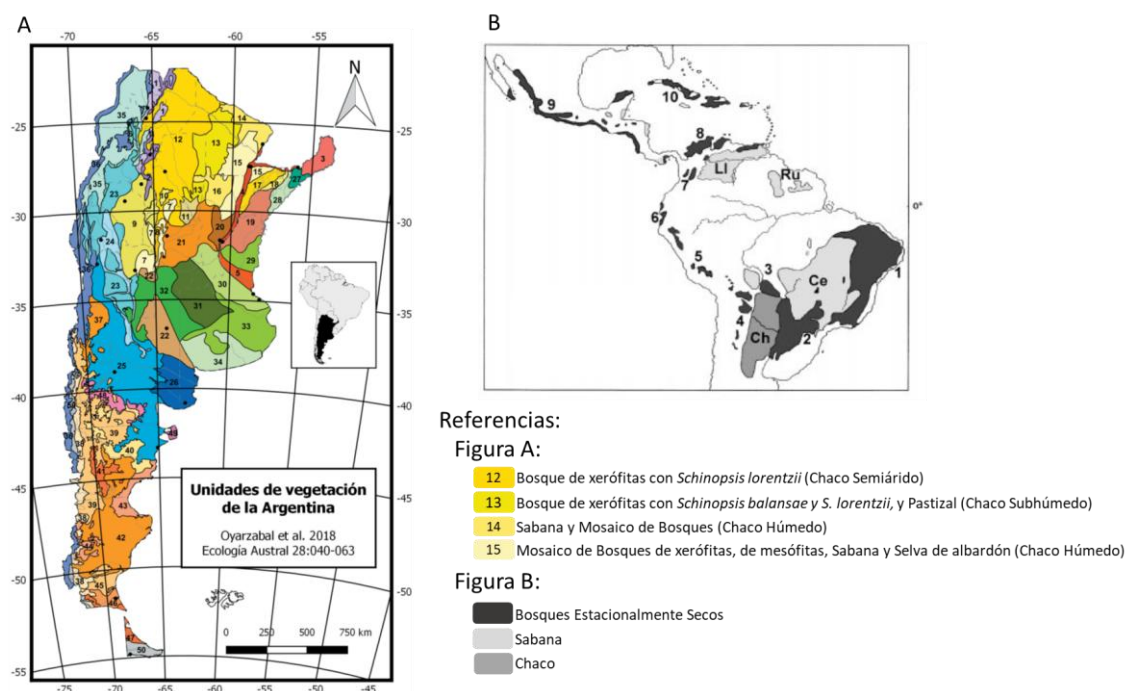


Figura 1.1: A) Unidades de vegetación de la Argentina, se detallan los nombres florísticos fisionómicos y el nombre popular (entre paréntesis) de las zonas descritas. Más detalle de las

referencias en Oyarzabal et al. (2018). B) La distribución de la vegetación estacionalmente seca en el Neotrópico donde se observa que la Región Chaqueña está excluida de la distribución de los Bosques Estacionalmente Secos. Más detalle de las referencias en Pennington et al. (2000).

Relevancia de integrar diversidad, funcionalidad y productividad

El estudio conjunto de la diversidad taxonómica, la diversidad funcional y las variables ecosistémicas es clave para comprender el funcionamiento de los bosques de la Región Chaqueña. Por un lado, la diversidad taxonómica describe la riqueza y abundancia relativa de especies; por otro, la diversidad funcional refleja el rango de estrategias ecológicas presentes, lo que permite inferir mecanismos de coexistencia y compensación en el uso de recursos (Díaz et al., 2004; Díaz et al., 2015). Finalmente, la productividad primaria neta aérea y la biomasa constituyen indicadores centrales del aporte de los bosques al ciclo del carbono y a los servicios ecosistémicos globales (Zhang et al., 2016). La integración de estas dimensiones resulta especialmente relevante en contextos de cambio climático y de expansión de la frontera agropecuaria en el Chaco, donde la pérdida de cobertura boscosa compromete la resiliencia de los ecosistemas (Gasparri y Grau, 2009).

Objetivo general

Las preguntas que guiaron este trabajo fueron: ¿cómo varía la estructura y el funcionamiento de los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña Argentina a lo largo de un gradiente de precipitaciones?, y ¿cómo varían estas características entre los dos tipos de bosques? Por lo tanto, el **objetivo general** del trabajo fue estudiar las características estructurales, morfofuncionales y funcionales de los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) presentes a lo largo del gradiente de precipitaciones de la Región Chaqueña Argentina.

Estructura de la tesis

La tesis se organiza en cinco capítulos. El capítulo uno corresponde a la introducción general, donde se presentan los gradientes ambientales como importantes estructuradores de comunidades, el marco conceptual de los rasgos funcionales y de las variables ecosistémicas, y se formulan los objetivos generales del trabajo. En el capítulo dos se analiza la estructura de las comunidades y de la vegetación en los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña. El capítulo tres aborda las variables morfofuncionales de las principales especies leñosas de ambos tipos de bosque, examinando la variación de sus atributos a nivel intraespecífico y los patrones de los rasgos a nivel comunitario. El capítulo cuatro estudia los bosques desde una perspectiva ecosistémica, mediante el análisis del índice de área foliar (LAI), el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), la biomasa aérea y la productividad primaria neta aérea (PPNA), evaluando sus dinámicas y relaciones a lo largo del gradiente de precipitaciones. Finalmente, el capítulo cinco integra los resultados obtenidos en los capítulos previos en una discusión general.

Capítulo 2

Estructura de la comunidad vegetal de los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña

Introducción

Estructura biológica de la comunidad

Una comunidad vegetal es un conjunto de poblaciones de especies vegetales que habitan y coexisten en un espacio geográfico determinado, compartiendo un hábitat y presentando una serie de interacciones ecológicas entre sí y con el entorno abiótico (Begon et al., 2006). Se caracterizan tanto por su composición específica como por su abundancia relativa. Estos atributos, junto con la riqueza y la equitatividad, permiten describir la estructura biológica de una comunidad (Smith y Smith, 2007) y establecer comparaciones entre distintos ambientes (Magurran, 1988). La estructura biológica refleja las condiciones ambientales y los procesos ecológicos que determinan la distribución de abundancia de las especies, la coexistencia y la disposición de los individuos en el espacio.

Estructura de la vegetación

En los bosques el análisis de la estructura de la vegetación ofrece una visión complementaria de la estructura comunitaria. La heterogeneidad vertical y horizontal, así como la fisonomía general del bosque, responden a la interacción entre el ambiente físico y los disturbios naturales o antrópicos (Barberis et al., 2005). Parámetros como el número de individuos, la altura media del

dosel, el diámetro a la altura del pecho (DAP) o el área basal permiten cuantificar la importancia relativa de cada especie y evaluar la organización general de la comunidad (Gadow et al., 2012). A su vez, el sotobosque, definido como el estrato que se desarrolla entre la copa de los árboles y el suelo, constituye un componente clave de la estructura (Lawrence, 1995). Puede incluir una amplia diversidad de especies y de tipos biológicos: herbáceas latifoliadas y graminiformes, helechos, musgos, líquenes, arbustos, renovales de árboles, bromelias, etc. Su composición y estructura vertical dependerá, entre otras cosas, de la cobertura del dosel, ya que este define la cantidad de luz que llega a la vegetación que está debajo (Halpern y Lutz, 2013), de la dinámica de claros y de la influencia de actividades humanas (Trigo et al., 2020).

Gradiente hídrico y heterogeneidad en la Región Chaqueña

En la Región Chaqueña, las comunidades leñosas se caracterizan por una marcada heterogeneidad florística y estructural que responde a gradientes ambientales, en particular a la disponibilidad de agua (Prado, 1993b). El Chaco Semiárido presenta bosques abiertos y semicaducifolios, con un dosel que en los sitios mejor conservados alcanza los 20 m de altura y está dominado por especies como *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. En el estrato comprendido entre 5 y 13 m, se encuentran especies arbóreas como *Parkinsonia praecox* y *Sarcomphalus mistol*, mientras que el estrato arbustivo puede ser muy denso e incluye especies como *Vachellia aroma* y *Capparis atamisquea* (Bravo et al., 2018). Se observa una dominancia arbórea combinada con la arbustiva (Alberto, 2006). El Chaco Húmedo presenta una mayor complejidad y diversidad de ambientes que resultan de la influencia combinada de los factores climáticos, topográficos (microrelieves) y edáficos donde se observa una dominancia de especies arbóreas combinada con herbáceas (Alberto, 2006). Las fisonomías dominantes son Selva en galería, Monte alto, Bosque bajo abierto, Sabanas con palmeras, Esteros, Cañadas y Lagunas

(Alberto, 2006). De este listado de fisonomías, en esta tesis se estudiaron en particular la llamada Selva en galería que corresponde a los Bosques Estacionalmente Secos (BES) y el llamado Monte alto que corresponde a los Bosques Secos (BS). Estos BES se desarrollan asociados a cursos de agua encauzados, lo que les confiere una disposición espacial lineal característica. Pueden encontrarse vinculados a albardones actuales, con mayor continuidad y altura, o a albardones antiguos, frecuentemente desconectados del sistema fluvial y con mayor mezcla de especies de distinto linaje (REDAF, 1999). En estos bosques se distinguen dos estratos arbóreos bien definidos, con especies como *Tabebuia spp.*, *Peltophorum dubium* y *Enterolobium contortisiliquum* en el dosel, mientras que el estrato inferior está integrado por árboles bajos, arbustos y palmeras, acompañados por epífitas y un sotobosque herbáceo diverso (Alberto, 2006). Los BS que se ubican en áreas elevadas y con buen drenaje, forman parches de alta densidad de individuos leñosos. Estos bosques presentan tres estratos de vegetación: un dosel de 8–12 m dominado por *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco*, un estrato medio compuesto por especies arbustivas y arborescentes como *Achatocarpus praecox*, *Cynophalla retusa*, *Maytenus vitis-idaea*, y un sotobosque dominado por bromelias espinosas como *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* pudiendo encontrarse también hierbas y diversidad de gramíneas (Álvarez Arnesi, 2024). En los BS de zonas más bajas y sujetas a inundación temporal, la estructura se simplifica, con menor densidad de especies leñosas. Las especies que se desarrollan en estas condiciones son el *Schinopsis balansae*, *Neltuma sp.* y *Geoffroea decorticans* y presentan varias herbáceas bien adaptadas a condiciones de humedad (Álvarez Arnesi, 2024).

Contexto regional y necesidad de un enfoque integrador

Existen varios estudios que describen de manera cualitativa la vegetación chaqueña en el gradiente de precipitaciones (Ragonese y Castiglione, 1970; Cabrera, 1973; Prado, 1993a; REDAF,

1999; Morello, 2012; Oyarzabal et al., 2018) mientras que los estudios cuantitativos se enfocan en una zona particular. Por ejemplo, en el este de Formosa (Placci, 1994; Maturo, 2008), en la cuña boscosa en Santa Fe (Barberis et al., 2005; Alvares Arnesi, 2024); en la zona de los tres quebrachos en Chaco (Torrella, 2014) y en la zona de Copo en Santiago del Estero (Talamo, 2006). Sin embargo, aún persiste la necesidad de estudios integradores que aborden el gradiente hídrico regional de forma continua, para comprender de manera más completa cómo la precipitación y la disponibilidad de agua estructuran las comunidades leñosas de la Región Chaqueña Argentina.

Objetivos

Los **objetivos específicos** de este capítulo fueron:

- Caracterizar la vegetación de los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) de la Región Chaqueña Argentina
- Explorar las variaciones en los atributos comunitarios y de estructura de la vegetación asociadas al gradiente hídrico.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Distribución de los sitios

Esta tesis se realizó en seis áreas a lo largo del gradiente de precipitación en la Región Chaqueña Argentina (Figura 2.1 -B), la cual es parte del Gran Chaco Americano (Figura 2.1 - A). Se estudiaron cinco sitios de Bosques Secos (BS) y cuatro sitios Bosques Estacionalmente Secos (BES). De este (más húmedo) a oeste (más seco) las áreas de muestreo fueron: Reserva Privada "El Bagual" (BS y BES), Parque Nacional Chaco (BS y BES), Parque Provincial Pampa del Indio (BES), Estancia "Los 3 Quebrachos" (BS), Parque Nacional El Impenetrable (BS y BES) y Parque Nacional Copo (BS) (Figura 2.1 - C, detalles de los sitios en Anexo 1). Los BES se encontraron siempre lindando o atravesados por un cuerpo de agua (permanente o semipermanente).

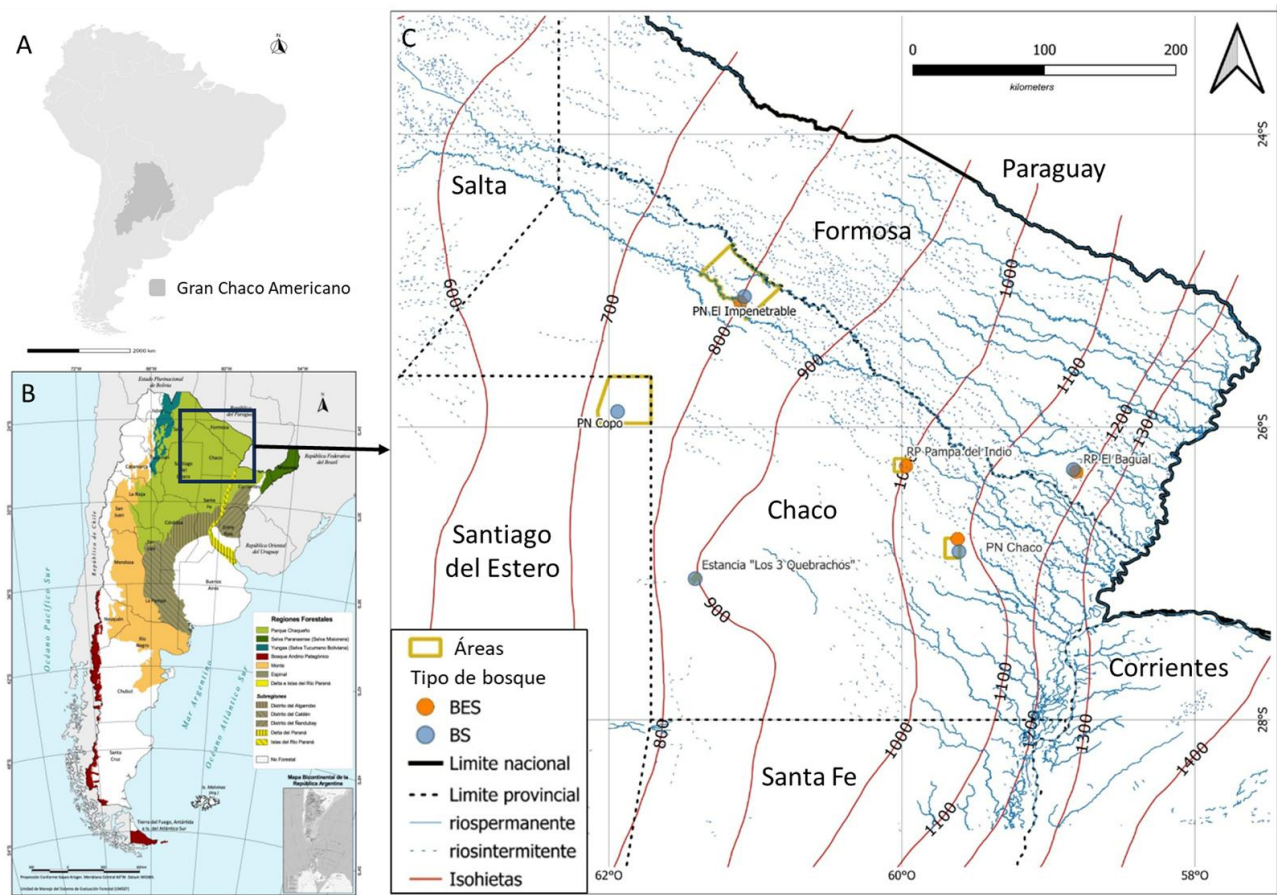


Figura 2.1: A) Referencia de ubicación del Gran Chaco Americano. B) Mapa de regiones forestales de la República Argentina, en verde claro la Región Chaqueña. Fuente: UMSEF, 2016. C) Áreas de estudio y sitios de muestreo a lo largo del gradiente de precipitación, desde 1.200 mm en el este hasta 700 mm en el oeste. PN = Parque Nacional, PP = Parque Provincial. Fuentes: Ríos y límites nacional y provinciales del repositorio del Instituto Geográfico Nacional e isohietas del repositorio de la Secretaría de Energía de la Nación Argentina.

Caracterización ambiental

Para la caracterización ambiental de los sitios en relación con la disponibilidad de agua, se consideraron tanto las condiciones climáticas regionales como la proximidad a cuerpos de agua. Las temperaturas medias y las precipitaciones acumuladas mensuales de cada sitio se obtuvieron a partir de la base de datos *TerraClimate* (Abatzoglou et al., 2018), la cual provee información

climática e hidroclimática global con resolución espacial de aproximadamente 4 km y frecuencia mensual. A partir de estos datos se calcularon la temperatura media anual y la precipitación anual acumulada para cada área de estudio. Asimismo, se estimó la distancia desde las parcelas de muestreo hasta el cuerpo de agua más cercano utilizando *Google Earth Pro* (2024), y posteriormente se calculó el promedio de dicha distancia por sitio, como indicador de disponibilidad hídrica local.

Diseño de muestreo

Para estimar la composición específica y la abundancia de especies leñosas en todos los sitios de estudio, se establecieron parcelas de 4 × 100 m (0,04 ha) siguiendo el criterio de Torrella et al. (2011). En cada parcela se identificaron todos los individuos leñosos con DAP > 5 cm, registrándose su diámetro a la altura del pecho (DAP, a 1,3 m) y su altura total. Las parcelas se ubicaron a una distancia mínima de 50 m de caminos y cuerpos de agua, y separadas al menos 50 m entre sí, para reducir la autocorrelación espacial y el efecto de borde.

Las identificaciones taxonómicas de campo se realizaron con la colaboración de los guardaparques Santiago de Jesús y Facundo Bordón. En los casos en que la identificación no pudo efectuarse a campo, se colectaron muestras botánicas que fueron herborizadas e identificadas posteriormente en el Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE) con la colaboración del Lic. Walter Medina. Los nombres científicos se verificaron y actualizaron según la lista taxonómica de referencia World Flora Online (WFO Plant List, 2025).

La cobertura del sotobosque se estimó mediante el método de interceptación puntual, registrando contactos cada 5 m a lo largo de una transecta de 100 m coincidente con uno de los lados de la parcela. Se determinó la cobertura relativa de las principales categorías de vegetación del sotobosque: herbáceas latifoliadas, herbáceas graminiformes, cactáceas, bromeliáceas y helechos, además de la presencia de hojarasca y suelo desnudo.

La estructura vertical del sotobosque se caracterizó mediante una vara graduada con marcas cada 50 cm, registrando la presencia o ausencia de vegetación a cinco alturas (0,5 m, 1,0 m, 1,5 m, 2,0 m y 2,5 m). Cualquier contacto con la vara —ya sea por plantas completas, ramas vivas o secas— se consideró un toque positivo.

El sitio de Pampa del Indio fue utilizado como área piloto para estandarizar las técnicas de campo y los protocolos de registro, por lo que cuenta con un número mayor de parcelas (20 parcelas en total): en las 20 se estimó diversidad de leñosas, en 17 de ellas se midió la estructura del sotobosque y en 3 la altura del dosel. A partir de la curva de acumulación de especies obtenida en este sitio, se definió el número mínimo de parcelas necesarias para los demás sitios. El número de parcelas muestreadas en cada sitio varió (Tabla 2.1) según las características locales y las condiciones logísticas de acceso y muestreo.

Análisis de datos

Composición específica

Se elaboró un listado de las especies registradas en todos los sitios de estudio, ordenadas por forma de vida (árbol, árbol/arbusto, arbusto) y por su constancia (frecuencia de presencia entre sitios). Además, se incorporó información bibliográfica sobre la fenología foliar, el tipo de hojas y la espinescencia de cada especie, variables que se analizan en detalle en el Capítulo 3.

La completitud del muestreo se evaluó mediante curvas de acumulación de especies rarefaccionadas obtenidas con el programa *iNEXT* (Chao et al., 2016). Este análisis permitió estimar la riqueza esperada a distintos niveles de esfuerzo de muestreo y determinar si el inventario florístico representaba adecuadamente la comunidad. El esfuerzo de muestreo se consideró suficiente en todos los sitios (Tabla 2.1), dado que las curvas rarefaccionadas se aproximaron a la

asíntota (Figura 2.2). La riqueza extrapolada (Chao et al., 2015) difirió en menos de cinco especies respecto a la riqueza observada (Tabla A2.1, Anexo 2), con valores de completitud de muestreo entre 0,98 y 1, es decir, una representación casi completa del conjunto de especies (Chao et al., 2014).

Tabla 2.1: Esfuerzo de muestreo

Sitio	Bosque	Área muestreada (ha)	Número de parcelas	Individuos muestreados
RP El Bagual	BS	0,16	4	239
	BES	0,2	5	336
PN Chaco	BS	0,24	6	332
	BES	0,2	5	339
PP Pampa del Indio	BES	0,8	20	1152
Estancia Los 3 quebrachos	BS	0,12	3	133
PN El Impenetrable	BS	0,2	5	326
	BES	0,2	5	263
PN Copo	BS	0,16	4	230

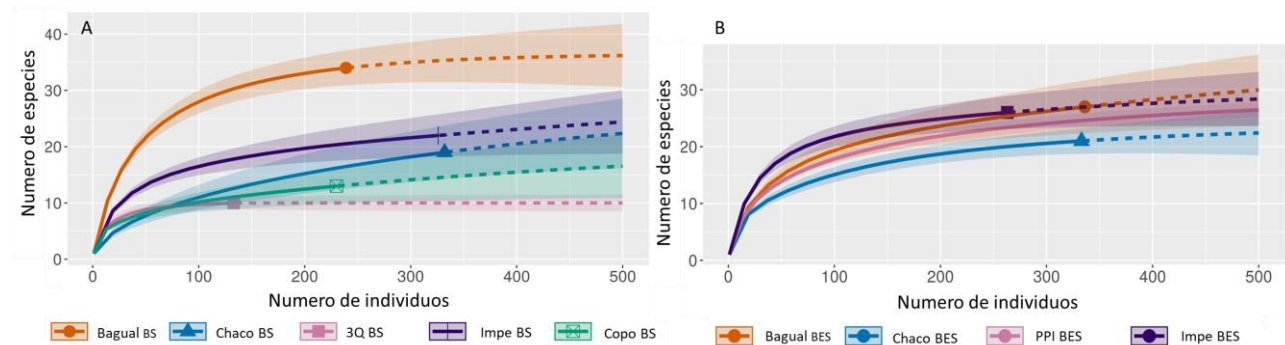


Figura 2.2: Curvas rarefaccionadas de acumulación de especies en función del número de especies para los Bosques Secos (BS) (A) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES) (B) en los distintos sitios de estudio. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco, Impe = PN El Impenetrable, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, Copo = PN Copo, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”. La línea completa corresponde a la curva rarefaccionada y la línea punteada a lo estimado por el programa iNEXT (Chao et al., 2016). La sombra del color de la línea corresponde al intervalo de confianza del 95%.

Importancia de las especies

Se calculó el área basal individual ($\text{Área} = \pi \cdot (\text{DAP}^2/4)$) y, a partir de ella, el área basimétrica por especie (AB_i) mediante la suma de las áreas de todos los individuos de cada especie. También se estimaron el área basal total (AB) y el área basal por clases diamétricas (5–10 cm, 10–20 cm, 20–30 cm, 30–40 cm y >40 cm), expresadas por hectárea (ha). La abundancia relativa (AR) de cada especie se calculó como el número de individuos de la especie i dividido por el número total de individuos en el sitio. Con estos valores se confeccionaron curvas de rango–abundancia junto a gráficos de área basal por especie, con el fin de explorar los patrones de dominancia estructural. Dado que algunas especies mostraron mayor importancia por su abundancia relativa y otras por su área basimétrica, se empleó el Índice de Valor de Cobertura (IVC) (Ecuación 2.1) para integrar ambas dimensiones estructurales claves (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

$$\text{IVC} = \text{AR} * 100 + (\text{AB}_i / \text{AB}) * 100$$

Ecuación 2.1 (Días y Bitar, 2014)

Este índice presenta un valor máximo teórico de 200, correspondiente a la dominancia total de una sola especie.

En todos los sitios muestreados se encontraron tanto individuos unifuste como multifuste por lo que para la estimación de abundancias relativas se usaron los datos de la cantidad de individuos independientemente del número de fustes que tuvieran y para los análisis de las clases diamétricas (ver más abajo) se usaron los datos de la cantidad de fustes.

Diversidad alfa

La diversidad de especies se estimó mediante los números de Hill (Hill, 1973; Moreno, 2011; Jost y Gonzalez-Oreja, 2012), que permiten expresar las distintas dimensiones de la diversidad en unidades comparables de “número efectivo de especies”. Se calcularon los índices de diversidad rarefaccionados al menor esfuerzo de muestreo (Tabla 2.1) para poder comparar entre sitios.

Para analizar la variación de los índices de diversidad a lo largo del gradiente de precipitación y entre tipos de bosque, se ajustaron modelos lineales de dos factores (*Precipitación y Bosque*, con interacción). La normalidad de los residuos se verificó con la prueba de Shapiro–Wilk (Shapiro y Wilk, 1965) y la inspección visual de gráficos Q–Q, mientras que la homocedasticidad se evaluó mediante la prueba de Breusch–Pagan (Breusch y Pagan, 1979) y la inspección de los residuos frente a los valores ajustados.

Variación en la composición

Las diferencias en la composición de especies entre tipos de bosque se analizaron mediante un análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) basado en matrices de distancia de Bray–Curtis (Anderson, 2001), implementado con la función *adonis2* del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2007). El supuesto de homogeneidad de dispersiones se verificó con la función *betadisper*, que evalúa las distancias de cada observación al centroide de su grupo, y su significancia se estimó mediante *permutest*.

La variación de la composición a lo largo del gradiente de precipitación se exploró mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en distancias de Bray–Curtis (función *metaMDS* del paquete *vegan*). Este método es particularmente adecuado para representar relaciones de similitud ecológica, ya que preserva las distancias relativas entre objetos similares y disímiles en el espacio de ordenación (Legendre y Legendre, 2012). Se realizaron correlaciones de Pearson entre los valores de los ejes del NMDS y las variables ambientales (precipitación anual y distancia al agua) para identificar gradientes ambientales asociados a los patrones de composición.

Estructura de clases diamétricas

Se representó la estructura diamétrica de cada sitio mediante gráficos que muestran el número de fustes y el área basal por clase diamétrica, considerando todos los fustes con DAP > 5 cm. Estos diagramas permitieron describir la distribución de tamaños y la dominancia estructural dentro de cada tipo de bosque.

Variación de los atributos estructurales de la vegetación en el gradiente de precipitaciones y entre bosques

Se analizó la variación de las variables de estructura de la vegetación: individuos/ha, fustes/ha, altura media del dosel, área basal (AB). Para evaluar la relación entre estas variables estructurales y la precipitación anual (mm), se ajustaron modelos lineales mixtos (LMM) con *Precipitación* (variable continua) y *Bosque* (variable categórica: BS y BES) como factores fijos y cruzados, y *Sitio* como efecto aleatorio, utilizando los paquetes lme4 (Bates et al., 2015) y lmerTest (Kuznetsova et al., 2017). Adicionalmente, se probaron modelos alternativos incluyendo la *Distancia al agua* como covariable continua. Los modelos se compararon mediante el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974); dado que en todos los casos los modelos sin la variable *Distancia al agua* presentaron menor AIC, se seleccionaron estos como los modelos finales. La verificación del supuesto de normalidad se realizó mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la inspección visual de gráficos Q-Q y la homocedasticidad mediante la inspección de los residuos frente a los valores ajustados.

Estructura del sotobosque

Se analizó la variación cobertura verde (CV) del sotobosque a nivel del suelo. Esta se obtuvo como la sumatoria de las coberturas de los diferentes estratos vegetales considerados: herbáceas

latifoliadas, herbáceas graminiformes, cactáceas, bromeliáceas y helechos. El análisis estadístico fue el mismo que para las otras variables estructurales mencionadas en la sección anterior.

Se caracterizó la estratificación vertical del sotobosque graficando el porcentaje de cobertura de la vegetación a distintas alturas (0 m, 0,5 m, 1 m, 1,5 m, 2 m y 2,5 m).

Análisis multidimensional de la estructura de la vegetación

Las variables estructurales se analizaron de manera conjunta mediante un análisis de componentes principales (PCA), basado en una matriz estandarizada (*z-scores*: media 0, desvío estándar 1) por sitio. El análisis se realizó con la función *prcomp* del paquete *stats* (R Core Team, 2022). Para interpretar los gradientes estructurales, se ajustaron regresiones lineales entre los valores de los ejes del PCA y las variables ambientales (precipitación anual y distancia al agua).

Todos los análisis se realizaron en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2022).

Resultados

Caracterización ambiental

La variación en la precipitación anual en el área de estudio va desde los 741 mm en el sitio más seco a los 1260 mm en el sitio más húmedo (Tabla 2.2), es decir, abarca una porción del gradiente total (600 a 1400 mm). Los BES se encontraron a menos de 300 m de cuerpos de agua mientras que todos los BS se encontraron a más de 300 m e incluso, la mayoría, a más de 1500 m (Tabla 2.2). En todos los sitios las precipitaciones fueron menores en los meses de invierno, observándose un mes de déficit hídrico en los sitios de la zona húmeda (RP El Bagual, el PN Chaco y el PP Pampa del Indio) y hasta cinco meses de déficit hídrico en el extremo seco (PN Copo) (Figura A1.7 – Anexo 1). Se observó una baja variación en la temperatura media anual entre los sitios.

Tabla 2.2: Información ambiental asociada a la disponibilidad de agua de los sitios estudiados.

Área		Clima		Cuerpo de agua		
Sitio	Bosque	Temperatura media anual (°C)	Precipitación anual acumulada (mm)	Nombre	Condición	Distancia a las parcelas (m)
RP El Bagual	BS	22,4	1260	Riacho Mbiguá	Permanente	1864 ± 82
	BES					180 ± 21
PN Chaco	BS	21,9	1163	Bañado Panza Corral	Semipermanente	363 ± 303
	BES			Río Negro	Permanente	237 ± 103
PP Pampa del Indio	BES	22,3	1133	Riacho Noriega	Semipermanente	149 ± 96
Estancia Los 3 quebrachos	BS	21,8	958	--	--	> 10000
PN El Impenetrable	BS	22,9	808	Río Bermejito	Permanente	4996 ± 312
	BES					156 ± 48
PN Copo	BS	22,7	741	--	--	> 10000

Estructura comunitaria

Composición específica

Se muestrearon un total de 57 parcelas (Tabla 2.1) en donde se registraron 3567 individuos correspondientes a 67 especies en los 9 sitios de estudio (Tabla 2.3). Se encontraron 5 especies presentes en todas las áreas de estudio, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Neltuma kuntzei*, *Senegalia praecox*, *Achatocarpus praecox* y *Morisonia retusa*. A su vez, se encontraron especies presentes solo en la zona húmeda (hacia el este del gradiente: RP El Bagual, PN Chaco y PP Pampa del indio), como *Myracrodruon balansae*, *Eugenia uniflora*, *Allophylus edulis*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Neltuma affinis*. Otras que solo se registraron en la zona seca (hacia el oeste del gradiente: Estancia “Los 3 quebrachos”, PN El Impenetrable y PN copo), como *Sarcomphalus mistol*, *Parkinsonia praecox*, *Morisonia speciosa*, *Acacia aroma*, *Morisonia salicifolia*. Y otras presentes en un solo sitio, como *Enterolobium contortisiliquum*, *Maclura tinctoria*, *Holocalyx balansae*, *Ficus luschnathiana* y *Syagrus romanzoffiana* (RP El Bagual); *Copernicia alba*, *Annona emarginata* (PN Chaco); *Vassobia breviflora* (PP Pampa del Indio); *Pseudalbizzia inundata*, *Mimozgyanthus carinatus*, *Plectrocarpa sarmientoi*, *Ceiba chodatii*, *Schaefferia argentinensis*, *Sapindus saponaria*, *Ximenia americana*, *Vallesia glabra*, *Pterogyne nitens* (PN El Impenetrable); *Vachellia aroma* (PN Copo) (Tabla 2.3).

Tabla 2.3: Especies registradas en las áreas de estudio y sus características funcionales. Área: con color se marca el sitio donde se registró la especie, verde si se encontró tanto en el Bosque Seco (BS) como en el Bosque Estacionalmente Seco (BES), naranja si solo se registró en el BES y azul si solo se registró en el BS. Áreas ordenados de húmedo a seco. Código sitios: Ba = Reserva privada “El Bagual”, Ch = PN Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, IM = PN El Impenetrable, Co = PN Copo. Hábito: 1 = Árbol, 2 = Arbusto, 3 = Palmera. Fenología foliar: SV = Siempre verde, B = Brevidecidua, D = Decidua. Tipo de hojas: S = hojas simples, C = Hojas compuestas. El

Neltuma kuntzei se considera áfilo ya que la presencia de sus hojas (compuestas) es muy efímera.

Nombre científico	Código	Nombre común	Forma de vida	Espinas Agujones	Fenología Foliar	Tipo de hoja	Área					
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.	Aque	Quebracho blanco	1	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Neltuma kuntzei</i> (Harms) C.E.Hughes y G.P.Lewis	Nkun	Itín – Carandá	1	SI	-	-	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	Sbal	Quebracho colorado chaqueño	1	SI	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Libidibia paraguariensis</i> (D.Parodi) G.P.Lewis	Lpar	Guayacán	1	NO	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Schinopsis lorentzii</i> Engl.	Slor	Quebracho colorado santiagueño	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Neltuma nigra</i> (Griseb.) C.E.Hughes y G.P.Lewis	Nnig	Algarrobo negro	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Aspidosperma triternatum</i> N.Rojas	Atri	Quebracho lagunero	1	Si	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	Ctal	Tala	1	SI	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Rlax	Ivira puita – marmelero – viraró	1	NO	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Diplokeleba floribunda</i> N.E.Br.	Dflo	Palo piedra	1	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling y J.S.Mill.	Came	Guayaibí	1	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J.Poiss.) Taub.	Prha	Palo lanza	1	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.	Gamo	Espina corona	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	Pzap	Francisco alvarez – Zapallo caspi	1	NO	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Zrho	Tembetará – Teta de perra	1	SI	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co

<i>Myracrodruon balansae</i> (Engl.) Santin	Mbal	Urunday	1	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Tabebuia nodosa</i> (Griseb.) Griseb.	Tnod	Palo cruz	1	NO	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. Ex DC.) Mattos	Himp	Lapacho rosado/negro	1	NO	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. y Schult.) T.D.Penn	Sbot	Guaraniná	1	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Acanthosyris falcata</i> Griseb.	Afal	Sacha pera – Saucillo	1	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Econ	Timbó – Pacará – Oreja de negro	1	NO	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	Mtin	Mora	1	NO	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Hbal	Alecrín	1	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Flus	Higuerón	1	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Phytolacca dioica</i> L.	Pdio	Ombú	1	NO	B	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. y Eichler ex Miq.) Engl.	Cgon	Aguay	1	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrad.) Nees y Mart.	Nang	Laurel negro	1	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. y Arn.) Hook. y Arn. ex Reissek	Jrho	Sombra de toro	1	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Sarcomphalus mistol</i> (Griseb.) Hauenschild	Smis	Mistol	1	SI	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz y Pav.) Hawkins	Ppra	Brea	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Neltuma alba</i> (Griseb.) C.E.Hughes y G.P.Lewis	Nalb	Algarrobo blanco	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Pseudalbizzia inundata</i> (Mart.) E.J.M.Koenen y Duno	PAinu	Timbó blanco	1	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart	Mcar	Iscayante – Lata	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Plectrocarpa sarmientoi</i> (Lorentz ex Griseb.) Christenh. y Byng	Bsar	Palo santo	1	NO	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Ceiba chodatii</i> (Hassl.) Ravenna	Ccho	Palo borracho – Yuchán	1	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Bougainvillea</i> sp.	Bsp	Palo cuchara	1	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Schaefferia argentinensis</i> Speg.	Sarg	Palo overo	1		D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co

<i>Sapindus saponaria</i> L.	Ssap	Palo jabón	1	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Senegalia praecox</i> (Griseb.) Seigler y Ebinger	Spra	Garabato negro	1 y 2	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	Apra	Palo tinta – Tala negro	1 y 2	SI	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Schinus fasciculata</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	Sfac	Molle	1 y 2	SI	SV O B	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Euni	Ñangapirí	1 y 2	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Allophylus edulis</i> Radlk. ex Warm. Radlk.	Aedu	Cocú	1 Y 2	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Myrcianthes pungens</i> (O.Berg) D.Legrand	Mpun	Guaviyú	1 y 2	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Neltuma affinis</i> (Spreng.) C.E.Hughes y G.P.Lewis	Naff	Algarrobito	1 y 2	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Salta triflora</i> (Griseb.) Adr. Sanchez	Stri	Duraznillo – Palo cespillo	1 y 2	NO	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	Tcat	Paraisillo	1 Y 2	NO		C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Ximenia americana</i> L.	Xame	Pata	1 Y 2	SI	D	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Vallesia glabra</i> (Cav.) Link	Vgla	Ancoche	1 y 2	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. y Arn.) Seigler y Ebinger	Varo	Tusca	1 Y 2	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Morisonia retusa</i> (Griseb.) Christenh. y Byng	Mret	Sacha poroto – porotillo	2	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Morisonia tweediana</i> (Eichler) Christenh. y Byng	Mtwe	Sacha membrillo – Palo comadreja	2	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Morisonia speciosa</i> (Griseb.) Christenh. y Byng	Mspe	Sacha limón – Bola verde	2	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Acacia aroma</i> Hook. y Arn.	Aaro	Aromo	2	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Castela coccinea</i> Griseb.	Ccoc	Meloncillo – sacha melón – Mistol de zorro	2	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. y Arn.) Burkart	Gdec	Chañar	2	SI	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.	Vbre	Chal chal de gallina	2	SI	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Maytenus vitis-idaea</i> Griseb.	Mvit	Cuero de anta – Carne gorda	2	NO	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co

<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Srom	Pindó	3	NO	SV	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Copernicia alba</i> Morong	Calb	Palma	3	SI	SV	S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Pnit	Palo coca – Tipa colorada	1	NO	D	C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Morisonia salicifolia</i> (Griseb.) Christenh. y Byng	Msal	Sacha sandía	2			S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Annona emarginata</i> (Schltdl.) H.Rainer	Aema	Arachichú					Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Lycium sp.</i>	Lsp	Chivil					Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
		Palo cruz 2	1			S	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
		Uña de gato	2			C	Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co
<i>Sorocea sprucei</i> (Baill.) J.F.Macbr.		Yatitá					Ba	Ch	PPI	3Q	IM	Co

Características funcionales obtenidas de bibliografía: Flores et al., 2013; Torrella, 2014; Loto, 2020; Protomastro, 1988; Martin et al., 1997; Prause et al., 2003; Sarmiento, 1972; Gomez y Kees, 2009; Demaio et al., 2002; Muriello et al., 1993; Páginas webs: arbolado urbano Formosa, Flora de córdoba, SIB y Arbórea Pro-Yungas.

Importancia de las especies

Las curvas de rango abundancia (Figuras A2.1 a A2.6 - Anexo 2) evidenciaron cómo algunas especies son importantes por su abundancia relativa y otras lo son por sus áreas basimétricas. Al condensar estas dos variables con el índice de valor de cobertura (IVC) encontramos las 10 especies más importantes en cada sitio estudiado (Figura 2.3). Se destaca la importancia del *Schinopsis balansae* (Sbal) en el PN Chaco BS (Figura 2.3 - C) que presentó un IVC mucho mayor que el resto (Sbal = 144, siendo el máximo teórico 200) de las especies y observándose esto solo en este sitio.

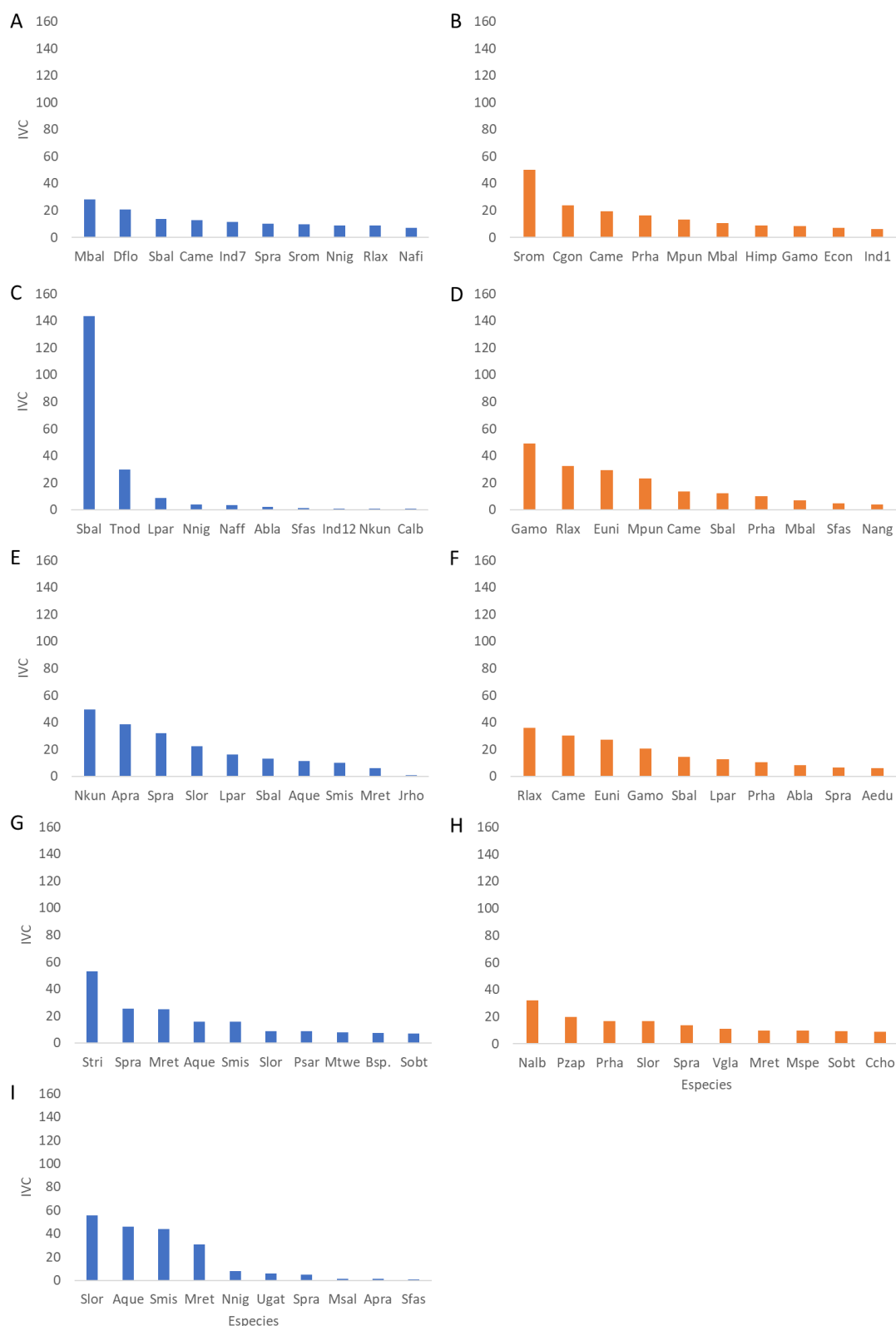


Figura 2.3: Las diez especies con mayor Índice de Valor de Cobertura (IVC) para los Bosques Secos (azul) y los Bosques Estacionalmente Secos (naranja). A y B: Reserva Privada El Bagual; C y D: Parque Nacional (PN) Chaco; E: Estancia Los 3 Quebrachos; F: Parque Provincial Pampa del Indio; G y H: PN El Impenetrable; I: PN Copo.

Diversidad alfa

Al evaluar la relación entre los índices de diversidad y la precipitación anual en ambos tipos de bosque los modelos ajustados no resultaron estadísticamente significativos ($p\text{-val} > 0,05$). Sin embargo, hay que considerar el bajo número de observaciones disponibles que puede disminuir la potencia estadística. Se observaron tendencias en la variación de los índices de diversidad a lo largo del gradiente de precipitación. En los Bosques Secos (BS) se observó un aumento de la riqueza con la precipitación, mientras que en los Bosques Estacionalmente Secos (BES) la riqueza se mantuvo estable (Figura 2.4 - A). En cuanto al índice ${}^1D$, los BS mostraron una leve tendencia positiva, indicando un incremento del número efectivo de especies, mientras que en los BES el índice disminuyó con la precipitación (Figura 2.4 – B). Esta dinámica se reflejó en la equitatividad: en los BES se observó una tendencia decreciente, mientras que en los BS la equitatividad se mantuvo constante a lo largo del gradiente. Finalmente, cabe señalar la presencia de algunos valores alejados de las tendencias generales en la equitatividad de ${}^1D/S$, como el sitio El Bagual BS (${}^1D/S = 0,7$) y el PN Chaco BS (${}^1D/S = 0,23$) (Figura 2.4 - C).

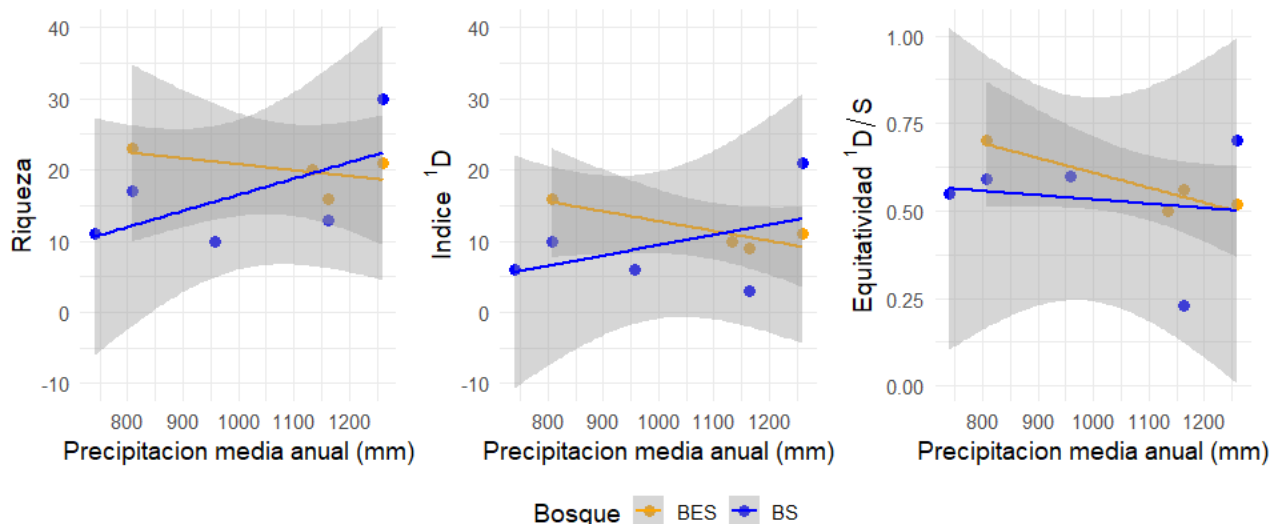


Figura 2.4: Relación entre la precipitación media anual y los índices de diversidad para Bosques Secos (BS) y Bosques Estacionalmente Secos (BES). A: Riqueza; B: número de especie equivalentes cuando $q = 1$ (^1D), siendo el parámetro “ q ” la sensibilidad a especies raras; C: Equitatividad medida como la relación entre ^1D y la riqueza (S). Los modelos no fueron significativos ($p\text{-val} > 0,05$ para la interacción y para cada factor (*Precipitación y Bosque*))

Variación en la composición específica

La composición entre tipos de bosque fue significativamente distinta (PERMANOVA $p\text{-val} = 0,037$). El análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) presentó un buen ajuste del ordenamiento (stress de 0,057). Si bien no se pudo realizar un test estadístico para cada tipo de bosque en el gradiente por la falta de réplicas, se puede observar en el ordenamiento (Figura 2.5) que los sitios de la zona húmeda de cada tipo de bosque se encuentran en valores negativos del eje 1 mientras que los sitios de la zona seca se encuentran en valores positivos. El eje 1 presentó una correlación negativa y significativa con la precipitación ($r = -0,888$; $p\text{-val} = 0,001379$), indicando esto disimilitudes en las composiciones de los bosques en función del gradiente de precipitaciones. El eje 1 también correlacionó positiva y significativamente con la distancia a cuerpos de agua ($r = 0,797$; $p\text{-val} = 0,01003$) lo cual se evidencia en que la mayoría de los BES se ordenaron en valores

negativos del eje 1 (menor distancia al agua). Además, los dos BS (RP EL Bagual y PN Chaco) que se encontraron en valores negativos del eje 1 son los que menores distancias a los cuerpos de agua presentaron de los BS estudiados (Tabla 2.2). De esta manera, el eje 1 ordena los sitios en función de la disponibilidad de agua asociada a las dos variables ambientales analizadas (precipitación y distancia a los cuerpos de agua).

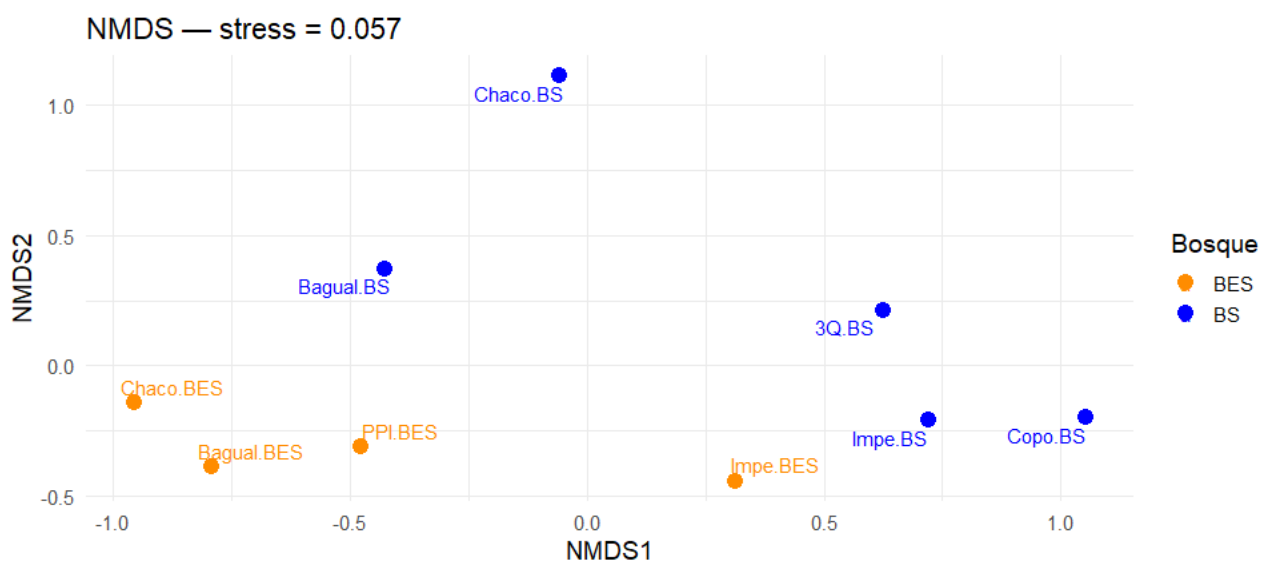


Figura 2.5: Escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) donde se ordenan los sitios en función de las abundancias de las especies. BS = Bosque Seco y BES = Bosque Estacionalmente Seco. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco, Impe = PN El Impenetrable, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, Copo = PN Copo, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”.

Estructura de la vegetación

Estructura de clases diamétricas

La estructura de clases diamétricas de la comunidad de leñosas, en cuanto al número de fustes por hectárea, presentó en todos los casos una curva de “J” invertida, es decir que la cantidad de individuos con diámetro a la altura de pecho (DAP) bajos (renovales) es mayor que la de individuos grandes (Figura 2.6). En el único caso donde se observaron más individuos en la clase de 10-20 cm que en la de 5-10 cm es en BES de la RP El Bagual (Figura 2.6) y esto se debe a la alta densidad de palmeras *Syagrus romanzoffiana* (Figura A2.1 – B, Anexo 2) y que aportan al número de individuos principalmente de la clase 10 a 20 cm. En cuanto al área basal de las distintas clases diamétricas, se observó que en los BS son mayores las clases medias (entre 10 y 40 cm), salvo en la estancia “Los 3 Quebrachos” donde es mayor el área basal de las clases altas. En los BES es mayor en las clases altas (mayores de 40 cm), salvo en la RP El Bagual (dado por las palmeras) y el PN El Impenetrable donde las clases medias presentan áreas similares a las clases altas. En el BS del PN Chaco el mayor aporte tanto en número de individuos como en área basal lo hace el *Schinopsis balansae* (Figura A2.2 – A, Anexo 2) y la estructura de clases diamétricas de este sitio está principalmente condicionada por esta especie. Analizando cada tipo de bosque a lo largo del gradiente no se observó un patrón o tendencia en la distribución de las clases diamétricas.

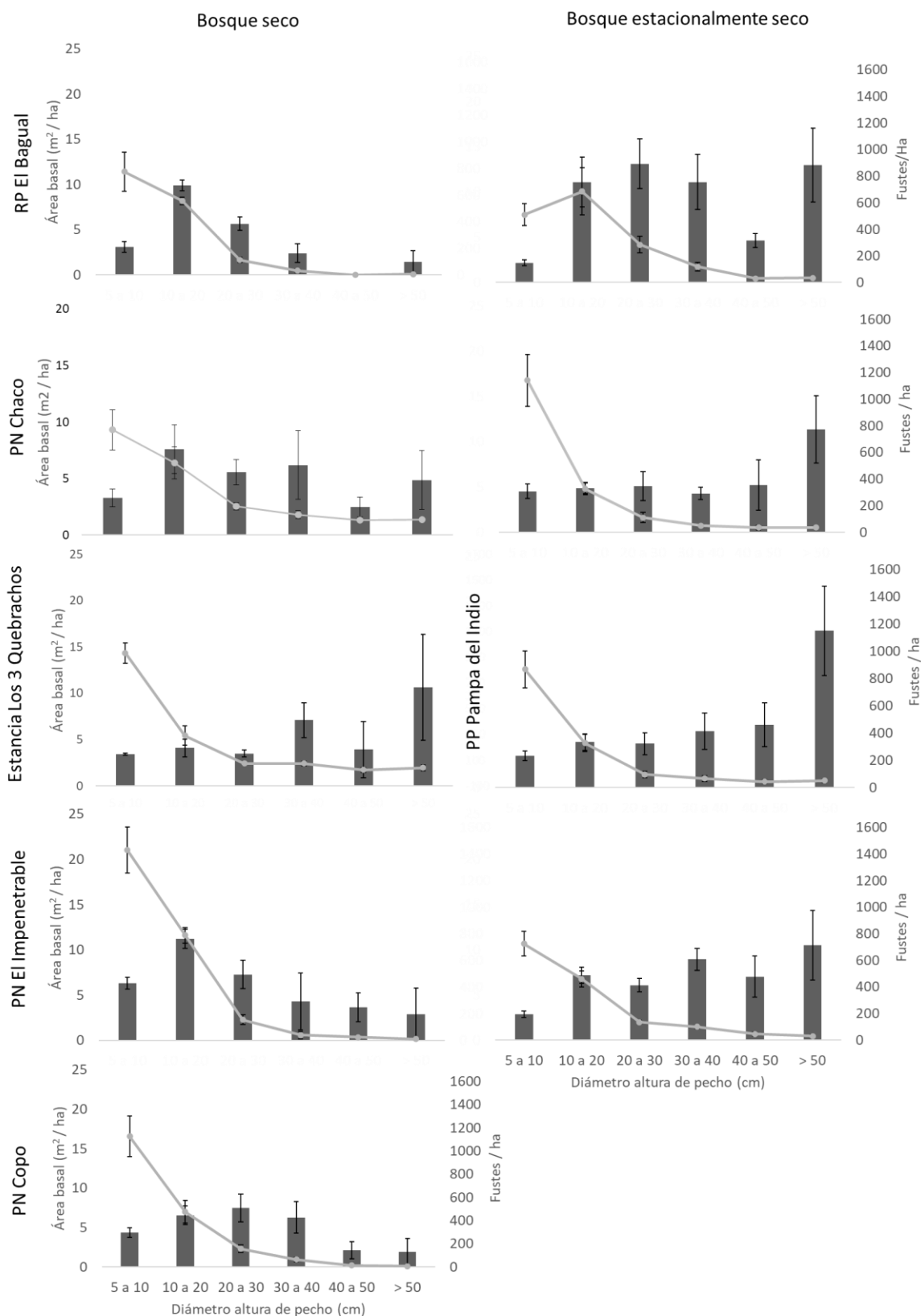


Figura 2.6: Estructura de la comunidad de leñosas representada a través del área basal (columnas, eje y-1) y el número de fustes por hectárea (líneas, eje y-2) de cada clase diamétrica (eje x). RP = Reserva Privada, PN = Parque Nacional, PP = Parque Provincial.

Variación de atributos estructurales en el gradiente de precipitación y entre bosques

Se encontraron diferencias significativas en el área basal (AB) entre los tipos de *bosque* (p -val = 0,004) mientras que el factor *Precipitación* y la interacción no fueron significativas (p -val > 0,05) observándose una tendencia de aumento en el AB en los BES con mayores precipitaciones (Figura 2.7 – C). Para la altura media del dosel se observó una relación positiva y significativa con *Precipitación* (p -val = 0,009) mientras que el factor *Bosque* y la interacción no fueron significativas (p -val > 0,05), es decir, que la altura varía de manera similar el gradiente para ambos tipos de bosque (Figura 2.7 – D). La relación entre las otras variables de estructura (individuos/ha, fustes/ha, altura máxima del dosel) y la precipitación anual en ambos tipos de bosque no resultaron estadísticamente significativas tanto la interacción entre los factores (*Precipitación* y *Bosque*) como cada factor individualmente (p -val > 0,05) (Figura 2.7 – A, B y E).

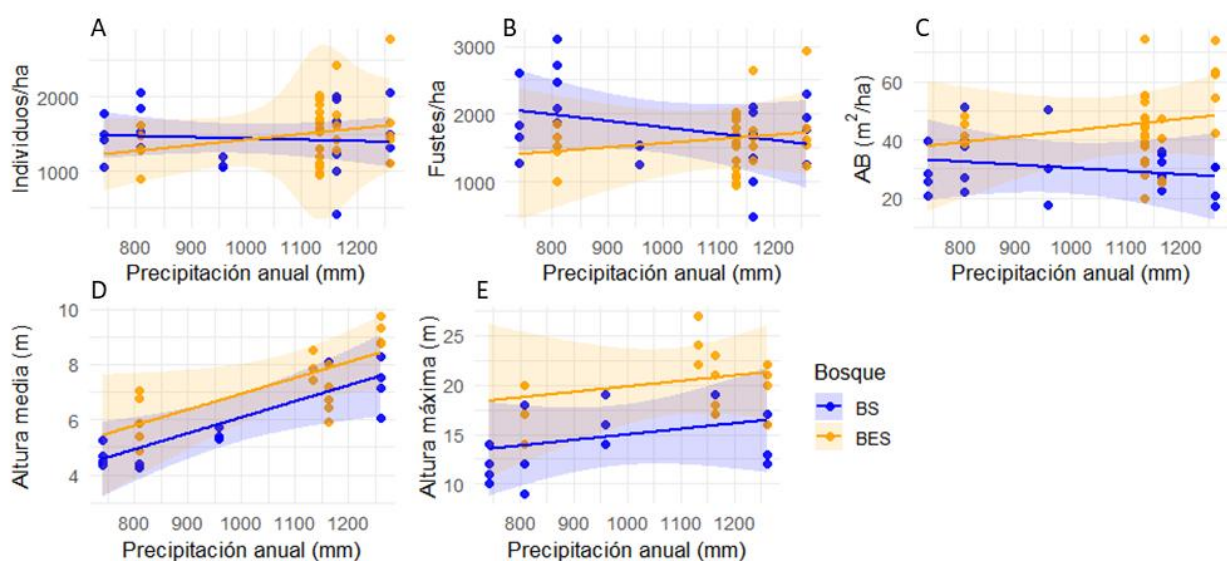


Figura 2.7: Variación de variables de la estructura de la vegetación en función del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES). Las líneas de colores muestran la tendencia del modelo lineal mixto (*Precipitación* y *Bosque* como factores fijos y cruzados y *Sitio* como factor aleatorio) y las sombras son el intervalo de confianza del modelo (95%). El factor *Bosque* en C y el factor *Precipitación* en D fueron estadísticamente significativos (p -val < 0,005)

Estructura del sotobosque

La cobertura total del suelo es alta (cercana al 100%) en todos los sitios, dado por la alta cobertura de hojarasca (Figura 2.8). La cobertura verde del sotobosque (sumatoria de todas las clases de vegetación informadas en la Figura 2.8) del BS varió positiva y significativamente con la precipitación (pendiente = 0,1009 %CV/mm, EE = 0,0223; IC95%: 0,046–0,156; p-val = 0,004) mientras que en BES no hay variaciones significativas (pendiente = 0,0266 %CV/mm, EE = 0,0288; IC95%: –0,039–0,092; p = 0,381).

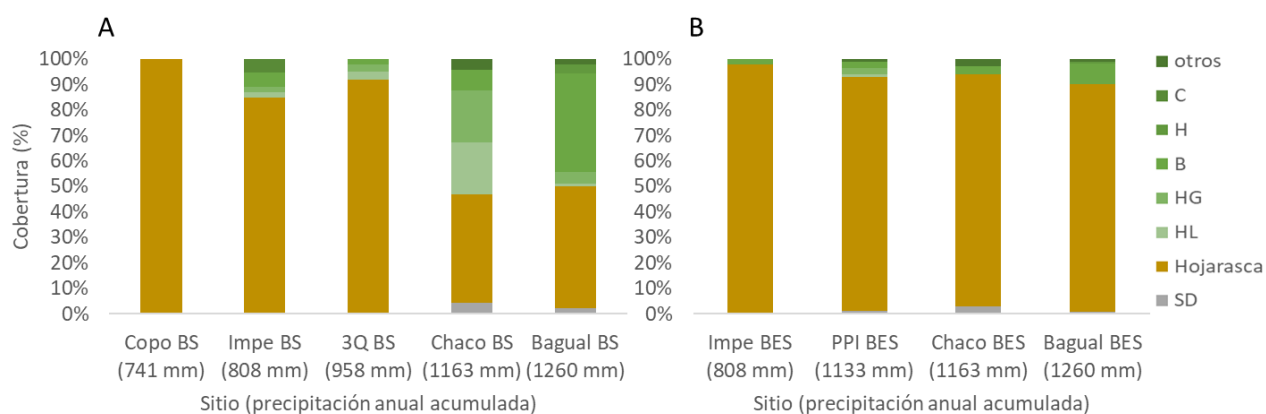


Figura 2.8: Porcentaje de Suelo Desnudo (SD) y de cobertura del suelo dado por hojarasca, Herbáceas Latifoliadas (HL), Herbáceas Graminiformes (HG), Bromeliáceas (B), Helechos (H), Cactáceas (C) y otras formas vegetales (otros). En A los sitios de Bosque Seco (BS) y en B los sitios de Bosque Estacionalmente Seco (BES). Bagual = Reserva Privada El Bagual; Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco; PPI = Parque Provincial Pampa del Indio; 3Q = Estancia “Los 3 quebrachos”; Impe = PN El Impenetrable; Copo = PN Copo. Sitios ordenados de izquierda a derecha en función del gradiente de precipitaciones creciente.

En la estructura vertical de la vegetación del sotobosque, se puede observar para los BS que en los sitios de la zona seca el gráfico presenta una forma de “C” donde la cobertura disminuyó en los estratos intermedios y volvió a aumentar con la altura llegando casi al 100% (Figura 2.9 - A). Este patrón corresponde con la presencia de arbustos y árboles juveniles. En los sitios de la zona húmeda (RP El Bagual BS y PN Chaco BS) disminuyó la cobertura a partir de 1 m de altura y no volvió a aumentar

(Figura 2.9 – A). En el BS del PN Chaco la estructura de sotobosque fue muy escasa en el estrato de 0,5 m y nula en los estratos superiores. En la RP El Bagual la cobertura disminuyó en los estratos intermedios y presentó un leve aumento llegando a un 20% de cobertura de los estratos altos. En este sitio se registró que los estratos bajos están principalmente cubiertos por Bromeliáceas (58% a los 0,5m y 49% a 1m para el BS, 50% a los 0,5m y 30% a 1m para el BES). Por este motivo, se observó también este patrón en el Bagual BES (Figura 2.9 – B). El resto de los BES (PN Chaco, PP Pampa del Indio y PN El Impenetrable) presentaron la forma de “C”. En este caso además se observó que la disminución en los estratos intermedios fue más marcada en el PN El Impenetrable, único representante BES en zona seca (Figura 2.9 – B).

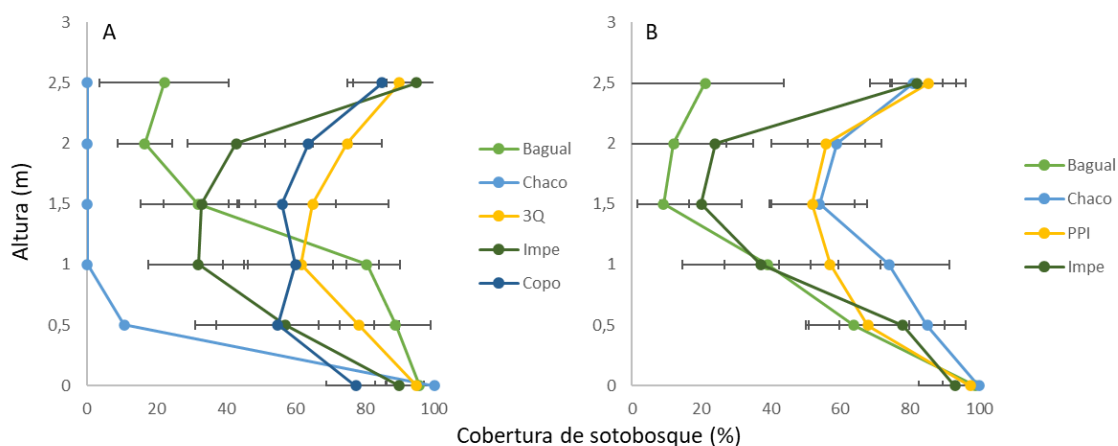


Figura 2.9: Estratificación vertical de la vegetación del sotobosque para el Bosque Seco (A) y el Bosque Estacionalmente Seco (B) en los distintos sitios estudiados. Las barras de error corresponden al desvío estándar. Bagual = Reserva Privada El Bagual; Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco; PPI = Parque Provincial Pampa del Indio; 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”; Impe = PN El Impenetrable; Copo = PN Copo.

Análisis multidimensional de la estructura de la vegetación

Los primeros tres ejes del análisis de componentes principales (PCA) explican en total el 95,8 % de la varianza en el ordenamiento de los sitios en función de las variables estructurales (individuos/ha, fustes/ha, altura media del dosel, AB y CV) (Figura 2.10). El eje 2 mostró una relación negativa y significativamente con la precipitación (Pendiente = $-0,00453$, $R^2 = 0,52$ p-val = $0,029$) por lo que se asocia menor cantidad de fustes/ha, mayor altura y mayor CV con mayores precipitaciones (Figura 2.10 – A). Es decir que, sitios más secos (PN El Impenetrable y PN Copo) presentaron más cantidad de fustes/ha, menor altura del dosel y CV. Valores positivos del eje 3 se asociaron con mayor AB (Figura 2.10 - B) encontrándose los BES principalmente asociados a esta variable, lo cual es consistente con lo observado en la Figura 2.7 – C. En valores negativos del eje 3 se asociaron con mayor CV, evidenciando una compensación entre cobertura del sotobosque y AB. Los sitios que mayor CV presentaron fueron El Bagual BS y PN Chaco BS (Figura 2.10 - A) mientras que El Bagual BES presentó alto AB y bajo CV. En el eje 3 también se observó una tendencia opuesta entre AB con individuos/ha y fustes/ha, es decir, sitios con mayor área basal como PN El Impenetrable BES y El Bagual BES presentaron menos fustes/ha que el PN EL Impenetrable BS y El Bagual BS (Figura 2.10 – C) mostrando esto una diferencia en la estructura entre los tipos de bosques de estas áreas. Además, en todas las combinaciones de dimensiones analizadas se observó que los BES se encuentran bastante agrupados entre sí, lo que indica que son más similares estructuralmente, mientras que los BS se encuentran más dispersos, es decir, su estructura de la vegetación es más variable.

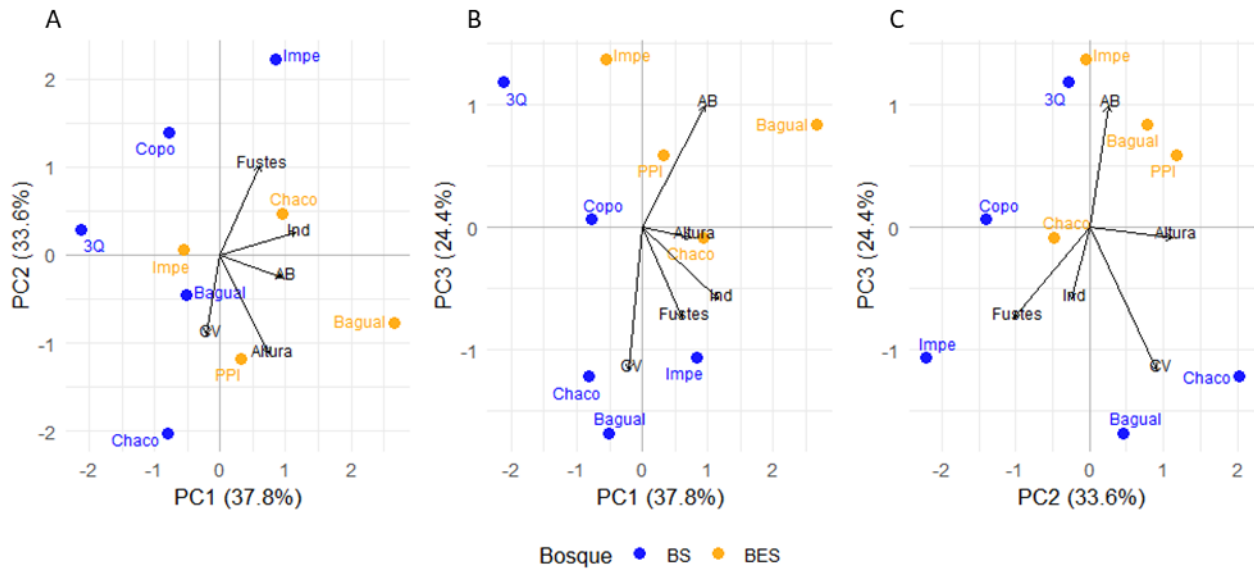


Figura 2.10: Biplots de los primeros tres ejes del análisis de componentes principales (PCA) que explican en total el 95,8 % de la varianza en el ordenamiento de los sitios en función de estas variables. Sitios: Bagual = Reserva Privada El Bagual; Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco; PPI = Parque Provincial Pampa del Indio; 3Q = Estancia “Los 3 quebrachos”; Impe = PN El Impenetrable; Copo = PN Copo. BS = Bosque Seco; BES = Bosque Estacionalmente Seco. Variables: Fustes = fustes/ha; Altura = Altura media del dosel; AB = Área basal; Ind = Individuos/ha; CV = cobertura verde del sotobosque a nivel del suelo.

Discusión

En este capítulo se caracterizaron y compararon los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) a lo largo del gradiente de precipitaciones en función la estructura de la comunidad y de la vegetación. Los resultados obtenidos evidenciaron que la estructura y composición de las comunidades leñosas de la región chaqueña están fuertemente moduladas por la disponibilidad de agua, expresada tanto en el gradiente de precipitaciones como en la proximidad a cuerpos de agua. Esta influencia hídrica se manifestó en la diferenciación florística entre tipos de bosque y en rasgos estructurales de la vegetación.

Si bien los modelos estadísticos no fueron significativos, se detectaron tendencias en la variación de la diversidad a lo largo del gradiente hídrico. En los BS se observó una tendencia a un incremento de la riqueza hacia los sitios más húmedos, en concordancia con la hipótesis de que una mayor disponibilidad de agua promueve condiciones más favorables para el establecimiento y la coexistencia de especies (Tilman, 1982).

El análisis multivariado mostró diferencias significativas en la composición entre BS y BES, lo cual confirma que ambos tipos de bosques, aun compartiendo parte de la flora, constituyen comunidades distintas. Esto mismo habían señalado Ragonese y Castiglioni (1970) al comparar entre bosques asociados a los ríos y los “quebrachales” en la zona húmeda del Chaco. Se encontraron especies características de cada tipo de bosques, que los diferencia a lo largo del gradiente de precipitaciones (por ejemplo, *Pisonia zapallo* y *Cordia americana* para el BES, *Tabebuia nodosa* y *Neltuma kuntzei* para el BS) y también especies características de zonas más húmedas (*Myracrodroun balansae* y *Ruprechtia laxiflora*) o de zonas más secas (*Sarcomphalus mistol*) que tienen presencias en ambos tipos de bosques en una zona determinada del gradiente. La ordenación del NMDS reveló que tanto la precipitación como la distancia a cuerpos de agua explican buena

parte de la variación composicional. Este resultado coincide con estudios que resaltan la importancia de la heterogeneidad hídrica en la determinación de la distribución de especies en ecosistemas secos (Placci, 1994; Maturo, 2008).

La estructura de clases diamétricas presentó en la mayoría de los sitios una típica distribución en “J” invertida. Esta distribución refleja una estructura horizontal disetanea (Maturo, 2008) y la presencia de varios estratos diamétricos. El estrato de mayores clases diamétricas donde se encuentran pocos individuos arbóreos de gran porte, estratos diamétricos intermedios constituidos por otras especies arbóreas de menor porte y los estratos de menores clases diamétricas dominados por muchos individuos arbustivos. Se observó en los BES que la mayor AB se encuentra en las clases diamétricas superiores mientras que en lo BS se encuentra en clases intermedias, lo cual coincide con lo observado por Maturo (2008) en la comparación de estas fisonomías boscosas. Se observaron particularidades locales, como la fuerte dominancia de *Schinopsis balansae* en el PN Chaco BS, reflejada en un IVC extraordinariamente alto, lo que genera una baja equitatividad y resalta la importancia de la historia natural del sitio en la configuración de la estructura (APN, 2019). Otra particularidad local la presenta el BES de la RP El Bagual, donde la especie más abundante no es una leñosa, sino que es la palmera Pindó (*Syagrus romanzoffiana*). Esta especie es característica (junto con otras palmeras) de este extremo húmedo de la Región Chaqueña donde el paisaje está mayormente compuesto por pastizales y humedales (bañados) (San Martín et al., 2023). Es interesante considerar que el patrón de crecimiento de las palmeras es distinto al de los árboles. Dado que estas no tienen crecimiento secundario, llegan a un diámetro determinado y luego crecen principalmente en altura gracias a un continuo engrosamiento primario y gradual lignificación (Tomlinson, 2006). Esta forma de crecimiento influye en el patrón de las clases diamétricas diferenciando a este sitio de los demás. En el caso del BS de la RP El Bagual, la estructura de clases diamétricas sugiere que se trata de un ecosistema relativamente joven, dada la escasa

representación de individuos de gran porte. Este patrón probablemente está asociado a la historia de uso de la Región Chaqueña, en particular a prácticas de tala selectiva de especies maderables de alto valor, como Quebrachos (*Schinopsis* spp.), Algarrobos (*Neltuma* spp.) y Guayacanes (*Libidibia paraguariensis*) (Torrella y Adámoli, 2006). Antes de 1983, año en que Alparamis adquiere El Bagual, el campo tenía extracción forestal dentro de los bosques más altos (Alejando Di Giacomo, com. pers.). En otros sectores del Chaco, investigaciones previas también han documentado diferencias estructurales entre bosques primarios y secundarios, observándose en los secundarios una menor área basal (Bonino y Araujo, 2005) y mayor riqueza asociada a la incorporación de especies pioneras o favorecidas por disturbios (Tálamo y Caziani, 2003). La regeneración posterior parece haber favorecido a especies como el Urunday (*Myracrodruon balansae*) y el Palo piedra (*Diplokeleba floribunda*), que no solo resultaron las más abundantes en el sitio, sino que también presentaron las mayores áreas basimétricas, mostrando una relativa coetaneidad de los individuos, lo que se refleja en una mayor equitatividad y una variación reducida en la altura de los árboles (± 2 m). El Palo Piedra es una de las especies más importantes de la zona llamada “Bosque Transicional Austro-Brasileño” (BES) (Maturó, 2008; antes llamado “Urundayzal” en Maturó et al., 2005) que se encuentra colindante con el BS estudiado.

Los BES presentaron mayor AB que los BS y además mostraron una tendencia a aumentar su AB con la precipitación mientras que los BS mostraron una tendencia constante. Una mayor AB en los BES que en los BS fue observada también por Maturó (2008) en su estudio de la RP El Bagual. La altura del dosel, en cambio, mostró una relación positiva con la precipitación en ambos sistemas, lo que concuerda con las descripciones clásicas donde los bosques de la zona seca se los describe con un dosel bajo y con algunos árboles emergentes y a los bosques de la zona húmeda como bosques altos (Morello, 2012).

La cobertura del sotobosque también evidenció contrastes, dado que en los BS aumentó significativamente con la precipitación, mientras que en los BES permaneció baja y estable. A los BS se los describe generalmente como bosques abiertos (Ragonese y Castiglioni, 1970; Placci, 1994; Maturo, 2008; Bravo et al., 2018) entonces el dosel modula de manera similar la luz disponible para los estratos inferiores (Halpern y Lutz, 2013), confirmando esto la importancia de la disponibilidad de agua en la cobertura del sotobosque (Gasparri et al., 2007) En cuanto a la estructura vertical del sotobosque, no se encontraron grandes diferencias en el gradiente ni entre tipo de bosques. Sin embargo, se observaron ciertas particularidades, que además son consistentes con lo descripto para la cobertura verde del suelo. En el BS de El Bagual la presencia de pocos estratos de sotobosque se debe a la alta cobertura de Bromeliáceas registrada (principalmente *Aechmea distichantha* – Cardo chuza y *Bromelia serra* – Cardo gancho, (Di Giacomo y Krapovicas, 2005)) con ejemplares cuyas hojas llegan a 1,5 m de altura. Este bosque fue descripto por Maturo (2008) como un bosque alto con un dosel abierto, permitiendo eso la entrada de luz y el desarrollo de sectores con poblaciones de Bromeliaceae. Esto explica la disminución abrupta de cobertura en los estratos intermedios, dado que se ha visto, también en otros bosques del Chaco Húmedo, menor proporción de arbustos en parches dominados por Bromeliaceas (Barberis et al., 2005). En contraste, el BES de la RP El Bagual es un bosque muy alto y muy cerrado, con escasa entrada de luz y por lo tanto un escaso desarrollo de especies arbustivas (Maturo, 2008), lo que explica la escasa cobertura en los estratos verticales del sotobosque. El BS del PN Chaco se encuentra muy cerca del bañado “Panza corral” y cuando este se carga de agua puede llegar a inundar el bosque hasta los 30 cm de altura (observación personal durante los primeros muestreos). Es probable que por este motivo el sotobosque sea tan escaso, no llegando a generar una estructura estable. Este sitio presentó mayor porcentaje de herbáceas graminiformes, que suelen tener un ciclo de vida anual, ya que la dinámica del agua no permitiría el

establecimiento de otras hierbas perennes o de los renovales de los árboles y arbustos. Esto coincide con los descrito por Alvares Arnesi (2024) para los bosques de zonas bajas inundables.

El análisis de componentes principales integró de manera clara las variables estructurales, mostrando que sitios más húmedos se asociaron a doseles más altos y que los BES se asociaron a mayor área basal, mientras que sitios más secos, en particular de los BS, se asociaron a mayores densidades de fustes y menor cobertura verde del sotobosque. Esta mayor densidad de fustes es coherente con las descripciones del Chaco Seco donde se resalta la mayor proporción de arbustos y arboles bajos (Ragonese y Castiglioni, 1970). Estos patrones reflejan una compensación en la asignación de recursos a crecimiento en altura vs. densidad de tallos. Además, este análisis reflejó una menor variación estructural en los BES que en los BS dado que los primeros tendieron a encontrarse agrupados en las representaciones multidimensionales y los segundos mostraron una distribución más dispersa en los planos.

En conjunto, los resultados de este capítulo sugieren que la disponibilidad de agua es un filtro ambiental central en la estructuración de las comunidades leñosas del Chaco, determinando tanto su composición como su organización estructural. La diferenciación entre BS y BES no solo se manifiesta en la identidad florística, sino también en las trayectorias de acumulación de biomasa y en la dinámica del sotobosque. Estos hallazgos resaltan la necesidad de considerar el gradiente hídrico regional y la conectividad con cuerpos de agua en estrategias de conservación y manejo de bosques chaqueños.

Rasgos funcionales de especies leñosas de los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña

Introducción

Rasgos funcionales y estrategias ecológicas

Los rasgos funcionales de las plantas son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que, medidas a nivel individual, determinan el éxito biológico de los organismos a través de sus relaciones con el crecimiento, reclutamiento y mortalidad (Violle et al., 2007). Cada valor particular, que un rasgo toma en un contexto ambiental determinado, se denomina atributo (Lavorel et al., 2007) y refleja la respuesta de una especie o individuo a los filtros ambientales que operan localmente (Díaz et al. 1998, Cornwell et al. 2006). A partir de la combinación de rasgos, las especies pueden ser ordenadas en un continuo denominado espectro económico de las plantas (Reich, 2014) (Figura 3.1), que abarca desde estrategias adquisitivas, asociadas a un rápido crecimiento y al aprovechamiento eficiente de los recursos, hasta estrategias conservativas, caracterizadas por un crecimiento lento, tejidos más densos y una mayor longevidad (Díaz et al., 2004). Este espectro resume las compensaciones que las plantas enfrentan entre la adquisición y la conservación de recursos (Díaz et al., 2004; Reich, 2014).

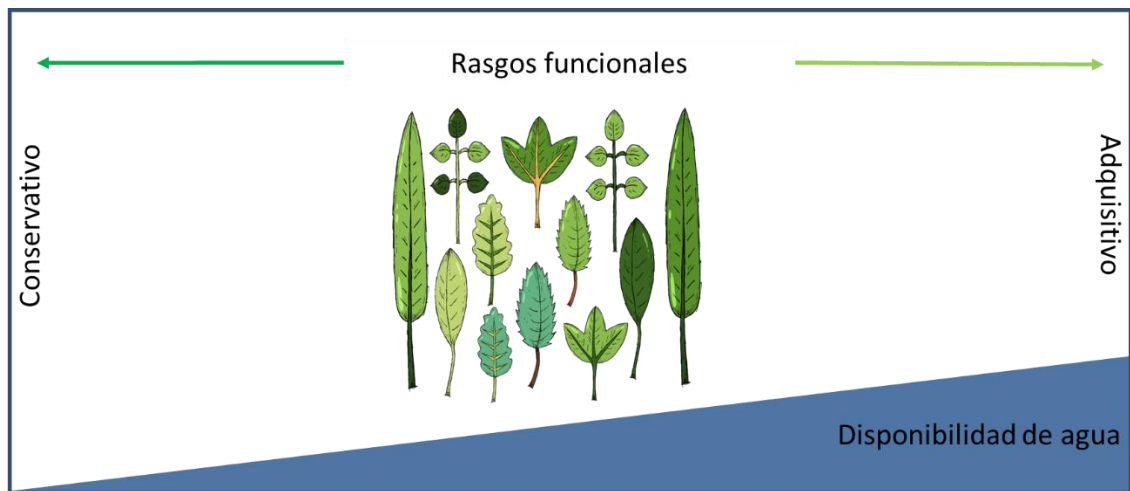


Figura 3.1: Esquema del espectro de economía de recursos en las plantas. Cada extremo representa una estrategia ecológica diferente (adquisitiva o conservativa), definida por las relaciones entre rasgos funcionales.

Rasgos de especies leñosas

Entre las especies leñosas, diversos rasgos estructurales y fisiológicos reflejan estrategias contrastantes vinculadas al uso y conservación de los recursos. En particular, la densidad de madera (DM) y la tasa de crecimiento relativo (TCR) se ubican en extremos opuestos del continuo funcional (Muller-Landau, 2004; Poorter et al., 2008; Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010; Wright et al., 2010; Lachenbruch y McCulloh, 2014). Una baja densidad de madera se asocia a estrategias adquisitivas, con tejidos livianos, rápido crecimiento y alta capacidad hidráulica; mientras que una alta densidad indica estrategias conservativas, con crecimiento lento, tejidos resistentes y mayor supervivencia bajo condiciones de estrés (Grime, 1997; Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010; Perez-Harguindeguy et al., 2013; Salgado Negret et al., 2015). A su vez, el contenido saturado de agua (CSA) del xilema expresa la capacidad de almacenamiento hídrico otorgando resiliencia frente a períodos de déficit hídrico, al permitir a las plantas mantener el transporte de agua y amortiguar fluctuaciones en la disponibilidad hídrica del suelo (Meinzer et al., 2001; Scholz et al., 2007).

A nivel foliar, rasgos como el área foliar específica (AFE), el contenido de clorofila a (Chl a) y la eficiencia en el uso del agua (EUA) permiten caracterizar la actividad fotosintética y el balance hídrico de las especies. Hojas con un bajo AFE, más densas y longevas, se asocian a estrategias conservativas y a tasas fotosintéticas moderadas, mientras que un alto AFE indica una inversión orientada al crecimiento rápido y a una mayor adquisición de carbono, típica de estrategias adquisitivas (Reich et al., 1997; Lavorel et al., 2007). Se ha observado que el AFE correlaciona positivamente con la concentración de clorofila total y las tasas de fotosíntesis y respiración (Reich et al., 1997; Perez-Harguindeguy et al., 2016; Croft et al., 2017). Por su parte, la EUA resume la capacidad de las especies para maximizar la ganancia de carbono por unidad de agua transpirada (Farquhar et al., 1989; Du et al., 2021), constituyendo un buen indicador de la adaptación de la planta a la disponibilidad hídrica.

Otros rasgos, como la espinescencia, también pueden tener relevancia funcional en ambientes con restricciones hídricas, al reducir la pérdida de tejido por herbivoría y la transpiración por sombreado o reducción del flujo de aire sobre la superficie foliar (Gates, 1968; Cornelissen et al., 2003; Pei et al., 2024). Finalmente, la fenología foliar resume las respuestas de las especies a la estacionalidad climática, siendo ésta más marcada hacia el oeste en la Región Chaqueña (Figura A1.7 – Anexo 1). En los bosques secos neotropicales, la brotación y la caída de hojas responden al ciclo anual de lluvias, razón por la cual la mayoría de las especies caducifolias renuevan su follaje al inicio de la estación húmeda para optimizar el crecimiento (van Schaik et al., 1993; Borchert et al., 2005; Chuine y Régnière, 2017). Las especies caducifolias renuevan completamente su follaje cada año para evitar posibles daños causados por las condiciones ambientales desfavorables, como las bajas temperaturas invernales y la baja disponibilidad de agua en la estación seca (Singh et al., 2017). En las especies siempreverdes, la producción de hojas también suele producirse en la primavera, pero

estas hojas son más duraderas y pueden presentar distintas tasas de renovación según la especie (Murriello, 1993).

Niveles de análisis: especie y comunidad

En conjunto, estos rasgos integran distintos componentes del espectro económico de las plantas, desde especies que maximizan la adquisición de recursos hasta aquellas que priorizan su conservación (Díaz et al., 2004; Reich, 2014). Su análisis permite inferir cómo los gradientes de precipitación y disponibilidad de agua modulan las estrategias ecológicas tanto a nivel de especie (estudiando la variación en los atributos) como de comunidad (estudiando la variación en los rasgos) (Suding et al., 2008; Suding y Goldstein, 2008).

A nivel comunitario, la estructura funcional puede describirse mediante los promedios ponderados por abundancia (CWM por las siglas en inglés de Community Weighted Mean), que integran la contribución relativa de cada especie a la estrategia global de la comunidad (Garnier et al., 2004). Además, el estudio de la variación intra e interespecífica de los rasgos es clave para comprender los mecanismos de ensamblaje comunitario (Albert et al., 2010; Siefert et al., 2015). Mientras la variación interespecífica refleja el reemplazo de especies con diferentes estrategias, la variación intraespecífica indica las respuestas plásticas y adaptativas dentro de una misma especie (Violle et al., 2012). Si bien la mayoría de los estudios funcionales han enfatizado en la variación interespecífica (Reich et al., 1999; Díaz et al., 2004; Poorter et al., 2010; Wright et al., 2010), la incorporación explícita de la variación intraespecífica resulta esencial para evaluar la capacidad de las especies de ajustarse a gradientes ambientales (Cornwell y Ackerly, 2009; Benito Garzon et al., 2011; Violle et al., 2012; Kattge et al., 2020).

Contexto regional

En la Región Chaqueña argentina, la disponibilidad hídrica actúa como un filtro ambiental determinante de la composición y estructura de las comunidades leñosas (ver Capítulo 2). Sin embargo, los estudios funcionales previos han sido mayormente locales (Benedicto et al., 2019; Santacruz Garcia et al., 2019), o han abordado el gradiente térmico norte-sur (Loto y Bravo, 2020; Loto, 2021). Hasta el momento, no fueron analizadas de manera integrada las variaciones en los rasgos funcionales de las especies y las comunidades a lo largo del gradiente de precipitaciones este-oeste, ni se ha explorado cómo difieren los BS y BES desde esta perspectiva funcional en esta escala. Comprender cómo los gradientes de disponibilidad hídrica determinan las estrategias funcionales resulta clave para interpretar la organización y dinámica de los bosques de la Región Chaqueña Argentina. En el contexto actual de creciente variabilidad climática (Feron et al., 2024) y expansión de actividades humanas (Baumann et al., 2017), generar conocimiento sobre los mecanismos que vinculan las condiciones ambientales con los rasgos funcionales y la composición de especies permite anticipar posibles cambios en el funcionamiento de estos ecosistemas.

Objetivos

Los **objetivos específicos** de este capítulo fueron:

- Analizar cómo varían tanto los atributos morfofuncionales en las especies a lo largo del gradiente de precipitaciones
- Analizar como varían los rasgos funcionales a nivel de comunidad en el gradiente y entre los dos tipos de bosques (BS y BES).

Hipótesis y predicciones

En este contexto, se plantea como **hipótesis** que el gradiente de precipitaciones y la distancia a cuerpos de agua actúan como filtros ambientales que determinan la expresión de los rasgos funcionales de las especies leñosas y la estructura funcional de las comunidades.

- A nivel de especie, se espera que los atributos morfofuncionales varíen a lo largo del gradiente hídrico, reflejando ajustes o respuestas adaptativas a las condiciones locales de disponibilidad de agua. Por ello, en los sitios más secos, las especies tenderán a exhibir estrategias conservativas (mayor densidad de madera (DM), menor área foliar específica (AFE) y menores tasas de crecimiento (TCR)), mientras que en los sitios más húmedos predominarán estrategias adquisitivas (mayores valores de AFE y TCR y menor DM).
- A nivel de comunidad, se espera que los rasgos funcionales presenten patrones con el gradiente hídrico dentro de cada tipo de bosque, reflejando estrategias más conservativas hacia los extremos secos y más adquisitivas hacia los húmedos. Asimismo, se espera que, en comparación con los BS, las comunidades de BES presenten valores de rasgos más adquisitivos, consistentes con su mayor disponibilidad hídrica.

Materiales y Métodos

Obtención y procesamiento de muestras

En cada sitio de muestreo (Figura 2.1) se instalaron dendrómetros manuales para medir crecimiento radial en cinco o seis individuos pertenecientes a especies representativas de cada tipo de bosque. Los dendrómetros consistieron en una cinta de aluminio rodeando el diámetro del árbol, pasando por una hebilla y conectada a sí misma por un resorte. A medida que aumenta el radio del tronco, la marca se aleja de la hebilla y el resorte se tensa, manteniendo el dendrómetro ajustado al tronco. Los dendrómetros fueron controlados entre una y dos veces por año, desde su instalación (invierno de 2017 o 2018, según el sitio) hasta marzo de 2022. Dado que la fecha de instalación varió entre sitios y tipos de bosque por razones logísticas, se calculó la tasa de crecimiento relativa (TCR) considerando el período comprendido entre la primavera de 2019 y el verano de 2022, de acuerdo con la Ecuación 3.1:

$$TCR = (\log y_k - \log y_{k-1}) / (t_k - t_{k-1}) = \log(y_k / y_{k-1}) / \Delta t$$

Ecuación 3.1 (Pommerening y Muszta, 2016)

Donde y_k representa una medida de tamaño (en este estudio, el perímetro del tallo), y_{k-1} la misma medida en un tiempo anterior y Δt el intervalo temporal entre ambas mediciones.

A los mismos individuos que tenían los dendrómetros y a otros de otras especies, se le extrajeron muestras de madera con un barreno de incremento para la estimación de la densidad de madera (DM) y el contenido saturado de agua del xilema activo (CSA), así como muestras de diez hojas por individuo tomadas a la mayor altura posible (mayor exposición solar) utilizando una tijera telescópica, para la determinación del área foliar específica (AFE) y del contenido de pigmentos fotosintéticos (Anexo 3, Tablas A-3.1 y A-3.2; Anexo 5)

Las muestras de madera se procesaron el mismo día de muestreo. El volumen fresco se determinó mediante el método de desplazamiento de agua, adecuado para muestras de forma regular o irregular (Chave et al., 2006; Pérez-Harguindeguy et al., 2016). Posteriormente, las muestras se mantuvieron en agua durante 24 h para obtener el peso saturado, y luego se secaron en estufa a 60 °C hasta alcanzar peso seco constante (48–72 h), momento en que se registró el peso seco. A partir de estos valores se calcularon la densidad de madera (DM) y el contenido saturado de agua (CSA) según las Ecuaciones 3.2 y 3.3:

$$DM \text{ (g/cm}^3\text{)} = \text{peso seco (g)} / \text{volumen fresco (cm}^3\text{)} \quad \text{Ecuación 3.2 (Scholz et al., 2008)}$$

$$CSA \text{ (\%)} = ((\text{peso saturado (g)} - \text{peso seco (g)}) / \text{peso seco (g)}) * 100 \quad \text{Ecuación 3.3 (Peschiutta et al., 2013)}$$

Las hojas recolectadas se fotografiaron sobre fondo contrastante y se estimó su área foliar mediante el programa *ImageJ* (*Image Processing and Analysis in Java*; Abràmoff et al., 2004; Schneider et al., 2012). Posteriormente, las hojas se secaron en estufa a 60 °C hasta peso seco constante, y se registró su peso seco. El área foliar específica (AFE) se calculó según la Ecuación 3.4:

$$AFE \text{ (cm}^2\text{/g)} = \text{Área (cm}^2\text{)} / \text{peso seco (g)} \quad \text{Ecuación 3.4}$$

Para evaluar la variación de los pigmentos fotosintéticos (particularmente la clorofila a), se midió el verdor en las hojas muestreadas utilizando un SPAD-502 Plus (Minolta Camera Co., Osaka, Japón). Los valores SPAD se transformaron a concentraciones de clorofila a (mg/m²) mediante calibraciones especie - específicas basadas en determinaciones analíticas espectrofotométricas (ver Anexo 5).

La eficiencia en el uso del agua (EUA) se evaluó en tres especies de los BS (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis balansae* y *Schinopsis lorentzii*) y tres de los BES (*Cordia americana*, *Pisonia zapallo* y *Gleditsia amorphoides*). Para ello, se recolectaron hojas sanas y completamente

expandidas de cinco individuos por especie. Las hojas fueron lavadas mediante un sonicador, secadas en estufa a 70 °C hasta peso constante y pulverizadas. Las muestras se analizaron en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS) mediante espectrometría de masas de relación isotópica (EA-IRMS), normalizando los resultados de $\delta^{13}\text{C}$ en la escala L-SVEC–NBS-19 (Coplen et al., 2006). Se calculó la discriminación isotópica contra el carbono pesado ($\Delta^{13}\text{C}$) con la ecuación 3.5:

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{atmósfera}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{planta}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{planta}}) \quad \text{Ecuación 3.5 (Farquhar et al., 1989)}$$

Donde el $\delta^{13}\text{C}_{\text{atmósfera}}$ se asumió en - 8‰ (Farquhar et al., 1989). Finalmente se calculó la eficiencia de uso de agua (EUA) con la ecuación 3.6:

$$\text{EUA} = (b - \Delta^{13}\text{C}) / 1,6 (b - a) \quad \text{Ecuación 3.6 (Du et al., 2021)}$$

Donde $a = 4,4\text{‰}$ es la discriminación difusiva de C^{13} en el aire a través de los estomas y $b = 27\text{‰}$ representa la discriminación neta causada por la carboxilación (Du et al., 2021).

Para cada especie se recopiló información bibliográfica referente a características funcionales y morfológicas como la presencia de espinas o aguijones, la fenología foliar y el tipo de hojas (ver Tabla 2.3 – Capítulo 2).

Análisis de datos

Variación en los atributos a lo largo del gradiente

Para cada especie se analizó la variación de los atributos funcionales a lo largo del gradiente de precipitaciones mediante modelos lineales de un factor (*sitio*), y las diferencias entre sitios se identificaron con comparaciones múltiples mediante la prueba de Tukey (Tukey, 1949). La normalidad de los residuos se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk, 1965) y

la inspección visual de gráficos Q-Q. La homogeneidad de varianzas se evaluó con la prueba de Levene (Levene, 1960) y mediante la inspección de gráficos de residuos frente a valores ajustados. En los casos en que no se cumplieron los supuestos de normalidad y/o homocedasticidad, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Kruskal y Wallis, 1952) y comparaciones múltiples mediante el test de Dunn (Dunn, 1964). En todos los análisis se utilizó un nivel de significancia de 0,05. Se informó el valor promedio de cada variable por especie considerando todos los sitios muestreados (Anexo 3, Tabla A.3-1).

Variabilidad intra e interespecífica

Se evaluó la variabilidad intraespecífica respecto de la variabilidad interespecífica de los rasgos continuos. Para ello, se aplicó una prueba t de Student unilateral (Student, 1908) para determinar si el coeficiente de variación (CV) entre los valores medios de los rasgos de las especies (CV interespecífico) era significativamente mayor que el CV entre los valores de los rasgos dentro de las poblaciones de la misma especie (CV intraespecífico). La normalidad de los residuos se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk, y en los casos en que no se cumplió el supuesto, se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Wilcoxon, 1945).

Cálculo de los rasgos comunitarios (CWM)

Para cada sitio se estimó el valor promedio ponderado por abundancia de los rasgos funcionales comunitarios (CWM por sus siglas en inglés de Community Weighted Mean; Garnier et al., 2004), empleando la información de la abundancia relativa por especie y por sitio obtenida en el Capítulo 2. Para las variables continuas (DM, CSA, AFE, Chl a, EUA) se utilizaron los valores medios de los rasgos mientras que para las variables categóricas (presencia de espinas, fenología foliar y tipo de hojas) se aplicó una codificación dicotómica (0–1). Por ejemplo, a las especies con espinas se les asignó el valor 1 y a las sin espinas el valor 0; a las especies siempreverdes se les asignó 1 y a

las caducifolias 0, y a las de hoja compuesta 1 y hoja simple 0. De este modo, los valores ponderados se interpretan como proporciones (proporción de individuos con espinas, proporción de individuos siempreverdes, proporción de individuos con hojas compuestas).

Se estimó el porcentaje de cobertura del rasgo, es decir, que tan bien representado está en la comunidad con los datos disponibles, y se seleccionaron aquellos con más del 70 % de cobertura; por lo tanto, se descartaron TCR, EUA y Chl α . En el caso del sitio El Bagual (BS), la cobertura de rasgos fue del 60 %, pero el sitio no se descartó, dado que la baja cobertura se debió a la alta abundancia relativa de la palmera *Syagrus romanzoffiana*, que no se incluyó en los análisis por no ser leñosa pero que resultó relevante en la estructura del bosque. El cálculo de CWM no se ve afectado, dado que normaliza por la abundancia total considerada (Ecuación 3.7):

$$CWM = \sum (AR_i \times \text{rasgo}) / \sum (AR_i) \quad \text{Ecuación 3.7}$$

Donde AR_i representa la abundancia relativa de las especies para las cuales se dispone de información del rasgo.

Variación de los rasgos comunitarios a lo largo del gradiente y entre tipos de bosque

La variación de los CWM de cada rasgo en el gradiente de precipitaciones y entre tipos de bosque se analizó mediante modelos lineales de dos factores (*Precipitación* y *Bosque*), incluyendo su interacción. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuos se verificaron mediante inspección gráfica y pruebas estadísticas (Shapiro-Wilk y Breusch-Pagan). Dado que cada combinación sitio - bosque se representó por un único valor de CWM, la potencia de las pruebas formales fue limitada; sin embargo, los gráficos de diagnóstico no mostraron patrones sistemáticos, por lo que se consideró que los supuestos del modelo se cumplían adecuadamente.

Comparación entre bosques para los rasgos no ponderables

Para las variables tasa de crecimiento relativo (TCR), clorofila *a* (Chl *a*) y eficiencia en el uso del agua (EUA), las cuales no pudieron ponderarse por abundancia relativa, se evaluaron las diferencias entre tipos de bosque mediante un modelo lineal de un factor (*Bosque*). La normalidad de los residuos se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk, y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene. En caso de incumplimiento de los supuestos, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Ordenamiento de los sitios en el espacio multidimensional de rasgos funcionales

Para explorar los patrones funcionales de las comunidades, se realizó un análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) a partir de los CWM de los rasgos. Dado que las variables combinaban medidas continuas y proporciones, se utilizó una matriz de disimilitud basada en la distancia de Gower, apropiada para datos mixtos (Pavoine et al., 2009). La ordenación NMDS se efectuó con la función *metaMDS* del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2007), considerando dos dimensiones ($k = 2$) y un máximo de 100 iteraciones (*trymax* = 100). La calidad del ajuste se evaluó mediante el valor de stress, considerando valores $< 0,1$ como indicadores de una buena representación (Kruskall y Wish, 1978).

Para identificar los rasgos que explican la estructura del espacio funcional, se ajustaron vectores de correlación (*envfit*) sobre la ordenación NMDS, utilizando 9.999 permutaciones para evaluar la significancia de cada variable. Este procedimiento se aplicó tanto a los rasgos funcionales comunitarios como a las variables ambientales asociadas a cada sitio (precipitación anual y distancia a cuerpos de agua). Se consideraron significativas las variables con $p \leq 0,05$. De manera complementaria, se calcularon correlaciones de Pearson entre los valores de los ejes 1 y 2 del NMDS y las variables ambientales, utilizando la función *cor.test* (base R).

Las diferencias multivariadas entre tipos de bosque se evaluaron mediante un análisis de varianza permutacional multivariado (PERMANOVA) (Anderson, 2017), empleando la función `adonis2` del paquete `vegan` (Oksanen et al., 2007). El análisis se basó en la misma matriz de distancia de Gower utilizada en la NMDS y consideró 9.999 permutaciones. El supuesto de homogeneidad de las dispersiones se verificó mediante la función `betadisper`, que evalúa las distancias de cada observación al centroide de su grupo, y su significancia se estimó con `permutest`.

Todos los análisis se realizaron con el lenguaje de programación R (R Core Team, 2022).

Resultados

Variación de atributos a lo largo del gradiente

En conjunto, entre un 23 % y un 54 % de las especies mostraron diferencias significativas en sus atributos entre los sitios, mostrando distintos patrones (Tabla 3.1). La tasa de crecimiento relativo (TCR), analizada en trece especies, fue significativamente diferente en cuatro especies de los bosques secos (BS) y en dos de los bosques estacionalmente secos (BES) ($p\text{-val} < 0,05$) (Tabla A-3.1 – Anexo 3) pero no se observó una tendencia clara asociada al gradiente de precipitaciones (Figura A3.1 – Anexo 3). De las diez y siete especies analizadas para DM, dos especies de los BS y dos especies de los BES presentaron diferencias significativas ($p\text{-val} < 0,05$) entre los sitios muestreados (Tabla A3.1 - Anexo 3) encontrándose los mayores valores en el sitio más seco (Figura A3.2 - Anexo 3). Para CSA también se analizaron diez y siete especies de las cuales cinco de los BS y dos de los BES presentaron diferencias significativas entre los sitios muestreados (Tabla A3.1 - Anexo 3). Algunas de las especies presentaron una tendencia a un mayor contenido de agua hacia la zona seca mientras que otras presentaron el patrón opuesto (Figura A3.3 - Anexo 3). Para el área foliar específica (AFE) se analizaron 15 especies de las cuales dos de los BS y dos de los BES presentaron diferencias significativas entre los sitios muestreados (Tabla A3.2 - Anexo 3) y en su mayoría (3 de 4) presentaron menor AFE en el sitio más húmedo en el que fueron muestreado (Figura A3.4 – Anexo 3). Diez especies fueron analizadas para contenido de clorofila a (Chl a) de las cuales tres de los BS y dos de los BES presentaron diferencias significativas entre sitios, pero sin una tendencia en el gradiente (Figura A3.5 – Anexo 3). Por último, se analizó la eficiencia en el uso del agua (EUA) en 6 especies, encontrándose diferencias significativas en dos de ellas (Figura A3.6 – Anexo 3).

Tabla 3.1: Resumen de las variaciones en los atributos morfofuncionales de las especies leñosas analizadas en el gradiente de precipitaciones de la región chaqueña. TCR = Tasa de crecimiento relativo; DM = Densidad de madera; CSA = Contenido saturado de agua en xilema activo; AFE = Área foliar específica; Chl *a* = Contenido de clorofila *a*; EUA = Eficiencia en el uso del agua

Rasgo	% de especies con diferencias significativas	Tendencia de seco a humedo	Observación	Figura (Anexo 3)
TCR	54 % (6/13 spp.)		Sin tendencia clara en las spp.	A3.1
DM	23 % (4/17 spp.)	↓		A3.2
CSA	35 % (7/17 spp.)	↑↓	Distintas tendencias entre las spp.	A3.3
AFE	27 % (4/15 spp.)	↓		A3.4
Chl <i>a</i>	50 % (5/10 spp.)	↑↓	Distintas tendencias entre las spp.	A3.5
EUA	33 % (2/6 spp.)	↓ –	Una spp. muestra tendencia y la otra no	A3.6

Variabilidad intra e interespecífica

La variabilidad intraespecífica mostro ser similar a la variabilidad interespecífica para la mayoría de las variables analizadas (Tabla 3.2). En DM y EUA, el CV inter fue significativamente mayor que el CV intra, indicando que en estos rasgos la variación entre especies fue más importante que la variación entre individuos de la misma especie (Tabla 3.2). En la TCR, si bien no se encontraron diferencias significativas, la variación intraespecífica superó ampliamente en magnitud a la interespecífica (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Rasgos funcionales analizados. Se indican los coeficientes de variación interespecíficos e intraespecíficos, así como el valor p de una prueba t (n = # sp, última columna, detalle de las especies y de los sitios para cada especie en Tabla A3.1 del Anexo 3). La estadística descriptiva corresponde a las especies incluidas en este análisis.

Rasgo	Coeficientes de variación			Valores del rasgo				
	CV intra	CV inter	p-val	Media	Mediana	Max	Min	# sp
TCR	1,658	0,737	0,9987	0,0072	0,0053	0,0184	0,00003	13
DM (g/dm ³)	0,088	0,175	< 0,001	0,73	0,77	0,96	0,39	17
CSA (%)	0,089	0,086	0,5811	78	66	200	50	17
AFE (m ² /kg)	0,118	0,101	0,7813	10,68	10,15	16,90	4,95	15
Chl <i>a</i> (mg/m ²)	0,163	0,187	0,1932	329,15	320,81	469,25	264,24	10
EUA (μmol CO ₂ /mol H ₂ O)	0,123	0,832	< 0,001	0,559	0,499	1,082	0,136	6

TCR se analizó con test de Wilconox por no cumplirse el supuesto de normalidad. El resto de las variables se analizaron un test T de una cola y la normalidad se verificó con el test de Shapiro.

Variación de rasgos comunitarios a lo largo del gradiente y entre tipo de bosques

La densidad de madera (DM) no presentó variaciones significativas con la *precipitación* (p-val = 0,2155) ni entre tipos de *bosque* (p-val = 0,2958) (Figura 3.2-A). Los valores de DM oscilaron entre 0,66 y 0,74 g/cm³ en todos los sitios. En contraste, el contenido saturado de agua del xilema (CSA) mostró diferencias significativas con la *precipitación* (p-val = 0,018) y entre tipos de *bosque* (p-val = 0,037), así como una interacción marginalmente significativa entre ambos factores (p-val = 0,063; Figura 3.2 - B). El modelo completo resultó significativo (p-val = 0,046; $R^2 = 0,77$), indicando que el conjunto de predictores explica una proporción sustancial de la variabilidad observada. En los BES se observó una disminución del CSA con el aumento de la precipitación (pendiente = - 0,0628 IC: - 0,1091 a - 0,0164), mientras que en los BS la pendiente no fue distinta de cero (pendiente = - 0,0089, IC: - 0,0442 a 0,0264).

Para el área foliar específica (AFE), el modelo explicó una proporción considerable de la variabilidad en AFE ($R^2 = 0,75$; p-val = 0,056), aunque ninguno de los efectos individuales ni la interacción resultaron estadísticamente significativos (p-val > 0,05).

En cuanto a los rasgos categóricos, la espinescencia, la fenología foliar y el tipo de hoja no mostraron diferencias estadísticamente significativas con la *precipitación* ni entre tipos de *bosque* (p-val > 0,16 en todos los casos; Figuras 3.2 – D a F).

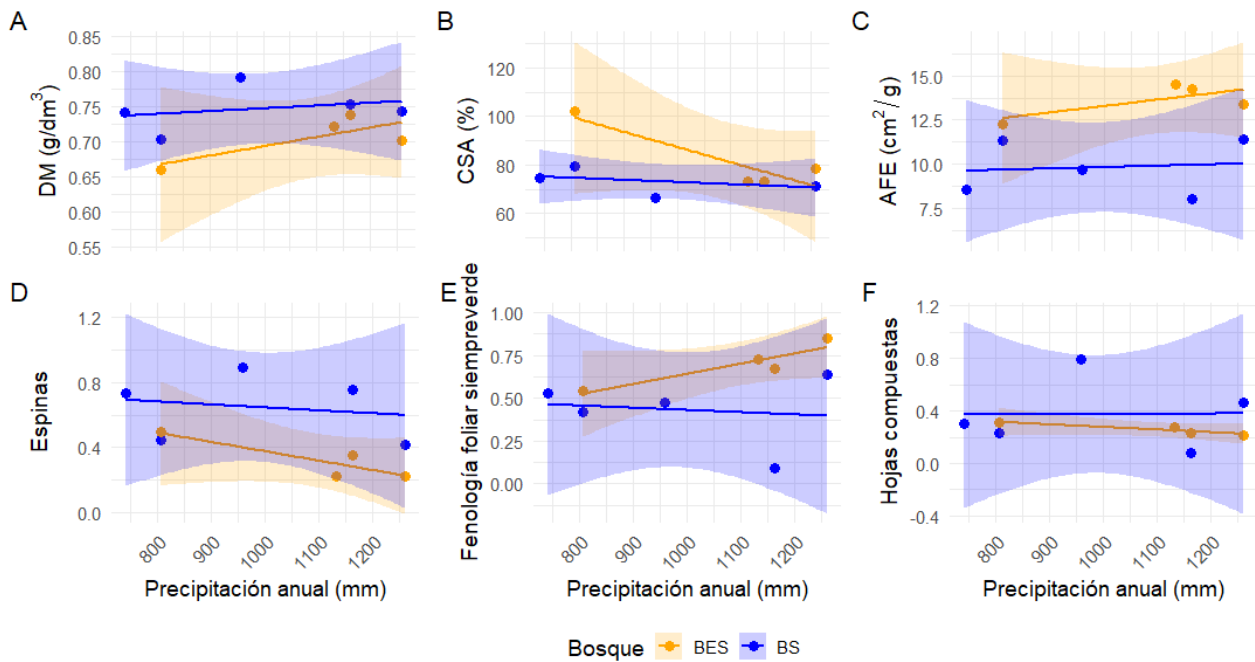


Figura 3.2: Variación de los rasgos funcionales comunitarios (CWM) en función del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES). A) Densidad de madera (DM); B) Contenido saturado de agua en xilema activo (CSA); C) Área foliar específica (AFE); D) Proporción es individuos con espinas; E) Proporción de individuos con fenología foliar siempreverde; F) Proporción de individuos con hojas compuestas. En todos los casos se utilizó un modelo lineal con dos factores cruzados (*precipitación* y *bosque*) y los supuestos se verificaron por inspección de gráficos de residuos.

Comparación entre bosques para los rasgos no ponderables

Al comparar entre los tipos de bosques se encontró una mayor concentración de Chl a en las especies del BS que en las especies del BES ($H = 9,44$; $p\text{-val} = 0,0021$) (Figura 3.4 -A). La EUA fue significativamente mayor ($F = 4,41$; $p\text{-val} = 0,0486$) en las especies del BES que en las del BS (Figura 3.4 - B). No se encontraron diferencias en la TCR al analizar entre BES y BS ($H = 2,39$; $p\text{-val} = 0,1223$).

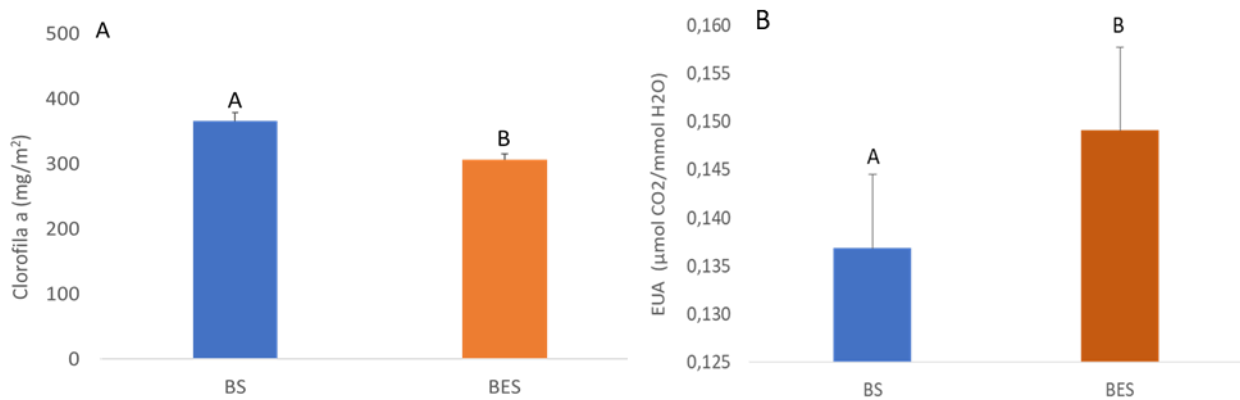


Figura 3.4: Comparación entre los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) para la concentración de Clorofila a (A) y la Eficiencia en el uso del agua (EUA) (B). Las barras de error muestran el error estándar. Letras distintas informan diferencias significativas (modelo lineal de un factor (*Bosque*) $p\text{-val} < 0,05$)

Ordenamiento de los sitios en el espacio multidimensional de rasgos funcionales

El análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) mostró diferencias significativas en la composición funcional comunitaria entre tipos de bosque ($R^2 = 0,41908$; $F = 5,0499$; $p\text{-val} = 0,0254$).

El análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) basado en los valores promedio ponderados por abundancia de los rasgos funcionales comunitarios (CWM) presentó una buena representación de las distancias originales en el espacio reducido ($\text{stress} = 0,04$) (Figura 3.3).

Se distinguieron dos agrupamientos principales correspondientes a los BS y a los BES, con escasa superposición entre ellos. Los BS se ubicaron predominantemente hacia el extremo negativo del eje 1, asociado a rasgos más conservativos, como mayor proporción de espinas y mayor densidad de madera, mientras que los BES se agruparon hacia el extremo positivo, asociado a rasgos más adquisitivos, como mayor AFE y mayor proporción de individuos con fenología foliar siempreverde (Figura 3.3).

El ajuste de vectores de rasgos funcionales sobre la ordenación NMDS mostró asociaciones significativas para la mayoría de los rasgos considerados ($p\text{-val} \leq 0,01$). Los rasgos con mayor contribución al gradiente funcional fueron la densidad de madera (DM; $r^2 = 0,96$; $p\text{-val} = 0,0001$), el área foliar específica (AFE, $r^2 = 0,91$; $p\text{-val} = 0,001$), la fenología foliar siempreverde (SV; $r^2 = 0,82$; $p\text{-val} = 0,005$) y la proporción de espinas ($r^2 = 0,92$; $p\text{-val} = 0,0005$). Estos rasgos se distribuyeron en direcciones opuestas sobre el primer eje del NMDS, que puede asociarse a un gradiente entre estrategias conservativas y adquisitivas. El contenido saturado de agua del xilema (CSA; $r^2 = 0,80$; $p\text{-val} = 0,0028$) también se asoció significativamente con la estructura funcional comunitaria, principalmente sobre el segundo eje. En cambio, el tipo de hoja (simple o compuesta) no mostró una asociación significativa ($p\text{-val} = 0,16$).

Las variables ambientales no resultaron significativamente asociadas al espacio funcional (*envfit*, $p\text{-val} > 0,05$). Sin embargo, la correlación lineal de Pearson entre los valores del eje 1 del NMDS y la distancia a cuerpos de agua fue alta y marginalmente significativa ($r = -0,65$; $p\text{-val} = 0,057$). En cambio, la precipitación media anual no mostró una correlación significativa con ninguno de los ejes ($p > 0,05$).

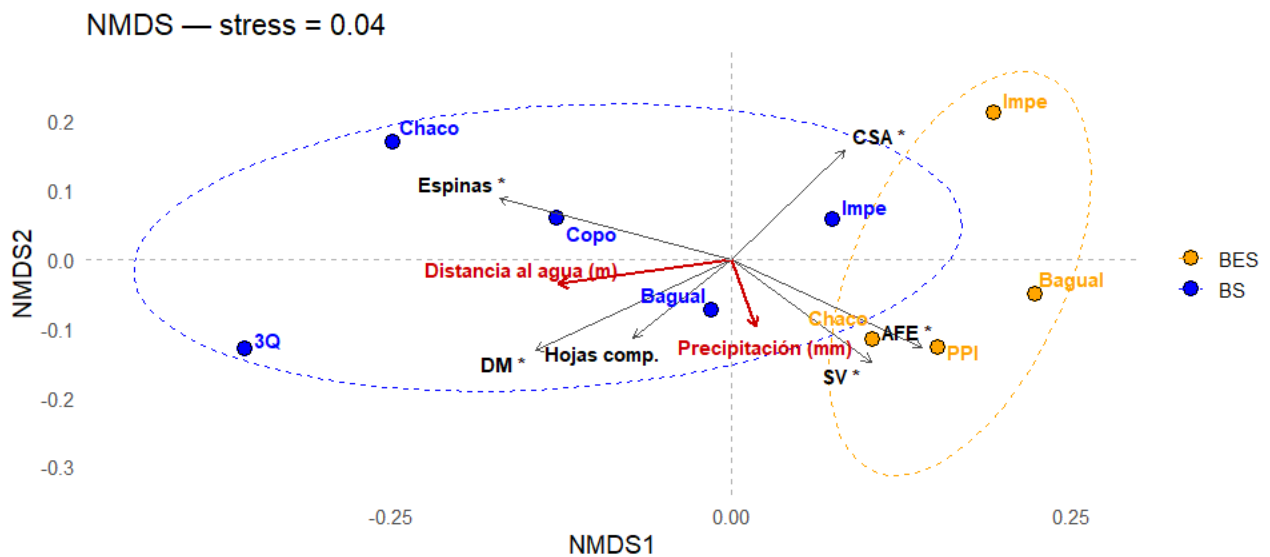


Figura 3.3. Ordenación no métrica multidimensional (NMDS) basada en los valores comunitarios ponderados (CWM) de rasgos funcionales en sitios de Bosques Secos (BS) y Bosques Estacionalmente Secos (BES). Las elipses indican intervalos de confianza del 68% para cada tipo de bosque. Las flechas negras representan los vectores de rasgos funcionales, y las rojas las variables ambientales ajustados mediante *envfit*. Se destacan con asterisco (*) los rasgos con correlaciones significativas (*envfit*, $p \leq 0,05$). El valor de *stress* indica la calidad de ajuste.

Discusión

A diferencia de lo esperado bajo el marco de los filtros ambientales clásicos (Keddy, 1992; Díaz et al., 1998) y de las predicciones planteadas, los resultados de este capítulo mostraron que los atributos de las especies no respondieron de manera uniforme a lo largo del gradiente de precipitaciones. Como señalan Albert et al. (2011), los rasgos funcionales pueden exhibir curvas de respuesta idiosincrásicas ante gradientes abióticos, lo que sugiere que las respuestas funcionales no son moduladas exclusivamente por la precipitación regional. En este sentido, las variaciones observadas en los atributos funcionales de las especies leñosas de la Región Chaqueña reflejan respuestas complejas y no lineales. Es importante destacar que las comparaciones de los atributos se realizaron dentro de cada tipo de bosque (BS o BES), es decir, que cada especie fue muestreada en un solo tipo de bosque a lo largo del gradiente, por lo cual no fue posible evaluar directamente el efecto de la disponibilidad de agua local sobre los atributos. La ausencia de un patrón claro asociado a la precipitación coincide con resultados previos, como los de Poorter et al. (2018), quienes tampoco encontraron relación entre la tasa de crecimiento individual y la disponibilidad de agua. Del mismo modo, Croft et al. (2017) reportaron que la concentración de clorofila foliar está más fuertemente influida por las condiciones microambientales, como la irradiancia, la edad foliar o el estrés hídrico puntual, que por el promedio de las precipitaciones.

La variabilidad intraespecífica observada en los rasgos puede deberse tanto a diferencias genéticas como a plasticidad fenotípica (Violle et al., 2012). Determinar cuál de estos mecanismos predomina en las especies analizadas requerirá estudios complementarios, pero en ambos casos la existencia de variación intraespecífica constituye una ventaja adaptativa, al conferir a las especies mayor capacidad de ajuste frente a la heterogeneidad ambiental y a perturbaciones como las invasiones biológicas o el pastoreo (Hughes y Stachowicz, 2004). La plasticidad, entendida como un

rasgo con valor funcional en sí mismo, ha sido propuesta como un mecanismo clave que permite a las poblaciones persistir ante cambios ambientales al incrementar la probabilidad de expresar fenotipos adecuados (Matesanz et al., 2010; Benito-Garzón et al., 2011). En este contexto, las diferencias intraespecíficas detectadas en la densidad de madera (DM), el contenido saturado de agua (CSA), el área foliar específica (AFE), la tasa de crecimiento relativo (TCR), el contenido de clorofila *a* (Chl *a*) y la eficiencia en el uso del agua (EUA) constituyen un aporte valioso al conocimiento sobre la variabilidad funcional intraespecífica en ecosistemas secos, un aspecto subrepresentado en bases de datos globales (Kattge et al., 2020; Maestre et al., 2021, 2024).

El análisis de los coeficientes de variación (CV) intra e interespecíficos mostraron patrones consistentes con lo reportado en la literatura. En la DM y la EUA predominó el CV interespecífico, lo que sugiere una fuerte conservación filogenética de estos rasgos (Chave et al., 2009; Wright et al. 2010; Lachenbruch y McCulloh, 2014; Pronger et al., 2019). En cambio, en CSA, Chl *a* y AFE, los valores de CV intra e inter fueron similares, indicando que una fracción importante de la variabilidad total se debe a la plasticidad intraespecífica. Este patrón, bajo CV intra en DM y alto en AFE, coincide con el metaanálisis de Siefert et al. (2015). En el caso de la TCR, el CV intra tendió a superar al inter, lo que sugiere una alta plasticidad funcional del crecimiento individual, probablemente asociada a variaciones locales en la disponibilidad de agua o luz dentro de los sitios. Este resultado refuerza la idea de que la variabilidad intraespecífica puede ser relevante tanto entre comunidades como dentro de ellas (Siefert et al., 2015).

A nivel comunitario, los análisis basados en CWM reflejaron principalmente cambios en la composición específica, dado que se utilizó un enfoque de CWM fijo (es decir, el valor medio del rasgo para cada especie). Si bien este método es adecuado cuando no se dispone de atributos para todas las especies, implica que las diferencias observadas se deben principalmente al reemplazo de

especies o cambios en su abundancia relativa (Leps et al., 2011). Considerando los resultados obtenidos, sería valioso en el futuro incorporar mediciones específicas de atributos por sitio (CWM especie-sitio específicos) para evaluar de manera más precisa la contribución relativa de la variabilidad intra e interespecífica a los patrones funcionales comunitarios observados (Leps et al., 2011). Aun con estas limitaciones, el CWM utilizado aportó información valiosa, mostrando que los BS y BES se diferencian funcionalmente por su estructura morfofuncional comunitaria, en concordancia con lo reportado para otras comunidades ricas en especies (Ackerly y Cornwell, 2007; Cornwell y Ackerly, 2009; Albert et al., 2010). Además, los resultados de Siefert et al (2015) apoyan el uso del CWM fijo para estudios que examinan la relación de los rasgos con factores ambientales. Dado que las especies incluidas representan aproximadamente el 70 % de la cobertura total y corresponden a las dominantes (Morello, 2012; Oyarzabal et al., 2018), esta aproximación resulta adecuada para inferir patrones comunitarios (Cornelissen et al. 2003, Gross et al., 2008). En línea con la hipótesis de razón de biomasa (Grime, 1998; Garnier et al., 2004), los rasgos de las especies dominantes son los principales determinantes de los procesos ecosistémicos (Lavorel y Garnier 2002; Diaz et al., 2004; Garnier et al. 2004; Conti y Diaz 2013), aunque estudios recientes resaltan también el rol de especies con baja dominancia en la diversidad funcional (Mouillot et al., 2013; Tang et al., 2023).

A nivel general, se esperaba que los rasgos funcionales presentaran valores asociados a una estrategia adquisitiva con mayores precipitaciones, sin embargo, no se observaron variaciones significativas en la mayoría de los rasgos en ninguno de los bosques. Este resultado contrasta con descripciones clásicas que reportan un incremento de caracteres xéricos hacia el Chaco Semiárido (Ragonesse y Castiglioni, 1970; Morello, 2012). En los BES se observó una disminución significativa en el CSA, tendencias al aumento del AFE y de la proporción de individuos siempreverdes, y a la disminución en la espinescencia. A su vez, en todas las variables analizadas, los BS mostraron

tendencias a valores más asociados a una más estrategia conservativa que los BES, como por ejemplo mayor espinescencia y menor fenología siempreverde. Esta diferencia en espinescencia y fenología foliar entre estos tipos de bosques fue registrada por Maturo (2008) en la Reserva El Bagual. Por su parte, Placci (1994) describe cambios en la fenología foliar de los bosques asociados a la distancia al río Pilagá (en el este de Formosa) y encuentra mayor fenología siempreverde en los bosques más cercanos al río.

En cuanto a los rasgos no ponderados, el contenido promedio de Chl *a* fue mayor en los BS que en los BES, lo cual concuerda con la tendencia (aunque no significativa) de mayor AFE en los BES, dado que un mayor AFE implica una menor concentración de clorofila por unidad de área (Marenco et al., 2009). Los valores promedio de EUA fueron mayores en los BES, en sentido opuesto a lo esperado bajo una hipótesis estricta de estrés hídrico. Sin embargo, el predominio del CV interespecífico sugiere que las diferencias se deben principalmente a la identidad específica más que a la plasticidad funcional, en concordancia con estudios que señalan que los rasgos fisiológicos ligados al intercambio gaseoso poseen una base estructural más conservada que los morfológicos (Wright et al., 2010; Pronger et al., 2019). Dado que esta variable sólo fue medida en tres especies de cada tipo de bosque, sería necesario incluir más especies para evaluar mejor las diferencias del rasgo a nivel comunitario.

El análisis del espacio funcional multidimensional evidenció que la diferenciación funcional entre comunidades está más vinculada a condiciones locales de disponibilidad de agua que al patrón regional de precipitaciones. La separación entre BS y BES se explicó principalmente por el eje 1, correlacionado negativamente con la distancia a cuerpos de agua. Valores positivos en este eje se asociaron a rasgos adquisitivos (mayor AFE y fenología siempreverde), mientras que los negativos se asociaron a rasgos conservativos (mayor DM y espinescencia). En conjunto, estos resultados

indican que las comunidades más cercanas a cuerpos de agua (los BES) exhiben estrategias más adquisitivas, mientras que las más alejadas (los BS) presentan estrategias conservativas. Este patrón refuerza la idea de que, en ecosistemas heterogéneos como el Chaco, las condiciones hidrológicas locales y el microrelieve son determinantes inmediatos de las estrategias funcionales (Lewis, 1991; Placci, 1994; Barberis et al., 2005).

En síntesis, los resultados concuerdan parcialmente con la hipótesis propuesta. Los atributos morfofuncionales y los rasgos comunitario no presentaron un patrón asociado al gradiente de precipitaciones. Los BES mostraron tener características más adquisitivas que los BS, dado por la cercanía a cuerpos de agua. Esto sugiere que la estructura funcional de las comunidades leñosas de la Región Chaqueña está muy influida por la hidrología local. Desde una perspectiva aplicada, estos resultados ofrecen información relevante para el manejo y conservación de los bosques de la Región Chaqueña, ya que la comprensión de las estrategias funcionales permite anticipar sus respuestas frente a escenarios de mayor aridez y variabilidad climática. En un contexto de aumento en la frecuencia de olas de calor y sequías prolongadas (Maestre et al., 2016; Geirinhas et al., 2023; Feron et al., 2024; UNNE, 2025), es probable que las comunidades experimenten desplazamientos hacia estrategias más conservativas. Según Ackerly (2003), ante cambios ambientales las primeras respuestas se manifiestan a través de la plasticidad intraespecífica, seguidas por el reemplazo de especies y, eventualmente, por cambios genéticos dentro de las poblaciones. Así, se puede anticipar una reconfiguración funcional de las comunidades hacia rasgos más conservativos si la aridificación regional se intensifica.

Biomasa aérea, capacidad fotosintética y productividad primaria neta aérea de los bosques secos y estacionalmente secos de la región chaqueña

Introducción

Importancia de los bosques en el ciclo del carbono

Los ecosistemas forestales desempeñan un papel fundamental en la regulación climática del planeta al actuar como sumideros de carbono, fijando dióxido de carbono (CO_2) atmosférico a través de la fotosíntesis y almacenándolo en forma de biomasa vegetal y materia orgánica del suelo (Eggleston et al., 2006). En particular, los bosques subtropicales húmedos pueden tener una alta capacidad de fijación de carbono, siendo así sumideros de dióxido de carbono (CO_2) de importancia global (Zhang et al., 2016). El carbono almacenado en la biomasa viva de los árboles sobre el suelo, es decir, la biomasa aérea (BA), constituye uno de los principales reservorios de carbono de los ecosistemas terrestres (Gibbs et al., 2007). Por ello, es importante comprender la dinámica del carbono de los bosques, y en particular, cómo varían las reservas de carbono en relación con las condiciones ambientales (Keith et al., 2009).

Biomasa aérea

En los bosques, la BA se estima, tradicionalmente, a partir de ecuaciones alométricas que relacionan la BA con parámetros de fácil medición, como el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura del árbol y la densidad de la madera (Chave et al., 2005). Existe una amplia diversidad de ecuaciones alométricas de distinto alcance, desde más generales (Brown et al., 1989; Brown, 1997; Enquist et al., 1999; West et al., 1999; Pilli et al., 2006), pasando por ecuaciones ecosistema-específicas (Chave et al., 2005; Chave et al., 2014; Sato et al., 2015) hasta especie-específicas (Iglesias y Barchuk, 2010; Álvarez et al., 2011; Maggio, 2014). En la Región Chaqueña, Sato et al. (2015) desarrollaron ecuaciones ajustadas a las condiciones estructurales y climáticas del sistema, que ofrecen estimaciones más precisas que las ecuaciones generales de Chave et al. (2005), por lo que resultan adecuadas para estudios locales.

Capacidad fotosintética

La acumulación de biomasa está fuertemente asociado a la capacidad fotosintética de la vegetación dado que el carbono fijado mediante fotosíntesis constituye la base del crecimiento vegetal. Así, una menor capacidad fotosintética, puede llevar a una menor acumulación de biomasa (Reich et al., 1997; Lambers et al., 2008). La clorofila absorbe radiación fotosintéticamente activa (RFA) dentro del rango de luz visible del espectro (400 a 700 nanómetros) y transforma la energía lumínica en energía química. El proceso fotosintético está condicionado por la disponibilidad de recursos, como la luz, el agua y los nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) (Chapin et al. 2002).

En ecosistemas forestales, un estimador de la capacidad fotosintética es el Índice de Área Foliar (IAF) ya que representa la cantidad de biomasa foliar del ecosistema, expresando la relación entre el área foliar total y la superficie del suelo (Bonan, 2015). Este índice determina la cantidad de

radiación solar que puede ser interceptada por la vegetación y, por tanto, la energía disponible para el proceso fotosintético. Se relaciona estrechamente con la productividad primaria bruta (PPB) del ecosistema, es decir, con el carbono absorbido total (Chapin et al., 2002, Muraoka et al., 2010) y con la productividad primaria neta (PPN) (Gower et al., 1992). La magnitud del IAF es muy variable espacial y temporalmente, y depende de la composición de las especies, la etapa de desarrollo, la estacionalidad, las condiciones predominantes del sitio (disponibilidad de agua y nutrientes del suelo) (Gower et al., 1992) y las prácticas de manejo (Le Dantec et al., 2000). Estudiar la dinámica del IAF en el espacio y en el tiempo permite evaluar el crecimiento y vigor de la vegetación (Gobron, 2008). Además, el IAF se vincula directamente con la fracción de la Radiación Fotosintéticamente Activa (fRFAA), que representa la proporción de radiación solar en el rango de la RFA que es efectivamente interceptada y absorbida por las hojas (Liu et al., 2018). Este parámetro es clave para comprender los flujos de energía y carbono entre la vegetación y la atmósfera, y es a su vez un insumo esencial para estimar la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Monteith, 1972; Liu et al., 2018).

Índice de vegetación

El estudio conjunto del IAF y la fRFAA permite evaluar el potencial fotosintético de las comunidades vegetales, pero su medición directa en campo suele ser laboriosa y restringida temporalmente. En este sentido, los índices de vegetación derivados de sensores remotos, como el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), constituyen herramientas eficaces para monitorear la dinámica de la vegetación a escalas espaciales y temporales amplias (Paruelo, 2008). Los sensores remotos pasivos captan la radiación solar reflejada en distintas longitudes de onda (bandas) por la superficie terrestre. La reflectancia, definida como la proporción entre la radiación reflejada y la radiación incidente, varía en función del tipo de cobertura (vegetación, suelo, agua,

nieve, etc) que se encuentra en la superficie (Franco, 2017). El NDVI se basa en la diferencia entre la reflectancia del infrarrojo cercano (NIR) (altamente reflejada por el tejido vegetal sano) y la del rojo visible (fuertemente absorbida por la clorofila) (Paruelo et al., 1997). La variación temporal y espacial del NDVI refleja así los cambios en la biomasa verde, por lo que se correlaciona con el IAF, la fRFAA y la PPNA (Fensholt et al., 2004; Davison et al., 2011). En ecosistemas secos, donde la precipitación y el balance hídrico determinan la fenología, el NDVI constituye un indicador sensible de la respuesta de la vegetación frente a eventos climáticos (Paruelo, 2008).

Productividad primaria neta aérea

La PPN, definida como la tasa de acumulación de biomasa por unidad de área y de tiempo (Roy et al., 2001), es un determinante importante de la cantidad de material orgánico disponible para los niveles tróficos superiores y puede indicar la magnitud y la renovación de los ciclos de carbono y nutrientes de ese ecosistema, y los posibles tiempos de respuesta a las perturbaciones (Malhi et al., 2011). Su componente aérea (PPNA) puede estimarse a partir del modelo de eficiencias propuesto por Monteith (1972), según el cual la productividad depende de la cantidad de RFA, de la fRFAA y de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), entendida como la capacidad del ecosistema para convertir la energía absorbida en biomasa (Ruimy et al., 1994). Este modelo, ampliamente utilizado en la actualidad, constituye una base teórica robusta para integrar observaciones de campo con datos satelitales y así estimar la productividad ecosistémica (Cristiano, 2004; Fensholt et al., 2004; Liu et al., 2018; Baldassini y Paruelo, 2020; Diaz Villa, 2020). Las interrelaciones fisiológicas entre la disponibilidad hídrica, el IAF (o la fRFAA) y la PPN sugieren que los cambios en el balance hídrico, causados por cambios en la precipitación, la temperatura o la demanda de evaporación, influyen en la estructura y la PPN de los ecosistemas forestales (Gower, 2003).

Contexto regional

El agua es el principal recurso limitante para la actividad biológica en las tierras áridas (Maestre et al., 2016) y en la Región Chaqueña argentina, la disponibilidad de agua condiciona la estructura comunitaria y de la vegetación (ver capítulo 2) y los rasgos funcionales de los bosques (ver capítulo 3). En la región hay antecedentes de estudios de biomasa aérea y/o productividad en la zona del Chaco Seco (Gasparri y Manghi, 2004; Gasparri et al., 2008; Gasparri et al., 2010; Gasparri y Baldi, 2013; Tiedemann, 2024), en el Chaco Húmedo Paraguayo (Fernandez et al., 2021) y de comparación entre bosque en el este de Formosa (Bigerna, 2019) pero no hay trabajos que analicen estas variables a lo largo del gradiente entre ambos tipos de bosques. En este contexto, comprender cómo varían la biomasa aérea, la capacidad fotosintética y la productividad primaria a lo largo del gradiente hídrico es fundamental para evaluar la contribución de estos ecosistemas al ciclo regional del carbono (Blundo et al., 2018).

Objetivo

Los **objetivos específicos** de este capítulo fueron

- Estimar las variables ecosistémicas de los Bosques Secos y Estacionalmente Secos de la Región Chaqueña Argentina, integrando datos de campo con índices espectrales derivados de sensores remotos.
- Analizar las variaciones en las variables ecosistémicas a lo largo del gradiente de precipitación y entre tipo de bosques (BS y BES).

Hipótesis y predicciones:

En este contexto, se plantea como **hipótesis** que la disponibilidad hídrica condiciona la capacidad de fijación (capacidad fotosintética) y almacenamiento (biomasa) de carbono, y la productividad primaria neta aérea.

- En el gradiente de precipitaciones se espera que la BA, el IAF, el NDVI y la PPNA de cada tipo de bosque aumente de oeste (más seco) a este (más húmedo).
- Comparando entre bosques se espera que la BA, el IAF, el NDVI y la PPNA presenten mayores valores en los BES que los BS, dado que los BES se encuentran en proximidad de cuerpos de agua.

Materiales y métodos

Biomasa Aérea

Se estimó la biomasa aérea (BA) de cada sitio (Figura 2.1) como la sumatoria de la biomasa estimada para cada árbol (BA_i) muestreado en las parcelas de diversidad de especies leñosas (Capítulo 2) utilizando ecuaciones alométricas basadas en el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total (H) desarrolladas por Sato et al. (2015). En el caso de individuos multi fuste se consideró cada fuste como un individuo independiente para estos cálculos (Alder, 1980). La ecuación del Chaco Seco se utilizó en PN Copo, PN El Impenetrable y Estancia “Los 3 Quebrachos” (Ecuación 4.1) y la ecuación del Chaco Húmedo en PP Pampa del Indio, PN Chaco y RP El Bagual (Ecuación 4.2). Además, en el caso del BES de El Bagual donde se encontró una alta densidad de palmeras Pindó (*Syagrus romanzoffiana*, Capítulo 2) se utilizó una ecuación específica para palmeras propuesta por Pearson et al. (2005) y utilizada por Rosenfield y Souza (2014) para esta especie (Ecuación 4.3). Además, se estimó la contribución a la BA que realizó cada especie al ecosistema como la sumatoria de la biomasa estimada para cada árbol de esa especie en cada sitio.

Chaco Seco	$BA = 0,2147 * (DAP^2 * H)^{0,8391}$	Ecuación 4.1
Chaco Húmedo	$BA = 0,1431 * (DAP)^{2,442}$	Ecuación 4.2
Palmeras	$BA = 6,66 + 12,826 * H^{0,5} * \ln (H)$	Ecuación 4.3

Índice de área foliar y fracción de la radiación fotosintéticamente activa

Se midió el Índice de Área Foliar (IAF) y la fracción de la Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (fRFAA) mediante un método no destructivo utilizando un ceptómetro AccuPAR Lp-80 (Decagon Devices, Pullman, WA, EE. UU.). Este ceptómetro mide la Radiación Fotosintéticamente

Activa (RFA) en 1 m lineal con 8 sensores de radiación solar (flujo de fotones/m² seg). La radiación incidente (RFAi) en un dosel puede ser absorbida (RFAa), transmitida (RFAt) y reflejada (RFAr). En este trabajo, la RFAr fue despreciada ya que en el dominio RFA del espectro electromagnético las hojas absorben la mayor proporción de la energía (Cristiano, 2010; Díaz Villa, 2020). En cada sitio se estableció una transecta de 100 m, con 10 puntos distanciados cada 10 m. Las mediciones se realizaron en días despejados al mediodía (entre las 12 y las 13:30) en invierno (2017, 2018 y 2019), primavera (2019) y verano (2018, 2019, 2020). Para realizar las estimaciones de cada punto de la transecta, se tomaron 6 mediciones de RFA incidente (fuera del dosel) y 6 mediciones de la RFA transmitida (RFAt) (debajo del dosel) que el ceptómetro promedia automáticamente devolviendo un valor de RFAi y uno de RFAt por punto de muestreo. Así, se obtuvieron 10 valores por sitio en cada estación medida. El IAF es estimado automáticamente por el ceptómetro basándose en el modelo de transferencia radiativa (RTM, del inglés Radiative Transfer Models) a través del dosel (Goudriaan, 1988). La fRFAA se estimó mediante la ecuación 4.4.

$$fRFAA = 1 - (RFAt / RFAi)$$

Ecuación 4.4 (Cristiano, 2010)

Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)

Se utilizó la página LandViewer (EOS Data Analytics) para generar las series temporales del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) para cada uno de los sitios. La página genera las series temporales usando imágenes del sensor radiómetro de barrido multicanal OLI (Operational Land Imager) del satélite Landsat 8 (Landsat Data Continuity Mission). Este satélite tiene una órbita sincrónica con el Sol a una altitud de 705 km y con un ciclo de 233 órbitas, por lo que cubre todo el globo terrestre cada 16 días (excepto las latitudes polares más altas) y tiene una resolución espacial de 30m. Luego del reconocimiento a campo de los sitios de estudio, se

establecieron las coordenadas geográficas de los mismos para definir las áreas de interés (Tabla 4.1). Estas áreas de interés son polígonos definidos en función de las zonas donde se llevaron a cabo los muestreos en el campo y con reconocimiento visual en Google Earth Pro (2024) (Figura 4.2). Los path-row utilizados por la página LandViewer para generar las series fueron: 226-078, 227-078, 227-079, 228-077, 228-078, 228-079 y 229-078.

Tabla 4.1: Referencia geográfica del centro de las áreas de interés utilizadas en LandViewer. RP: reserva provincial, PN: parque nacional, PP: parque provincial, BS: Bosque Seco, BES: Bosque Estacionalmente Seco.

Sitio	Bosque	Latitud (°)	Longitud (°)	Altitud (m)
RP El Bagual	BS	26°17'24.96"S	58°49'44.62"O	76
	BES	26°19'41.66"S	58°46'29.31"O	82
PN Chaco	BS	26°50'42.18"S	59°36'23.97"O	81
	BES	26°48'20.35"S	59°36'49.72"O	84
PP Pampa del Indio	BES	26°15'3.96"S	59°58'13.16"O	102
Estancia Los 3 Quebrachos	BS	27° 2'3.67"S	61°24'34.98"O	111
PN El Impenetrable	BS	25° 5'50.11"S	61° 5'15.21"O	142
	BES	25° 8'34.79"S	61° 6'32.82"O	141
PN Copo	BS	25°52'29.13"S	61°56'1.92"O	174

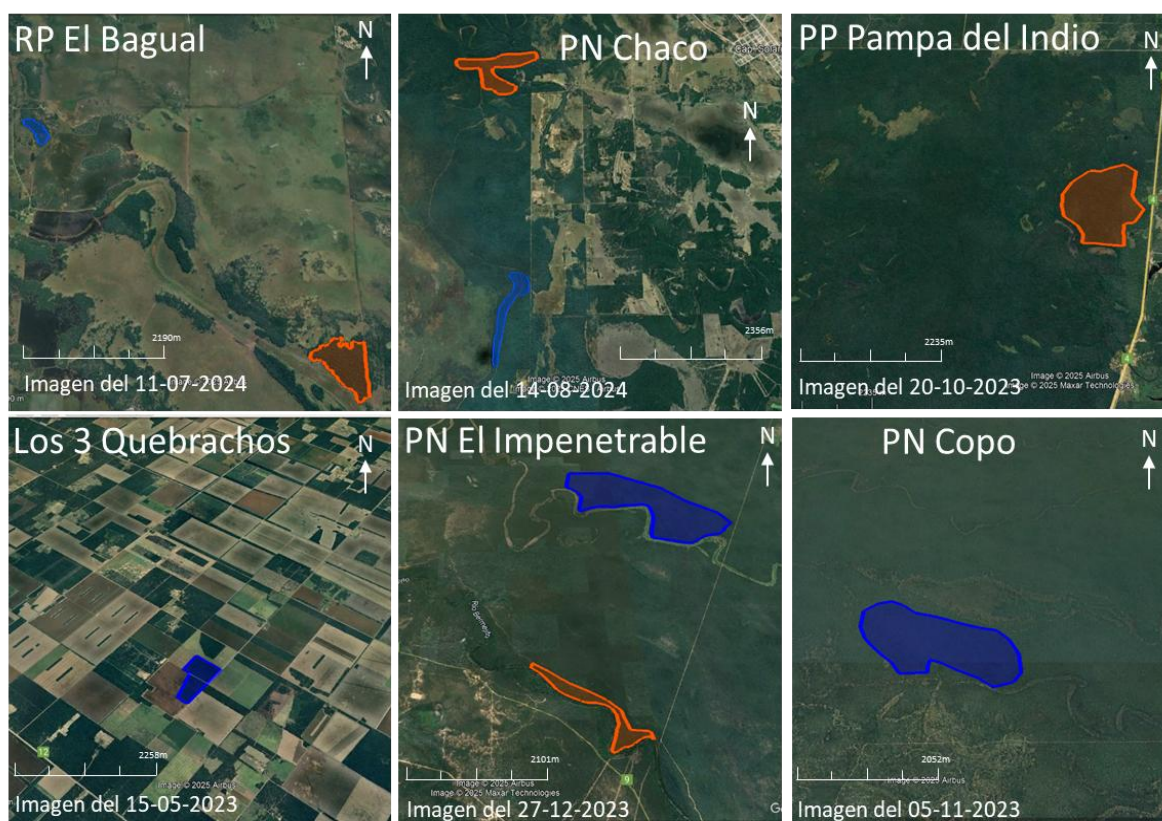


Figura 4.2: Polígonos de las áreas de interés utilizadas en Landviewer. En azul áreas de Bosque Seco y en naranja de Bosque Estacionalmente Seco. RP: reserva provincial, PN: parque nacional, PP: parque provincial

El NDVI utiliza las diferencias en la reflectancia (ρ) de los tejidos fotosintéticos en las fracciones del rojo (R) e infrarrojo cercano (IRC) del espectro electromagnético (Ecuación 4.5). En el caso del sensor OLI, el rojo corresponde a la banda 4 (0,63 – 0,67 μ m) y el IRC corresponde a la banda 5 (0,85 – 0,88 μ m) (Figura 4.1).

$$NDVI = \frac{\rho_{IRC} - \rho_R}{\rho_{IRC} + \rho_R}$$

Ecuación 4.5

$$NDVI = \frac{\text{banda 5} - \text{banda 4}}{\text{banda 5} + \text{banda 4}}$$

Las series de NDVI desde agosto de 2015 hasta junio de 2020 utilizadas se confeccionaron a partir de la media y el desvío estándar proporcionados por la página Landviewer. La página los

calcula a partir del conjunto de pixeles para cada área de interés en cada fecha. Así, se obtuvo una serie de datos para cada tipo de bosque en cada sitio de muestreo (9 series, 4 de BES y 5 de BS). En cada serie, se revisó imagen por imagen para verificar que no tuvieran nubes y, si las tenían, se eliminaron esos datos de la serie de tiempo.

Para cada sitio se calculó la media de cada año (2016, 2017, 2018 y 2019) y la media de los 4 años, con sus desvíos estándares correspondientes. Con estos datos se calculó el coeficiente de variación entre años ($CV \text{ Inter-Anual} = (\text{desvío}/\text{media}) * 100$). Por otro lado, se calculó la media de cada mes con los datos de los 4 años (p. ej. se promediaron los 4 enero), la media general de esos 12 meses “modelo” y el desvío estándar. Con estos datos se calculó el coeficiente de variación dentro del año para cada sitio ($CV \text{ Intra-Anual} = (\text{desvío}/\text{media}) * 100$). Las cuatro series de NDVI de los BES se promediaron para obtener una serie de NDVI media (con su desvío estándar) que represente a los BES y el mismo procedimiento se realizó con las cinco series de los BS.

Productividad primaria neta aérea

Se estimó la productividad primaria neta aérea (PPNA) de cada sitio por mes para los años 2016 a 2019 a través del modelo utilizado por Ruimy et al. (1994) basado en el modelo de eficiencias de Monteith (1972) (Ecuación 4.6).

$$PPNA = EUR * RFA * fRFAA$$

Ecuación 4.6

Donde EUR es la eficiencia en el uso de la radiación y se utilizó como valor de referencia para los bosques del Chaco una $EUR = 0,51 \text{ g MS} / \text{MJ} * \text{m}^2$ (Baldassini y Paruelo, 2020) y la RFA se estimó como el 47 % la radiación global diaria incidente (Diaz Villa, 2020). Se utilizaron los valores de radiación global incidente diaria reportados para cada sitio por Grossi Gallegos y Righini (2007) con los que se calculó a un valor mensual. La fRFAA para cada mes se estimó a través de los datos de

NDVI. Se analizó la relación entre el IAF y el NDVI y, entre el fRFAA y el NDVI utilizando los valores de NDVI correspondientes al día de la medición de campo o se consideró al día más cercano a la medición de campo. Se ajustaron modelos lineales, polinómicos de 2do grado, exponenciales y logarítmicos y se seleccionó el modelo más adecuado en función del criterio de Akaike (AIC) (Akaike, 1974). En el caso de IAF el modelo que mejor ajustó fue el logarítmico y en el caso de fRFAA fue el lineal.

Análisis estadísticos

Biomasa aérea

Se analizó la variación de la biomasa aérea (BA) a lo largo del gradiente y entre tipos de bosque mediante un modelo lineal mixto con dos efectos fijos cruzados (*Precipitación * Bosque*) y *Sitio* como efecto aleatorio. Los modelos se ajustaron con la función `lmer()` del paquete `lme4` (Bates et al., 2015). Se verificaron los supuestos del modelo por inspección visual de los residuos. Ante la evidencia de heterocedasticidad, se probaron modelos con estructuras de varianza en `nlme::lme` (Pinheiro y Bates, 2000) y en función del AIC se seleccionó el modelo que estructuró una varianza por tipo de bosque (`varIdent(~1|Bosque)`). Adicionalmente, se analizó la diferencia entre bosques con un modelo lineal mixto de un factor fijo (*Bosque*) con *Sitio* como factor aleatorio al que también se le modeló la varianza y se verificaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad por inspección visual de los gráficos de residuos.

Índice de área foliar (IAF) y fracción de la radiación fotosintéticamente activa (fRFAA)

Se analizó la variación en el IAF entre estaciones del año (invierno, primavera y verano) y entre tipos de bosque mediante un modelo lineal mixto con dos efectos fijos cruzados (*Estación * Bosque*) y *Sitio* como efecto aleatorio. Los modelos se ajustaron con la función `lmer()` del paquete

lme4 (Bates et al., 2015). Los supuestos se verificaron mediante inspección de residuos. Ante la evidencia de heterocedasticidad, se evaluaron estructuras de varianza con nlme y se seleccionó, según AIC, un modelo con varianzas heterogéneas por Estación × Bosque (weights = varIdent (form = ~ 1 | Estación*Bosque)). Las comparaciones *a posteriori* entre estaciones dentro de cada bosque se realizaron con emmeans (ajuste de Tukey, $\alpha = 0.05$).

Se analizó la variación en el IAF a lo largo del gradiente y entre tipos de bosque mediante un modelo lineal mixto con dos efectos fijos cruzados (*Precipitación * Bosque*) y *Sitio* como efecto, para las estaciones de verano e invierno (un modelo para cada estación). Los modelos se ajustaron con la función lmer() del paquete lme4 (Bates et al., 2015). Se verificaron los supuestos del modelo por inspección visual de los residuos. Por último, se analizó la relación entre IAF y fRFAA con un modelo lineal y con un modelo exponencial, resultando ser más adecuado el modelo exponencial en función del criterio de Akaike.

Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)

Para comparar las series de NDVI promedio en el tiempo entre BS y BES, se ajustó un modelo de regresión generalizada mediante mínimos cuadrados generalizados (*gls*, paquete nlme; Pinheiro y Bates, 2000), incorporando una estructura de autocorrelación temporal de primer orden [AR(1)] dentro de cada serie (corAR1 (form = ~ tiempo | Bosque)). Se analizaron 96 observaciones emparejadas (BS y BES en 48 fechas; enero del 2016 a diciembre del 2019). Este modelo permite estimar la diferencia promedio entre bosques considerando la dependencia entre meses consecutivos dentro de cada serie. Se comparó el ajuste (AIC) con modelos sin estructura de correlación para verificar la necesidad del término AR(1)). El modelo AR(1) presentó mejor ajuste que el modelo sin autocorrelación.

Para evaluar la variación, a lo largo del gradiente de precipitación y entre tipos de bosque (BS y BES), de los coeficientes de variación intra e inter anuales del NDVI, se ajustaron modelos lineales con interacción (*Precipitación y Bosque*), para cada coeficiente de variación (CV) (inter e intra anual). Los supuestos se verificaron mediante inspección visual de residuos. En el CV inter-anual se detectó un patrón de heteroscedasticidad por lo que se ajustó un modelo GLS (nlme) con varianzas residuales distintas por bosque especificadas con `varIdent (~ 1 | Bosque)` (Pinheiro y Bates, 2000). En el CV intra-anual no hubo evidencia de heterocedasticidad. Adicionalmente, para contrastar si la variación intra-anual excede a la inter-anual, se calculó para cada par sitio–bosque la diferencia ($D = CV \text{ intra} - CV \text{ inter}$) y se aplicó un t-test pareado (y, como robustez, Wilcoxon pareado).

Productividad primaria neta aérea (PPNA)

Para evaluar la variación de la PPNA a lo largo del gradiente de precipitación y entre tipos de bosque, se utilizó el valor medio anual de PPNA ($t \text{ MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) para cada sitio, obtenidos de la integración de las series de PPNA en el tiempo generadas a partir de las series de NDVI con la ecuación de Monteith. Se ajustó un modelo lineal con dos factores cruzados (*Precipitación y Bosque*). Los supuestos del modelo se verificaron mediante inspección visual de los residuos y pruebas estadísticas, Shapiro-wilks para normalidad y Breuch-pagan para homocedasticidad. Además, para contrastar las diferencias en PPNA promedio entre tipos de bosque, se aplicó una prueba t de Student, previa verificación de normalidad (con test de Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (con test de Levene).

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2022).

Resultados

Biomasa aérea (BA)

Los BES tuvieron una mayor BA promedio (380 ± 34 tn/ha) que los BS (188 ± 22 tn/ha) ($t = 5,4$, $p\text{-val} = 0,001$) (Figura 4.3-B). La BA fue mayor en los BES que en los BS ($F = 26,62$, $p\text{-val} = 0,0036$) a lo largo del gradiente y para ambos tipos de bosques aumentó con la precipitación ($F = 8,76$, $p\text{-val} = 0,032$). Si bien estadísticamente las pendientes no resultaron distintas (interacción no significativa, $p\text{-val} = 0,256$) se observa una tendencia a un aumento más pronunciado en los BES que en los BS (Figura 4.3 – A). En ambos bosques, entre el 76 y el 100% de la biomasa del sitio la aportan diez especies (Figura A5.2 – Anexo 5).

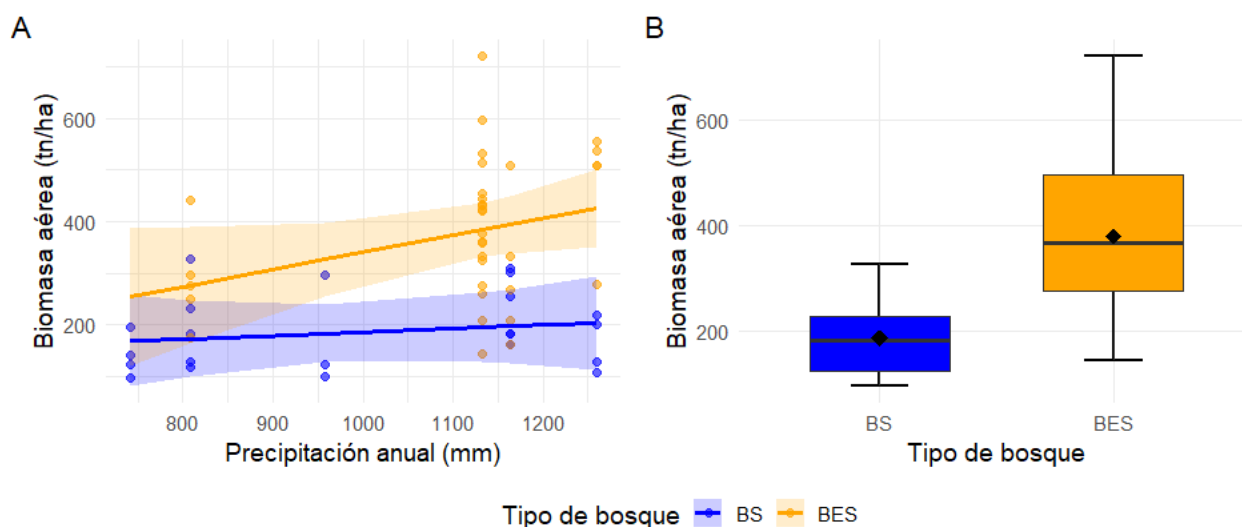


Figura 4.3: Biomasa aérea a lo largo del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) (A) y boxplot por tipo de bosque (B). En A, la línea muestra el ajuste del modelo para cada bosque y el área sombreada los intervalos de confianza

Índice de área foliar y fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida

El Índice de Área Foliar (IAF) varió estacionalmente en ambos bosques ($F = 71,27$; $p\text{-val} < 0,001$) siendo mayor en los BES que en los BS ($F = 123,22$; $p\text{-val} < 0,001$) (Figura 4.5 – A). Al analizar las estaciones de verano e invierno en el gradiente de precipitaciones se observaron patrones distintos para cada bosque (Figura 4.5 – B). Para ambas estaciones, el IAF difirió entre bosques (Verano: $F = 6,23$; $p\text{-val} = 0,012522$; Invierno: $F = 9,16$, $p\text{-val} = 0,003$), aumentando con la precipitación solo en los BES, mientras que en los BS la pendiente fue cercana a cero (interacción verano: $F = 15,53$, $p\text{-val} < 0,001$; interacción invierno: $F = 21,26$, $p\text{-val} < 0,001$).

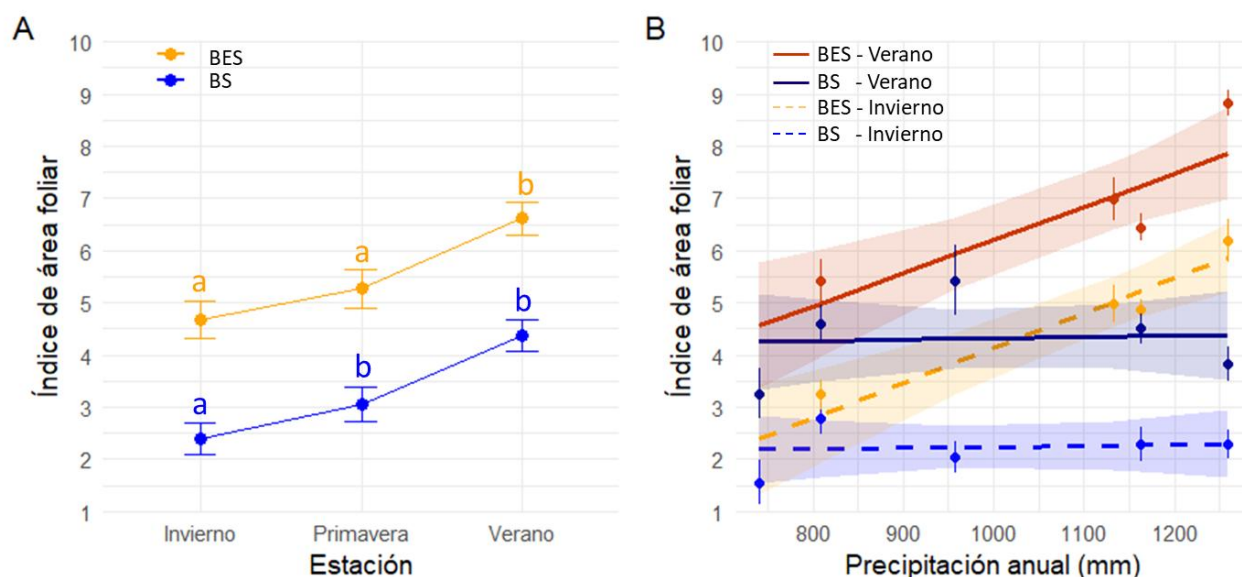


Figura 4.5: Índice de Área Foliar (IAF) para los Bosques Secos (BS) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES) en tres estaciones del año (A) y a lo largo del gradiente (B). En A letras de color distintas indican diferencias entre estaciones para cada tipo de bosque. En B se grafican juntos los modelos de invierno (líneas punteadas) y verano (líneas continuas), los puntos corresponden a la media y el EE de cada sitio, las líneas corresponden a la tendencia del modelo y el sombreado al intervalo de confianza del 95% del modelo.

Del análisis de la relación entre el IAF y la fRFAA se encontró que la fRFAA que llega a valores cercanos al máximo de fRFAA a partir de valores de IAF mayores a cinco ($fRFAA = 0,994 \cdot (1 - e^{-0,607 \cdot IAF})$) (Figura 4.7). El error residual del modelo fue bajo (0,05109) y ambos coeficientes ($a = 0,994$, máximo asintótico y $b = 0,607$, velocidad de saturación) fueron significativos ($p < 0,0001$). Es interesante destacar que, la mayoría de los valores altos de ambas variables (IAF mayores a 5) correspondieron a los BES.

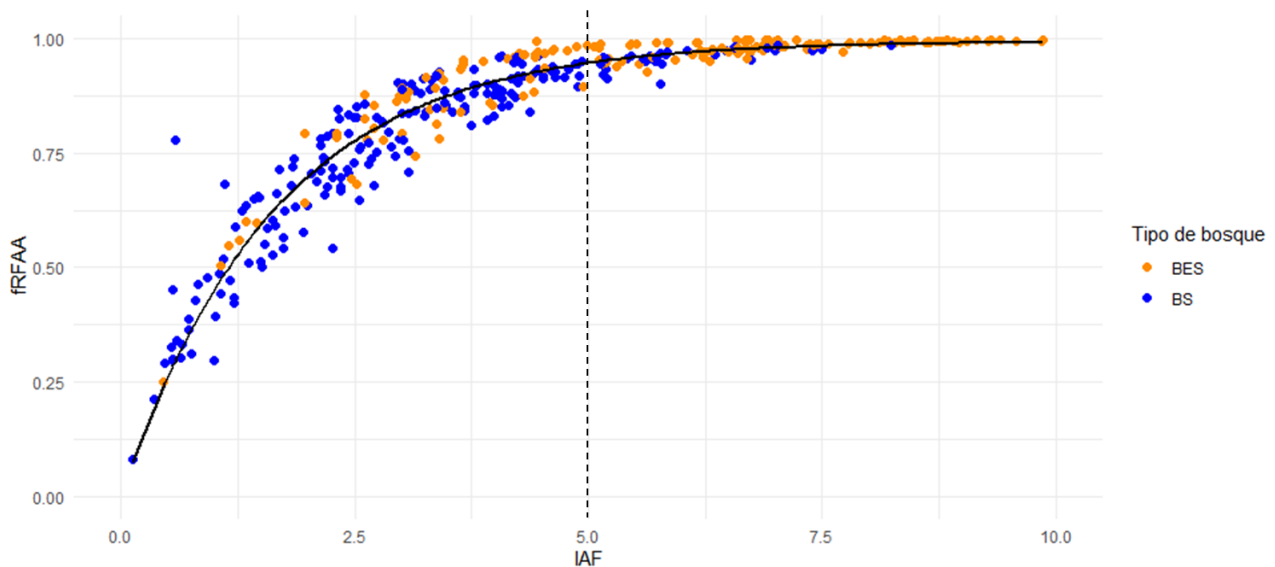


Figura 4.7: Relación entre el Área Foliar Específica (IAF) y la fracción de la Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (fRFAA) con todos los datos disponibles. BES = Bosque Estacionalmente Seco, BS = Bosque Seco.

Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)

En términos generales, el NDVI en el BS varió entre 0,48 y 0,75 con un valor medio de $0,61 \pm 0,07$, mientras que en el BES varió entre 0,57 y 0,79 con un valor medio de $0,71 \pm 0,06$ (Figura 4.8 – B). Ambos tipos de bosques mostraron una dinámica estacional semejante, con menores valores hacia el final del invierno (agosto/septiembre) para luego incrementarse rápidamente en noviembre (primavera) (Figura 4.8 – A). El NDVI promedio fue significativamente mayor en los BES que en los

BS (con una diferencia media de $BES - BS = 0,101$ unidades de NDVI; IC95 %: 0,028 – 0,173; p-val = 0,0014, prueba t de Wald). Esto indica que los BES mantuvieron valores consistentemente más altos de NDVI que los BS a lo largo del período 2016–2019 (Figura 4.8-A). Al analizar las series en el tiempo correspondientes a todos los sitios (Figura 4.8 – C) se observó que las curvas de NDVI de los BES se ubicaron por encima de las de los BS. Además, para un mismo tipo de bosque, las series de los sitios más húmedos se ubicaron por encima de las series de sitios más secos (Figura 4.8 – C).

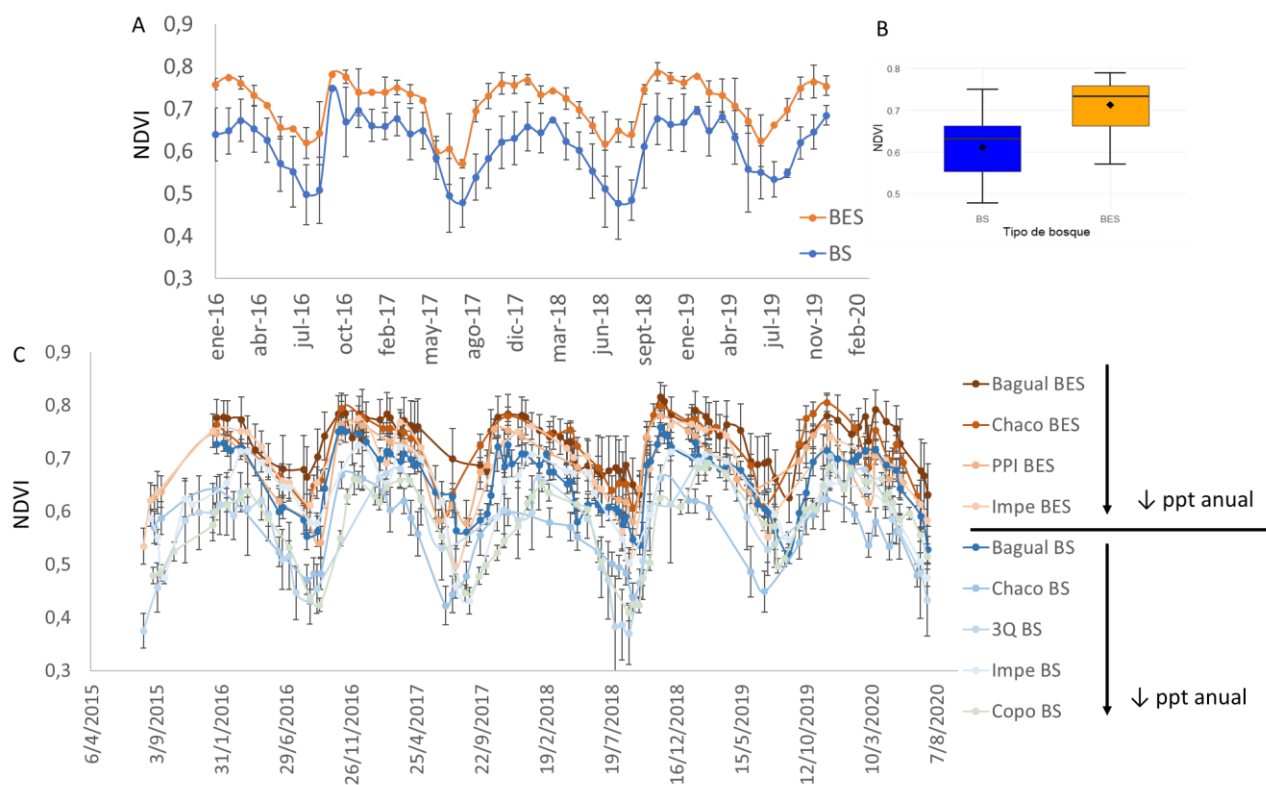


Figura 4.8: Dinámica anual del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) durante un periodo de 5 años para los Bosques Estacionalmente Secos (BES) (naranja en A y B y escala de naranjas en B) y los Bosques Secos (BS) (azul en A y B y escala de celestes en C). En A cada serie corresponde al promedio de las series por tipo de bosques y las barras de error corresponden al desvío estándar. En B son los boxplots del conjunto de datos para cada tipo de bosque. En C cada serie corresponde a un sitio de estudio y las barras de error corresponden al desvío estándar del conjunto de píxeles que la página Landviewer utilizó para ese sitio. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional (PN) Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia "Los 3 Quebrachos", Impe = PN El Impenetrable, Copo = PN Copo.

En los BS, el CV inter-anual disminuyó con la precipitación ($\beta = -0,628$ por 100 mm; $p\text{-val} = 0,028$), mientras que, en los BES, la pendiente fue más suave ($\beta = -0,126$ por 100 mm) y la diferencia de pendientes fue marginal ($p\text{-val} = 0,065$) (Figura 4.9 -A). Para el CV intra-anual, se observó una tendencia negativa del CV con la precipitación en ambos bosques y un CV algo mayor en los BS que en los BES, pero no se detectaron efectos significativos ni de los factores ni de la interacción (pendiente en BS = $-0,42$ puntos por 100 mm, $p\text{-val} = 0,395$; diferencia de pendientes BES – BS = $-0,22$ puntos por 100 mm, $p\text{-val} = 0,756$) (Figura 4.9 – B). Comparando dentro de cada par sitio – bosque, el CV intra-anual fue, en promedio, 7,65 puntos porcentuales mayor que el CV inter-anual (t pareado: $t = 10,88$, $p\text{-val} = 4,5 \times 10^{-6}$; $IC95\% = [6,03; 9,27]$). El Wilcoxon pareado confirmó la diferencia ($p\text{-val} = 0,0046$) (Figura 4.9 valores en A vs valores en B).

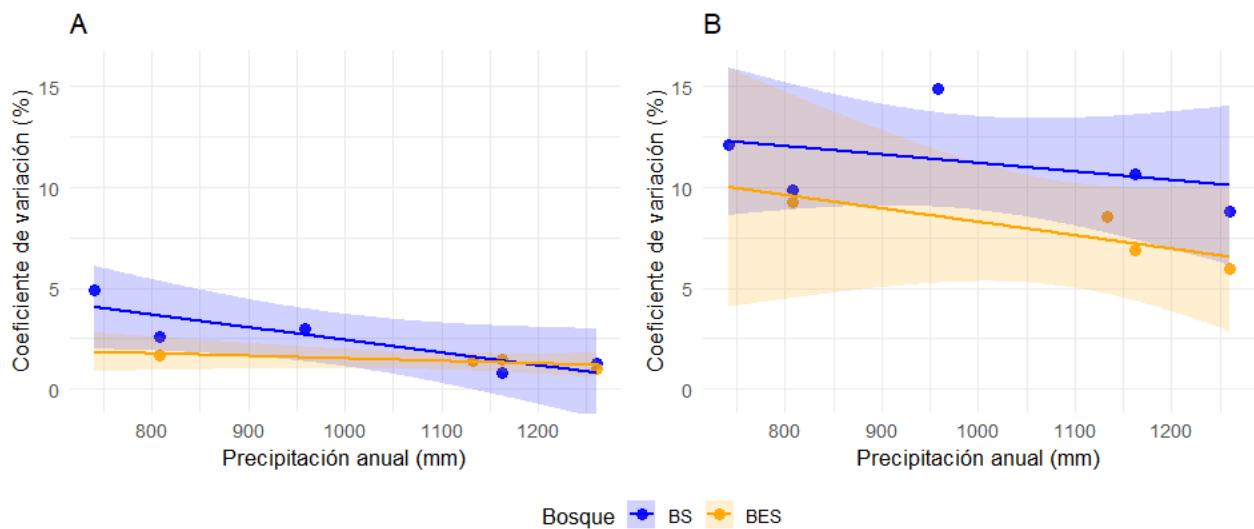


Figura 4.9: Coeficiente de variación inter-anual (A) e intra-anual (B) del NDVI para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) en el gradiente de precipitaciones. En A se utilizó un modelo que estructura la varianza (GLS) por tipo de bosque y las bandas reflejan la varianza modelada por varIdent. En B se utilizó un modelo lineal (LM) y las bandas corresponden al intervalo de confianza.

Productividad Primaria Neta Aérea

En promedio la PPNA fue significativamente mayor en los BES (13, 87 tMS ha⁻¹ año⁻¹) que en los BS (10,96 tMS ha⁻¹ año⁻¹) (t-test, p-val < 0,01) (Figura 4.10 - B). La PPNA aumentó significativamente con la precipitación ($F = 8,52$; p-val = 0,033) (figura 4.10 – A) y fue mayor en los BES que en los BS a lo largo del gradiente ($F = 17,21$; p-val = 0,009). La interacción precipitación × bosque no fue significativa ($F = 0,01$; p-val = 0,91), indicando que ambos tipos de bosque responden de forma similar al gradiente de precipitación.

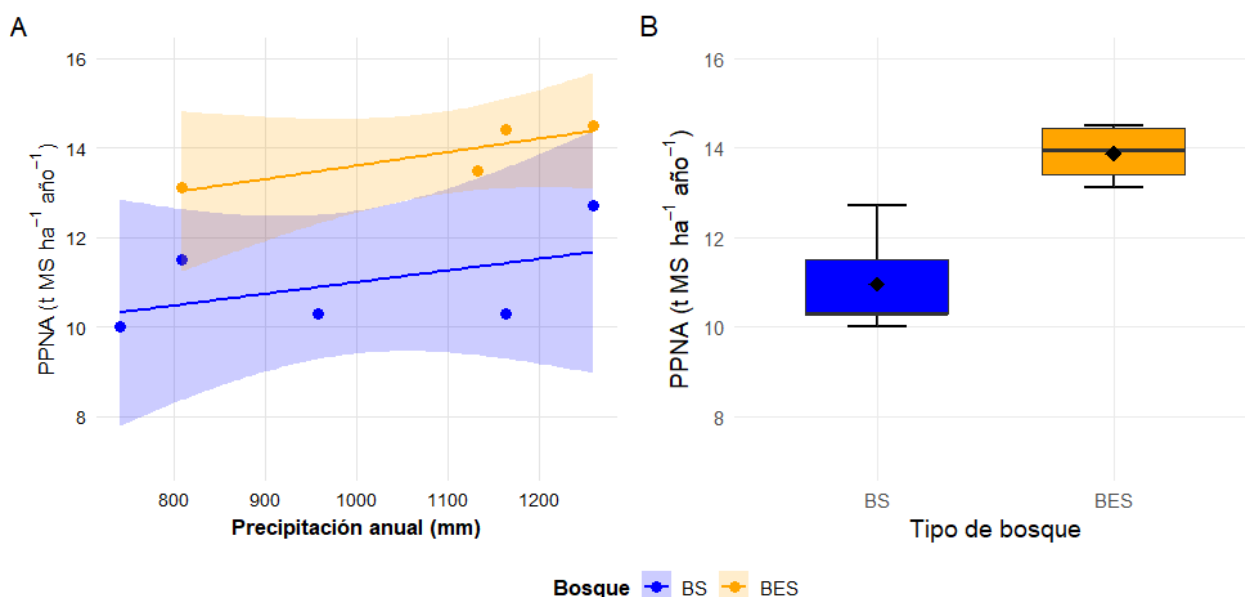


Figura 4.10: Productividad primaria neta aérea (PPNA) a lo largo del gradiente de precipitaciones para los Bosques Secos (BS) y Estacionalmente Secos (BES) (A) y boxplot por tipo de bosque (B). En A, la línea muestra el ajuste del modelo para cada bosque y el área sombreada los intervalos de confianza.

Discusión

El carbono almacenado en la biomasa aérea (BA) constituye un reservorio clave en los bosques subtropicales, condicionando su papel como sumideros de carbono (Gibbs et al., 2007; Zhang et al., 2016). De acuerdo a lo esperado bajo la hipótesis de que la disponibilidad hídrica influye en la acumulación de biomasa y la productividad, la BA fue mayor en los Bosques Estacionalmente secos (BES) que en los Bosques Secos (BS) y aumentó en ambos bosques con el incremento de las precipitaciones, con una tendencia más marcada en los BES. Los valores de BA para los BES fueron comparables a los reportados para el Bosque Atlántico (Vieira et al., 2008; Blundo et al., 2018; Díaz Villa, 2020) y las Yungas (Blundo et al., 2018), consistentes con la descripción de los BES del Chaco como intrusiones florísticas de núcleos de estos bosques húmedos (Prado, 1993). Por su parte, los valores promedio de BA para los BS fueron similares a los informados por Gasparri y Baldi (2013), y superiores a los reportados en otras zonas del Chaco Húmedo (Fernández et al., 2021), Chaco Seco (Gasparri y Manghi, 2004; Gasparri et al., 2008; Loto, 2020) y más al oeste de los límites de este estudio (Manrique et al., 2009; Gasparri et al., 2010). Estas diferencias pueden deberse a varios factores. Por ejemplo, se ha mostrado que los productos de estimación global de BA subestiman los valores en la Región Chaqueña (Pötzschner et al., 2022). Muchos de los trabajos realizados en la zona se realizaron en base a datos de inventarios forestales y con imágenes satelitales (Gasparri y Manghi, 2004; Gasparri et al., 2008; Gasparri et al., 2010) mientras que en este trabajo las estimaciones se realizaron exclusivamente con datos de campo. Otro factor es la ecuación alométrica utilizada, dado que Gasparri et al. (2008) reportó mayores valores que en trabajos anteriores (Gasparri y Magni, 2004) al cambiar la ecuación. Luego, en Gasparri y Baldi (2013) en donde realizan mapas de patrones de BA para el Chaco seco, registran mayores valores de BA y una mejora en las estimaciones que en Gasparri et al. (2010) al cambiar el método de modelado. Varios

trabajos realizados en la zona utilizaron ecuaciones generales desarrolladas para bosques tropicales como las de Chave et al. (2005) (Gasparri et al., 2008; Manrique et al., 2009; Gasparri y Baldi, 2013; Blundo et al., 2018; Loto, 2020). En este trabajo se consideró que las ecuaciones de Sato et al. (2015) son las más adecuadas dado que han sido desarrolladas en y para la Región Chaqueña (subtropical) mientras que las desarrolladas por Chave et al. (2005) son para bosques tropicales (húmedos, subhúmedos y secos). La información generada en esta tesis, basada en ecuaciones alométricas específicas para la región y diferenciadas en el gradiente, puede servir de insumo para futuras validaciones y estimaciones regionales a través de imágenes satelitales. Sin embargo, la precisión de las mismas se podría mejorar en futuros estudios incorporando en el diseño de muestreo y a los cálculos las ecuaciones desarrolladas para arbustos de la Región Chaqueña (Conti et al., 2013; Conti et al, 2019).

La capacidad fotosintética de la vegetación, estimada mediante el índice de área foliar (IAF) y la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA), está estrechamente ligada a la acumulación de biomasa y al ciclo de carbono (Chapin et al., 2002; Bonan, 2015; Gobron, 2008). Los resultados mostraron un patrón estacional claro, con un aumento del IAF del invierno al verano en ambos tipos de bosques, coincidente con la fenología foliar de los bosques subtropicales (van Schaik et al., 1993; Zhang et al., 2006). La producción de hojas inducida por el aumento de temperaturas y fotoperíodo durante la primavera (inicio de la temporada húmeda) estimula el crecimiento de las especies arbóreas (Chuine y Régnière, 2017), mientras que la senescencia y caída de hojas se asocia a la disminución de temperatura y fotoperíodo en otoño (Borchert et al., 2005; Delpierre et al., 2009). En línea con la predicción de que la disponibilidad de agua aumenta la capacidad fotosintética, los BES presentaron mayores valores de IAF que los BS, y a su vez en los BES el IAF aumentó con las precipitaciones mientras que los BS no mostraron una tendencia significativa. Ambas diferencias son consistentes con la mayor proporción de individuos siempreverdes (SV)

observada en los BES que en los BS y con la tendencia a aumentar la SV en los BES con el aumento de las precipitaciones. La relación entre el IAF y la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA) mostró un patrón asintótico a valores del IAF mayores a cinco, indicando que en los BES incluso las hojas presentes en invierno son suficientes para interceptar casi toda la radiación incidente, mientras que en los BS la menor cobertura foliar limita la absorción de radiación. Los resultados obtenidos indican que la capacidad fotosintética de los BS y BES es mayor en verano que en invierno y que los BES tienen mayor capacidad fotosintética que los BS, y mayor aún en la zona húmeda.

El monitoreo del verdor de la vegetación a través de NDVI refleja la capacidad fotosintética en series de tiempo amplias, siendo un indicador indirecto de la PPNA (Paruelo, 2008; Fensholt et al., 2004). Las series de NDVI en el tiempo mostraron patrones estacionales claros asociados a las temporadas seca (menores valores en invierno) y húmeda (mayores valores en verano), con valores intermedios en las épocas de transición (primavera y otoño). Este patrón coincide con tendencias observadas en otros estudios de bosques del Chaco Húmedo (Bigerna et al., 2022), Semiárido (Zerda y Tiedemann, 2010; Barraza et al., 2014; Roitberg et al., 2021, Tiedemann, 2024) e incluso con otros BS del Chaco Árido (Iglesias y Barchuk, 2010). Los valores de NDVI de los BS aquí estudiados para el periodo 2016-2019 fueron superiores a los reportados para la zona del Chaco Seco en el trabajo global de Maestre et al., (2021) para el periodo 2001-2019. Esta discrepancia puede deberse a diferencias en la escala de análisis tanto temporal como espacial, dado que en Maestre et al. (2021) abarcaron toda la diversidad de ecosistemas que se encuentran en la región mientras que en esta tesis se consideraron algunos BS. Además, como argumentan en Maestre et al. (2021), los productos de teledetección que se utilizan habitualmente para cuantificar la cobertura terrestre, como MODIS, tienen una resolución insuficiente para cuantificar adecuadamente las masas forestales discontinuas como las que se encuentran en muchas tierras secas. En esta tesis se trabajó con

imágenes Landsat que tienen un píxel menor que las MODIS y en áreas de interés puntuales de bosques. Cabe destacar que las series de NDVI en el tiempo de los BES fueron mayores que las de los BS, lo cual es consistente con los mayores valores de IAF durante todo el año. En este sentido, los resultados destacan la importancia de complementar los estudios globales con información regional para mejorar las estimaciones (Gasparri et al., 2007). Al analizar las variaciones temporales del NDVI, el coeficiente de variación (CV) inter-anual fue bajo y estable en los BES y disminuyó con las precipitaciones en los BS. Ambos bosques mostraron un mayor CV intra-anual que interanual, y a su vez, en ambos bosques el CV intra-anual disminuyó con las precipitaciones. Esto indica que el aumento de la disponibilidad hídrica disminuye la variabilidad en la producción de hojas, es decir, que los mecanismos fenológicos están asociados a la disponibilidad de agua (Gasparri et al., 2007).

La PPNA, que integra la disponibilidad de radiación, la capacidad fotosintética y la eficiencia en el uso de la radiación, constituye un determinante central del flujo de carbono en los ecosistemas (Monteith, 1972; Gower, 2003; Liu et al., 2018). Los valores de PPNA en los BS fueron similares a los reportados por Baldassini y Paruelo (2020) y dentro del rango de Powell et al. (2018) para el Chaco Seco, mientras que los BES presentaron una PPNA mayor que los BS y menor que el Bosque Atlántico (Díaz Villa, 2020). El aumento de la PPNA con las precipitaciones en ambos bosques, de acuerdo a lo esperado, coincide con lo reportado por Powell et al. (2018) donde evaluaron el aumento de carbono en las BA a nivel de paisaje en la zona del Chaco Seco y encontraron que las precipitaciones del mes más lluvioso era el factor climático más relevante para explicar ese incremento. También en Blundo et al., (2018) encontraron que las precipitaciones explicaban el 50 % de la productividad al analizar varios bosques subtropicales de Argentina. En el caso de los BES, este aumento con las precipitaciones es consistente con el resto de las variables analizadas en este capítulo (aumento del IAF, mayor NDVI en sitios húmedos que en los sitios secos, mayor BA. En el caso de los BS, el IAF no mostró una tendencia con el gradiente lo que indica que la capacidad fotosintética del dosel no varió

con las precipitaciones. Sin embargo, en las series de NDVI se observaron mayores valores en los sitios húmedos que en los sitios secos, lo indicó un aumento del “verdor” con el aumento de las precipitaciones. Así, el aumento de PPNA puede explicarse por la contribución relativa de estratos inferiores (arbustos y herbáceas) a la señal de NDVI (Tuanmu et al., 2010; Powell et al., 2018), coincidente con una estructura abierta del dosel de los BS (Placci, 1995; Maturo, 2008).

En resumen, los BES mostraron mayor BA, mayor capacidad fotosintética del dosel y mayor PPNA que los BS, diferencias que se acentuaron con el aumento de las precipitaciones para la BA y el IAF. Los valores obtenidos coinciden con estudios regionales y destacan la relevancia de estos bosques en el balance regional de carbono (Blundo et al., 2018; Powell et al., 2018). En particular, los altos valores de BA observados en los BES, comparables con los de ecorregiones húmedas como las Yungas o el Bosque Atlántico (Viera et al., 2008; Blundo et al., 2018; Díaz Villa, 2020), refuerzan la importancia de conservar estos remanentes boscosos en la Región Chaqueña.

Discusión general

Los gradientes ambientales, y en particular la disponibilidad hídrica, actúan como filtros determinantes de la estructura, la composición y la funcionalidad de ecosistemas (Keddy, 1992; Días et al., 1998; Maestre et al., 2016). En la Región Chaqueña Argentina, el gradiente de precipitaciones de aproximadamente 600 a 1.400 mm anuales (Bianchi y Cravero, 2010) define subregiones semiáridas, subhúmedas y húmedas, generando condiciones ambientales contrastantes que estructuran la vegetación (Ragonese y Castiglioni, 1970). En un contexto más amplio, los ecosistemas secos, que abarcan cerca del 41 % de la superficie terrestre (Pravaile, 2016; Maestre et al., 2021), incluyen diversas formaciones vegetales, entre ellas los bosques secos, que representan alrededor del 8,9 % de la superficie terrestre (Bastin et al., 2017). Estos incluyen gran parte del Gran Chaco Americano y de la Región Chaqueña Argentina. A pesar de su amplia distribución y de su importante contribución a la productividad global (Wang et al., 2023; Maestre et al., 2024), estos ecosistemas han sido menos estudiados que otros, dejando vacíos importantes sobre la relación entre biodiversidad, rasgos funcionales y funcionamiento ecosistémico (Maestre et al., 2024). Esta tesis aporta información valiosa al caracterizar la estructura, los rasgos morfofuncionales y la funcionalidad ecosistémica de los Bosques Secos (BS) y los Bosques Estacionalmente Secos (BES) a lo largo de un gradiente de precipitaciones.

Los bosques de la Región Chaqueña han sido históricamente excluidos de la distribución de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) (también denominados BES) (DRYFLOR, 2016), bajo el argumento de que los Bosques Chaqueños corresponden a formaciones subtropicales a

templadas sujetas a fuertes heladas anuales, desarrolladas sobre suelos arcillosos salino-alcálinos y con una flora notoriamente distinta de la de los BSEN (Anzotegui et al., 2019). No obstante, esta delimitación ha sido objeto de debate. Algunos autores consideran al Chaco como el Bosque Seco Estacional más extenso de Sudamérica (Conti et al., 2014), o bien, como la cobertura boscosa continua más amplia y menos fragmentada dentro del conjunto de Bosques Secos Neotropicales (Gasparri y Baldi, 2013). Asimismo, la literatura documenta la existencia de parches de bosques con características de BES dentro de la Región Chaqueña, particularmente en su sector húmedo, como en el este de Formosa (Placci, 1994; Maturo, 2008; Bigerna, 2019) y en otras áreas como intrusiones (Prado, 2000). En esta tesis se amplía la distribución conocida de esta fisonomía boscosa dentro de la Región Chaqueña Argentina, al caracterizarse dos nuevos sitios con rasgos propios de BES: uno en la zona transicional (PP Pampa del Indio) y otro en la zona seca (PN El Impenetrable). El análisis florístico demuestra la afinidad taxonómica de estos dos bosques con los BES de la zona húmeda (PN Chaco y RP El Bagual), y su diferenciación taxonómica respecto de los BS. La presencia de los BES en sectores más amplios de la Región Chaqueña Argentina aporta evidencia relevante a la discusión sobre si los bosques del Gran Chaco Americano deberían ser incluidos dentro de la distribución de los BSEN (Kuemmerle et al., 2017) dado que uno de los principales argumentos para su exclusión ha sido que los bosques del Chaco Argentino están dominados por una flora diferente (DRYFLOR, 2017).

En cuanto a la comparación de estos dos tipos de bosques, los BS y los BES presentaron diferencias en todos los niveles analizados, en la composición específica y en la estructura de la vegetación, en los rasgos funcionales y en la funcionalidad ecosistémica. A su vez, presentaron diferentes respuestas en el gradiente de precipitación. En los BS, aunque se registraron cambios en la composición específica y en la estructura de la vegetación, por ejemplo, un mayor número de fustes en la zona seca, las comunidades mantuvieron una estrategia funcional estable, caracterizada

por rasgos conservativos como tallos con alta densidad de madera y una elevada proporción de individuos con espinas (Chave et al., 2009; Salgado Negret et al., 2015). Los BES también mostraron diferencias en la composición entre el sitio seco y los sitios más húmedos, pero conservaron una estructura de la vegetación relativamente constante, con un dosel continuo y homogéneo. Presentaron una tendencia hacia estrategias más adquisitivas a medida que aumentaron las precipitaciones, evidenciada por una tendencia al aumento de la proporción de individuos siempreverdes (SV) y del área foliar específica (AFE) (Wright et al., 2004).

La disponibilidad hídrica local, más que la precipitación anual, determinó la asociación de los BS con rasgos conservativos y los BES con rasgos adquisitivos (Perez-Harguindeguy et al., 2013; Salgado Negret et al., 2015), resaltando la importancia de la heterogeneidad espacial y de la hidrología local en la configuración de la vegetación (Placci, 1994; Barberis et al., 2005; Maturo, 2008). Cabe señalar que algunos de estos cuerpos de agua se secan o su caudal desciende durante la temporada seca. Ante un panorama de cambio climático donde se prevén mayores olas de calor (Maestre et al., 2016) y de sequía para la región (Vera et al., 2023; Ferón et al., 2024), se podrían esperar cambios en las abundancias y en las estrategias funcionales de las especies. Por ejemplo, en el bosque estudiado en Pampa del Indio la presencia del arroyo Nogueira permitió el establecimiento de especies características de los BES, sin embargo, su régimen está determinado por las precipitaciones estacionales, funcionando como un humedal semipermanente. Cambios en esta dinámica hidrológica, como una disminución en las precipitaciones, podrían reducir la duración del período de inundación o incluso llevar a una desecación permanente, lo que podría afectar a las especies del BES dada la importancia que mostraron los cuerpos de agua en la modulación de la composición y estructura funcional.

Los cambios en los rasgos funcionales a nivel comunitario en esta tesis se asociaron a variaciones en la composición específica y/o en las abundancias relativas de las especies, dado que se utilizaron valores medios por especie (Leps et al., 2011). Sin embargo, la variabilidad intraespecífica de los rasgos es un componente clave para comprender los mecanismos de ensamblaje y el funcionamiento ecosistémico (Violle et al., 2012). En este estudio se detectaron evidencias de variabilidad intraespecífica en varios rasgos y especies, y su magnitud fue comparable a la interespecífica, lo que resalta la necesidad de integrar esta fuente de variación en los enfoques de ecología funcional y comunitaria (Jung et al., 2010; Siefert et al., 2015). Una limitación práctica es la dificultad de medir rasgos en muchos individuos por especie, especialmente en comunidades diversas (Baraloto et al., 2010). Además, los protocolos de muestreo estandarizados (Perez-Harguindeguy et al., 2013) suelen seleccionar individuos maduros y saludables, lo que puede subestimar la variabilidad intraespecífica (Siefert et al., 2015). Se requiere avanzar en el análisis del diseño y esfuerzo de muestreo para estimar con mayor precisión la variabilidad intraespecífica dentro y entre comunidades (Siefert et al., 2015).

A nivel de ecosistema, los BES presentaron mayor biomasa aérea (BA), mayor capacidad fotosintética (IAF) y mayor productividad primaria neta aérea (PPNA) que los BS, con valores comparables a los de la selva misionera (Viera et al., 2008; Blundo et al., 2018; Díaz Villa, 2020). Esto es un indicador de la gran capacidad de captación de carbono y energía en los BES, comparable a la selva misionera y los bosques subtropicales de China, considerados grandes sumideros de carbono a lo largo de todo el año (Zhang et al., 2016). En los BES, la capacidad fotosintética del dosel aumentó con las precipitaciones, coincidiendo con la tendencia observada hacia mayor AFE y SV, lo que explica el aumento en el NDVI y en la PPNA. En los BS, el aumento en el NDVI y en la PPNA se vio influenciado principalmente por la cobertura verde del estrato inferior, reflejando que diferentes

estratos vegetales contribuyen de manera diferenciada a la captura de carbono y al flujo de energía (Bonan, 2015) según la estrategia funcional del bosque.

La Región Chaqueña Argentina se ha visto gravemente afectada por la intensificación y el cambio del uso del suelo en las últimas décadas (Gasparri et al., 2013), lo que dio lugar a tasas elevadas y aceleradas de degradación forestal y deforestación (Hansen et al., 2013; Baumann et al., 2016). Afortunadamente, también existen propuestas de manejo sostenible de los bosques (Kees et al., 2024) y de conservación a través de corredores biológicos (Soneira y Córdoba, 2021; Soneira y Mata, 2021). Esta tesis proporciona información detallada de ecosistemas de referencias para ambos tipos de bosques (BS y BES), a lo largo del gradiente de precipitaciones de la Región Chaqueña Argentina. Además, para algunos de los sitios investigados (PN Chaco, PP Pampa del Indio y PN El Impenetrable) se generó la primera base de información cuantitativa de las características taxonómicas, morfofuncionales y funcionales de sus bosques. La información generada en esta tesis constituye un aporte relevante del conocimiento ecológico de estos bosques, para comprender la variabilidad funcional y la relación entre biodiversidad, estructura y funcionamiento ecosistémico, y representa una base para futuras aplicaciones, tales como el desarrollo de modelos regionales de captura de carbono, y la planificación de estrategias de conservación, restauración, manejo sostenible y mitigación del impacto antrópico en la región.

Referencias

- Abatzoglou, J.T., S.Z. Dobrowski, S.A. Parks, K.C. Hegewisch. (2018). Terraclimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958-2015, Scientific Data,
- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., y Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11(7), 36-42.
- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S165-S184.
- Ackerly, D. D., y Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology letters*, 10(2), 135-145.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., y Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., y Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604-613.
- Alberto, J. A. (2006). El Chaco Oriental y sus fisonomías vegetales. *Geográfica digital*, 3(5), 1-14.
- Alder, D. (1980). Estimación de volumen forestal y predicción del rendimiento. *Estudio FAO, Montes. Vol I. 90p.*
- Alvarez Arnesi, E. (2024). Resiliencia de quebrachales del Chaco Húmedo: umbrales, heterogeneidad y micro-topografía. *Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario*
- Alvarez, J. A., Villagra, P. E., Villalba, R., Cony, M. A., y Alberto, M. (2011). Wood productivity of *Prosopis flexuosa* DC woodlands in the central Monte: influence of population structure and tree-growth habit. *Journal of Arid Environments*, 75(1), 7-13.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Anzótegui, L. M., Garralla, S. S., Mautino, L. R., y Prado, D. E. (2019). Evolución de bosques estacionales secos neotropicales, Chaco y cerrado en el neógeno del Centro-Norte de Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 19 (1): 7–17
- Arbolado Urbano Formosa (S.f). Recuperado el 26 de agosto de 2025. <http://arbolado-urbanoformosa.blogspot.com>
- Arborea (s.f.). Recuperado el 26 de agosto de 2025. Fundación pro-Yungas. <http://arborea.proyungas.org.ar/especies>

- Baldassini, P., y Paruelo, J. M. (2020). Sistemas agrícolas y silvopastoriles en el Chaco Semiárido: Impactos sobre la productividad primaria. *Ecología austral*, 30(1), 45-62.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Patino, S., Bonal, D., Hérault, B., y Chave, J. (2010). Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology*, 24(1), 208-216.
- Barberis, I. M., Lewis, J. P., y Batista, W. B. (2005). Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. *Un homenaje a Rolando León. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina*, 43-58.
- Barraza, V., Grings, F., Ferrazzoli, P., Salvia, M., Maas, M., Rahmoune, R., ... y Karszenbaum, H. (2013). Monitoring vegetation moisture using passive microwave and optical indices in the Dry Chaco Forest, Argentina. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 7(2), 421-430.
- Bastin, JF, Berrahmouni, N, Grainger, A et al. (28 more authors) (2017) The extent of forest in dryland biomes. *Science*, 356 (6338). pp. 635-638. ISSN 0036-8075. <https://doi.org/10.1126/science.aam6527>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., y Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
- Baumann, M., Gasparri, I., Piquer-Rodríguez, M., Gavier Pizarro, G., Griffiths, P., Hostert, P., y Kuemmerle, T. (2017). Carbon emissions from agricultural expansion and intensification in the Chaco. *Global change biology*, 23(5), 1902-1916.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). Ecology: From individuals to ecosystems (4th ed.). *Malden, MA: Blackwell Publishing*
- Benedictto, M. N., Gómez-Valencia, B., y Torrella, S. A. (2019). Structural and functional characterization of the dry forest in central Argentine Chaco. *Madera y bosques*, 25(2).
- Benito Garzón, M., Alía, R., Robson, T. M., y Zavala, M. A. (2011). Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 766-778.
- Bianchi, A.R., y Cravero, S. A. C. (2010). Atlas climático digital de la República Argentina. *Ediciones INTA, Cerrillos*.
- Bigerna, M. (2019). Caracterización funcional de las formaciones vegetales del Chaco Húmedo Formoseño. *Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires*.
- Bigerna, M., Bazylenko, A., y Torrella, S. (2022). Vegetation phenology in the Argentinean Wet Chaco: Assessing seasonality and precipitation dependence through NDVI MODIS time series (2000–2018). *Austral Ecology*, 47(3), 629-640.

- Blundo, C., Gasparri, N. I., Malizia, A., Clark, M., Gatti, G., Campanello, P. I., ... y Goldstein, G. (2018). Relationships among phenology, climate and biomass across subtropical forests in Argentina. *Journal of Tropical Ecology*, 34(2), 93-107.
- Bonan, G. (2015). Ecological climatology: concepts and applications. *Cambridge university press*. ISBN 978-0-521-87221-8
- Bonino, E. E., y 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(1-3), 407-412.
- Borchert, R., Robertson, K., Schwartz, M. D., y Williams-Linera, G. (2005). Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology*, 50, 57-65.
- Bravo, S., Abadala, R., del Corro, F. I., Ibañez Moro, A. V., Santacruz García, A. C., Loto, D. E., y Ojeda Brozovich, F. A. (2018). Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios. *En Los bosques y el futuro: consolidando un vinculo permanente en la educación forestal*. ISBN 978-987-1676-77-4
- Breusch, T. S., y Pagan, A. R. (1979). A simple test for heteroscedasticity and random coefficient variation. *Econometrica*, 47(5), 1287-1294.
- Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer (Vol. 134). *Food y Agriculture Org*.
- Brown, S., Gillespie, A. J., y Lugo, A. E. (1989). Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest science*, 35(4), 881-902.
- Cabrera, Á. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, 2, 1-85.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. y Ellison, A.M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67.
- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. *Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/*.
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. and Chiu, C. H. (2015) Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). *Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/*.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., y Mooney, H. A. (2002). Principles of terrestrial ecosystem ecology. *New York, NY: Springer New York*.

- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., ... y Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. T., y Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, 16(6), 2356-2367.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B., ... y Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global change biology*, 20(10), 3177-3190.
- Chesson, P., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S. et al. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236–253 (2004). <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1551-1>
- Chuine, I., y Régnière, J. (2017). Process-based models of phenology for plants and animals. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 48(1), 159-182.
- Conociendo Nuestros Montes, Flora de Córdoba (s.f.). Recuperado el 26 de agosto de 2025. <http://www.floradecordoba.com.ar>
- Conti, G., y Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18-28.
- Conti, G., Enrico, L., Casanoves, F., y Díaz, S. (2013). Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: a contribution to the quantification of an underrated carbon stock. *Annals of Forest Science*, 70, 515-524.
- Conti, G., Gorne, L. D., Zeballos, S. R., Lipoma, M. L., Gatica, G., Kowaljow, E., ... y Fernandes, P. M. (2019). Developing allometric models to predict the individual aboveground biomass of shrubs worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, 28(7), 961-975.
- Conti, G., Pérez-Harguindeguy, N., Quètier, F., Gorné, L. D., Jaureguiberry, P., Bertone, G. A., ... y Díaz, S. (2014). Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, ecosystems y environment*, 197, 68-76.
- Coplen, T. B., Brand, W. A., Gehre, M., Gröning, M., Meijer, H. A., Toman, B., y Verkouteren, R. M. (2006). New guidelines for $\delta^{13}\text{C}$ measurements. *Analytical chemistry*, 78(7), 2439-2441.
- Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... y Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.

- Cornwell, W. K., y Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological monographs*, 79(1), 109-126.
- Cornwell, W. K., Schwillk, D. W., y Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471.
- Cristiano, P. M. (2010). Estimación de la productividad primaria mediante el modelo de eficiencias y sensores remotos. *Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires*.
- Croft, H., Chen, J. M., Luo, X., Bartlett, P., Chen, B., y Staebler, R. M. (2017). Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity. *Global change biology*, 23(9), 3513-3524.
- Davison, J. E., Breshears, D. D., Van Leeuwen, W. J., y Casady, G. M. (2011). Remotely sensed vegetation phenology and productivity along a climatic gradient: on the value of incorporating the dimension of woody plant cover. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 101-113.
- Delpierre, N., Dufrêne, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boé, J., y François, C. (2009). Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and forest meteorology*, 149(6-7), 938-948.
- Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (2005). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo. *Temas de Naturaleza y Conservación* 4:1-592. *Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires*.
- Dias, A. A. V., y Bitar, N. A. B. (2014). Fitossociologia da área paisagística do Centro Universitário de Patos de Minas-UNIPAM. *Perquirere*, 1(11), 258-274.
- Díaz Villa, M. V. E., (2020). Estructura y funcionamiento de ecosistemas forestales subtropicales: stocks y flujos de CO₂ en bosques nativos bajo distintos manejos y en plantaciones forestales de pino de la provincia de Misiones. *Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires*
- Díaz, S., Cabido, M., y Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 9(1), 113-122.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., ... y Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... y Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Dryflor, Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., ... y Pennington, R. T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383-1387.

- DRYFLOR, Pennington, R. T., Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Galetti, L., ... y Särkinen, T. (2017). Forest conservation: remember Gran Chaco—response. *Science*, 355(6324), 465-466.
- Du, B., Zheng, J., Ji, H., Zhu, Y., Yuan, J., Wen, J., ... y Liu, C. (2021). Stable carbon isotope used to estimate water use efficiency can effectively indicate seasonal variation in leaf stoichiometry. *Ecological Indicators*, 121, 107250.
- Dunn, O. J. (1964). Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*, 6(3), 241–252.
- Eggleston, H. S., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T., y Tanabe, K. (2006). 2006 IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories.
- Enquist, B. J., West, G. B., Charnov, E. L., y Brown, J. H. (1999). Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401(6756), 907-911.
- EOS Data Analytics (s.f). Recuperado el 26 de agosto de 2025 de <https://eos.com/landviewer/es>. © 2025 EOS Data Analytics, Inc. All rights reserved
- Farquhar, G. D., Hubick, K. T., Condon, A. G., y Richards, R. A. (1989). Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In *Stable isotopes in ecological research* (pp. 21-40). New York, NY: Springer New York.
- Fensholt, R., Sandholt, I., y Rasmussen, M. S. (2004). Evaluation of MODIS LAI, fAPAR and the relation between fAPAR and NDVI in a semi-arid environment using in situ measurements. *Remote sensing of Environment*, 91(3-4), 490-507.
- Fernández, M. L. Q., de Molas, L. F. P., Folmann, W. T., Rodríguez, S. A., Díaz, L. G. R., Peralta-Kulik, N., ... y de Magalhaes Miranda, G. (2021). Valoración económica, composición, estructura y diversidad florística del bosque mesoxerófito semicaducifolio de *Schinopsis balansae* Engl., Ecorregión Chaco Húmedo, Paraguay. *Investigación agraria*, 23(2), 101-110.
- Feron, S., Cordero, R. R., Damiani, A., MacDonell, S., Pizarro, J., Goubanova, K., ... y Beaulieu, A. (2024). South America is becoming warmer, drier, and more flammable. *Communications Earth y Environment*, 5(1), 501.
- Flores, C. B., Zapater, M. A., y Sühring, S. (2013). Identidad taxonómica de *Schinopsis lorentzii* y *Schinopsis marginata* (Anacardiaceae). *Darwiniana, nueva serie*, 1(1), 25-38.
- FRANCO, Rodolfo. (2017). Composiciones Landsat en ARCGIS Guía Básica Bogotá, Colombia 45 p. *Disponible en <http://wp.me/p2lwQU> 1 bh*.
- Gadow, K. V., Zhang, C. Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-Rivas, J., Korol, M., ... y Zhao, X. H. (2012). Forest structure and diversity. *Continuous cover forestry*, 29-83.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... y Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

- Gasparri, N. I., y Baldi, G. (2013). Regional patterns and controls of biomass in semiarid woodlands: lessons from the Northern Argentina Dry Chaco. *Regional Environmental Change*, 13, 1131-1144.
- Gasparri, N. I., y Grau, H. R. (2009). Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest ecology and Management*, 258(6), 913-921.
- Gasparri, N. I., y Manghi, E. (2004). Estimación de volumen, biomasa y contenido de carbono en las regiones forestales argentinas. *Informe final para la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable y la Dirección de Bosques del Ministerio de Salud y Ambiente de la República Argentina*.
- Gasparri, N. I., Grau, H. R., y Angonese, J. G. (2013). Linkages between soybean and neotropical deforestation: coupling and transient decoupling dynamics in a multi-decadal analysis. *Global Environmental Change*, 23(6), 1605-1614.
- Gasparri, N. I., Grau, H. R., y Manghi, E. (2008). Carbon pools and emissions from deforestation in extra-tropical forests of northern Argentina between 1900 and 2005. *Ecosystems*, 11, 1247-1261.
- Gasparri, N. I., Parmuchi, M. G., Bono, J., Karszenbaum, H., y Montenegro, C. L. (2007). Utilidad de imágenes Landsat 7 ETM+ de diferentes fechas para la estimación de biomasa aérea en bosques subtropicales secos de Argentina. *XII Congreso de la Asociación Española de Teledetección* (pp. 19-21).
- Gasparri, N. I., Parmuchi, M. G., Bono, J., Karszenbaum, H., y Montenegro, C. L. (2010). Assessing multi-temporal Landsat 7 ETM+ images for estimating above-ground biomass in subtropical dry forests of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1262-1270.
- Gates, D. M. (1968). Transpiration and leaf temperature. *Annual Review of Plant Physiology*, 19(1), 211-238.
- Geirinhas, J. L., Russo, A. C., Libonati, R., Miralles, D. G., Ramos, A. M., Gimeno, L., y Trigo, R. M. (2023). Combined large-scale tropical and subtropical forcing on the severe 2019–2022 drought in South America. *Climate and Atmospheric Science*, 6(1), 185.
- Gibbs, H. K., Brown, S., Niles, J. O., y Foley, J. A. (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental research letters*, 2(4), 045023.
- Gobron, N. (2008). Leaf area index (LAI). *Terrestrial Essential Climate Variables for Climate Change Assessment, Mitigation and Adaptation, GTOS*, 52.
- Gómez, C. A., y Kees, S. M. (2009). Comportamiento de heliófitas y sombrívoras en el desarrollo sucesional del bosque del Chaco Húmedo. *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro*, 93-107.
- Google Earth Pro (2024) Google LLC. <https://earth.google.com/>
- Gower, S. T. (2003). Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 169-204.
- Gower, S. T., Vogt, K. A., y Grier, C. C. (1992). Carbon dynamics of Rocky Mountain Douglas-fir: influence of water and nutrient availability. *Ecological Monographs*, 62(1), 43-65.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194.

- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910.
- Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. H. C., Rorison, I. H., ... y Whitehouse, J. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259-281.
- Gross, N., Robson, T. M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., y Guillemin, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, 180(3), 652-662.
- Grossi Gallegos, H., y Righini, R. (2007). *Atlas de energía solar de la República Argentina*.
- Halpern, C. B., y Lutz, J. A. (2013). Canopy closure exerts weak controls on understory dynamics: A 30-year study of overstory–understory interactions. *Ecological Monographs*, 83(2), 221-237.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., ... y Townshend, J. R. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342(6160), 850-853.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Holdridge, L. R., y Tosi Jr, J. A. (1967). Life Zone Ecology; *Tropical Science Center: San Jose, Costa Rica*. 206 pp.
- Hughes, A. R., y Stachowicz, J. J. (2004). Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(24), 8998-9002.
- Iglesias, M. D. R., y Barchuk, A. H. (2010). Estimación de la biomasa aérea de seis leguminosas leñosas del Chaco Árido (Argentina). *Ecología austral*, 20(1), 71-79.
- Jost, L., y González-Oreja, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 3-14.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., y Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology*, 98(5), 1134-1140.
- Kattge, J., Bönsch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., ... y Cuntz, M. (2020). TRY plant trait database–enhanced coverage and open access. *Global change biology*, 26(1), 119-188.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.
- Kees, S. M., Brassiolo, M. M., Toledo, S., y Peri, P. L. (2024). Efectos de tratamientos silviculturales e intensidad de corta sobre la estructura y biodiversidad de un bosque alto del Chaco Húmedo. *Revista de Ciencias Forestales*, 32, 1-2.
- Keith, H., Mackey, B. G., y Lindenmayer, D. B. (2009). Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(28), 11635-11640.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL <https://www.R-project.org/>.
- Kruskal J. B. y Wish M. (1978) Multidimensional Scaling. *Sage Publications, Beverly Hills, California*.

- Kruskal, W. H., y Wallis, W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583–621.
- Kuemmerle, T., Altrichter, M., Baldi, G., Cabido, M., Camino, M., Cuellar, E., ... y Zak, M. (2017). Forest conservation: remember gran Chaco. *Science*, 355(6324), 465-465.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., y Christensen, R. H. (2017). lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of statistical software*, 82, 1-26.
- Lachenbruch, B., y McCulloh, K. A. (2014). Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist*, 204(4), 747-764.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., y Pons, T. L. (2008). Plant physiological ecology. *Springer Science y Business Media*.
- Lavorel, S., y Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., ... y Urcelay, C. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. *Terrestrial ecosystems in a changing world*, 149-164.
- Lawrence, E. (ed.) (1995) Henderson's Dictionary of Biological Terms. 11th edn. Longman, London.
- Le Dantec, V., Dufrêne, E., y Saugier, B. (2000). Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecology and Management*, 134(1-3), 71-81.
- Legendre, P., y Legendre, L. (2012). *Numerical ecology (3rd English ed.)*. Elsevier.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., y Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34(5), 856-863.
- Levene, H. (1960). Robust tests for equality of variances. In I. Olkin (Ed.), *Contributions to Probability and Statistics* (pp. 278–292). *Stanford University Press*.
- Lewis, J. P. (1991). Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2(1), 125-130.
- Liu, R., Ren, H., Liu, S., Liu, Q., Yan, B., y Gan, F. (2018). Generalized FPAR estimation methods from various satellite sensors and validation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 260, 55-72.
- Loto, D. (2021). Ciclo de carbono en biomasa de bosque con relación al régimen de disturbios en el Chaco seco argentino. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Santiago del Estero*.
- Loto, D., y Bravo, S. (2020). Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecological indicators*, 113, 106232.
- Maestre, F. T. Lucio Biancari, Ning Chen, Mario Corrochano-Monsalve4, G. Darrel Jenerette, Corey Nelson, Kaarina N. Shilula y Yelyzaveta Shpilkina (2024). *Research needs on the biodiversity–ecosystem functioning relationship in drylands*. *npj biodiversity* 3.

- Maestre, F. T., Benito, B. M., Berdugo, M., Concostrina-Zubiri, L., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., ... y Soliveres, S. (2021). Biogeography of global drylands. *New Phytologist*, 231(2), 540-558.
- Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Soliveres, S., Kéfi, S., Delgado-Baquerizo, M., Bowker, M. A., ... y Berdugo, M. (2016). Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 47(1), 215-237.
- Maggio, A. D. (2014). Recopilación de ecuaciones de volumen de especies forestales en la República Argentina. *Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata*.
- Magurran, A. E. (1988). Ecological diversity and its measurement. *Princeton University Press*.
- Maldonado, P., y Hohne, E. (2006). Atlas del Gran Chaco Americano. *Agencia Alemana de Cooperación Técnica*.
- Malhi, Y., Doughty, C., y Galbraith, D. (2011). The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1582), 3225-3245.
- Manrique, S. M., Franco, A. J., Núñez, V., y Seghezzo, L. (2009). Stock de biomasa y carbono en una zona del Chaco occidental en el municipio Coronel Moldes, La Viña, Salta. *Avances en Energías Renovables y Medio Ambiente Vol. 13, 2009*
- Marenco, R. A., Antezana-Vera, S. A., y Nascimento, H. C. S. (2009). Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*, 47(2), 184-190.
- Martin, G. O., Nicosia, M. G., y Lagomarsino, E. D. (1997). Fenología foliar en leñosas nativas del Chaco Semiárido de Tucumán y algunas consideraciones para su aprovechamiento forrajero. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 29, 65-85.
- Matesanz, S., Gianoli, E., y Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1), 35-55.
- Maturo, H. (2008). Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual". Formosa, Argentina. *Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario*.
- Maturo, H., M., L. J. Oakley y D. E. Prado. (2005). Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva El Bagual. Pp. 59-73 en Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas eds. *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4:1-592. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires*.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology y evolution*, 21(4), 178-185.
- Meinzer, F. C., Clearwater, M. J., y Goldstein, G. (2001). Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and experimental botany*, 45(3), 239-262.

- Miró, R. C., Martos, D. E., Marengo, H. G., Candiani, J. N., y Benítez, J. J. (2016). Mapa Geológico de la Provincia del Chaco, República Argentina. Escala 1: 750.000.
- Mogni, V. Y., Oakley, L. J., Maturo, H. M., Galetti, L. A., y Prado, D. E. (2015). Biogeografía y florística de los bosques secos estacionales neotropicales (BSEN). *Revista OKARA: Geografía em debate*, v. 9, n. 2, p. 275-296, 2015.
- Monteith, J. L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of applied ecology*, 9(3), 747-766.
- Morello, J. (2012). Ecorregiones y complejos ecosistemicos argentinos / Jorge Morello ; Silvia Matteucci; Andrea Rodríguez. - 1 a ed. - Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora. 752 p. ISBN 978-987-1922-00-0
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., ... y Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS biology*, 11(5), e1001569.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, D. (1974). Aims and methods of vegetation ecology (Vol. 547). New York: Wiley.
- Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32.
- Muraoka, H., Saigusa, N., Nasahara, K. N., Noda, H., Yoshino, J., Saitoh, T. M., ... y Koizumi, H. (2010). Effects of seasonal and interannual variations in leaf photosynthesis and canopy leaf area index on gross primary production of a cool-temperate deciduous broadleaf forest in Takayama, Japan. *Journal of plant research*, 123(4), 563-576.
- Murriello, S., Arturi, M., y Brown, A. D. (1993). Fenología de las especies arbóreas de los talaes del este de la Provincia de Buenos Aires. *Ecología austral*, 3(1), 025-031.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., y Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10(631-637), 719.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., ... y León, R. J. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología austral*, 28(1), 40-63.
- Paruelo, J. M. (2008). La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas*, 17(3).
- Paruelo, J. M., Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., y Burke, I. C. (1997). ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 78(3), 953-958.

- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118, 391–402
- Pearson, T., Walker, S., y Brown, S. (2005). Sourcebook for land use, land-use change and forestry projects. *World Bank, Washington, DC*.
- Pei, H., Wu, Y., Wu, W., Lyu, L., y Li, W. (2024). A review of the types, functions and regulatory mechanisms of plant spines. *Plant Science*, 112010.
- Pennington, R.T., Prado, D. E., y Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... y Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64(8), 715-716.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... y Gurvich, D. E. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide., 61. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>, 167-234.
- Peschiutta, M. L., Bucci, S. J., Scholz, F. G., Kowal, R. F., y Goldstein, G. (2013). Leaf and stem hydraulic traits in relation to growth, water use and fruit yield in *Prunus avium* L. cultivars. *Trees*, 27, 1559-1569.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Pilli, R., Anfodillo, T., y Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 583-593.
- Pinheiro, J. C., y Bates, D. M. (2000). Mixed-effects models in S and S-PLUS. *New York, NY: Springer New York*.
- Placci, G., y Holz, S. (2004). Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental. Ecología y manejo de los bosques de Argentina. *Editorial de la Universidad Nacional de La Plata*.
- Placci, L. G. (1994). Estructura y funcionamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. *Tesis Doctoral. Universidad Nacional de la Plata, La Plata*.
- Pommerening, A., y Muszta, A. (2016). Relative plant growth revisited: Towards a mathematical standardisation of separate approaches. *Ecological modelling*, 320, 383-392.
- Poorter, L., Castilho, C. V., Schiatti, J., Oliveira, R. S., y Costa, F. R. (2018). Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist*, 219(1), 109-121.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., ... y Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New phytologist*, 185(2), 481-492.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... y Wright, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.

- Pötzschner, F., Baumann, M., Gasparri, N. I., Conti, G., Loto, D., Piquer-Rodríguez, M., y Kuemmerle, T. (2022). Ecoregion-wide, multi-sensor biomass mapping highlights a major underestimation of dry forests carbon stocks. *Remote sensing of environment*, 269, 112849.
- Powell, P. A., Nanni, A. S., Návaro, M. G., Loto, D., Torres, R., y Gasparri, N. I. (2018). Characterization of forest carbon stocks at the landscape scale in the Argentine Dry Chaco. *Forest ecology and management*, 424, 21-27.
- Prado, D. E. (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(1), 145-172.
- Prado, D. E. (1993). What is the Gran Chaco vegetation in South America? II: A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48(2), 615-629.
- Prado, D. E. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of botany*, 57(3), 437-461.
- Prado, D. E., y Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 902-927.
- Prause, J., De Caram, G. A., y Angeloni, P. N. (2003). Variación mensual en el aporte de hojas de cuatro especies forestales nativas del Parque Chaqueño Húmedo (Argentina). *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (10), 39-45.
- Právník, R. (2016). Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, 161, 259-278.
- Pronger, J., Campbell, D. I., Clearwater, M. J., Mudge, P. L., Rutledge, S., Wall, A. M., y Schipper, L. A. (2019). Toward optimisation of water use efficiency in dryland pastures using carbon isotope discrimination as a tool to select plant species mixtures. *Science of The Total Environment*, 665, 698-708.
- Protomastro, J. J. (1988). Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de quebracho colorado, blanco y mistol. *Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires*.
- Ragonesi, A. E. y Castiglioni, J. (1970). La vegetación del parque chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 133-160
- Red Agroforestal Chaco Argentino. (1999). Estudio integral de la región del parque chaqueño. *Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas Préstamo BIRF*, (4085-AR).
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of ecology*, 102(2), 275-301.
- Reich, P. B., Walters, M. B., y Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730-13734.
- Roitberg, E., Barraza, V., Salvia, M., y Grings, F. (2021). Remote sensing time series database for deforestation detection. VII Simposio Argentino de Ciencia de Datos y GRANdes DATos (AGRANDA 2021)-JAIIO 50 (Modalidad virtual).

- Rosenfield, M. F., y Souza, A. F. (2014). Forest biomass variation in Southernmost Brazil: the impact of *Araucaria* trees. *Revista de Biología Tropical*, 62(1), 335-348.
- Roy, J., Mooney, H. A., y Saugier, B. (Eds.). (2001). *Terrestrial global productivity*. Elsevier.
- Ruimy, A., Saugier, B., y Dedieu, G. (1994). Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 99(D3), 5263-5283.
- Salgado-Negret, B. (ed). 2015. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. *Instituto de Investigación de recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.*
- San Martín, R., Ottlé, C., y Sörensson, A. (2023). Fires in the South American Chaco, from dry forests to wetlands: response to climate depends on land cover. *Fire Ecology*, 19(1), 57.
- Santacruz-García, A. C., Bravo, S., del Corro, F., y Ojeda, F. (2019). A comparative assessment of plant flammability through a functional approach: The case of woody species from Argentine Chaco region. *Austral Ecology*, 44(8), 1416-1429.
- Sarmiento, G. (1972). Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *The Journal of Ecology*, 367-410.
- Sato, T., Saito, M., Ramirez, D., de MOLAS, L. F. P., Toriyama, J., Monda, Y., ... y de ORTIZ, M. V. (2015). Development of allometric equations for tree biomass in forest ecosystems in Paraguay. *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ*, 49(3), 281-291.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., y Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. doi:10.1038/nmeth.2089
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., y Miralles-Wilhelm, F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, cell y environment*, 30(2), 236-248.
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., y Miralles-Wilhelm, F. (2008). Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. *Tree Physiology*, 28(3), 469-480.
- Shapiro, S. S., y Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3–4), 591–611.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... y Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, 18(12), 1406-1419.
- Singh, R. K., Svystun, T., AlDahmash, B., Jönsson, A. M., y Bhalerao, R. P. (2017). Photoperiod-and temperature-mediated control of phenology in trees—a molecular perspective. *New Phytologist*, 213(2), 511-524.

- Sistema de Información de Biodiversidad (s.f.). Recuperado el 26 de agosto de 2025. Administración de Parques Nacionales. <https://sib.gob.ar/especies>
- Smith, R. L., y Smith, T. M. (2007). *Ecología. 6.a edición. Published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © ISBN: 978-84-7829-084-0*
- Soneira, P.A; H. Córdoba. (2021). Plan estratégico del corredor del Chaco Seco-El Impenetrable. *Resolución N° 510/21. Secretaría de Desarrollo Territorial y Ambiente. 53 p. con Apoyo del Proyecto "Corredores Rurales y Biodiversidad"- GEF TFOA0233-AR.*
- Soneira, P.A; N. Matta. (2021). Plan estratégico del corredor del Chaco Húmedo. *Resolución N° 510/21. Secretaría de Desarrollo Territorial y Ambiente. 59 p. con Apoyo del Proyecto "Corredores Rurales y Biodiversidad"- GEF TFOA0233-AR.*
- Student. (1908). The probable error of a mean. *Biometrika*, 6(1), 1–25.
- Suding, K. N., y Goldstein, L. J. (2008). Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist*, 559-562.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin Iii, F. S., Cornelissen, J. H., Diaz, S., Garnier, E., ... y Navas, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125-1140.
- Tálamo, A. (2006). Biodiversidad de plantas leñosas y disturbios humanos en el bosque chaqueño semiárido: efectos del aprovechamiento forestal. *Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.*
- Tálamo, A., y Caziani, S. M. (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest ecology and management*, 184(1-3), 79-92.
- Tang, R., Li, S., Lang, X., Huang, X., y Su, J. (2023). Rare species contribute greater to ecosystem multifunctionality in a subtropical forest than common species due to their functional diversity. *Forest Ecology and Management*, 538, 120981.
- Tiedemann, J. L. (2024). Aboveground Net Primary Productivity and Spatial Distribution of Chaco Semi-Arid Forest in Copo National Park, Santiago del Estero, Argentina. *Journal of forest and environmental science*, 40(2), 99-110.
- Tilman, D. (1982). Resource competition and community structure (No. 17). *Princeton university press.*
- Tomlinson, P. B. (2006). The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 5-14.
- Torrella, S. A. (2014). Fragmentación y pérdida del " bosque de tres quebrachos" y su comunidad de plantas leñosas en el SO de Provincia de Chaco. *Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.*
- Torrella, S. A., y Adámoli, J. (2005). Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. *La situación ambiental Argentina, 2005*, 75-82.

- Torrella, S. A., Oakley, L. J., Ginzburg, R. G., Adámoli, J. M., y 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(2), 179-188.
- Trigo, C. B., Villagra, P. E., Coles, P. C., Marás, G. A., Andrade-Díaz, M. S., Núñez-Regueiro, M. M., ... y Tálamo, A. (2020). Can livestock exclusion affect understory plant community structure? An experimental study in the dry Chaco Forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 463, 118014.
- Tuanmu, M. N., Viña, A., Bearer, S., Xu, W., Ouyang, Z., Zhang, H., y Liu, J. (2010). Mapping understory vegetation using phenological characteristics derived from remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 114(8), 1833-1844.
- Tukey, J. W. (1949). Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*, 99-114.
- Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal (UMSEF). (2016). Monitoreo de la superficie de bosque nativo de la República Argentina: período 2014-2015. Regiones forestales Parque Chaqueño, Yungas, Selva Paranaense y Espinal (2ª ed.). *Dirección de Bosques, Secretaría de Política Ambiental, Cambio Climático y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Buenos Aires, Argentina.*
- Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). (2025, 4 de febrero). Olas de calor: estudio refleja un progresivo aumento de eventos en las últimas décadas. UNNE Medios. <https://medios.unne.edu.ar/2025/02/04/olas-de-calor-estudio-refleja-un-progresivo-aumento-de-eventos-en-las-ultimas-decadas/>
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., y Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics*, 353-377.
- Vera, Carolina, Skansi, Maria y González, Marcela. (2023). Características de las sequías en el sur de Sudamérica. *SISSA-ART-001-2023*.
- Vieira, S. A., Alves, L. F., Aidar, M., Araújo, L. S., Baker, T., Batista, J. L. F., ... y Trumbore, S. E. (2008). Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 8, 21-29.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., ... y Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology y evolution*, 27(4), 244-252.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Wang, S., Fu, B., Wei, F., Piao, S., Maestre, F. T., Wang, L., ... y Zhao, W. (2023). Drylands contribute disproportionately to observed global productivity increases. *Science Bulletin*, 68(2), 224-232.
- West, G. B., Brown, J. H., y Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400(6745), 664-667.

- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Wilcoxon, F. (1945). Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin*, 1(6), 80-83.
- World Flora Online (2025). Recuperado de <http://www.worldfloraonline.org/>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... y Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... y Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664-3674.
- Zerda, H. R., y Tiedemann, J. L. (2010). Dinámica temporal del NDVI del bosque y pastizal natural en el Chaco de la Provincia de Santiago del Estero, Argentina The temporal dynamic of NDVI, of forest and grassland in the Chaco Seco of Santiago del Estero province, Argentine. *Ambiência*, 6(1), 13-24.
- Zhang, X., Friedl, M. A., y Schaaf, C. B. (2006). Global vegetation phenology from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): Evaluation of global patterns and comparison with in situ measurements. *Journal of Geophysical Research. Biogeosciences*, 111(G4).
- Zhang, Y. J., Cristiano, P. M., Zhang, Y. F., Campanello, P. I., Tan, Z. H., Zhang, Y. P., ... y Goldstein, G. (2016). Carbon economy of subtropical forests. *Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment*, 337-355.

Anexo 1

Historia natural y de uso de las áreas de estudio

Reserva Privada “El Bagual”

La reserva privada (RP) El Bagual, de 3.336 ha, fue establecida por la empresa Alparamis S.A en 1988 como área protegida privada y en el 2003 fue declarada “Área de importancia para la conservación de Aves” (Di Giacomo y Krapovikas, 2005). Se encuentra en el este de Formosa, en una zona de llanura que se originó por la deposición de sedimentos fluvio-lacustres impermeables, con escasa pendiente (Maturo et al., 2005). Si bien la zona de reserva natural representa el 18 % de la Estancia El Bagual, el objetivo en todo el predio es de combinar la actividad productiva, el bienestar social y la conservación de la naturaleza (Reserva El Bagual, s. f.). En esta área se trabajó en dos sitios, un Quebrachal, representante de los Bosques Secos (BS) y una zona de bosque ribereño, que pertenece al dominio de los Bosques Estacionalmente Secos Neotropicales (BES) (Maturo et al., 2005; Maturo, 2008) (Figura A1.1).

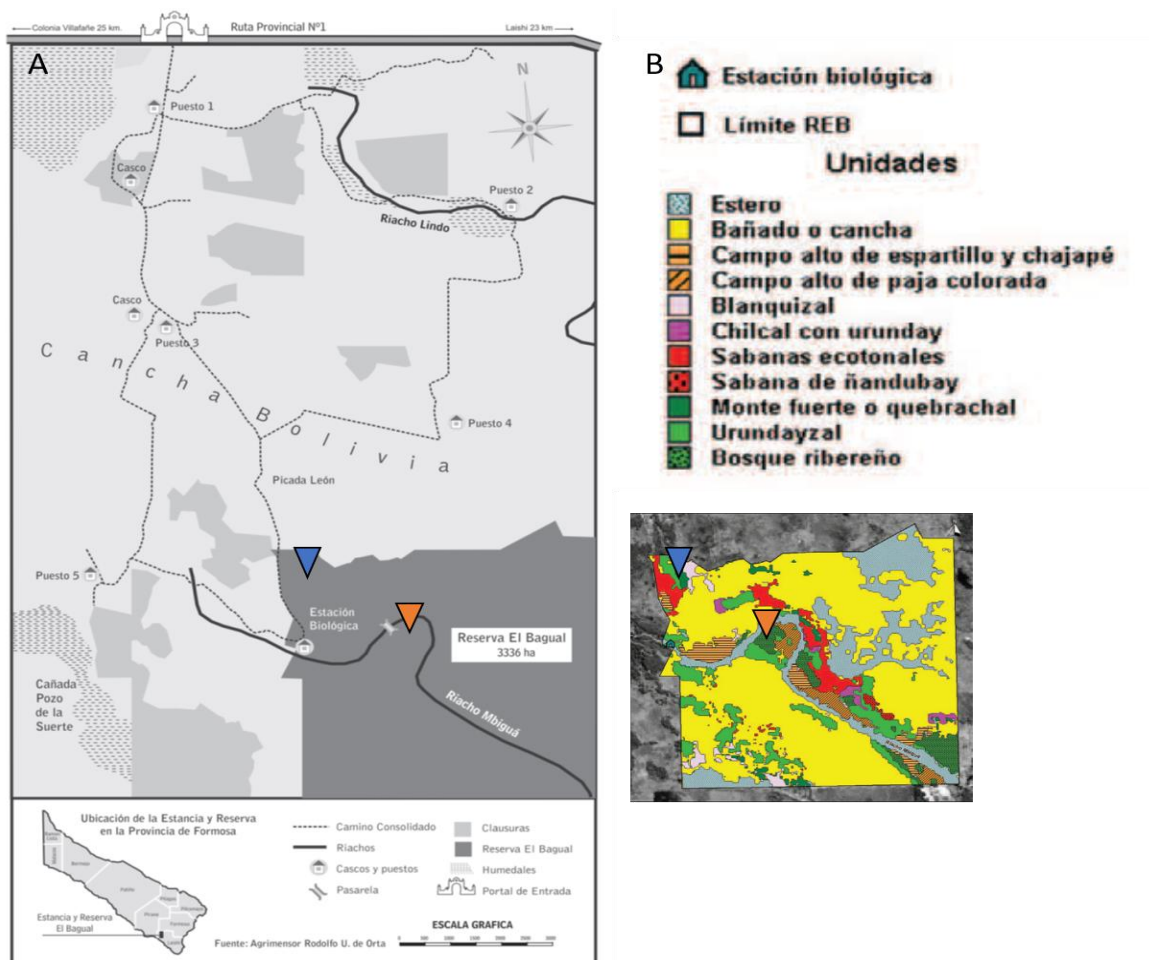


Figura A1.1: A) Mapa de la estancia y reserva El Bagual. B) Mapa de vegetación de la Reserva El Bagual. Fuente: Herrera et al., 2005. El triángulo azul indica la zona de muestreo del bosque seco y el triángulo naranja indica la zona de muestreo de bosque estacionalmente seco.

Parque Nacional Chaco

El Parque Nacional (PN) Chaco se encuentra en el centro-este de la provincia homónima ($26^{\circ} 40' S$; $59^{\circ} 48' O$), ocupando una superficie aproximada de 15.000 hectáreas. Esta unidad de conservación se extiende en la llanura ubicada al oeste del río Negro en su tramo medio, abarcando selvas ribereñas, quebrachales y palmares entre sus principales ambientes. Su creación data de 1954, mediante Ley Nacional N° 14.366 (APN, 2001). En este sitio se trabajó en el bosque llamado

Ralera de los quebrachos y en el Bosque bajo abierto donde está representado el BS y en la zona de Selvas donde está representado el BES (Figura A1.2).

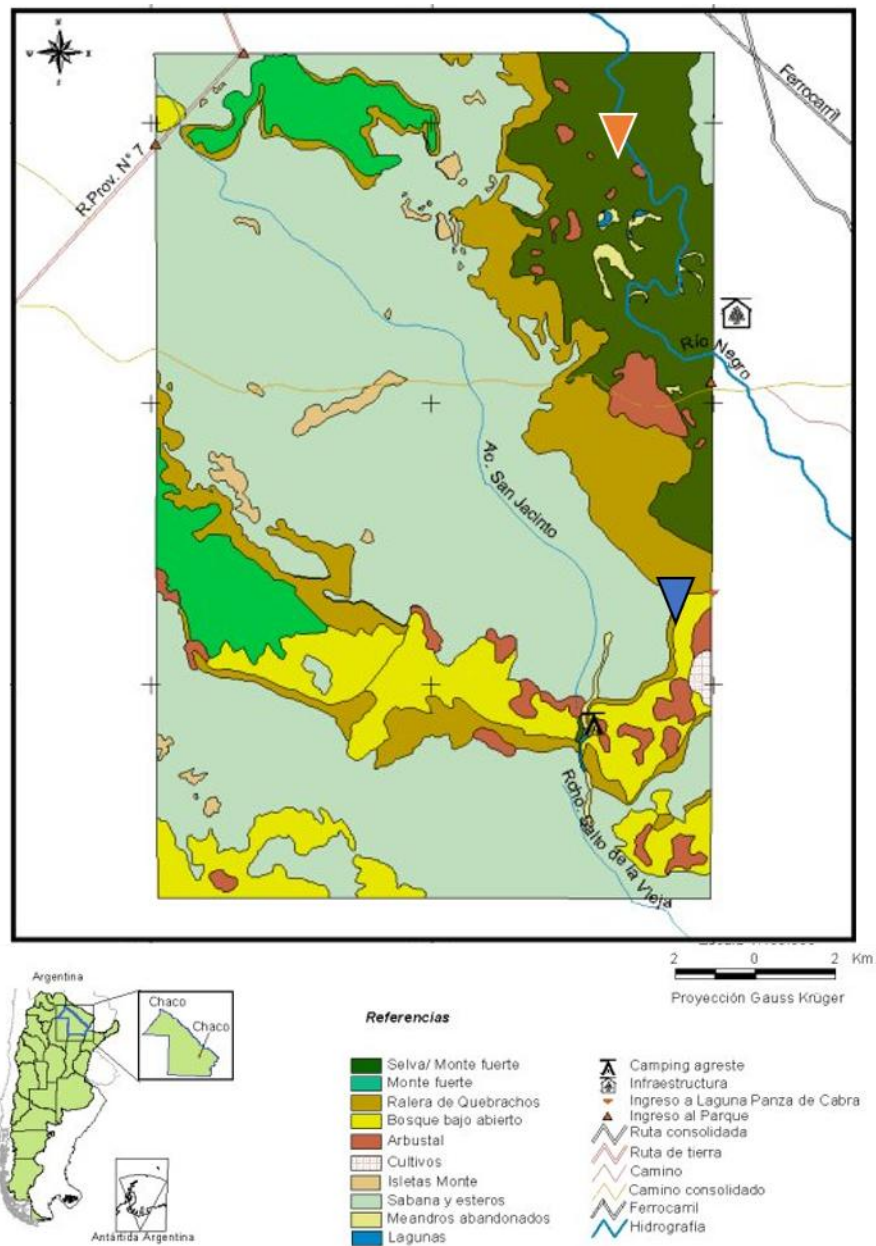


Figura A1.2: Mapa de las unidades de vegetación del Parque Nacional Chaco (APN, 2019). El triángulo azul indica la zona de muestreo del Bosque Seco (abarca parte del Quebrachal y del Bosque bajo abierto) y el triángulo naranja indica la zona de Bosque Estacionalmente Seco (en la zona de Selva).

Parque Provincial Pampa del indio

El área protegida fue creada como reserva intangible en el año 1978 mediante la ley provincial N°2311/78. Originalmente cubría una superficie de 37.500 ha, sin embargo, en años siguientes su mayor parte fue siendo desafectada, removiendo un total de 28.867 ha para ser destinadas a la explotación forestal del bosque chaqueño y para cederla a los pobladores del lugar, quedando así reducido el territorio bajo protección a solo 8.633 ha, las que en su totalidad quedaron bajo dominio fiscal provincial (Chébez, 2005). Originalmente, la zona de la reserva Pampa del Indio estaba habitada por comunidades originarias del pueblo Qom-Toba que, así como los bosques, han sido desplazadas, aunque quedan algunas comunidades en la región (Parque provincial Pampa del Indio, s. f.). En este sitio se trabajó a lo largo del camino vehicular que se encuentra inhabilitado para el uso público (Figura A1.3) donde se registraron mayoritariamente especies de los BES.

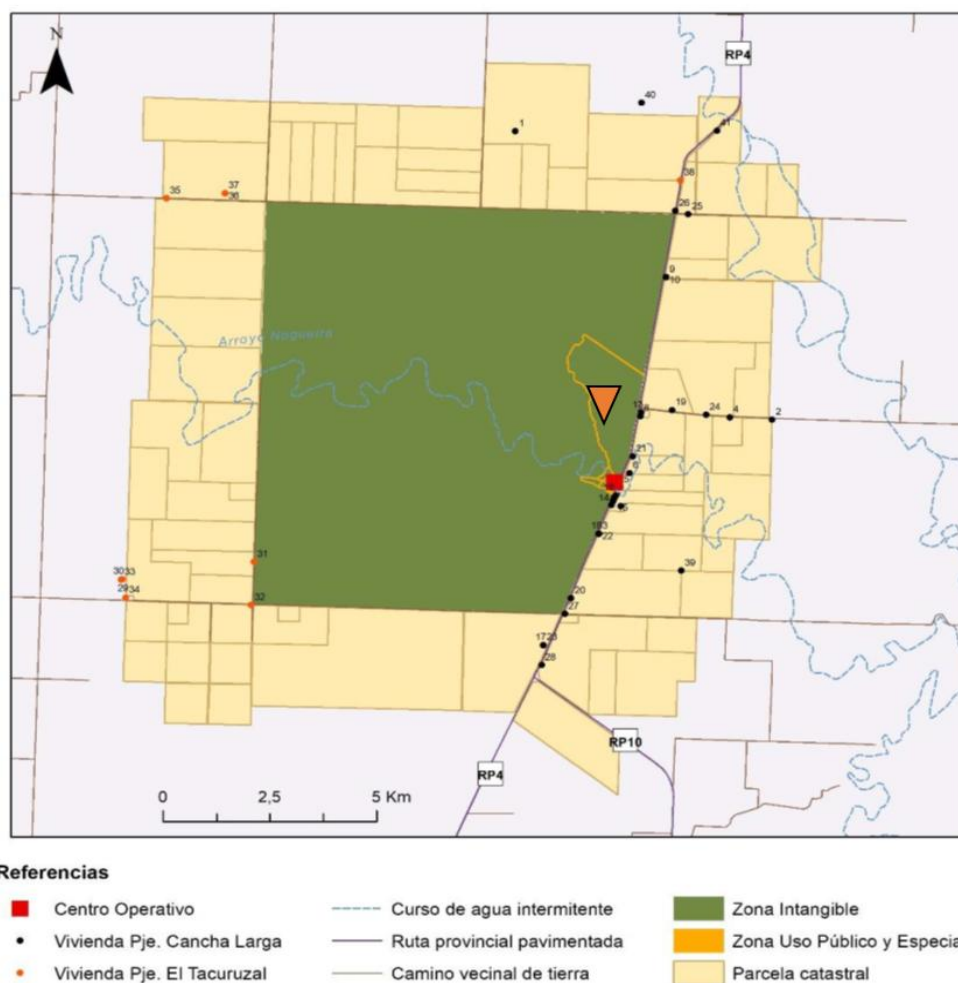


Figura A1.3: Área de trabajo en el Parque Provincial Pampa del Indio. Mapa tomado del Plan de gestión (2023). El triángulo naranja indica la zona de muestreo de Bosque Estacionalmente Seco.

Estancia “Los 3 Quebrachos”

La estancia se encuentra a unos 40 km de la ciudad de Charata en el centro-sur de la provincia de Chaco y pertenece a la familia Listello que emigró de Francia en el año 1987. Actualmente cuentan con 1.400 ha de las cuales 1.100 ha se destinan a la producción (con rotación de ganadería y agricultura), 30 ha corresponden a caminos, viviendas, aguada, galpón, etc. y finalmente, 270 ha de bosques (Serge Listello, com. pers.). Este bosque se encuentra fragmentado en diversos parches, de los cuales se seleccionaron dos de los más extensos y contiguos para este

estudio (Figura A1.4) y que son buenos representantes del BS (llamado en esta zona bosque de los tres quebrachos).

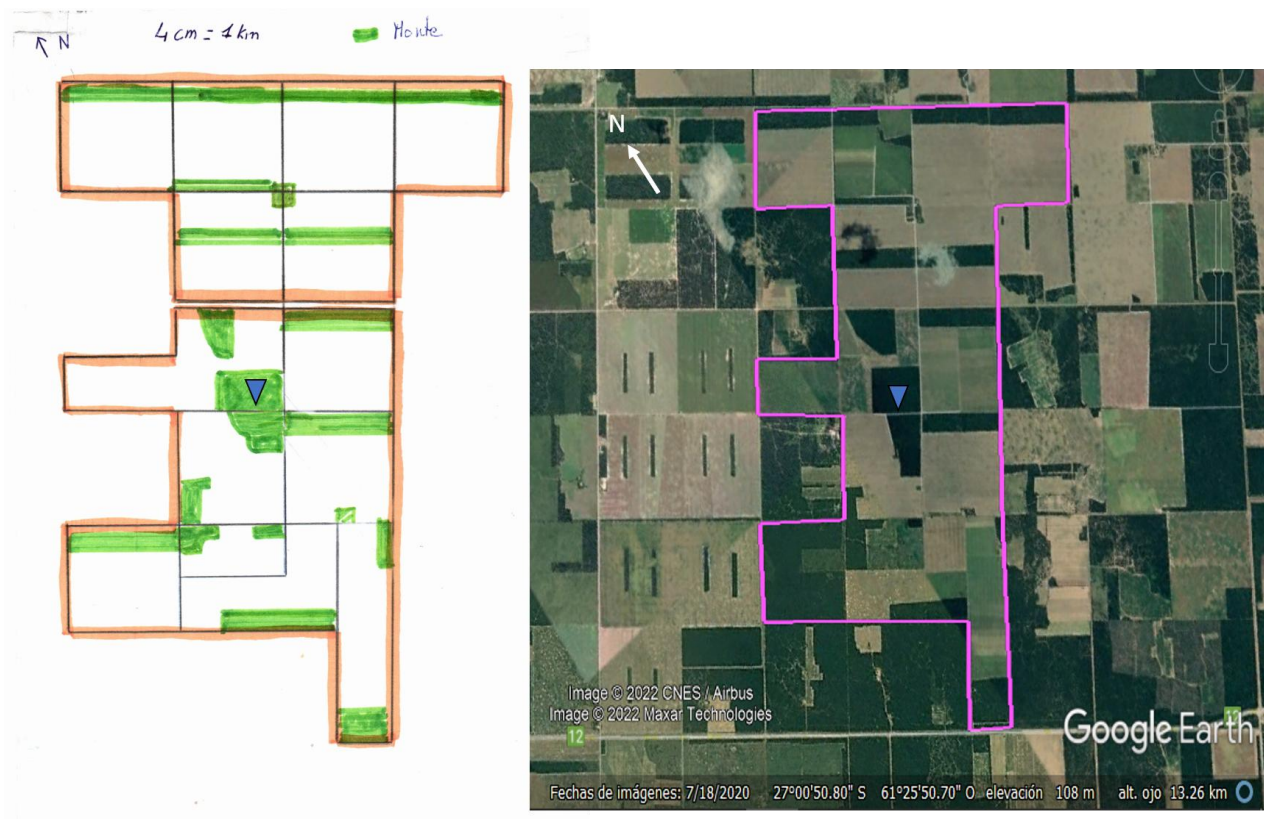


Figura A1.4: Área de trabajo en la estancia “Los 3 Quebrachos”. Croquis facilitado por el dueño del campo Serge Listello. El triángulo azul indica la zona de muestreo de bosque seco.

Parque Nacional El Impenetrable

Actualmente el área del parque abarca 128.000 ha y se declaró parque nacional en el año 2014 por la ley 26.996. Se encuentra en lo que históricamente fue la estancia La Fidelidad, la cual en un principio fue donada por la provincia de Salta a Natalio Roldan (en 1872) en agradecimiento a sus trabajos de exploración por el río Bermejo/Teuco y contaba con 250.000 ha (130.000 en Chaco y 120.000 en Formosa). En ese entonces se asentaron los primeros pobladores, pero no hubo explotación hasta 1907 aproximadamente, cuando, siendo propiedad de la familia Born, se hizo un uso ganadero extensivo tradicional en el bosque llegando a haber entre 10 y 12 mil cabezas de

ganado. Esto causó la arbustificación de amplias áreas, lo cual constituye un problema en la actualidad. También se realizó de forma secundaria explotación maderera ya que no resultaba una actividad rentable debido a la dificultad en el transporte de los rollizos a las tanineras. Entre 1950-1960 comenzó un progresivo abandono de la estancia debido al bajo rendimiento económico producto de la arbustificación, que dificultaba la búsqueda del ganado vacuno que se había asilvestrado, y de la deficiente conexión con la red vial (APN, 2021; Timbó Films, 2017). En 1970, la estancia pasó a ser propiedad de los hermanos Roseo quienes continuaron con la cría ganadera. Luego de la muerte de Manuel Roseo, presuntamente asesinado debido a intereses en comprar la estancia para explotación maderera (Chebez, 2011), la porción chaqueña de la estancia es expropiada y pasa a ser parque nacional gracias a la participación de muchas organizaciones públicas y privadas (APN, 2021; ProYungas, 2017). En este sitio se trabajó en los BES ubicados en el albardón del río Bermejito (llamados Bosques de algarrobo) y en los BS ubicados hacia el centro del parque (llamados Bosques altos de 2 quebrachos) (Figura A1.5).

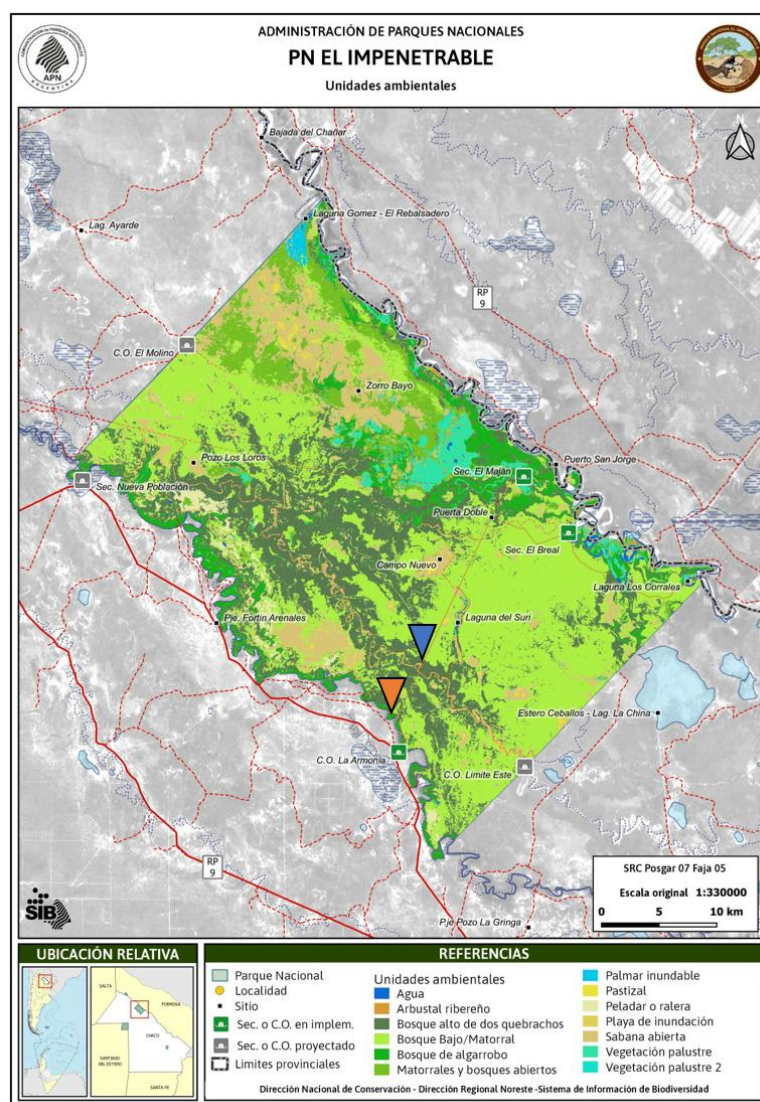


Figura A1.5: Mapa de unidades ambientales del Parque Nacional El Impenetrable. El triángulo azul indica la zona de muestreo del Bosque Seco (Bosque alto de dos quebrachos) y el triángulo naranja indica la zona de Bosque Estacionalmente Seco (Bosque de algarrobos). Fuente: APN, 2021.

Parque Nacional Copo

El PN Copo ocupa 118.119 ha y se encuentra ubicado en el extremo noreste del Departamento Copo, provincia de Santiago del Estero. A su alrededor se enmarca el área de amortiguamiento llamada El Gran Copo que abarca 463.640 ha y cuenta con tierras fiscales y privadas con distinto grado de alteración y con áreas protegidas provinciales: Reserva Provincial Copo, Parque Provincial Copo, Parque Provincial Loro Hablador y Reserva Provincial La Pirámide

(Figura A1.6 - A). La zona del parque como sus alrededores en la provincia de Chaco se la conoce como “El Desierto” o “El Impenetrable” (Caziani et al., 2003). A pesar de que los nombres parezcan contradictorios, los dos le hacen justicia: desierto por la sequía e impenetrable por lo duras y espinosas que son todas las plantas del pastizal, del sotobosque y de los estratos altos del bosque (observación personal). En este parque aún viven algunos pobladores que tienen el ganado libre en el bosque, por lo que se eligió el área de muestreo a la mayor distancia posible del asentamiento humano en una zona de BS asociados a interfluvios antiguos (actualmente el parque no tiene cuerpos de agua superficiales) que llaman Bosque de interfluvio (Figura A1.6 - B).

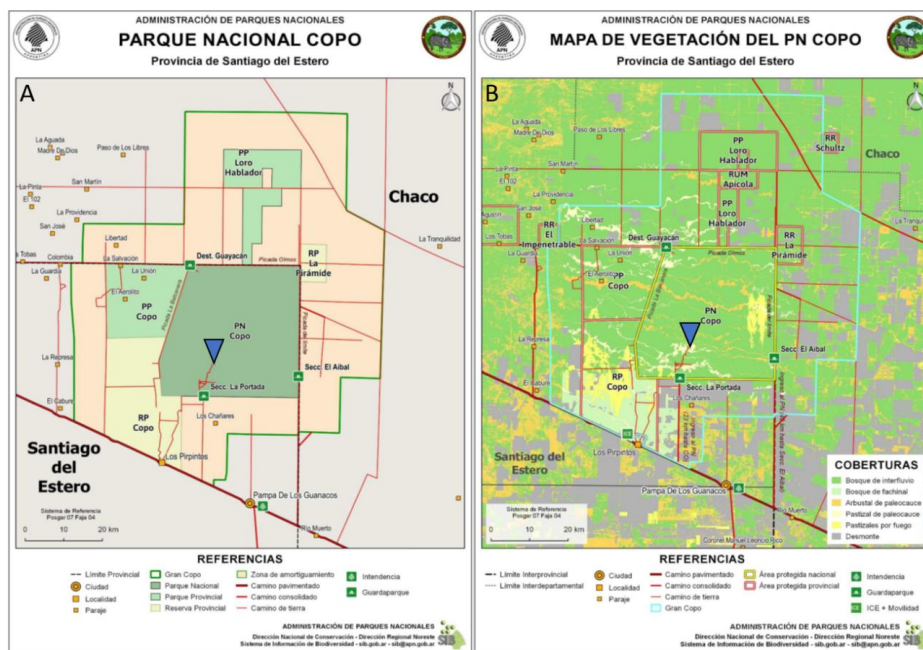


Figura A1.6: A) Mapa del Gran Copo formado por el Parque Nacional Copo, el Parque Provincial y Reserva Provincial Copo, Parque Provincial Loro Hablador, Reserva Provincial La Pirámide y su zona de amortiguamiento. B) Mapa de vegetación del Parque Nacional (PN) Copo. El triángulo azul indica la zona de muestreo del Bosque Seco (Bosque de interfluvio). Fuente: APN, 2019.

Caracterización climática de las áreas de estudio:

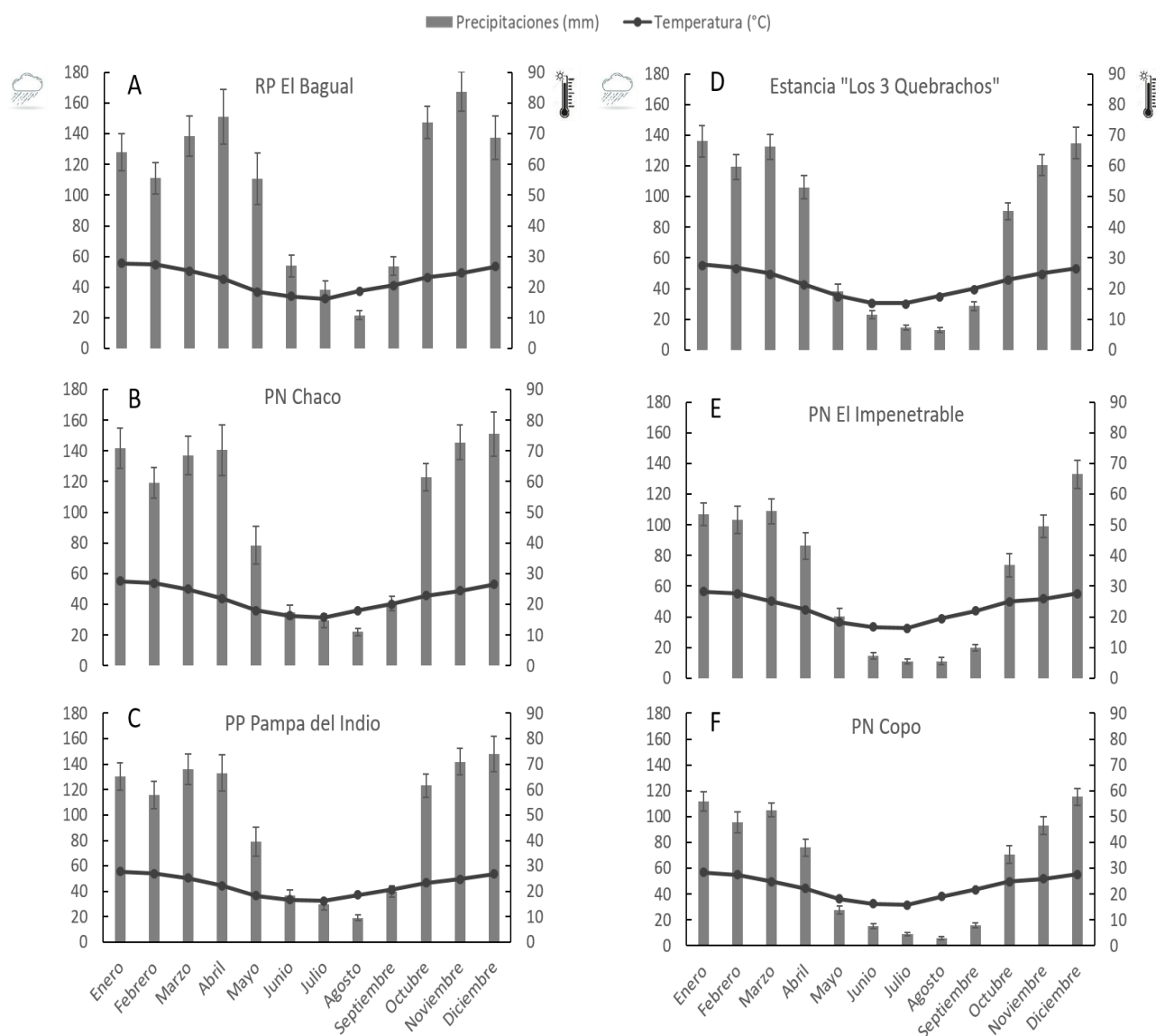


Figura A1.7: Temperatura media y precipitación acumulada media mensuales de las áreas de estudio para el período 2000-2019. RP = Reserva privada, PN = Parque Nacional, PP = Parque Provincial

Referencias:

- Aves Argentinas (s. f.). Reserva El Bagual. Recuperado de <https://www.avesargentinas.org.ar/reserva-el-bagual>
- Administración de Parque Nacionales (2021) Plan de gestión del Parque Nacional EL Impenetrable. Documento Final. En proceso de aprobación preliminar (IF-2021-67635704-APN-DRPA#APNAC)
- Administración de Parque Nacionales (APN) (2001). Plan de manejo del Parque Nacional Chaco. Documento preliminar. Delegación Regional Nordeste Argentino. Administración de Parques Nacionales. Secretaría de Turismo y Deporte - Presidencia de la Nación República Argentina
- Administración de Parque Nacionales (APN) (2017) Plan de gestión del Parque Nacional Chaco. Delegación Regional Nordeste Argentino. (F-2018-57650502-APN-PNCH#APNAC)
- Administración de Parque Nacionales (APN) (2019) Plan de gestión del Parque Nacional Copo. Delegación Regional nordeste y Noroeste (IF-2019-66218828-APN-DRNOA-APNAC).
- Caziani, S. M., C.E. Trucco, P.G. Perovic, A. Tálamo, E.J. Derlindati, J. Adámoli, F. Lobo, M. Fabrezi, M. Srur, V. Quiroga, V. y M.I. Martínez Oliver. (2003). Línea de base y programa de monitoreo de la biodiversidad del Parque Nacional Copo. Proyecto de Conservación de la Biodiversidad. Donación GEF/BIRF/APN TF 028372-AR
- Chebez, J. C. (2005). Guía de las Reservas Naturales de la Argentina (Vol. 3). Editorial Albatros.
- Chebez, J. C. (2011). La Fidelidad, la historia que los diarios no cuentan. [Entrada del blog "Los que se van"]. Recuperado de <https://www.losquesevan.com/la-fidelidad-la-historia-que-los-diarios-no-cuentan.789c>
- Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas (2005). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4:1-592. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Herrera, P., J. Adámoli, S. Torrella y R. Ginzburg. (2005). El Riacho Mbiguá en el contexto del modelado fluvial de la región chaqueña. Pp. 27-39 en Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas eds. (2005). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4:1-592. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Maturo, H. (2008). Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual". Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario.
- Maturo, H., M., L. J. Oakley y D. E. Prado. (2005). Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva El Bagual. Pp. 59-73 en Di Giacomo, A. G. y S. F. Krapovickas eds. Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área

del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación 4:1-592. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Parque Nacional Chaco (s. f.). Argentina.gob.ar. Recuperado el 26 de agosto de 2025, de <https://www.argentina.gob.ar/interior/ambiente/parquesnacionales/nea/parque-nacional-chaco/panoramica>

Parque Natural Provincial Pampa del Indio (2023). Plan de gestión. Ministerio de ambiente y desarrollo territorial sostenible. Chaco Gobierno de todos

Parque provincial Pampa del Indio. (s. f.). Recuperado 26 de agosto de 2025 de https://es.wikipedia.org/wiki/Parque_provincial_Pampa_del_Indio

ProYungas (2017, 5 de enero). La expropiación de La Fidelidad es constitucional para la Corte Suprema de Justicia. Recuperado de <https://proyungas.org.ar/la-expropiacion-de-la-fidelidad-es-constitucional-para-la-corte-suprema-de-justicia/>

Timbó Films (2017, 4 de junio). Serie Chaco: Historia de La Fidelidad [Video]. Recuperado de https://www.youtube.com/watch?v=rglsu_XqZ9I

Anexo 2

Atributos comunitarios:

Tabla A2.1: Riqueza (S cuando $q=0$), índices de diversidad (^1D cuando $q = 1$ y ^2D cuando $q = 2$) y equitatividad ($^1D/S$ y $^2D/S$) estimadas con las ecuaciones de Hill para los datos observados, rarefaccionadas al menor esfuerzo de muestreo registrado (133 individuos) para fines comparativos y riqueza extrapolada para evaluar completitud del muestreo

Área		Observada					Rarefaccionada a 133 ind					S estimada por extrapolación (Chao, 2016)
Sitio	Bosque	S	1D	2D	Equitatividad		S	1D	2D	Equitatividad		
					1D/S	2D/S				1D/S	2D/S	
RP El Bagual	BS	34	23	18	0,68	0,54	30	21	17	0,70	0,57	36
	BES	27	12	8	0,45	0,29	21	11	7	0,52	0,33	30
PN Chaco	BS	19	4	2	0,19	0,12	13	3	2	0,23	0,15	24
	BES	21	10	7	0,46	0,35	16	9	7	0,56	0,44	22
PP Pampa del Indio	BES	29	12	8	0,40	0,27	20	10	7	0,50	0,35	30
Estancia Los 3 quebrachos	BS	10	6	5	0,64	0,51	10	6	5	0,60	0,50	10
PN El Impenetrable	BS	22	10	7	0,47	0,32	17	10	7	0,59	0,41	26
	BES	26	17	14	0,67	0,54	23	16	13	0,70	0,57	28
PN Copo	BS	13	6	5	0,48	0,4	11	6	5	0,55	0,45	16

Curvas de rango-abundancia junto a área basimétrica para cada sitio:

Para cada bosque estudiado se realizaron curvas de rango-abundancia que se combinaron con la información del área basimétrica de cada especie. Además, se informa la forma de vida y si la especie presenta individuos multi fuste (Figuras A2.1 a A2.6). En la RP El Bagual, el BES presentó una alta densidad de individuos (470 individuos por hectárea) de palmeras *Syagrus romanzoffiana* acompañada (más de 100 individuos por hectárea) por *Chrysophyllum gonocarpum*, *Cordia americana*, *Phyllostylon rhamnoides* y *Myrcianthes pungens*. Dichas especies también presentaron áreas basimétricas altas con respecto al resto de especies, junto con *Myracrodruon balansae*, *Gleditsia amorphoides*, *Handroanthus impetiginosus*, *Enterolobium contortisiliquum* y *Phytolacca dioica* (Figura A2.1 - B). En el BS las especies que superan los 100 individuos por hectárea son: *Diplokeleba foribunda*, *Myracrodruon balansae*, indeterminada 7, *Senegalia praecox* y *Cordia americana* (Figura A2.1 - A). Tanto la abundancia de individuos como las áreas basimétricas de las especies son menores en el BS que en BES (Figura A2.1), sin embargo, el número de especies es mayor en el BS que en el BES (Tabla A2.1) y la identidad de las especies difiere entre los sitios siendo 13 las especies comunes (38 % de las especies del BS y un 48% del BES). Además, se observó mayor cantidad de especies, tanto arbóreas como arbustivas, con individuos multifuste en el BS (14 especies, 41 %) que en el BES (8 especies, 30 %).

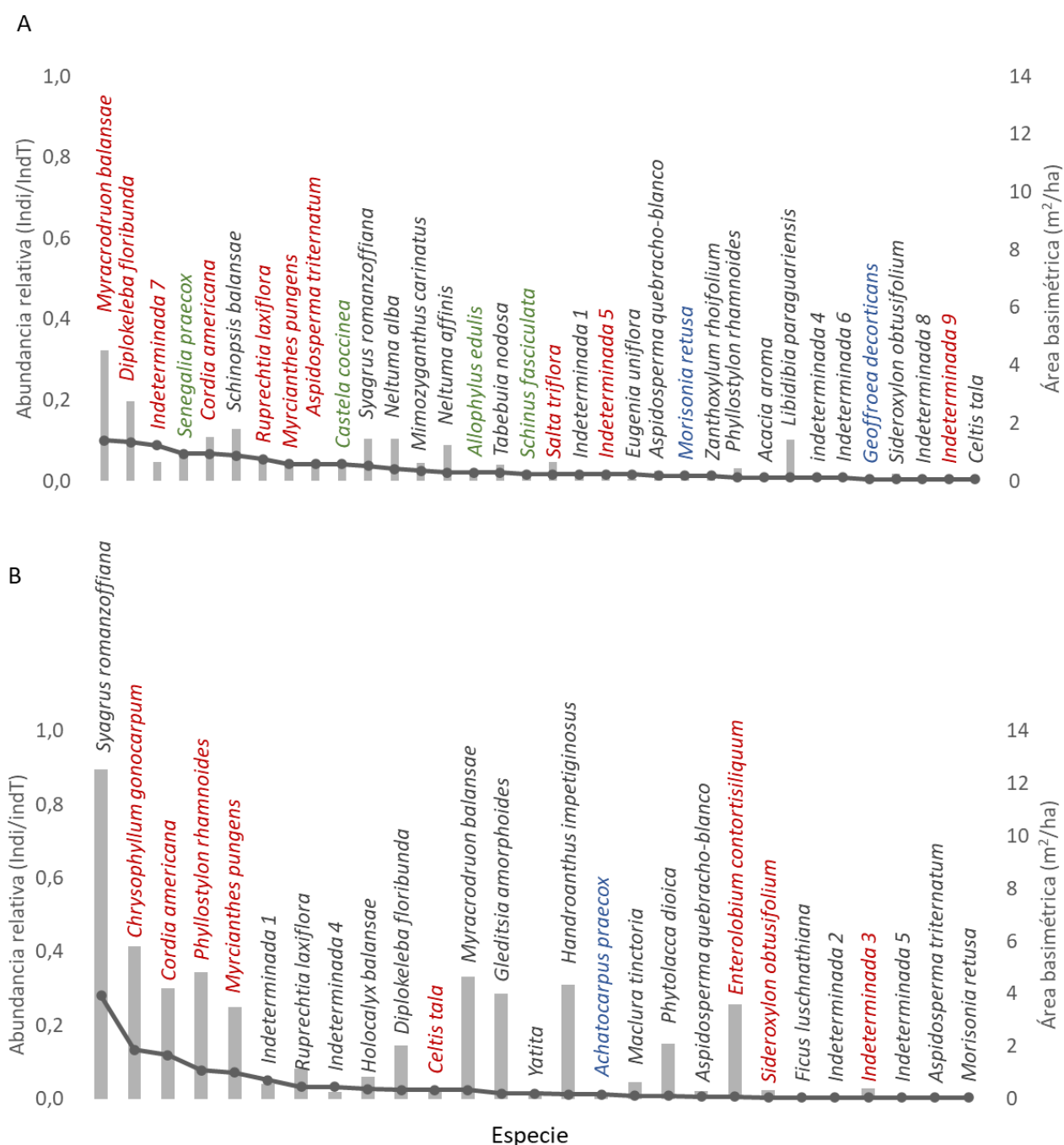


Figura A2.1: Curvas de rango-abundancia (línea continua, eje 1) de las especies del Bosque Seco (A) y del Bosque Estacionalmente Seco (B) de la Reserva Privada El Bagual. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica de cada especie. En negro se presentan los árboles unifiste, en rojo las especies arbóreas con por lo menos un ejemplar con más de un fuste a la altura del pecho, en azul las especies arbustivas unifuste y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.

En el PN Chaco se observó una clara dominancia de *Schinopsis balansae* en el BS (Figura A2.2 - A), acompañado, con menor abundancia y área basimétrica, por *Tabebuia nodosa* y *Libidibia paraguariensis*. En la zona del BES, *Schinopsis balansae* presenta un bajo número de individuos grandes, lo cual se evidencia en el área basal (Figura A2.2 - B). La especie con mayor abundancia fue *Eugenia uniflora*, y luego *Gleditsia amorphoides*, *Ruprechtia laxiflora*, *Myrcianthes pungens* (siendo estas 3 las más representativas además en área basimétrica), *Cordia americana* y *Phyllostylon rhamnoides*. Los bosques tienen en común 7 especies, que corresponden al 37 % de las especies en el caso del BS y al 33 % en el BES. En ambos sitios se encontraron individuos multifuste, 6 especies (32%) en el BS y 7 especies (33%) en el BES. Cabe destacar, como ejemplo, que *Ruprechtia laxiflora* presentó individuos unifuste en el BS y multifuste en el BES, mientras que *Schinopsis balansae* fue el caso inverso presentando individuos multifuste en el BS y no en el BES.

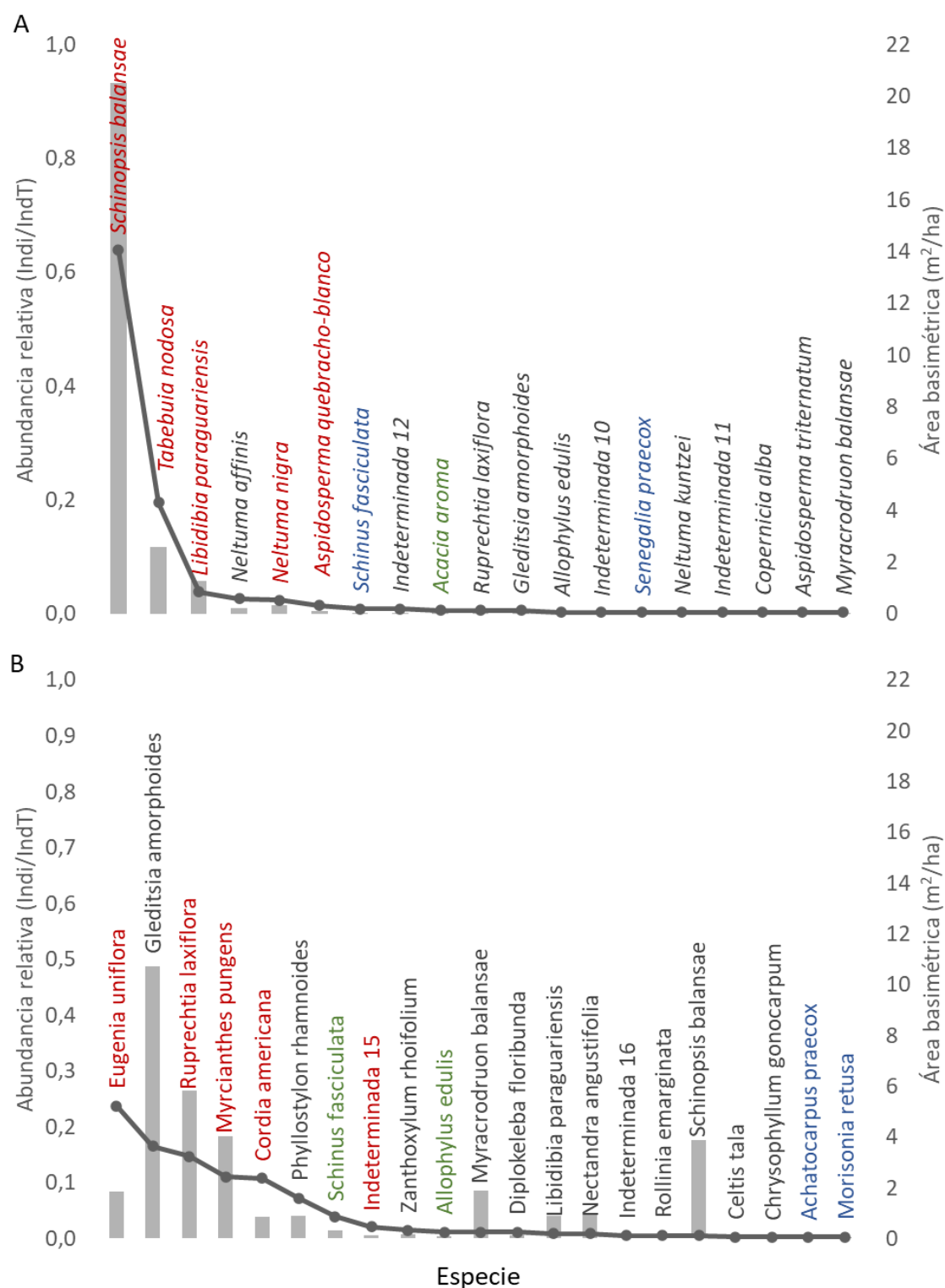


Figura A2.2: Curvas de rango-abundancia (línea, eje 1) de las especies del Bosque Seco (BS) (A) y del Bosque Estacionalmente Seco (BES) (B) del Parque Nacional Chaco. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.

El sitio muestreado en el Parque Provincial Pampa del Indio presentó especies características de los dos tipos de bosques estudiados. Las especies con mayor abundancia se corresponden a los BES (*Eugenia uniflora*, *Cordia americana*, *Ruprechtia laxiflora*, *Phyllostylon rhamnoides*) y todas presentan tanto individuos unifuste como multifustes. En cuanto al área ocupada se presentaron como importantes tanto algunas de los BES (*Cordia americana* y *Ruprechtia laxiflora*) como varias que son característica de los BS (*Gleditsia amorphoides*, *Libidibia paraguariensis*, *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Neltuma kuntzei* y *Schinopsis lorentzii*) (Figura A2.3).

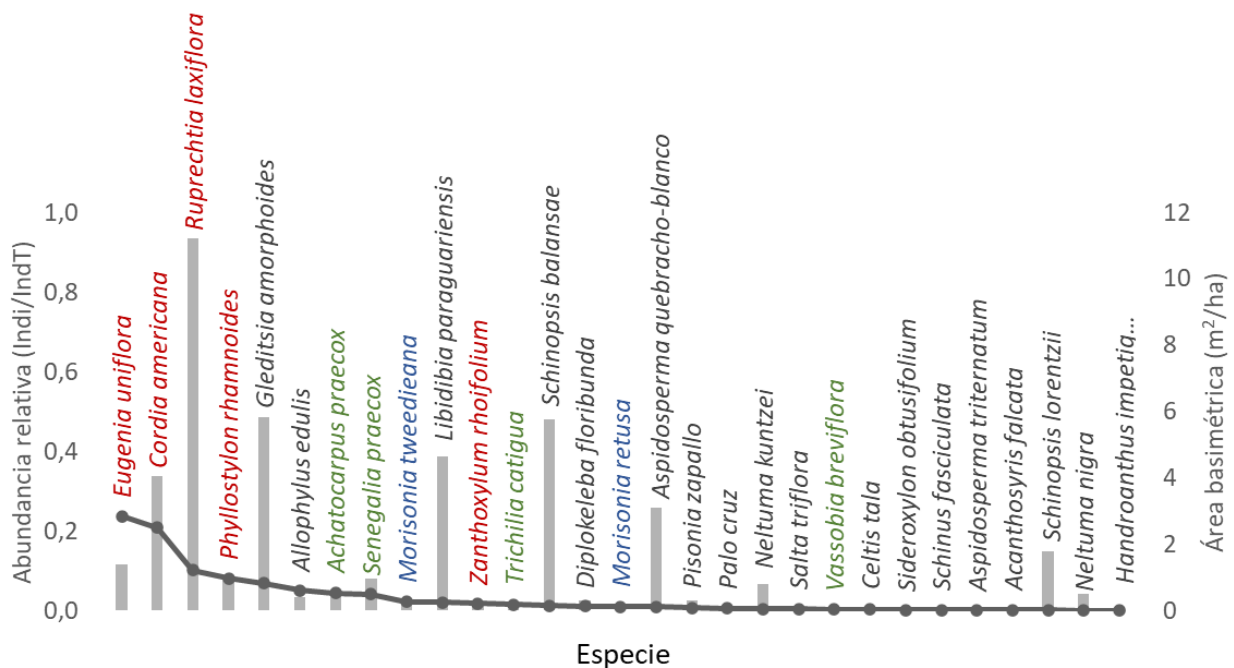


Figura A2.3: Curva de rango-abundancia (línea, Eje 1) de las especies presentes en el Bosque Estacionalmente Seco del Parque Provincial Pampa del Indio. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.

En la Estancia “Los 3 Quebrachos” encontramos que las especies más abundantes son principalmente arbustivas (*Achatocarpus praecox* y *Senegalia praecox*) y presentan tanto individuos unifuste como multifuste. En cuanto al área basimétrica, la especie dominante fue *Neltuma kuntzei* junto con *Schinopsis lorentzii*, *Libidibia paraguariensis*, *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco* (Figura A2.4).

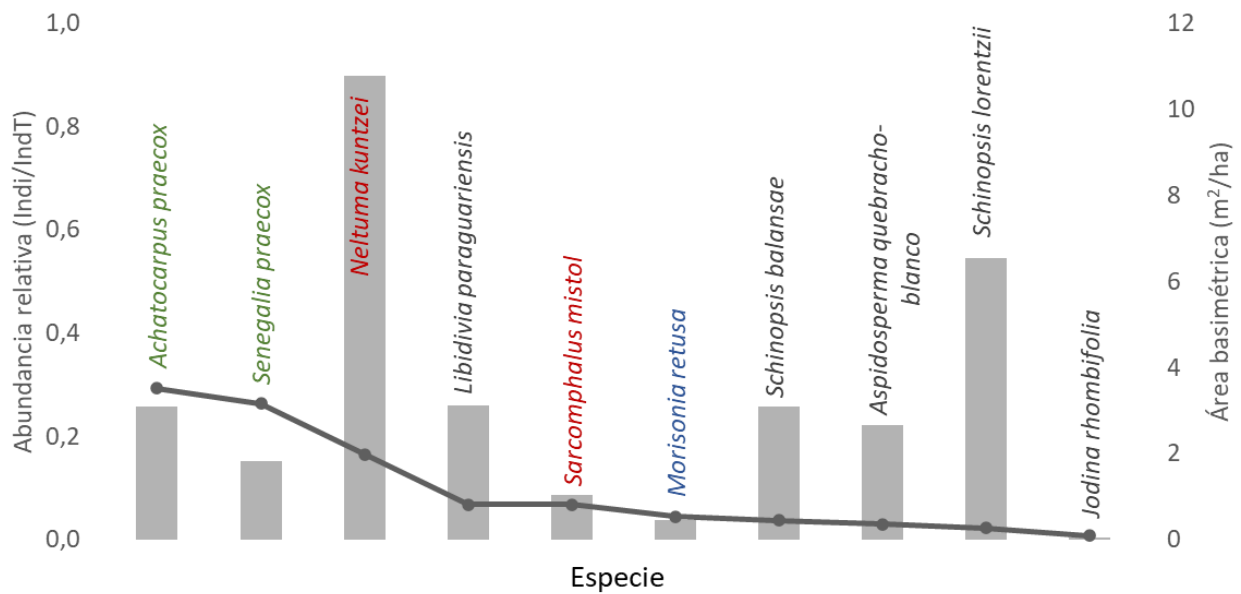


Figura A2.4: Curva de rango-abundancia (línea, Eje 1) de las especies presentes en el Bosque Seco de la Estancia “Los 3 Quebrachos”. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.

En el BS del PN El Impenetrable encontramos que la especie más importante, tanto en abundancia relativa como en área basimétrica, es *Salta triflora*, la cual presenta principalmente individuos multifustes. En abundancia de individuos la acompañan dos especies arbustivas, *Morisonia retusa* y *Senegalia praecox*, mientras que en área basimétrica la acompañan tanto los arbustos nombrados como varias especies arbóreas: *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Sarcomphalus mistol*, *Schinopsis lorentzii* y *Plectocarpa sarmientoi* (Figura A2.5 - A). En el BES se observó una mayor equitatividad entre las especies, siendo las más abundantes (más de 150 ind/ha) dos especies arbóreas: *Phyllostylon rhamnoides* y *Pisonia zapallo*; acompañadas (100 o más ind/ha) de varias especies arbustivas: *Senegalia praecox*, *Morisonia retusa* y *Vallesia glabra*. En cuanto al área basimétrica, se destaca la importancia de *Neltuma alba*, seguida de *Schinopsis lorentzii* y acompañadas por *Pisonia zapallo*, *Sideroxylon obtusifolium* y *Ceiba chodati* (Figura A2.5 - B). Los bosques comparten 10 especies, es decir, el 45 % de las especies presentes en el BS y el 38% de las especies presentes en el BES.

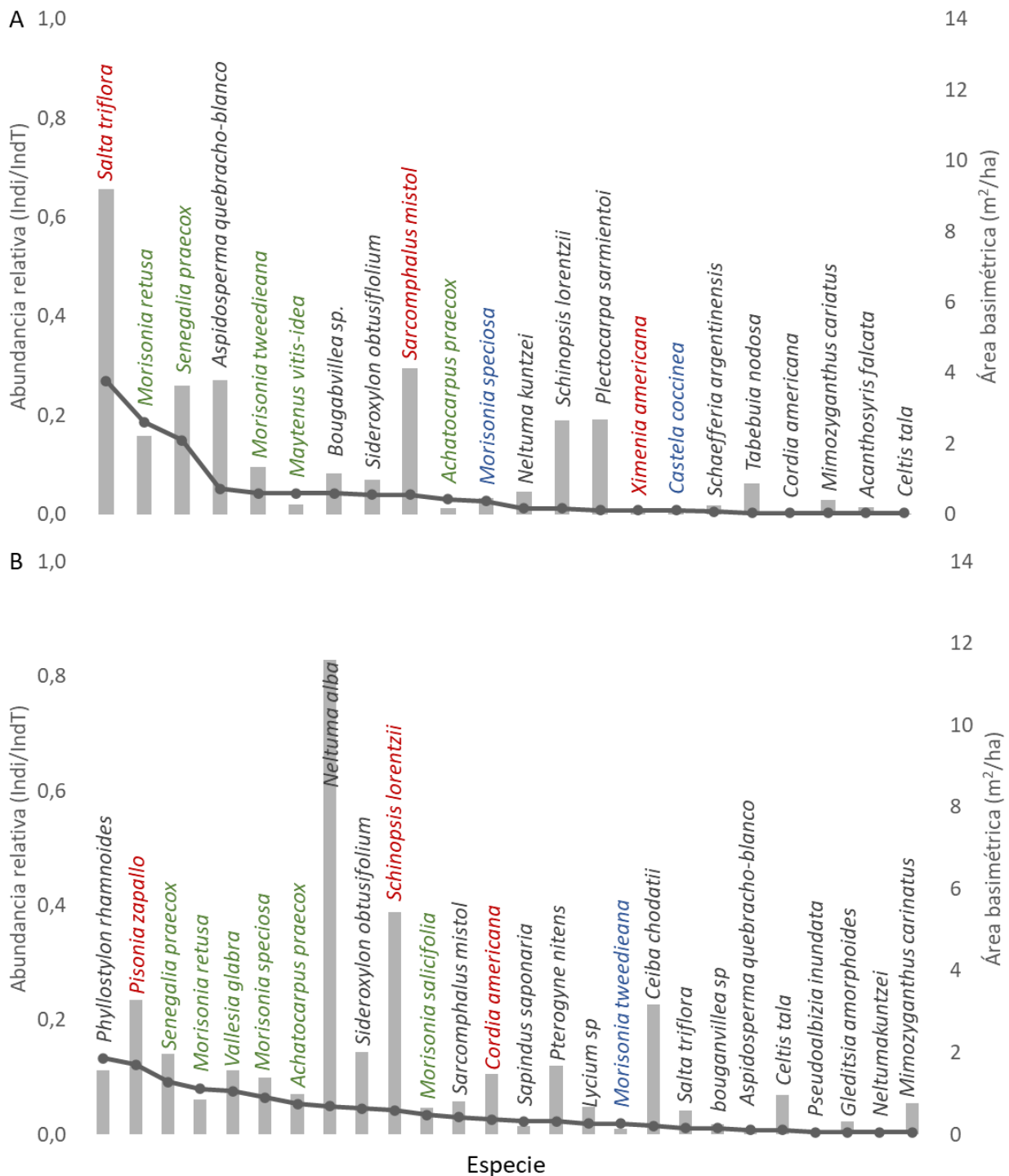


Figura A2.5: Curvas de rango-abundancia (line, eje 1) de las especies del Bosque Seco (BS) (A) y del Bosque Estacionalmente Seco (BES) (B) del Parque Nacional El Impenetrable. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.

En el PN Copo todas las especies muestreadas presentaron individuos multifustes, siendo las más abundantes principalmente arboles: *Schinopsis lorentzii*, *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Sarcomphalus mistol* y un arbusto *Morisonia retusa* (Figura A2.6).

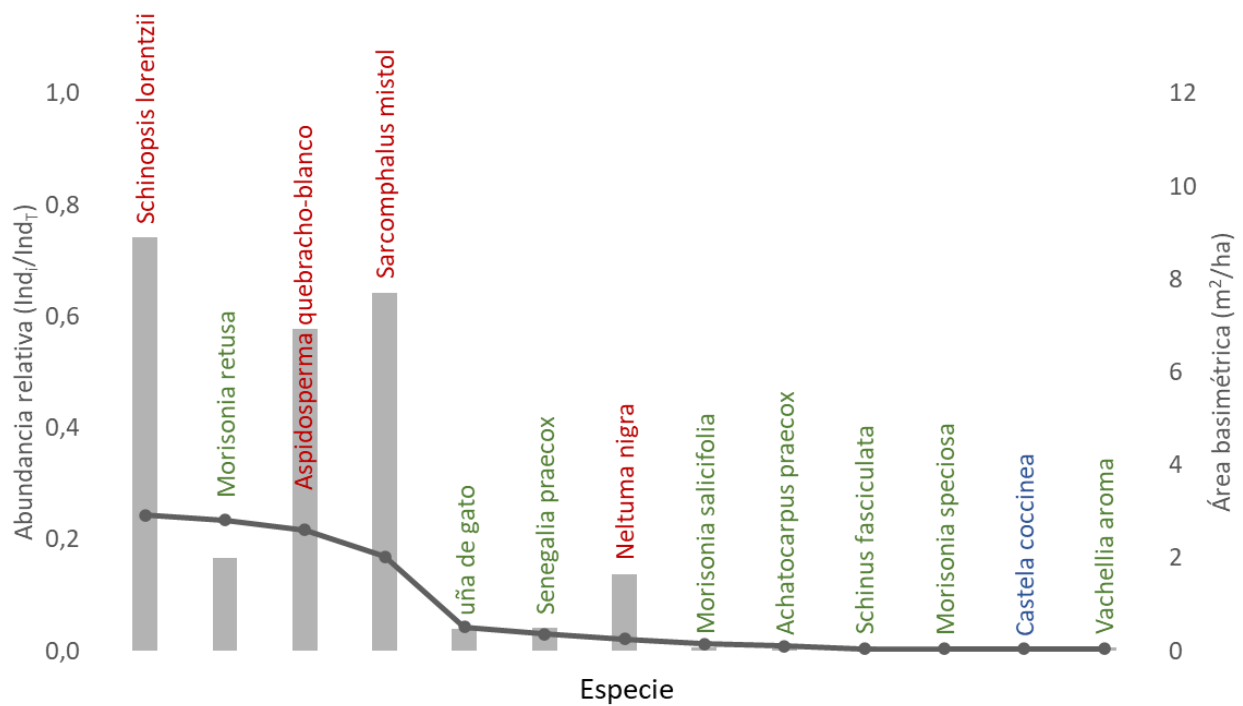


Figura A2.6: Curva de rango-abundancia (línea, Eje 1) de las especies presentes en el Bosque Seco del Parque Nacional Copo. Las columnas grises (eje 2) corresponden al área basimétrica ocupada por cada especie. En rojo las especies arbóreas que presentaron en por lo menos un ejemplar más de un fuste a la altura del pecho. En azul las especies arbustivas y en verde los arbustos que presentaron más de un fuste.

Anexo 3

Variables morfofuncionales

Tabla A3.1: Variables morfofuncionales asociadas al tallo: tasa de crecimiento relativo (TCR), densidad de madera (DM) y contenido saturado de agua (CSA) en xilema para las especies muestreadas en los distintos sitios. El valor presentado es el promedio de todos los individuos muestreados. Las celdas vacías indican que esa especie no fue muestreada para esa variable. En azul las especies fueron muestreadas en los Bosques Secos y en naranja las especies fueron muestreadas en los Bosques Estacionalmente Secos, de los sitios informados en la tabla. La tabla continúa en la siguiente página. Las especies listadas luego de la fila amarilla fueron muestreadas en un solo sitio por lo que no se analizó su variación entre sitios y el valor que se informa es el promedio de los individuos muestreados en el sitio informado. * P-val < 0,05 indica que hay diferencias significativas entre los sitios analizados (ANOVA de un factor, Kruskal Wallis si no se cumplían los supuestos de normalidad y homocedacea). Ba = Reserva privada “El Bagual”, Ch = Parque Nacional (PN) Chaco, Pi = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Im = PN El Impenetrable, Co = PN copo.

Especie	DM (g/cm ³) (EE)	n	p-val	CSA (%) (EE)	n	p-val	TCR (año ⁻¹) (EE)	n	p-val	Sitios
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	0,78 (0,01)	30	0,01*	64 (2)	30	<0,0001*	0,0053 (0,0011)	30	0,0005*	Ba-Pi-3Q-Im-Co
<i>Libidibia paraguariensis</i>	0,82 (0,01)	30	0,60	58 (1)	30	0,1317	0,0042 (0,001)	28	0,0225*	Ba-Ch-Pi-3Q-Im
<i>Schinopsis balansae</i>	0,78 (0,01)	27	0,62	67 (2)	27	0,0136*	0,0033 (0,0017)	23	0,0037*	Ba-Ch-Pi-3Q
<i>Schinopsis lorentzii</i>	0,82 (0,01)	23	0,20	64 (2)	23	0,1167	0,0035 (0,0012)	18	0,0091*	3Q-Im-Co
<i>Neltuma kuntzei</i>	0,96 (0,02)	22	0,65	50 (2)	22	<0,0001*	0,0072 (0,0012)	25	0,1713	Ch-Pi-3Q-Im
<i>Sarcomphalus mistol</i>	0,79 (0,01)	18	0,02*	62 (1)	18	0,0077*	0,0102 (0,0018)	16	0,0336*	3Q-Im-Co
<i>Parkinsonia praecox</i>	0,56 (0,03)	10	0,33	123 (6)	10	0,1196	0,0102 (0,0027)	11	0,8091	Im-co
<i>Diplokeleba floribunda</i>	0,76 (0,02)	18	0,06	63 (2)	18	0,1035	0,0148 (0,0032)	18	0,0031*	Ba-Ch-Pi
<i>Myracrodroun balansae</i>	0,77 (0,02)	12	0,11	64 (2)	12	0,2460	0,0017 (0,0014)	12	0,8913	Ba-Ch
<i>Cordia americana</i>	0,67 (0,01)	21	0,19	78 (2)	21	0,3353	0,0049 (0,0021)	21	0,0035*	Ba-Ch-Pi-Im
<i>Pisonia zapallo</i>	0,39 (0,01)	19	0,005*	200 (6)	19	0,2501	0,0184 (0,0033)	18	0,0646	Ba-Ch-Pi-Im
<i>Gleditsia amorphoides</i>	0,75 (0,02)	15	0,10	66 (3)	15	0,0438*	0,0092 (0,0027)	15	0,1954	Ba-Ch-Pi
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	0,63 (0,01)	11	0,07	86 (3)	11	0,2763	0,00003 (0,0043)	11	0,5601	Ch-Pi

<i>Phillosthylo rhamnoides</i>	0,77 (0,02)	10	0,001*	71 (4)	10	0,0071*				Ba-Pi
<i>Aspidosperma triternatum</i>	0,67 (0,03)	10	0,10	77 (5)	10	0,7870	0,0003 (0,0008)	6		Ba-Ch
<i>Salta triflora</i>	0,65 (0,01)	7	0,75	80 (2)	7	0,0435*				Ba-Pi
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,83 (0,02)	7	0,44	53 (4)	7	0,9331				Ba-Pi
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0,66 (0,01)	5		91 (2)	5					Ba
<i>Holocalyx balansae</i>	0,79 (0,01)	5		67 (2)	5					Ba
<i>Neltuma alba</i>	0,62 (0,06)	5		105 (20)	5					Ba
<i>Neltuma affinis</i>	0,72 (0,01)	5		79 (2)	5					Ba
<i>Allophylus edulis</i>	0,66 (0,09)	5		62 (4)	5					Pi
<i>Senegalia praecox</i>	0,90 (0,02)	5		52 (3)	5					Pi
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0,81 (0,05)	5		64 (3)	5		0,0136 (0,0031)	5		Im
<i>Myrcianthes pungens</i>	0,74 (0,02)	5		71 (3)	5					Ba
<i>Schinus fasciculata</i>	0,96 (0,04)	4		86 (9)	4					Pi
<i>Eugenia uniflora</i>	0,80 (0,02)	5		63 (3)	5					Pi
<i>Trichilia catigua</i>	0,66 (0,01)	5		87 (3)	5					Pi
<i>Achatocarpus praecox</i>	0,65 (0,03)	5		83 (3)	5					Pi
<i>Tabebuia nodosa</i>	0,63 (0,02)	5		99 (5)	5					Ba
<i>Morisonia speciosa</i>	0,50	1		138	5					Pi
<i>Castela coccinea</i>	0,68 (0,04)	5		86 (11)	5					Ba
<i>Morisonia tweedieana</i>	0,65 (0,02)	5		71 (6)	5					PI
<i>Acanthosyris falcata</i>	0,67 (0,02)	5		85 (6)	5					Pi
<i>Morisonia retusa</i>	0,58 (0,03)	5		104 (5)	5					Pi
<i>Celtis tala</i>	0,64 (0,03)	5		92 (10)	5					Pi
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	0,37 (0,02)	5		130 (14)	5		0,0115 (0,0033)	5		Ba
<i>Pseudalbizzia inundata</i>	0,47 (0,02)	5		205 (21)	5		0,0566 (0,0287)	5		Im
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	0,51 (0,01)	4		130 (6)	5					Pi

Tasa de crecimiento relativo

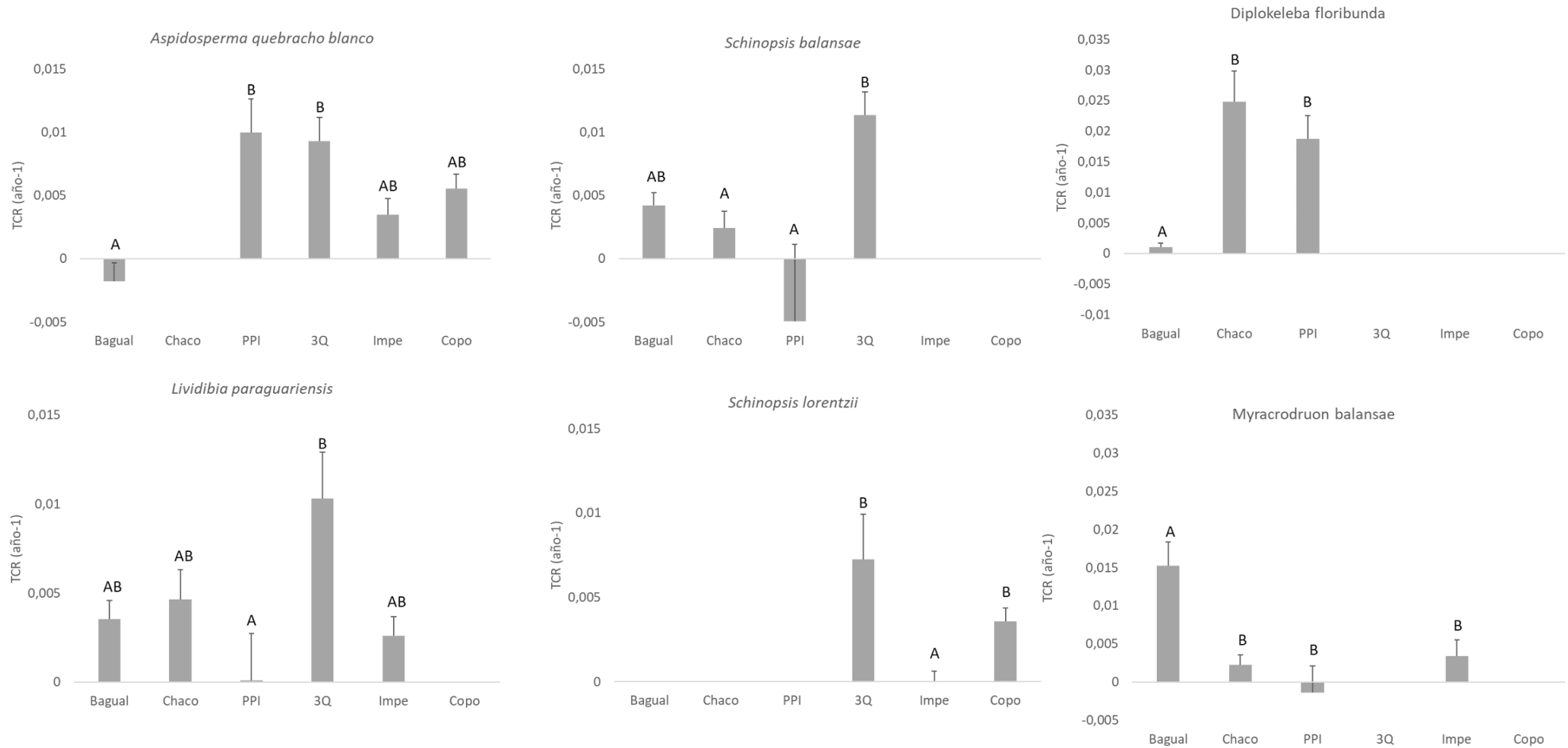


Figura A3.1: Tasa de crecimiento relativo (TCR) de las especies que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = RP El Bagual, Chaco = Parque Nacional Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Impe = Parque Nacional El Impenetrable, Copo = Parque Nacional Copo. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco).

Densidad de xilema activo

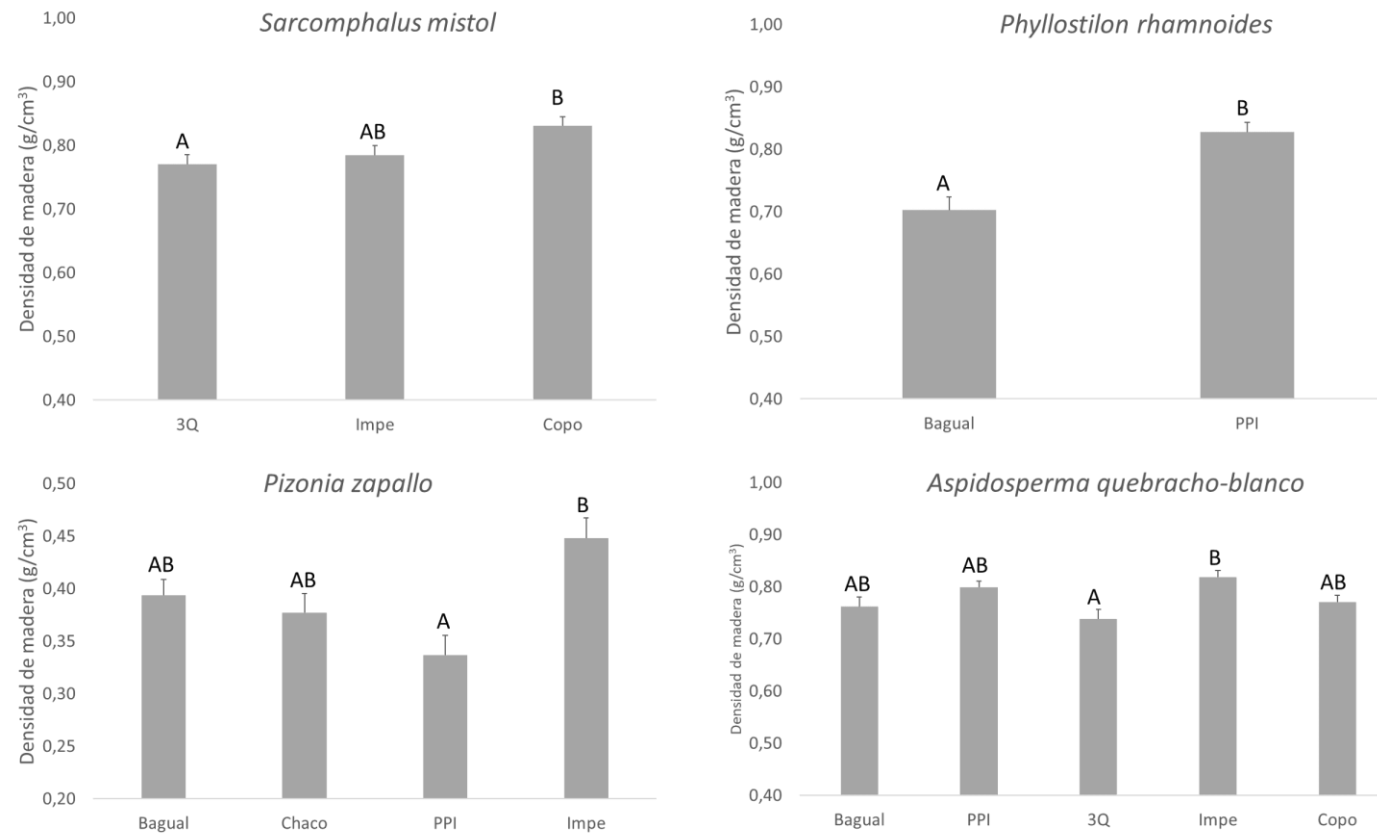


Figura A3.2: Densidad de madera (xilema activo) de las especies que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = RP El Bagual, Chaco = Parque Nacional Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Impe = Parque Nacional El Impenetrable, Copo = Parque Nacional Copo. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco).

Contenido saturado de agua en el xilema activo

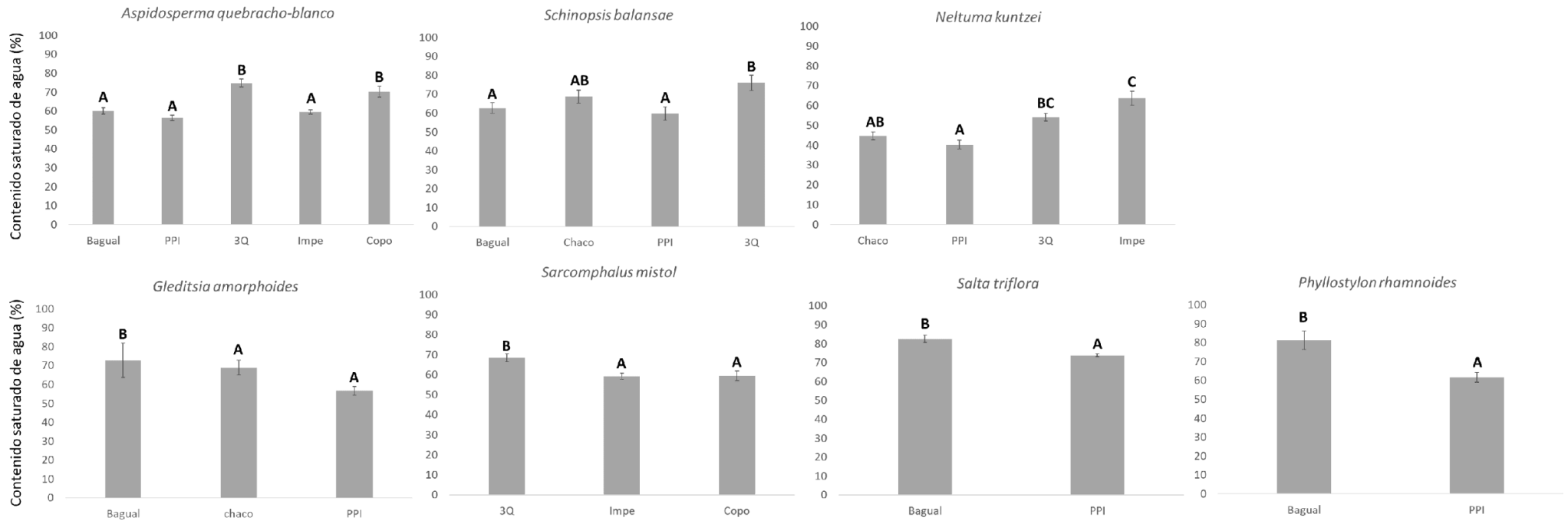


Figura A3.3: Contenido saturado de agua en xilema activo de las especies que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = RP El Bagual, Chaco = Parque Nacional Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Impe = Parque Nacional El Impenetrable, Copo = Parque Nacional Copo. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco).

Tabla A3.2: Variables morfofuncionales asociadas a las hojas: Área foliar específica (AFE), contenido de clorofila (Chl *a*) y eficiencia en el uso del agua (EUA), para las especies muestreadas en los distintos sitios. El valor presentado es el promedio de todos los individuos muestreados. Las celdas vacías indican que esa especie no fue muestreada para esa variable. En azul las especies fueron muestreadas en los Bosques Secos y en naranja las especies fueron muestreadas en los Bosques Estacionalmente Secos, del sitio informado en la tabla. La tabla continúa en la siguiente página. Las especies listadas luego de la fila amarilla fueron muestreadas en un solo sitio por lo que no se analizó su variación entre sitios y el valor que se informa es el promedio de los individuos muestreados en el sitio informado * P-val < 0,05 indica que hay diferencias significativas entre los sitios analizados (ANOVA de un factor, Kruskal Wallis si no se cumplían los supuestos de normalidad y homocedacea). Ba = Reserva privada “El Bagual”, Ch = Parque Nacional (PN) Chaco, Pi = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Im = PN El Impenetrable, Co = PN copo.

Especie	AFE (cm ² /g) (EE)	n	p-val	Chl <i>a</i> (mg/cm ²) (EE)	n	p-Val	EUA (μmol CO ₂ /mmol H ₂ O) (EE)	n	p-val	Sitios
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	5,03 (0,25)	27	0,4509	406,7 (24,5)	26	0,1332	0,134 (0,01)	15	0,0252*	Ba-Pi-3Q-Im-Co
<i>Libidibia paraguariensis</i>	9,14 (0,35)	25	0,4018	257,9 (17,4)	25	<0,0001*				Ba-Ch-Pi-3Q-Im
<i>Schinopsis balansae</i>	5,91 (0,14)	20	0,2767	373,8 (15,1)	20	0,1271	0,154 (0,01)	9	0,0004*	Ba-Ch-Pi-3Q
<i>Schinopsis lorentzii</i>	8,01 (0,22)	18	0,8181	329 (53,6)	18	0,0032*	0,15 (0,01)	9	0,25	3Q-Im-Co
<i>Sarcomphalus mistol</i>	7,11 (0,38)	18	0,2061	303,8 (8,4)	18	0,079				3Q-Im-Co
<i>Parkinsonia praecox</i>	14,19 (0,68)	12	0,4	230,7 (5,6)						Im-co
<i>Diplokeleba floribunda</i>	12,32 (0,87)	14	0,0285*	307,2 (17,3)	15	<0,0001*				Ba-Ch-Pi
<i>Myracrodroun balansae</i>	9,36 (0,57)	12	0,0023*	319,5 (17,3)	12	0,0004*				Ba-Ch
<i>Cordia americana</i>	12,76 (0,77)	16	0,0004*	264,2 (8,1)	20	0,0057*	0,192 (0,01)	12	0,057	Ba-Ch-Pi-Im
<i>Pisonia zapallo</i>	13,26 (0,61)	20	0,0991	336,6 (13,7)	19	0,6262	0,165 (0,01)	12	0,381	Ba-Ch-Pi-Im
<i>Gleditsia amorphoides</i>	14,86 (0,78)	14	0,3783	279,8 (13)	14	0,1235	0,154 (0,01)	9	0,561	Ba-Ch-Pi
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	12,21(0,64)	10	0,6515	356,1 (15,4)	13					Ch-Pi
<i>Phillosthylom rhamnoides</i>	16,90 (0,74)	10	0,8131							Ba-Pi
<i>Aspidosperma triternatum</i>	7,02 (0,30)	8	0,8980	900,1 (29,7)	6					Ba-Ch
<i>Salta triflora</i>	12,31 (0,94)	7	0,0012*							Ba-Pi
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	13,79 (0,27)	3								Pi
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	13,44 (1,03)	5								Ba
<i>Holocalyx balansae</i>	18,02 (0,82)	5								Ba

<i>Allophylus edulis</i>	18,97 (1,45)	5								Pi
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	11,11 (1,05)	5		428,4 (24)	5					Im
<i>Myrcianthes pungens</i>	9,58 (0,87)	5								Ba
<i>Schinus fasciculata</i>	11,62 (1,08)	4								Pi
<i>Eugenia uniflora</i>	16,92 (1,52)	5								Pi
<i>Trichilia catigua</i>	16,98 (1,64)	5								Pi
<i>Achatocarpus praecox</i>	10,81 (0,28)	5								Pi
<i>Tabebuia nodosa</i>	15,37 (1,79)	5								Ba
<i>Morisonia speciosa</i>	7,83	1								Pi
<i>Castela coccinea</i>	11,03 (3,34)	5								Ba
<i>Morisonia tweedieana</i>	12,73 (0,67)	5								Pi
<i>Acanthosyris falcata</i>	11,89 (0,73)	5								Pi
<i>Morisonia retusa</i>	13,17 (1,07)	5								Pi
<i>Celtis tala</i>	17,91 (1,6)	5								Pi
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	18,33 (1,57)	5		226,3 (2,4)	6					Ba
<i>Pseudalbizzia inundata</i>	10,42 (0,41)	5		360,8 (56,1)	5					Im
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	25,23 (25,23)	4								Pi

Área foliar específica

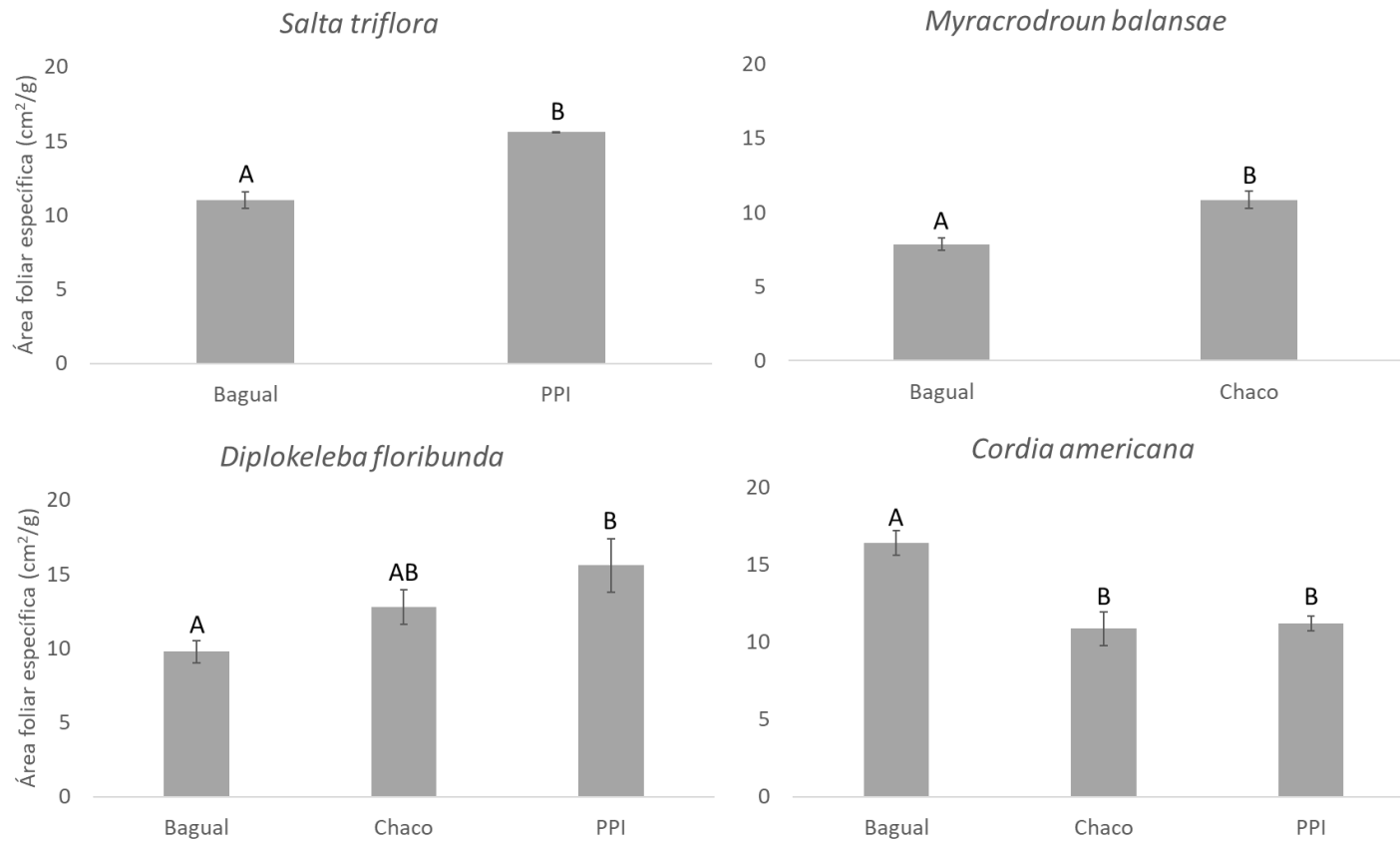


Figura A3.4: Área Foliar Específica de las especies que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco).

Clorofila *a*

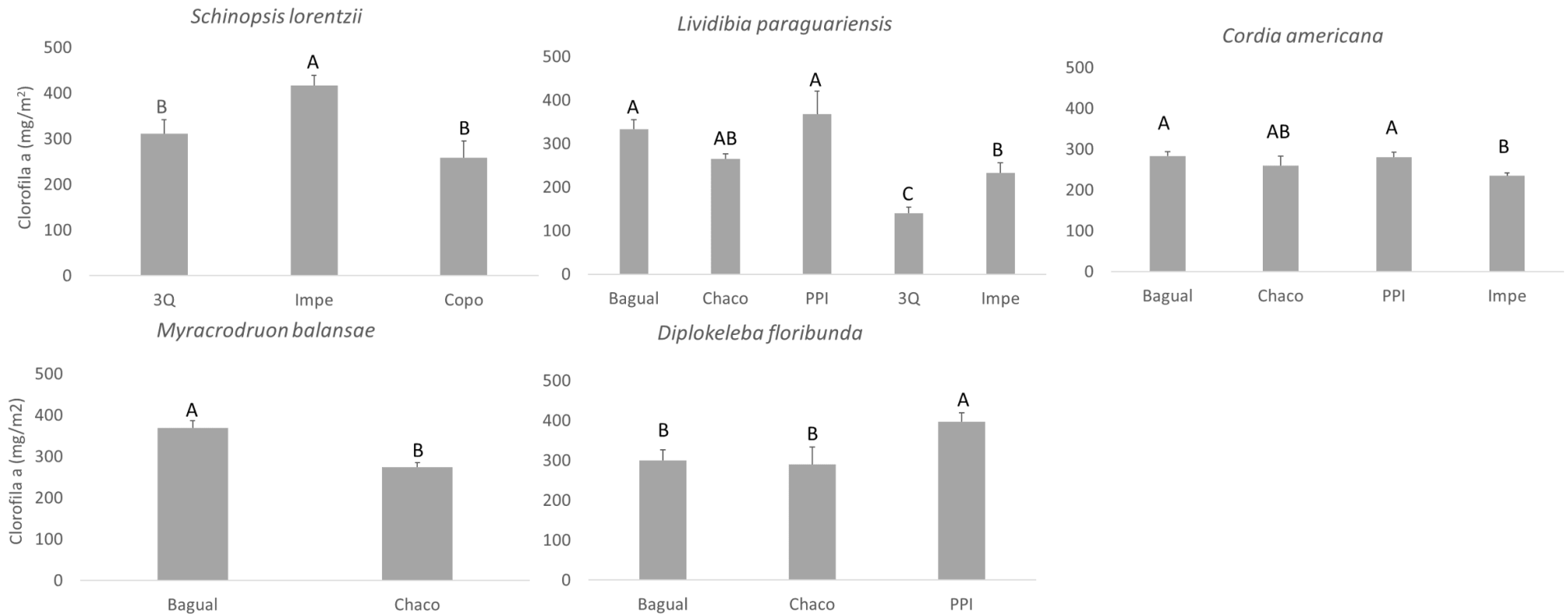


Figura A3.5: Concentración de clorofila *a* de las especies que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = Reserva Privada El Bagual, Chaco = Parque Nacional Chaco, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Impe = Parque Nacional El Impenetrable, Copo = P Parque Nacional Copo. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco).

Eficiencia en el uso del agua

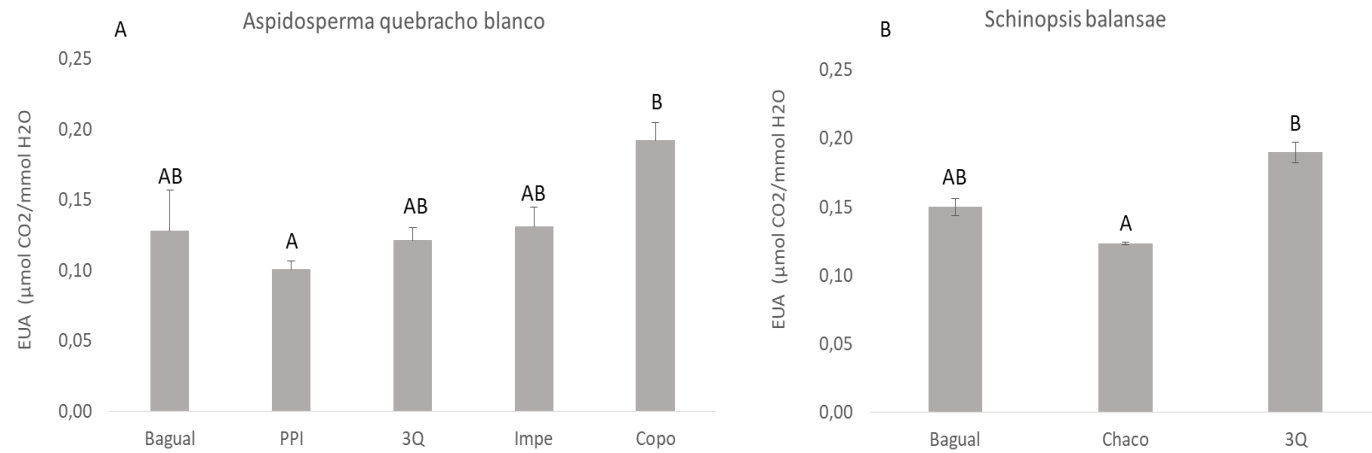


Figura A3.6: Eficiencia en el uso del agua (EUA) de que presentaron diferencias significativas (letras distintas) en los sitios muestreados. Las barras de error muestran el error estándar. Bagual = Reserva Privada El Bagual, PPI = Parque Provincial Pampa del Indio, 3Q = Estancia “Los 3 Quebrachos”, Impe = Parque Nacional El Impenetrable, Copo = Parque Nacional Copo. Sitios ordenados de izquierda (más húmedo) a derecha (más seco).

Anexo 4

Calibración de los valores de SPAD con técnicas analíticas espectrofotométricas

Introducción

La concentración de clorofila (Chl) de las hojas es un buen estimador de la capacidad fotosintética que tienen las mismas, ya que está asociado con el estado fisiológico de una planta. El bajo contenido de clorofila puede limitar el potencial de la fotosíntesis, reduciendo así la producción primaria de compuestos orgánicos (Niyogi 1999; Valladares et al., 2002). Los carotenoides (Car) desempeñan un papel de "pigmentos de detección" que protegen el aparato fotosintético contra el exceso de energía y su alto contenido en la hoja puede indicar un estrés fotoinhibitorio (Demmig-Adams et al., 1989; Niyogi, 1999).

La determinación del contenido de pigmentos fotosintéticos (PF) mediante los métodos tradicionales (Lichtenthaker and Wellburn, 1983; Porra et al., 1989; Wellburn, 1994) implica la desintegración del material vegetal y la necesidad de utilizar equipo especializado y solventes orgánicos específicos. En este contexto se desarrollaron métodos no invasivos, económicos y rápidos para la determinación de campo de pigmentos basados en las propiedades ópticas de la hoja (Bielinis et al., 2015). Para este propósito, se ha utilizado con frecuencia medidores de clorofila portátil en fisiología vegetal, agricultura y menos frecuentemente en investigación y práctica forestal (Gratani, 1993; Markwell et al., 1995; Gáborčík, 2003; Pinkard et al., 2006; Uddling et al., 2007; Marengo et al., 2009). Este práctico dispositivo de medición permite una estimación conveniente del contenido total de clorofilas en las hojas, especialmente con un gran número de repeticiones de medición en la misma hoja (Bauerle et al., 2004; Hawkins et al., 2009; Coste et al.,

2010). Uno de ellos, es el SPAD-502 Plus (Minolta Camera Co., Osaka, Japón). Las mediciones se expresan en unidades de SPAD por lo que es necesario realizar una calibración por especie para obtener información en unidades de concentración de clorofila. Una vez realizada la curva de calibración, ésta puede ser utilizada en sucesivos muestreos posibilitando la recolección de mucha información de manera sencilla. Esta calibración debe ser específica de cada especie y quizás hasta específica del sitio de muestreo (Yamamoto et al., 2002; Fritschi y Ray, 2007; Marengo et al., 2009).

Materiales y métodos

Se muestrearon hojas de 16 especies en distintos sitios de muestreo de esta tesis (Tabla A5-1). Para cada especie en cada sitio, se muestrearon 3 hojas de 5 individuos asegurándose de cubrir de la manera más amplia posible el espectro de verdor de la especie ($n = 15$ por especie y sitio) (Figura A5.1).

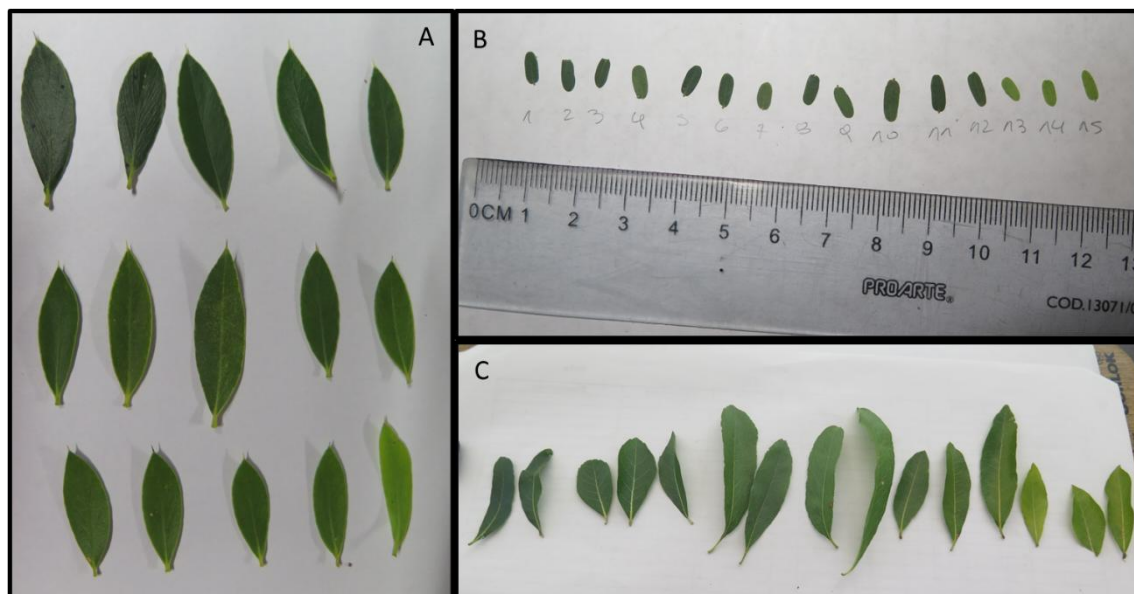


Figura A5.1: Hojas colectadas para la calibración del SPAD. A: *Aspidosperma quebracho-blanco*; B: *Lividibia paraguariensis*, C: *Myracrodruon balansae*

Se midió *in situ* con el SPAD MINOLTA, tomando cinco mediciones por hojas y promediando el valor. Para la determinación analítica se utilizó una adaptación del método propuesto por Porra et al. (1989). De cada hoja se tomaron 2 muestras de 4,5 mm de diámetro y se reservaron en frío en un tubo eppendorf con 2 ml de solvente de extracción (dimetilformamida, DMF) por un mínimo de un día y un máximo de 7 días de acuerdo a lo propuesto por Barnes et al. (1992) hasta la medición en el espectrofotómetro.

Las concentraciones de clorofila a, clorofila b y carotenoides en µg/ml se determinaron espectrofotométricamente midiendo la absorbancia de los extractos a 480,0; 663,8 y 646,8 nm, y utilizando las siguientes ecuaciones (Wellburn, 1994):

$$[Chl_a] = 12,00 \times A^{663,8} - 3,11 \times A^{646,8} \quad \text{Ec. A5.1}$$

$$[Chl_b] = 20,78 \times A^{646,8} - 4,88 \times A^{663,8} \quad \text{Ec. A5.2}$$

$$[Car] = (1000 \times A^{480,0} - 1,12 \times Chl_a - 34,07 \times Chl_b)/245 \quad \text{Ec. A5.3}$$

Los valores obtenidos se encuentran en µg/ml por lo que conociendo el volumen de extracción (2 ml) y el área de los discos (4,5 mm * 2 = 9 mm) utilizados se puede expresar el contenido en mg/m²

Tabla A5.1: Sitios de muestreo de las hojas que se utilizaron para las curvas de calibración de cada especie

Especie/sitio	El Bagual	PN Chaco	Pampa del Indio	PN El Impenetrable
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	x		x	x
<i>Aspidosperma triternatum</i>		x		
<i>Schinopsis balansae</i>	x	x	x	
<i>Lividibia paraguayensis</i>	x			
<i>Schinopsis lorentzii</i>				x
<i>Sarcomphalus mistol</i>				x
<i>Parkinsonia praecox</i>				x
<i>Myracrodruon balansae</i>	x	x		
<i>Diplokeleba floribunda</i>	x	x	x	
<i>Pisonia zapallo</i>	x	x	x	x
<i>Cordia americana</i>		x		x

<i>Gleditsia amorphoides</i>	x	x	x	
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	x			
<i>Pseudalbizzia inundata</i>				x
<i>Ruprechtia laxiflora</i>		x		
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>				x

Se realizaron regresiones lineales entre los valores obtenidos con el SPAD MINOLTA y con el método analítico para cada especie estudiada y para cada pigmento (clorofila a, clorofila b y carotenoides). Cuando una especie fue muestreada en más de un sitio en primer lugar se realizó una regresión lineal por sitio y se compararon las curvas a través de ANCOVA (análisis de la covarianza) y comparando el modelo que tiene en cuenta la interacción (sitio) y con el modelo sin interacción. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R Studio (R Core Team, 2022). En todos los casos analizados no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($p > 0,05$) por lo que se procedió a realizar una regresión lineal con todos los datos disponibles para cada especie, de la que se obtuvo la curva de calibración correspondiente (Tabla A5-2).

Resultados

Se obtuvieron curvas de calibración para la mayoría de las especies estudiadas, con regresiones significativas (Tabla A5-2), que permiten transformar los valores de SPAD en concentraciones de clorofila a, clorofila b y carotenoides (mg/m^2) utilizando las ecuaciones correspondientes. Sin embargo, en el caso de *Parkinsonia praecox*, no se obtuvieron regresiones significativas (Tabla A5-2) para dos de los tres pigmentos analizados, y la relación entre los valores de SPAD y la concentración de clorofila a fue negativa, lo que indica que no es apropiado utilizar la ecuación en este caso.

Tabla A5.2: Ecuaciones de calibración del SPAD para clorofila a, clorofila b y carotenoides

Especie	Ecuación de Regresión	R ² Ajustado	p-valor
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Clorofila a = - 359,917 + 12,860*SPAD	0,824	< 0,001
	Clorofila b = - 98,5414 + 3,4456*SPAD	0,7691	< 0,001
	Carotenoides = - 73,1935 + 2,8982*SPAD	0,8365	< 0,001
<i>Aspidosperma triternatum</i>	Clorofila a = - 296,7897 + 11,7463*SPAD	0,9199	< 0,001
	Clorofila b = - 119,3623 + 3,9303*SPAD	0,9461	< 0,001
	Carotenoides = - 38,6392 + 2,1417*SPAD	0,9225	< 0,001
<i>Schinopsis balansae</i>	Clorofila a = - 135,277 + 11,649*SPAD	0,5522	< 0,001
	Clorofila b = 12,4763 + 1,8516*SPAD	0,2946	< 0,001
	Carotenoides = - 17,4289 + 2,3044*SPAD	0,5216	< 0,001
<i>Libidibia paraguayensis</i>	Clorofila a = - 67,783 + 6,895*SPAD	0,6912	< 0,001
	Clorofila b = - 10,0295 + 1,4923*SPAD	0,4919	< 0,001
	Carotenoides = - 2,0129 + 1,4677*SPAD	0,7136	< 0,001
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Clorofila a = - 377,923 + 14,144*SPAD	0,8002	< 0,001
	Clorofila b = - 37,6588 + 2,4567*SPAD	0,5063	0,0038
	Carotenoides = - 65,263 + 2,888*SPAD	0,8453	< 0,001
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Clorofila a = - 141,214 + 13,823*SPAD	0,7526	< 0,001
	Clorofila b = - 19,3727 + 2,8684*SPAD	0,6735	< 0,001
	Carotenoides = - 33,7946 + 3,1247*SPAD	0,7665	< 0,001
<i>Parkinsonia praecox</i>	Clorofila a = 352,47 - 2,46*SPAD	0,29	0,0218
	Clorofila b = 39,52 + 0,16*SPAD	0,06	0,6416
	Carotenoides = 78,09 - 0,35*SPAD	0,11	0,124
<i>Myracrodruon balansae</i>	Clorofila a = - 84,20 + 9,25*SPAD	0,6684	< 0,001
	Clorofila b = 0,472 + 1,932*SPAD	0,5124	< 0,001
	Carotenoides = - 24,299 + 2,421*SPAD	0,8831	< 0,001
<i>Diplokeleba floribunda</i>	Clorofila a = - 144,037 + 8,8911*SPAD	0,786	< 0,001
	Clorofila b = 9,591 + 1,347*SPAD	0,239	< 0,001
	Carotenoides = - 25,5356 + 1,9635*SPAD	0,8233	< 0,001
<i>Pisonia zapallo</i>	Clorofila a = - 209,8853 + 10,3380*SPAD	0,7958	< 0,001
	Clorofila b = - 52,487 + 2,06*SPAD	0,5918	< 0,001
	Carotenoides = - 19,562 + 1,805*SPAD	0,7597	< 0,001
<i>Cordia americana</i>	Clorofila a = - 66,158 + 7,683*SPAD	0,642	< 0,001
	Clorofila b = - 21,6360 + 1,9863*SPAD	0,6457	< 0,001
	Carotenoides = - 10,828 + 1,8191*SPAD	0,7486	< 0,001
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Clorofila a = - 114,3972 + 7,8623*SPAD	0,8665	< 0,001
	Clorofila b = - 37,2547 + 2,1452*SPAD	0,827	< 0,001
	Carotenoides = - 14,09683 + 1,576*SPAD	0,8854	< 0,001
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Clorofila a = - 92,5906 + 4,6642*SPAD	0,8102	< 0,001
	Clorofila b = 12,9931 + 0,4963*SPAD	0,1314	0,111
	Carotenoides = - 22,0536 + 1,0854*SPAD	0,8306	< 0,001
<i>Pseudalbizzia inundata</i>	Clorofila a = - 631,75 + 15,66*SPAD	0,8209	< 0,001
	Clorofila b = - 152,6967 + 3,4655*SPAD	0,7688	< 0,001

<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Carotenoides = - 83,3368 + 2,6873*SPAD	0,7465	< 0,001
	Clorofila a = - 374,049 + 18,718*SPAD	0,8049	< 0,001
	Clorofila b = - 70,3636 + 3,0441*SPAD	0,8537	< 0,001
	Carotenoides = - 54,033 + 3,181*SPAD	0,7952	< 0,001
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Clorofila a = - 213,2079 + 10,2143*SPAD	0,8908	< 0,001
	Clorofila b = - 41,6638 + 2,2260*SPAD	0,8461	< 0,001
	Carotenoides = - 39,9965 + 2,1298*SPAD	0,9034	< 0,001

Referencias:

- Bauerle W.L., Weston D.J., Bowden J.D., Dudley J.B., Toler J.E. (2004). Leaf absorptance of photosynthetically active radiation in relation to chlorophyll meter estimates among woody plant species. *Scientia Horticulturae* 101: 169–178.
- Barnes, J. D., Balaguer, L., Manrique, E., Elvira, S., y Davison, A. W. (1992). A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental botany*, 32(2), 85-100.
- Bielinis, E., Jóźwiak, W. and Robakowski, P. (2015) 'Modelling of the relationship between the SPAD values and photosynthetic pigments content in *Quercus petraea* and *Prunus serotina* leaves', *Dendrobiology*, 73, pp. 125–134.
- Coste S., Baraloto C., Leroy C., Marcon E., Renaud A., Richardson A.D., Roggy J.-Ch., Schimann H., Uddling J., Herault B. (2010). Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Sciences* 67: 607–607.
- Demmig-Adams B., Winter K., Krüger A., Czygan F.-C. (1989). Light response of CO₂ assimilation, dissipation of excess excitation energy, and ze-axanthin content of sun and shade leaves. *Plant Physiology* 90: 881–886.
- Fritschi F.B., Ray J.D. (2007). Soybean leaf nitrogen, chlorophyll content, and chlorophyll a/b ratio. *Photosynthetica* 45: 92–98.
- Gáborčík N. (2003). Relationship between contents of chlorophyll (a + b) (SPAD values) and nitrogen of some temperate grasses. *Photosynthetica* 41: 285–287.
- Gratani L. (1993). A non-destructive method to determine chlorophyll content of leaves. *Photosyn- thetica* 26: 469–473.
- Hawkins, T. S., Gardiner, E. S. and Comer, G. S. (2009) 'Modeling the relationship between extractable chlorophyll and SPAD-502 readings for endangered plant species research', *Journal for Nature Conservation*. Elsevier, 17(2), pp. 125–129. doi: 10.1016/j.jnc.2008.12.007.

- Lichtenthaler, Hartmut k., Wellburn, A. R. (1983) 'Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents', *Biochemical Society Transactions*, 11(5), pp. 591–592. doi: 10.1042/bst0110591.
- Markwell, J., Osterman, J. C. and Mitchell, J. L. (1995) 'Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter', *Photosynthesis Research*, 46, pp. 467–472. doi: 10.1007/bf00032301.
- Marenco R.A., Antezana-Vera S.A., Nascimento H.C.S. (2009). Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD- 502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica* 47: 184–190.
- Niyogi K.K. (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 333–359
- Pinkard E.A., Patel V., Mohammed C. (2006). Chlorophyll and nitrogen determination for plantation-grown *Eucalyptus nitens* and *E. globulus* using a non-destructive meter. *Forest Ecology and Management* 223: 211–217.
- Porra, R. J., Thompson, W. A. and Kriedemann, P. E. (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophylls standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et biophysica acta*, pp. 384–394.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Uddling J., Gelang-Alfredsson J., Piikki K., Pleijel H. (2007). Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings. *Photosynthesis Research* 91: 37–46.
- Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizengremel E.M., Dreyer E. (2002). The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16: 395–403.
- Wellburn, A. R. (1994) 'The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometer of different resolution'. *plant physiology*.
- Yamamoto A., Nakamura T., Adu-Gyamfi J.J., Saigusa M. (2002). Relationship between chlorophyll content in leaves of sorghum and pigeonpea determined by extraction method and by chlorophyll meter (SPAD-502). *Journal of Plant Nutrition* 25: 2295–2301.

Anexo 5

Relación entre variables medidas a campo, índice de área foliar (IAF) y fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA), con el NDVI

Se encontró una relación logarítmica significativa entre el IAF y el NDVI ($\text{NDVI} = 0,44233 + 0,14068 * \log(\text{IAF})$) con un $R^2 = 0,5455$ (Figura A5.1 - A) y una relación lineal significativa ($\text{NDVI} = 0,20461 + 0,51054 \text{ fRFAA}$) con un $R^2 = 0,4781$ (Figura A5.1 - B).

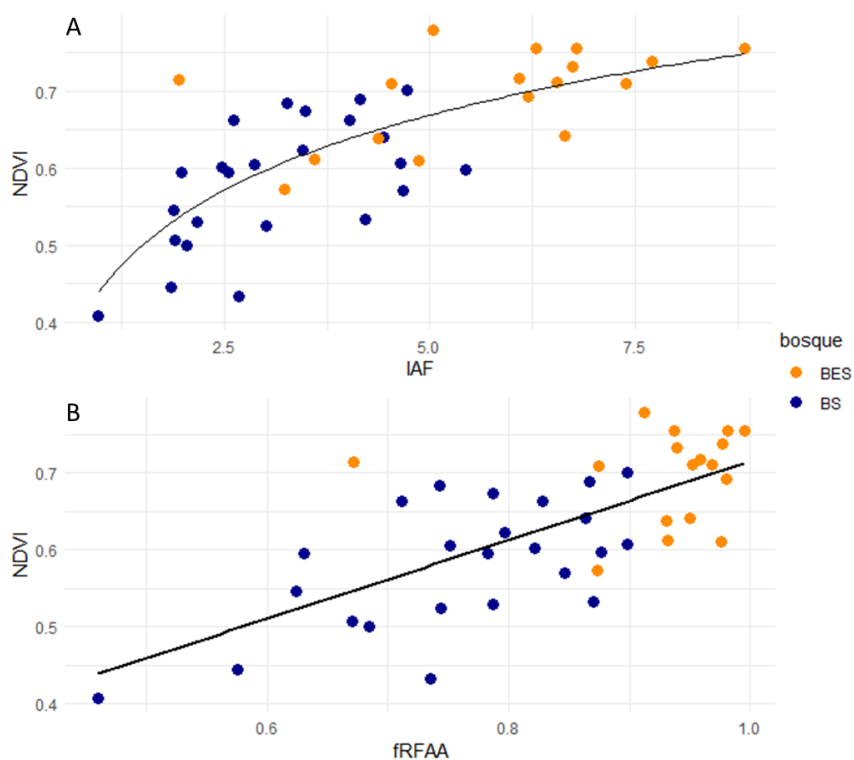


Figura A5.1: Relación entre el índice verde de diferencia normalizada (NDVI) y el índice de área foliar (IAF) (A), y la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida (fRFAA) (B). En naranja los datos correspondientes a los Bosques Estacionalmente Secos (BES) y en azul los correspondientes a los Bosques Secos (BS).

Aporte de las especies a la biomasa aérea

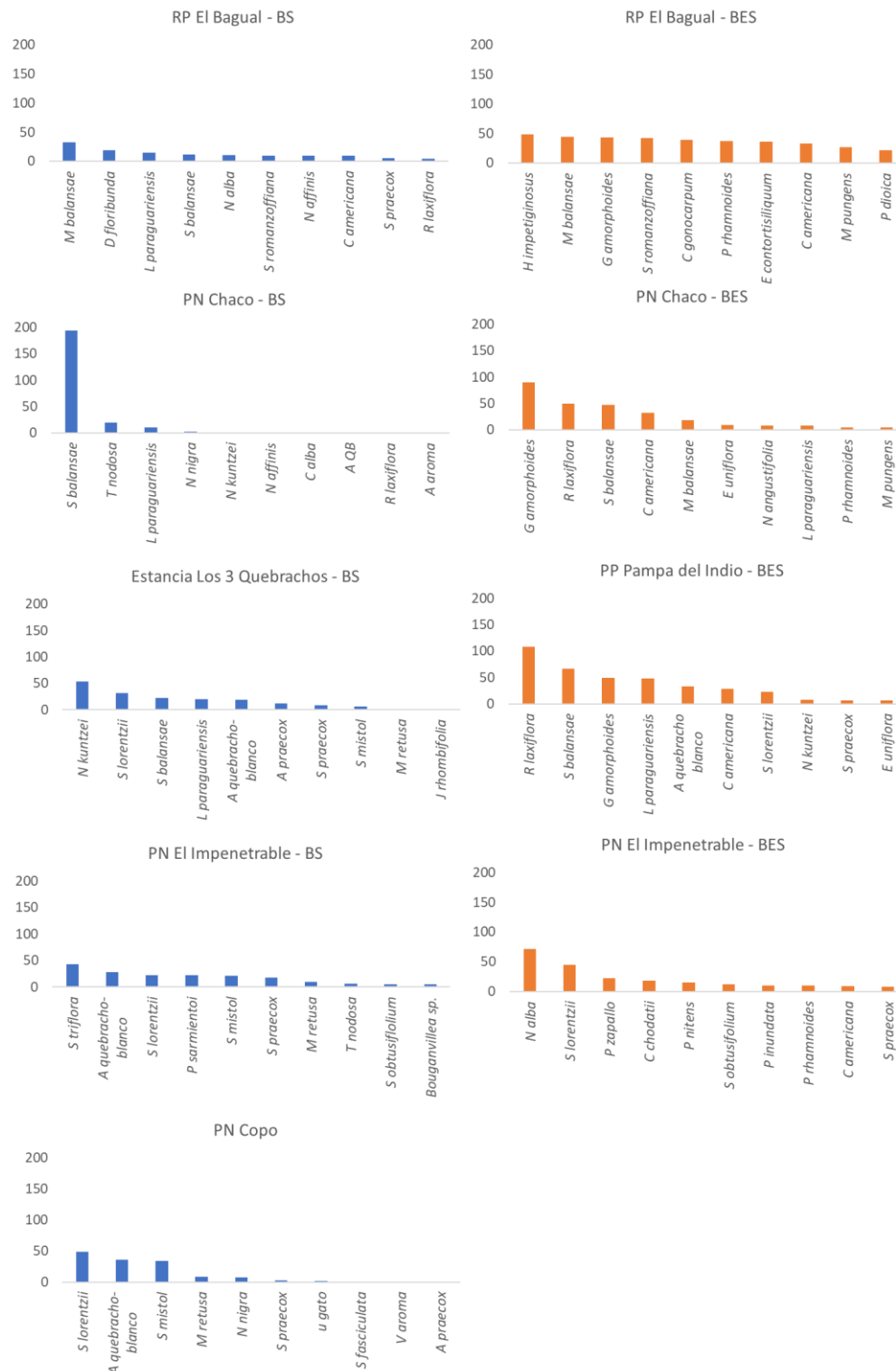


Figura A5.2: Las diez especies que más aportan a la biomasa aérea en cada sitio. BS: Bosque Seco, BES: Bosque Estacionalmente Seco. RP: Reserva privada, PN: Parque Nacional, PP: Parque provincial.