

**Análisis de la estructura y funcionamiento de los bosques de la región
chaqueña mediante sensores remotos**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Antonella Ferraina

Licenciada en Ciencias Ambientales - Facultad de Agronomía de la Universidad de
Buenos Aires (FAUBA) - 2015

Lugar de trabajo:
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)
Clima y Agua (CyA)



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Santiago R. Verón

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

José M. Paruelo

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister Scientiae en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

Doctor of Philosophy (Colorado State University)

JURADO DE TESIS

JURADO

Martín Garbulsky

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister Scientiae en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ecología Terrestre (Universitat Autònoma de Barcelona)

JURADO

Ricardo Grau

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Tucumán)

Doctor en Geografía (Universidad de Colorado)

JURADO

Susana Suárez-Seoane

Licenciatura en Biología (Universidad de León)

Doctora en Biología (Universidad de León)

Fecha de defensa de la tesis: 26 de noviembre de 2024

Dedicatoria

A mis padres.

Agradecimientos

Esta tesis es el resultado de mucho años de trabajo en los que muchas personas participaron y contribuyeron sustancialmente para hacerla posible. Gracias a todos, espero no olvidarme de nadie.

Quiero agradecer principalmente a mi equipo de compañeros y amigos de INTA: Santiago Verón, Diego de Abelleira, Santiago Banchemo, Tamara Propato, Cielo Gómez y Paula Casadei, por “escoltarme” en el aprendizaje de los distintos lenguajes de programación y sensores remotos, por acompañarme a todos los viajes de campo, y analizar y discutir minuciosamente cada resultado parcial de la tesis. Fuera de lo profesional, gracias por su apoyo constante, sin dudas ir a la oficina y a los bosques no hubiera sido tan divertido sin ustedes.

De manera especial a Santiago Verón, por haberme guiado y por incentivar y apoyarme no solo para entrar en el mundo de los sensores remotos, sino también en el de drones y escáneres terrestres; y a José Paruelo, por sus importantes consejos y discusiones sobre hipótesis ecológicas que me ayudaron a plantear y discutir las ideas. Gracias a ambos por la paciencia y predisposición a compartir sus conocimientos y experiencia.

A Germán Baldi y Javier Grosfeld por acompañarme al campo a relevar, por prestarme sus equipos de dron y TLS (ambos claves para la tesis), y por sus consejos y charlas durante todo el proceso de relevamiento, análisis de datos y resultados.

A muchísimas personas, institutos (INTAs, IER) y productores que hicieron posible el acceso a los bosques, pusieron a disposición sus vehículos, y colaboraron con su conocimiento local, dentro de ellos a: Carlos Carrasco, Daniel Herrera, Francisco Murray, Lisandro Blanco, Roque Díaz Bazán, Rafael Piedrasanta, Sebastián Valiente, Omar Puig, Pablo Cejas, Ariel Tamer, J. Marcelo Navall, Gustavo Gil, Roxana Aragón, Candela Russo, Pedro Fernández, Edgardo Leonhardt, Leandro P. Schnellmann y Fabián Tejerina Días, ¡muchas gracias!.

A quienes me prestaron su tiempo para discutir resultados y darme consejos generales sobre la tesis, entre ellos a Martín Aguiar, William Batista, y Cecilia Molina. Aprovecho para agradecer a Enrique Chaneton, quien me despertó el interés por la investigación, y a todos los profesores de la FAUBA que transmitieron sus conocimientos con pasión por la ecología, llevándome por este camino.

A los institutos que hicieron esto posible: a CONICET por su financiación, a INTA Castelar por brindarme el espacio y el soporte logístico para los viajes a campo, y a la Escuela Para Graduados de la Facultad de Agronomía por el soporte durante todos estos años.

Por último, pero no menos relevante, a mis amigos y familia. A mi grupo facultativo Real Team y Tami, y a mis amigas de toda la vida, por preguntar, escuchar y aconsejarme mil veces sobre lo mismo, por ser mi apoyo en todo momento. A mis abuelos, tíos y primos, por estar presente, darme ánimos y siempre desearme lo mejor. A Rea, por hacerme compañía en las noches de escritura. Gracias enormes a mis padres Piero y Magda, a mi hermano Mauro, y a mi compañero Caio, por todo el amor, la paciencia, y el aguante de siempre. A Dioni, por darme las fuerzas que me faltaban en el último tramo.

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

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Antonella Ferraina', with a horizontal line drawn across the bottom of the signature.

Antonella Ferraina

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS*Capítulo 2*

Ferraina A., Baldi G., de Abelleira D., Grosfeld J. & Verón S.R. (2022). An insight into the patterns and controls of the structure of South American Chaco woodlands. *Land Degradation & Development*, 33 (5), 723-738. <https://doi.org/10.1002/ldr.4186>

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	viii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
ÍNDICE DE CUADROS.....	xvi
ABREVIATURAS.....	xvii
RESUMEN	xviii
ABSTRACT.....	xx
<i>Capítulo 1 - Introducción general</i>	1
1.1. Problema y antecedentes.....	2
1.2. Objetivos y organización de la tesis.....	10
1.3. Marco conceptual general	14
<i>Capítulo 2 - Metodología general</i>	16
2.1. Introducción	17
2.2. Área de estudio	17
2.3. Relevamiento de variables estructurales de los bosques	22
2.3.1. Descripción del Escáner Láser Terrestre	22
2.3.2. Descripción de los drones	26
2.3.3. Selección de sitios de muestreo	27
2.3.4. Adquisición de datos a campo	30
2.4. Procesamiento de datos y variables generadas.....	32
2.4.1. Procesamiento de los datos del TLS	32
2.4.2. Variables derivadas del TLS	33
2.4.4. Variables derivadas de los drones	42
2.5. Vínculo entre las variables estructurales obtenidas y los capítulos de la tesis.....	43
<i>Capítulo 3 - Una mirada a los patrones y controles de la estructura de los bosques de la región chaqueña argentina.</i>	44
3.1. Introducción	45
3.2. Metodología	48
3.2.1. Caracterización estructural de la vegetación	48
3.2.2. Variables climáticas.....	48
3.2.3. Datos sobre el uso del suelo.....	49
3.2.4. Análisis estadístico.....	50

3.3. Resultados	52
3.3.1. Asociación entre variables estructurales	52
3.3.2. La estructura del bosque	53
3.3.3. Controles climáticos de la estructura del bosque	55
3.3.4. Control del uso del suelo en la estructura de los bosques	58
3.4. Discusión.....	59
3.4.1. Comparación estructural entre subunidades biogeográficas	59
3.4.2. Comparación estructural entre usos del suelo.....	60
3.4.3. Control climático de la estructura de los bosques	62
3.4.4. Otros controles de la estructura del bosque	65
3.5. Conclusiones	67
<i>Capítulo 4 - La importancia relativa del clima y la estructura de la vegetación para el funcionamiento de los bosques en el extremo seco y húmedo de la región chaqueña.</i>	<i>69</i>
4.1. Introducción	70
4.2. Métodos.....	73
4.2.1. Estructura de la vegetación	73
4.2.2. Variables ambientales	73
4.2.3. Funcionamiento de la vegetación	74
4.2.5. Análisis estadístico	77
4.3. Resultados	81
4.3.1. Efectos directos de las variables ambientales y estructurales sobre las variables de funcionamiento de los bosques	81
4.3.2. Efectos totales (directos + indirectos) en el funcionamiento de los bosques.....	85
4.3.3. Relaciones entre el ambiente y la estructura del bosque	86
4.3.4. Matrices de correlación entre las variables ambientales, estructurales y funcionales para los distintos grupos de sitios	86
4.4. Discusión.....	89
4.4.1. IVN	90
4.4.2. Albedo y temperatura superficial.....	95
4.4.3. Integración de los resultados	98
4.4.4. Consideraciones metodológicas.....	100
<i>Capítulo 5 - Impacto de la cobertura de copas sobre el balance de energía de los bosques de la región chaqueña.....</i>	<i>103</i>
5.1. Introducción	104

5.2. Metodología	112
5.2.1. Relevamiento de variables estructurales	112
5.2.2. Estimación de carbono	112
5.2.3. Estimación del stock de C de la vegetación relevada con drones	114
5.2.4. Estimación de albedo, evapotranspiración y temperatura	118
5.2.5. Estimación del Balance de energía	123
5.2.6. Análisis de datos	125
5.3. Resultados	127
5.3.1. Respuestas del albedo, evapotranspiración y stocks de carbono al gradiente de cobertura de copas	127
5.3.2. Respuestas del balance de energía y sus componentes al gradiente de cobertura de copas	130
5.3.3. Respuestas de la temperatura al gradiente de cobertura de copas y su asociación a los componentes del balance de energía	131
5.4. Discusión.....	134
5.4.1. Relación del albedo, evapotranspiración y stock de carbono con la cobertura de copas	135
5.4.2. Relación de la temperatura y balance de energía con la cobertura de copas	141
5.4.3. Consideraciones metodológicas.....	144
Capítulo 6 - Discusión general	146
6.1. Introducción	147
6.2. Respuestas a las preguntas y aportes novedosos de la tesis	148
6.3. Perspectivas futuras	151
6.4. Punteo de conclusiones más importantes	156
REFERENCIAS.....	159
Apéndice A	186
Apéndice B.....	190
Apéndice C.....	195
Apéndice D	202
Apéndice E.....	203

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Subunidades de la ecorregión del Chaco argentino definidas por Oyarzabal et al. (2018).	19
Figura 2.2. Escáner terrestre y ejemplos de nubes de puntos resultantes obtenidas a partir de realizar múltiples escaneos en parcelas de distintas provincias. Estos modelos 3D, abiertos en los softwares, se pueden girar, y observar desde cualquier ángulo.....	25
Figura 2.3. Drones utilizados en el relevamiento (Phantom 3 – izquierda y Phantom 4 - derecha) y ejemplos de imágenes obtenidas.	27
Figura 2.4. Esquema del proceso de selección de los sitios de muestreo.....	28
Figura 2.5. Mapa representando las ecorregiones (Oyarzabal et al. 2018) utilizadas para la selección de los sitios, y los sitios que fueron relevados con drones (círculos amarillos) y TLS (círculos azules). Debido a la superposición, algunos puntos se desplazaron gráficamente.....	30
Figura 2.6. a. Diagrama del flujo de trabajo para el cálculo de las cinco variables estructurales (sombreado en gris). Acrónimo TLS, Escaneo láser terrestre; MAV, modelo de altura de la vegetación. b. Ejemplo del resultado de la co-registración: las nubes de puntos generadas por distintos escaneos (en diferentes colores) en la misma parcela son unidas (i.e. co-registradas).....	36
Figura 2.7. Ejemplo de una nube de puntos (arriba) obtenida con el TLS y utilizada para realizar el MAV y calcular la cobertura de copas por encima de los 3 m (en rojo), y para obtener la nube de voxeles (abajo) utilizada para calcular el volumen. Cada cuadrado pequeño es un voxel.....	37
Figura 2.8. Ejemplos de una parcela de: A. Modelo de altura de la vegetación con resolución espacial de 0,5 m utilizado para calcular la altura del percentil 99, B. la nube de puntos utilizada para calcular la proporción de retornos por encima de tres metros (en rojo), C. ráster de píxeles "ocupados" y "no ocupados" que se utiliza para calcular el porcentaje de cobertura de copas por encima de los tres metros, D. ejemplo de una parte de la nube de voxeles utilizada para calcular el volumen de voxel, E. densidad de puntos por intervalo de altura, utilizado para calcular la complejidad vertical.....	38
Figura 2.9. Modelo de Altura de la Vegetación generado con las imágenes tomadas con un dron. Este sitio presenta dos manejos: con rolado (parcela izquierda) y sin rolado (parcela derecha).....	41
Figura 3.1. Matriz de correlación entre las cinco variables derivadas del TLS. Los colores indican la magnitud de los valores de correlación de Kendall: en rojo los positivos, en azul los negativos. Los valores cercanos a cero son más blancos. Los dendrogramas explican la familiaridad de las variables o grupos de variables y la longitud de las ramas representa la distancia entre ellas.....	52

Figura 3.2. Estructura de la vegetación de las subunidades fisionómicas-florísticas de los bosques de la región chaqueña. * Diferencias significativas (valor de $p < 0,05$) obtenidas con las pruebas de Tukey.....53

Figura 3.3. Modelos de regresión por cuantiles para las cinco métricas estructurales derivadas del TLS frente a la precipitación media anual (PMA), la temperatura media anual (TMA) y la temperatura media de julio (TMJ). La línea superior roja corresponde al cuantil 90, las líneas azules al cuantil 50 y las líneas rojas inferiores al cuantil 10. A: Altura del canopeo (m). B: Retornos por encima de los 3 metros (%). C: Cobertura de copas a 3 metros (%). D: Volumen de voxel ($m^3 ha^{-1}$). E: Complejidad vertical. Los números en colores se refieren a la pseudo- R^2 para cada modelo de regresión por cuantiles.....56

Figura 3.4. Estructura de la vegetación de los bosques con diferentes usos del suelo. * Diferencias significativas (valor $p < 0.05$) obtenidas con las pruebas de Tukey.....57

Figura 3.5. Impacto absoluto (Δq) e impacto relativo ($\Delta q q_{50-1}$) de las variables estructurales como una aproximación de la intervención humana a lo largo del gradiente PMA en barras grises y naranjas, respectivamente.....63

Figura 4.1. Ejemplo de datos de series temporales de IVN modelizados para el periodo 2017-2020 y los parámetros fenológicos estimados para cada estación de crecimiento. Se calculó la media de los máximos (en rojo), los mínimos (en azul), las amplitudes (D) y el IVN medio para caracterizar las parcelas forestales.....74

Figura 4.2. Distribución espacial de las parcelas de estudio del TLS (puntos), a lo largo de la región del Chaco (gris oscuro) en Argentina (blanco). Los colores de los puntos se refieren a la clasificación del sitio en Árido (amarillo) o Húmedo (azul). Debido a la superposición, algunos puntos fueron desplazados.....77

Figura 4.3. Ejemplo del cálculo de efectos totales, directos, indirectos (vía variables ambientales y estructurales) del IPS sobre el IVN medio usando el modelo de todos los sitios. Las flechas representan trayectorias causales, los anchos representan la magnitud de los efectos, y los colores indican relaciones positivas (azul) o negativas (rojo) si las hubiere. Nótese que, en los efectos indirectos vía variables ambientales, sólo aparece la ruta mediante PMA, ya que la ruta de IPS mediante PMA y luego TMJ no se debe tener en cuenta ya que las reglas de Wright (1934) para el cálculo de los efectos no permiten más de una doble flecha por ruta.....79

Figura 4.4. Análisis SEM para (a) todos los sitios, (b) sitios áridos y (c) sitios húmedos, para el IVN medio. Los valores mostrados son los coeficientes de trayectoria estandarizados, que se corresponden con la anchura de las flechas. Las flechas de una punta representan trayectorias causales, mientras que las flechas de dos puntas representan trayectorias de correlación. Las líneas continuas indican efectos significativos, y las líneas discontinuas, efectos no significativos. Los colores indican relaciones positivas (azul) o negativas (rojo). El R^2 ajustado para cada variable modelada se presenta en los recuadros de las variables.....82

- Figura 4.5. Efectos significativos directos e indirectos de las variables ambientales y estructurales sobre las seis variables de funcionamiento consideradas (en colores), en (a) Todos los sitios, (b) Sitios áridos y (c) Sitios húmedos, obtenidos con los SEMs. IPS: Índice de productividad del suelo; CC: cobertura de copas, A: altura del canopeo, CV: complejidad vertical. Las variables que no aparecen en el eje de abscisas no mostraron efectos significativos (ni directos ni indirectos) sobre ninguna variable funcional de los SEM correspondientes.....83
- Figura 4.6. Matrices de correlación entre todas las variables (ambientales, estructurales y funcionales) para cada grupo de sitios.....88
- Figura 5.1. Distribución de las parcelas utilizadas para generar el modelo de carbono mediante el uso de datos de TLS y drones (n=35).....113
- Figura 5.2. Ajuste de la estimación del volumen modelado (m³/ha, predicho) a partir de las variables estructurales obtenidas de los drones y el volumen estimado a partir de las mediciones con TLS (observado) para las muestras de validación.....116
- Figura 5.3. Stock de C (ton C/ha) de los drones a lo largo del gradiente de cobertura de copas. Cada punto representa una celda de 10 m de las parcelas voladas. La línea azul representa el ajuste de un modelo de regresión lineal simple.....117
- Figura 5.4. Distribución de las parcelas relevadas con drones y utilizadas para el análisis del balance de energía (n=100).....119
- Figura 5.5. Relación entre la cobertura de copas (%) y la temperatura media anual histórica (1986-2015). Cada punto corresponde a un píxel de 30 m.....126
- Figura 5.6. Arriba: Respuesta del (a) albedo (sin unidades), (b) evapotranspiración (ET - en mm/año), y (c) stock de carbono (kg C/m²) a lo largo del gradiente de cobertura de copas estimado con drones y modelado mediante regresiones segmentadas utilizando la prueba secuencial de hipótesis. Cada punto representa el promedio de estas variables por sitios (vuelo) n = 96. Abajo: lo mismo pero cada punto representa un píxel de 30 m, n = 1397. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado.....127
- Figura 5.7. Izquierda: Balance de energía (W/m²) a lo largo del gradiente de cobertura de copas. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado. Derecha: Energía (W/m²) que pierde (valores negativos) y gana (valores positivos) el bosque a distintas coberturas de copa por distintos componentes del balance de energía (eET(rosa): energía utilizada para la evapotranspiración, albedo. IR (verde): reflejada hacia el espacio por el albedo, FRc (celeste): emitida debido a la disminución de la cobertura de copas). En violeta (dBE) se puede observar el balance de energía total (ampliado en figura de la izquierda).....130
- Figura 5.8. Relación entre la temperatura superficial (TS – en °C) y la cobertura de copas

estimado con drones, donde en la figura de la izquierda cada punto representa el promedio de TS por sitios (vuelo), y en la de la derecha cada punto representa un píxel de 30 m. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado, donde en la figura de la izquierda se trata de un modelo lineal simple ya que no se observaron puntos de quiebre.....131

Figura 5.9. Relación de la temperatura superficial (TS – en °C) con, arriba: albedo (sin unidades), ET (mm/año) y Stock de C (kg C/m²), abajo: albedo.IR, eET y FRc, todos en W/m². Cada punto representa un píxel de 30 m. Las líneas azules representan el ajuste de las regresiones lineales simples, también mostrado a partir del R² ajustado, y las áreas grises los intervalos de confianza (95%).....132

Figura 5.10. Comparación de los componentes del balance de energía, delta del balance de energía, y TS en los píxeles con valores extremos de cobertura (<5% y >95%).....133

Figura A1. Histograma de las áreas de las parcelas del TLS.186

Figura A2. Ejemplo de centroide (punto rojo) y buffers concéntricos abarcando distinta proporción de la parcela, para parcelas id37, id38 e id39.....187

Figura A3. Altura máxima observada según la proporción de la parcela considerada..188

Figura B1. Distribución de las parcelas relevadas a través de los gradientes del PMA, TMA y TMJ y elipses de concentración -suponiendo una distribución t multivariada- de las parcelas. Las parcelas de estudio y las elipses están coloreadas por la correspondiente subunidad del Chaco.191

Figura B2. Estructura de la vegetación de los bosques con diferentes usos del suelo en las subunidades del Chaco.....192

Figura B3. Estructura de la vegetación de los bosques con diferente frecuencia de incendios (2001-2019) estimada con los productos MODIS Active fire (MOD14A2, resolución espacial de 1 km) y Burned area (MCD64A1, resolución espacial de 500 m).193

Figura C1. Análisis SEM para todos los sitios, sitios áridos y sitios húmedos (en columnas), para las distintas variables funcionales consideradas (en filas). Los valores mostrados son los coeficientes de trayectoria estandarizados, que se corresponden con la anchura de las flechas. Las flechas de una punta representan trayectorias causales, mientras que las flechas de dos puntas representan trayectorias de correlación. Las líneas continuas indican efectos significativos, y las líneas discontinuas, efectos no significativos. Los colores indican relaciones positivas (azul) o negativas (rojo). El R² ajustado para cada variable modelada se presenta en los recuadros de las variables. El modelo de amplitud de IVN para todos los sitios no se muestra ya que no presentó un buen ajuste.....196

Figura C2. Resultados obtenidos con bootstrap. Las variables resaltadas en gris son las planteadas como dependientes en el modelo SEM, y las que aparecen en sus filas son sus predictoras. Los intervalos de confianza se ilustran en negro mientras que en puntos azules los valores medios de los estimadores estandarizados obtenidos en las repeticiones de los modelos con el bootstrap. Las cruces rojas hacen referencia al valor original de los estimadores estandarizados utilizado en los modelos SEM (de la tesis). Como el bootstrap se realizó corriendo los modelos SEM para cada variable funcional (IVN promedio, máximo, mínimo, albedo, y temperatura) y dentro se encuentran también las regresiones de las variable estructurales, se puede observar en el gráfico que en el caso de las variables estructurales se observan múltiples IC y puntos azules, mientras que para las funcionales son únicos.199

Figura C3. Rango de los intervalos de confianza para los tres sets de datos (todos los sitios, áridos y húmedos). Cada columna hace referencia al modelo de la variable respuesta (debajo) y su variable explicatoria (arriba).200

Figura D1. Energía (W/m^2) que pierde (valores negativos) y gana (valores positivos) el bosque a distintas coberturas de copa por distintos componentes del balance de energía De izquierda a derecha: eET: energía utilizada para la evapotranspiración, albedo. IR: reflejada hacia el espacio por el albedo, y FRc: emitida debido a la disminución de la cobertura de copas). Cada punto representa el promedio de estas variables por sitios (vuelo) $n = 96$. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado utilizando la prueba secuencial de hipótesis.201

Figura D2. Arriba: ejemplo de modelo digital de altura de la vegetación y su índice de rugosidad (IR) correspondiente. Abajo: el índice de rugosidad promedio de cada píxel de 30 m proveniente de los modelos digitales de altura obtenidos con los drones. El IR fue calculado como la altura máxima dividido la altura media en una ventana móvil, para cada uno de los modelos de altura de la vegetación obtenidos con los drones.201

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 4.1. Efectos totales, directos e indirectos de las variables ambientales y estructurales sobre el funcionamiento de los bosques en los sitios Todos, áridos y húmedos obtenidos de los SEMs. Los efectos indirectos del ambiente se encuentran a su vez diferenciados en indirectos vía variables estructurales, y vía variables ambientales	85
Cuadro A1. Variables biofísicas y de infraestructura humana espacialmente explícitas utilizadas para caracterizar el contexto ambiental y clasificar las celdas de la región del Chaco para la selección de parcelas.	185
Cuadro B1. Evaluación estadística de las métricas derivadas del TLS entre las tres subunidades del Chaco. Se analizaron con ANOVA y pruebas post-hoc de Tukey para comparar las medias de los grupos.....	189
Cuadro B2. Características climáticas de los sitios de TLS relevados. La altitud se extrajo del mapa digital de elevación de NASA con 30 m de resolución espacial.....	189
Cuadro C1. Comparación de las variables ambientales, estructurales y funcionales entre grupos de sitios. Se analizaron con ANOVA y pruebas post-hoc de Tukey para comparar las medias de los grupos.....	194
Cuadro C2. Bondad de ajuste global de los modelos piecewise-SEM. Se muestran el estadístico C de Fisher, los grados de libertad (gl) y el valor-p para el SEM de cada variable funcional en ambos grupos de centros.	195
Cuadro C3. Resultados del SEM para los tres grupos de sitios (a) todos los sitios, b) sitios áridos, c) sitios húmedos) y las seis variables funcionales consideradas. Efectos directos (es decir, coeficientes de regresión de la ruta) de las variables explicativas al funcionamiento (variables de respuesta) y R^2 ajustado. A= altura, CV= complejidad vertical, CC= cobertura de copas, V= volumen, PMA= precipitación media anual, TMJ= temperatura media de julio, IPS= índice de productividad del suelo.....	197
Cuadro E1. Número de vuelos y sitios de escaneo por fecha de campaña, provincia y departamento.	202

ABREVIATURAS

- CC – Cobertura de Copas
- CV – Complejidad Vertical
- ET – Evapotranspiración
- eET – Energía utilizada por la ET
- dBE – Delta del Balance de Energía
- FRC – Forzamiento Radiativo del stock de C
- IVN – Índice de Vegetación Normalizado
- MAV – Modelo de Altura de la Vegetación
- MDT – Modelo Digital del Terreno
- MDS – Modelo Digital de Superficie
- LiDAR – Detección y Alcance de la Luz, en inglés
- TS – Temperatura Superficial de la tierra
- PMA – Precipitación Media Anual
- PPNA – Producción Primaria Neta Aérea
- TMJ – Temperatura Media de Julio
- TLS – Escáner Láser Terrestre, en inglés
- SEM – Modelos de Ecuaciones Estructurales, en inglés
- IPS – Índice de Productividad del Suelo

RESUMEN

La tala, el pastoreo, la extracción de madera y los incendios de los bosques chaqueños provocan cambios en su estructura, alterando su funcionamiento. En esta tesis caractericé la estructura del bosque chaqueño nativo y sus controles ambientales y humanos (el uso para pastoreo y el rolado), analicé la relación ambiente-estructura-funcionamiento en sitios con condiciones hídricas contrastantes, y la relación de la cobertura de copas con la temperatura y el balance de energía. Para ello relevé datos estructurales (altura, cobertura de copas, complejidad vertical, cantidad de vegetación alta y volumen) a partir del uso de un Escáner Láser Terrestre (TLS) y drones, y utilicé datos de sensores remotos para estimar diversas variables funcionales y los componentes del balance de energía. Los resultados estructurales mostraron una gran variabilidad dentro de cada subunidad biogeográfica chaqueña (árido, semiárido y subhúmedo), evidenciando una estructura similar a través de amplios gradientes climáticos. La mayoría de las variables estructurales (retornos > 3m, complejidad vertical, volumen de voxel) estuvieron principalmente controladas por la precipitación media anual, mientras que los principales controles de la altura del canopy fueron la temperatura media anual y la temperatura del mes más frío. Por su parte, la cobertura de copas mostró una respuesta positiva tanto a la precipitación como a la temperatura, con un comportamiento similar frente a ambos gradientes ambientales. Los bosques en sitios rolados mostraron menor volumen de biomasa, menor complejidad vertical y menor cantidad de vegetación alta (retornos > 3m) que los de los sitios conservados y los pastoreados sin rolar. En cuanto a la relación ambiente-estructura-funcionamiento se observó que la estructura la vegetación fue más importante en la determinación del funcionamiento en los bosques áridos que en los húmedos. Asimismo, se observó que las respuestas del albedo y la ET a la cobertura de

copas presentaron umbrales donde cambiaron sus tendencias. En el caso del albedo, el umbral se identificó en un 46% de cobertura, mientras que en la evapotranspiración a un 43%. Por último, la mayor cobertura de los bosques chaqueños generó un enfriamiento local debido principalmente al aumento de la evapotranspiración. En el contexto de cambio climático e intervenciones humanas cada vez más intensas de los bosques, esta tesis contribuye al entendimiento de su estructura y funcionamiento, propone hipótesis sobre los mecanismos detrás de los resultados observados y sugiere manejos adaptados para cada subregión.

Palabras clave: estructura, funcionamiento, láser escáner terrestre, drones, altura del canopy, cobertura de copas, balance de energía, temperatura, bosques chaqueños

ABSTRACT

Logging, grazing, timber extraction and fires in Chaco forests cause structural changes that alter their functioning. In this thesis, I characterized the structure of the native forest of the Chaco region and its environmental and human controls (grazing and rolling), analyzed the environment-structure-functioning relationship in sites with contrasting water conditions, and the relationship between canopy cover, temperature and energy balance. I collected structural data (height, canopy cover, vertical complexity, amount of tall vegetation and volume) using a Terrestrial Laser Scanner (TLS) and drones, and I used remote sensing data to estimate various functional variables and energy balance components. Structural results showed great variability within each Chaco biogeographic subunit (arid, semi-arid and sub-humid), revealing a similar structure across broad climatic gradients. Most structural variables (vertical complexity, returns > 3m, voxel volume) were mainly controlled by mean annual precipitation, while the main controls on canopy height were the mean annual temperature and the temperature of the coldest month. Canopy cover, in turn, showed a positive response to both precipitation and temperature, exhibiting similar behavior along both environmental gradients. In addition, forests in rolled sites had lower biomass volume, lower vertical complexity, and less tall vegetation (returns > 3m) compared to conserved sites and grazed sites without rolling. Regarding the environment-structure-functioning relationship it was observed that vegetation structure played a more important role in determining ecosystem functioning in arid forests than in humid ones. Additionally, the responses of albedo and evapotranspiration (ET) to canopy cover displayed thresholds where their trends changed.

For albedo, this threshold was identified at 46% canopy cover, while for evapotranspiration it was at 43%. Lastly, higher canopy cover in Chaco forests generated local cooling, mainly due to increased evapotranspiration. In the context of climate change and increasingly intense human interventions in forests, this thesis contributes to the understanding of their structure and functioning, proposes hypotheses on the mechanisms behind the observed results, and suggests management practices adapted to each subregion.

Key words: structure, functioning, terrestrial laser scanner, drones, canopy height, canopy cover, energy balance, temperature, Chaco forests.

Capítulo 1 - Introducción general

1.1. Problema y antecedentes

El estudio de los bosques es cada vez más importante ya que éstos proveen servicios ecosistémicos claves para las sociedad como la regulación hídrica y el control de sales (Jobbágy et al. 2008), la conservación del hábitat de muchas especies de fauna y flora (Codesido & Bilenca 2004, Galetto et al. 2007, Giorgis et al. 2011, FAO 2016), y el secuestro de carbono (Gasparri et al. 2010, Abril & Bucher 2001). A pesar de su importancia, los bosques subtropicales se pierden a tasas muy altas debido a cambios en el uso del suelo, principalmente para su conversión a cultivos y pasturas para actividades ganaderas, desarrollo de infraestructura (ej. rutas) y la tala indiscriminada (Armenteras et al. 2017, De La Barreda-Bautista et al. 2011).

Específicamente la región chaqueña argentina presenta una de las mayores tasas mundiales de deforestación (Vallejos et al. 2015) con un 0.82% por año en comparación al promedio de Sudamérica (0.51%) y al promedio mundial (0.2%) (UMSEF 2007; FAO 2009). Los bosques del Gran Chaco argentino están amenazados principalmente por al avance de la frontera agropecuaria para el cultivo de soja, maíz y pasturas megatérmicas (Grau et al. 2005, Boletta et al. 2006). Por un lado, si se deforesta el total permitido por la ley de zonificación argentina (Ley 26.331), solo quedaría el 37% del bosque chaqueño de 1977, y la conectividad de los bosques dentro del Chaco y con otras ecorregiones estaría en riesgo (Piquer-Rodríguez et al. 2015). Por otro lado, los bosques remanentes se encuentran intervenidos por la tala de especies maderables, la tala para leña y carbón, la ganadería y los fuegos intencionales (Zak et al. 2004, Gasparri & Baldi, 2013; Rueda et al. 2013). Según los datos del Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos (2005), de 459 parcelas en el parque chaqueño, sólo el 7% no registró signos de intervención

humana, y el 93% restante presentó signos de actividad ganadera (47%), extracción forestal (41%) y agroforestería (4%). Estas actividades modifican la estructura y la configuración del paisaje, alterando el funcionamiento ecosistémico y su capacidad de proveer algunos beneficios como por ejemplo la regulación hídrica, el secuestro de carbono o la conservación del suelo (Abril & Bucher 2001, Boletta 2001, Pan et al. 2011, Barral et al. 2020).

Típicamente el término estructura se refiere a las propiedades físicas de la vegetación. Las variables utilizadas para describir dichas propiedades varían según el nivel de percepción (p. ej., perímetro basal -individuo-, índice de área foliar -individuo o comunidad-, cobertura del suelo -comunidad- o biomasa -comunidad o ecosistema-). En esta tesis, dado el abordaje regional, utilizaré el término “estructura” para describir la disposición del material vegetal en el espacio tridimensional a nivel de comunidad (Parker, 1995). Algunas de las variables utilizadas para describir los aspectos estructurales son la densidad de tallos, la distribución de alturas del canopy (Dandois & Ellis 2010), la cobertura de copas (Lefsky et al. 1999), la biomasa leñosa aérea (Wulder, 1998), y la complejidad estructural (Ehbrecht et al. 2021), entre otras. Estudiar la estructura es importante para la estimación del stock de biomasa (Gasparri et al. 2008, Gasparri & Baldi 2013, Marvin et al. 2014), secuestro del carbono (Cramer et al. 2001, Asner 2009), calidad del hábitat y biodiversidad (Bergen et al. 2007, Mastrangelo & Gavin 2012, Mastrangelo & Gavin 2014), y a su vez, para el desarrollo de estudios de dinámica de fuegos (Cochrane et al. 1999), sucesión ecológica (Aber 1979, Terborgh & Petren 1991) y análisis de producción forestal (Walle et al. 2007).

Una de las principales variables estructurales consideradas en esta tesis fue la cobertura de copas por su relevancia ecológica y su facilidad de estimación mediante sensores remotos. La cobertura de copas modifica los flujos de energía (i.e. radiación interceptada) y de agua (evapotranspiración), afectando al balance de energía del ecosistema, y suele estar relacionada a la productividad (ciclo del carbono) (Grimmond et al. 1996, Duveiller et al. 2018, Brovkin et al. 2013). Específicamente en la región chaqueña, un estudio reciente identificó la cobertura de copas estimada a partir de drones como la mejor variable predictora de la biomasa del bosque medida en el campo (Gobbi et al. 2020). Ya que se trata de una variable de distribución horizontal de la vegetación, la cobertura puede ser estimada mediante sensores remotos y fotografías aéreas, y relacionada a las bandas e índices espectrales (Hansen et al. 2003, Baumann et al. 2018). Debido a estas características, la cobertura de copas es la variable estructural de la vegetación más utilizada tanto en la clasificación de tipos de bosques (FAO, 2000) como en la definición del término “bosque” (Chazdon et al. 2016, Sasaki et al. 2009).

El funcionamiento refiere a los procesos ecológicos donde existe una transferencia de materia y energía (Wessman & Asner 1998), como en la generación de la productividad primaria, la descomposición, y la evapotranspiración (Franklin et al. 1981, Latifi 2012). Los servicios ecosistémicos de los cuales la población humana se beneficia provienen de manera directa o indirecta de los procesos que integran el funcionamiento del ecosistema; y en muchos casos se necesitan más de una función para proveer un servicio o bien (Costanza et al. 1997). Por lo tanto, es fundamental el estudio del funcionamiento de los bosques para asegurar la provisión de los servicios ecosistémicos.

La productividad primaria neta aérea (PPNA), tasa de producción de biomasa (masa/tiempo), y su dinámica estacional son atributos funcionales cruciales en los ecosistemas ya que actúan como indicadores integrales de los procesos funcionales de la cadena alimenticia (McNaughton et al. 1989). Existen diversos indicadores de la vegetación calculados mediante sensores remotos que se basan en el comportamiento espectral de los tejidos fotosintéticos: la baja reflectancia en longitudes de onda correspondientes en la porción del rojo -debido a la absorción por parte de la clorofila-, y la alta reflectancia en la del infrarrojo cercano –por la refracción que se produce debido a la estructura del mesófilo de las hojas (Paruelo 2008). El Índice de Vegetación Normalizado (IVN), también conocido como Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (IVDN o NDVI en inglés) es uno de los descriptores de la vegetación más utilizados al trabajar con sensores remotos, y se observó positivamente correlacionado a la PPNA y al índice de área foliar a escala regional y en distintos ecosistemas (Prince 1991, Law & Waring 1994, Gamon et al. 1995, Paruelo et al. 1997).

Otros atributos del funcionamiento de la vegetación son la evapotranspiración (ET) y el albedo, los cuales toman relevancia en el contexto de cambio global actual ya que ambos regulan la temperatura superficial local (TS). El albedo, es el porcentaje de radiación reflejada en una superficie respecto a la radiación incidente, por lo que define la proporción de energía solar neta que queda disponible en el sistema (Bright et al. 2015). Además, a mayor albedo mayor será la energía reflejada al espacio, y menor la temperatura de la superficie local (IPCC, 2018). En el caso de la ET, estudios indican que un aumento de ésta trae aparejado una disminución de la TS (Jackson et al. 2008). Los cambios en la ET además pueden modificar las vías de pérdida de agua tales como el

drenaje profundo o la escorrentía, y así alterar la provisión de agua, el control de inundaciones y la erosión del suelo.

El funcionamiento del bosque está estrechamente asociado a su estructura ya que ésta regula la transferencia de materiales y energía en el ecosistema (Lohbeck et al. 2015, Majasalmi & Rautiainen, 2020). El uso humano y los disturbios de los bosques afectan de manera directa a la estructura y por ello traen aparejados cambios en distintos procesos ecosistémicos como la dinámica del carbono, ciclo hidrológico, ciclo de los nutrientes y del balance de energía (Nepstad et al. 2001, Guerschman & Paruelo 2005, Jackson et al. 2005, Nosseto et al. 2005, Koltunov et al. 2009). Estos cambios en el funcionamiento del ecosistema a su vez pueden afectar a la estructura. En general, las intervenciones humanas generan disturbios que modifican la estructura de los bosques mediante la remoción de biomasa, la reducción de cobertura y cambios en la composición de especies afectando también el funcionamiento (IPCC, 2003). Ejemplos de esto son los cambios en el uso del suelo (Vitousek et al. 1997; Guerschman & Paruelo 2005) o disturbios puntuales (i.e. que ocurren a pequeñas escalas espaciales) como la extracción de madera (Asner et al. 2004). Cambios en la estructura pueden modificar el funcionamiento de la vegetación a partir de diversos mecanismos, como por ejemplo, a partir de cambios en la radiación incidente, la intercepción de agua, el uso de recursos (ej. nutrientes, espacio), las interacciones bióticas, el ingreso de materia orgánica y la existencia de microhábitats. A su vez, la disminución de la biomasa vegetal puede reducir la tasa de absorción de carbono, así como la transpiración de las plantas (Jackson et al. 2008). Por su parte, la pérdida de cobertura arbórea aumenta la exposición del suelo a la radiación solar, lo que aumenta las tasas de evaporación del suelo, su temperatura y susceptibilidad a los fuegos (Nepstad et

al. 2001) así como la tasa del ciclado de nutrientes, afectando la disponibilidad de estos (Paudel et al. 2015). Las modificaciones estructurales pueden disminuir la heterogeneidad estructural y alterar los microhábitats y los nichos disponibles, por lo que la diversidad también se puede ver afectada (Hämäläinen et al. 2024, Chase and Leibold 2003). Los cambios estructurales pueden, también, alterar la fenología del bosque (Koltunov et al. 2009), la tasa de acumulación de materia orgánica en el suelo (Nave et al. 2022), la cantidad y diversidad de microbiota del suelo (Gonzalez et al. 2001), y la tasa de infiltración de agua (Nosetto et al. 2012), entre otros. Por otro lado, puede ocurrir lo inverso cuando modificaciones en la tasa de procesos repercute en la estructura. Por ejemplo, el aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera puede incrementar la tasa de absorción de carbono, lo cual eventualmente puede provocar cambios en la estructura de la vegetación (Cramer et al. 2001). Esto resalta la importancia de estudiar la estructura y el funcionamiento de la vegetación en conjunto. Particularmente, la región chaqueña con sus bosques de estructuras heterogéneas por la combinación de gradientes ambientales y distintas historias de uso (Tálamo & Caziani 2003, Bonino 2006) es ideal para ello.

Existe información fragmentada e incompleta sobre los controles de la estructura de los bosques de la región chaqueña debido a la complejidad de la estimación de los atributos estructurales a escala regional. Además, la mayoría de las caracterizaciones estructurales se han realizado mediante el estudio de la fisonomía de la vegetación y la composición florística a partir de mediciones a campo, lo que requiere mucho tiempo y esfuerzo (Lewis et al. 1999, Varela et al. 2002, Cortés 2003, Araujo et al. 2008, Grau et al. 2010, Torrela et al. 2011). Iglesias et al. (2012) midieron el porcentaje de cobertura de

copas en tres reservas naturales pertenecientes a la ecorregión de Monte (Telteca en Mendoza- 32°20'S; 68°00'O) y al Chaco Árido (Quebracho de la Legua en San Luis- 32°21'S; 66°55'O, y Chancaní en Córdoba- 30°22'S; 65°26'O). Sus observaciones revelaron un aumento de la cobertura de copas de oeste a este siguiendo el aumento de la precipitación media anual, la cual varió entre 150 y 513 mm. En un estudio similar se midió la cobertura de arbustos, árboles y herbáceas, altura y composición de especies en ocho sitios a lo largo de un gradiente de precipitación en San Juan, La Rioja y Córdoba (89-543 mm), y observaron una tendencia de empobrecimiento florístico y estructural hacia el oeste (Cabido et al. 1993). Sin embargo, en los últimos años, gracias al desarrollo de nuevas metodologías y sensores remotos, la estimación automatizada de diferentes atributos estructurales a escala regional es posible (Lefsky et al. 2002, Chambers et al. 2007) y los esfuerzos hacia una descripción completa de la estructura de los bosques están siguiendo una clara tendencia positiva en todo el mundo (Latifi 2012). Por ejemplo, Gasparri & Baldi (2013) realizaron uno de los primeros estudios regionales sobre la biomasa aérea de los bosques chaqueños y sus controles, y observaron que la biomasa aumentaba a mayor temperatura y disminuía con la cercanía a sitios cultivados. Otras variables como la cobertura de árboles y arbustos han sido muy poco estudiadas en la región chaqueña, y a escala regional solo existe una publicación de Baumann et al. (2018) donde realizan un mapeo de la cobertura de copas de la región chaqueña utilizando imágenes Landsat-8 y Sentinel-1 del 2015 y utilizando como datos de entrenamiento un muestreo al azar de coberturas digitalizadas a mano en Google Earth, y una muy reciente de Stanimirova et al. (2022) donde estimaron la cobertura fraccional de suelo desnudo, cobertura leñosa y herbácea de manera anual para algunos países de Latinoamérica a

partir de imágenes Landsat e inspección visual. La cuantificación regional de los atributos estructurales permitirá caracterizar la importancia relativa de sus controles ambientales y humanos.

Con respecto a la relación entre la estructura y el funcionamiento, muchos son los estudios que observaron aumentos en la temperatura de la superficie debido a los cambios en el uso del suelo y los consecuentes cambios en el albedo y ET (Loarie et al. 2011, Skinner & Majorowicz 1999). Sin embargo, en la región chaqueña, estas investigaciones analizaron los cambios en el funcionamiento por el reemplazo de los bosques por cultivos o pasturas (Paruelo et al. 2006, Baldi & Paruelo 2008, Grau et al. 2008, Volante et al. 2012, Vallejos et al. 2015). Hasta donde tengo conocimiento, sólo un estudio evaluó los cambios en la temperatura superficial y en el funcionamiento en bosques con diferentes estructuras (15 lotes silvopastoriles en San Luis) y observaron que con el desarbustado disminuyó la PPNA durante mínimo 4 años, se acortó la estación de crecimiento, se redujo la ET y aumentó el albedo y la temperatura superficial (Marchesini et al. 2015). No obstante, no se conoce la relación de estas variables funcionales de manera continua a lo largo de un gradiente estructural. En cuanto a otras variables funcionales, en un estudio que analizó los bosques del chaco semiárido en conjunto con otros tipos de bosques, la estacionalidad y la productividad fueron explicadas en mayor medida por la temperatura y la precipitación (27 y 47%) que por la biomasa (estructura) (Blundo et al. 2018). Sin embargo, para el caso específico del bosque semiárido chaqueño, la biomasa explicó en mayor medida la estacionalidad que las variables climáticas, mientras que la productividad fue explicada mayormente por la precipitación (Blundo et al. 2018). Estos resultados sugieren que el funcionamiento (estacionalidad y productividad) de los

bosques podrían verse afectados tanto por las actividades humanas que modifican la estructura como por el cambio climático que modifica la temperatura y precipitaciones de la región. La caracterización estructural de los bosques chaqueños, en conjunto con el estudio de su relación con el ambiente, el funcionamiento y la cuantificación de impacto en el clima asociado a la modificación estructural de los bosques contribuirá significativamente al entendimiento de este sistema y en última instancia a informar decisiones a diferentes niveles.

1.2. Objetivos y organización de la tesis

El objetivo general de la tesis fue analizar la relación entre la estructura y el funcionamiento de los bosques nativos de la región chaqueña y caracterizar las alteraciones en la estructura, funcionamiento y balance de energía asociadas a las intervenciones humanas a lo largo del gradiente de precipitación media anual (350-800 mm). Para ello, se utilizaron distintas aproximaciones metodológicas que combinan el uso de sensores remotos (a diferentes escalas espaciales y temporales) con datos obtenidos a campo, en este caso, relevamientos estructurales de los bosques a partir de un escáner láser terrestre y vehículos aéreo no tripulados, llamados de aquí en adelante “drones”.

Esta tesis se encuentra organizada en seis capítulos. En el **Capítulo 1** se describe la introducción general al problema, la descripción de los principales antecedentes, los objetivos generales y específicos de la tesis. En el **Capítulo 2** se explica la metodología general utilizada para todos los objetivos, la cual incluye la caracterización del área de

estudio, los tipos de relevamientos realizados a campo para caracterizar la estructura de los bosques chaqueños, los equipos utilizados, los procesamientos de datos realizados y las variables generadas. En el **Capítulo 3** se realiza una caracterización estructural de los bosques chaqueños a lo largo de gradientes de precipitación y temperatura y se analizaron las diferencias estructurales observadas entre las distintas subunidades chaqueñas y usos del bosque. En el **Capítulo 4** se evalúa la relación tricotómica del ambiente, estructura y funcionamiento en bosques chaqueños con condiciones hídricas contrastantes. En el **Capítulo 5** se analiza la respuesta de los componentes del balance de energía al gradiente de cobertura de copas del bosque, y las consecuencias en el contexto global del cambio climático. Por último, en el **Capítulo 6** se sintetizan los principales resultados, se discuten los aportes originales de esta tesis y sus implicancias, y se proponen posibles futuras líneas de investigación.

Los objetivos específicos, las preguntas que guiaron cada capítulo de la tesis y metodologías específicas utilizadas se presentan a continuación:

Objetivo 1. Describir cuantitativamente diferentes atributos estructurales de la vegetación leñosa del bosque chaqueño y analizar su asociación con las variables climáticas y usos del suelo. (Capítulo 3).

Preguntas:

1- ¿Cómo es la estructura (i.e. altura del canopy, la cobertura de copas, la complejidad vertical, la densidad de puntos, la biomasa) de los bosques chaqueños? ¿Existe una correlación entre la clasificación fisonómica de las ecorregiones y la cantidad de biomasa y su distribución tridimensional?

2- ¿Cómo cambian las variables estructurales a lo largo de gradientes de temperatura y precipitación?

3- ¿La estructura de los bosques chaqueños se ve igualmente alterada bajo un sistema silvopastoril con o sin uso del rolado?

Metodología: Se utilizaron los datos obtenidos con TLS para extraer las variables estructurales, los datos relevados a campo para definir el uso de las parcelas (conservado, de pastoreo y rolado, de pastoreo sin rolar), y se utilizaron imágenes satelitales para obtener las variables climáticas. Se analizaron las relaciones entre las variables estructurales y climáticas para responder la pregunta 2 mediante regresión por cuantiles, mientras que las diferencias estructurales entre unidades fisonómicas (chaco árido, semiárido y subhúmedo) (preg. 1) y entre usos (preg. 3) se identificaron con el test de Tukey.

Objetivo 2. Analizar la relación entre ambiente-estructura-funcionamiento de bosques con condiciones hídricas contrastantes (Capítulo 4).

Preguntas:

1- ¿El funcionamiento de los bosques chaqueños está mayormente controlado por su estructura o por las condiciones ambientales?

2- ¿Dicha importancia relativa cambia a lo largo de un gradiente de disponibilidad de humedad?

Metodología: Se utilizaron las variables estructurales obtenidas el TLS, mientras que las climáticas y funcionales se obtuvieron a partir de imágenes satelitales. La relación entre ellas se analizó mediante un análisis de SEM (Modelo de Ecuaciones Estructurales) para responder la pregunta 1. Para responder la 2 se repitieron los análisis SEM dividiendo los sitios en “áridos” y “húmedos” según su precipitación media anual.

Objetivo 3. Analizar la relación de la cobertura de copas de los bosques chaqueños con el balance de energía y la temperatura local abarcando el amplio gradiente ambiental (Capítulo 5).

Preguntas:

La cobertura de copas es una variable estructural ecológica relevante y que suele estar afectada por el uso humano, entonces,

1- ¿Cómo y cuánto se altera la temperatura local del bosque con distinta cobertura de copas?

2- ¿Cómo se modifican las distintas variables relacionadas a la temperatura local del bosque (ET, albedo, stock de carbono) a lo largo del gradiente de cobertura de copas?

3- ¿Cuánto se modifica el balance de energía total en el gradiente de cobertura de copas? ¿Mediante qué vía (biofísica o geoquímica) se modifica principalmente?

Metodología: Se obtuvieron la temperatura superficial, ET, albedo a partir de imágenes satelitales, se estimó el balance de energía mediante su

ecuación, y se estimó el stock de carbono en las parcelas de los drones a partir de realizar un modelo que relaciona el volumen obtenido con los TLS con las variables estructurales obtenidas por los drones. Estas variables fueron analizadas mediante una regresión segmentada con la cobertura de copas obtenida de los drones para responder las preguntas planteadas.

1.3. Marco conceptual general

Esta tesis se enmarca en un análisis regional descriptivo. Los estudios descriptivos apuntan a recopilar datos y estudiar la distribución de las variables y sus patrones. Frecuentemente, los resultados de un análisis regional permiten proponer hipótesis a cerca de los controles y eventualmente las consecuencias de los patrones observados que pueden ponerse a prueba mediante otros diseños (Isern & Jaume, 1998). Por lo tanto, a diferencia de un abordaje experimental en sentido estricto (donde se pueden asignar tratamientos a unidades experimentales de manera aleatoria, se cuenta con replicas y se controlan los valores de las variables independientes), no se contaron con experimentos o sitios con condiciones controladas, como tampoco se pusieron hipótesis a prueba. En esta tesis utilice aproximaciones observacionales de manera de describir las relaciones entre distintas variables estructurales y funcionales del bosque chaqueño, y sus respuestas a las principales variables climáticas. Su finalidad es encontrar patrones, entender las posibles consecuencias del manejo y uso de los bosques, las implicancias de las respuestas observadas, y proponer hipótesis a posteriori que pueden ser puestas a prueba en futuros trabajos. Por supuesto, el uso de estas aproximaciones no experimentales restringe la

magnitud de las inferencias aquí obtenidas en cuanto a la capacidad de atribuir causalidad como también en lo referido a la capacidad de generalizar los resultados a ambientes no analizados en esta tesis. Sin embargo, el análisis regional ha realizado aportes significativos a la ecología, como con la teoría de la biogeografía de islas (MacArthur & Wilson, 1967), el conocimiento de la relación entre el clima y la productividad (Rosenzweig, 1968), la energía y la biodiversidad (Hawkins et al. 2003), la diversidad florística y gradientes ambientales (Whittaker 1960), entre otras.

Capítulo 2 - Metodología general

2.1. Introducción

En este capítulo se describe el área de estudio y los aspectos metodológicos comunes a todos los capítulos de resultados de esta tesis. Se incluyen aquí el diseño de muestreo a campo, la descripción de los equipos utilizados para el relevamiento de los bosques chaqueños, y el procesamiento de datos común a todos los capítulos de la esta tesis.

2.2. Área de estudio

El Gran Chaco Americano cubre 1,1 millones de km² en Argentina, Paraguay, Bolivia y una pequeña zona de Brasil, y abarca el segundo bosque más grande de Sudamérica después de la Amazonia (Naumann & Madariaga, 2003). Esta región pertenece a la llanura Chaco-Pampeana, planicie aluvial formada por sedimentos cuaternarios de los ríos Bermejo, Salado, Pilcomayo, Parapetí y Grande (Iriondo 1993). En Argentina, su extensión es de aproximadamente 230.000 km² y abarca la totalidad de las provincias de Chaco, Formosa y Santiago del Estero, el este de Salta, Jujuy, Tucumán, Catamarca y La Rioja, el norte de San Luis, Córdoba y Santa Fe y el noroeste de Corrientes (Cabrera 1971, Cabrera 1976).

La región chaqueña argentina comprende importantes gradientes en los valores medios anuales de precipitación (300 - 1300 mm), y temperatura (17°C - 23°C). El clima es continental, cálido y las precipitaciones decrecen con un gradiente de este y a oeste (Cabrera 1971) y concentradas en la estación de verano, entre los meses de octubre a abril. De esta manera, según distintos autores, la Provincia fitogeográfica Chaqueña podría separarse en distintos distritos por características climáticas y vegetales: Chaco húmedo, Chaco semiárido, Chaco árido y Chaco serrano. Mientras que el Chaco húmedo presenta precipitaciones entre 750 a 1300 mm anuales, en el Semiárido varían entre los 500 y 700 mm, en el Árido entre los 300 y 500 mm y en el Serrano entre 450 y 900 mm (Maldonado

2005). Específicamente esta investigación fue llevada a cabo específicamente en las subunidades biogeográficas áridas, semiáridas y subhúmedas, definidas por una caracterización fisonómico-florística (Oyarzabal et al. 2018) (Figura 2.1).

Existen dos tipos de vegetación dominante en la región: el bosque xerófilo y la sabana (Morello, 1958). Estudios previos describieron la subunidad árida como un bosque xerofítico abierto, con una altura máxima de 10 m, dominado por el árbol *Aspidosperma quebracho-blanco* entremezclado con una estepa con arbustos de hasta 2,5 m de altura y entre 30 y 50% de cobertura de copas (Cabido et al. 1994). El chaco semiárido fue descrito como una mezcla de bosques de 15-25 m de altura con quebracho blanco y *Schinopsis lorentzii* (quebracho colorado santiagueño), bosques bajos de especies xerofíticas del género *Prosopis*, y pastizales (Morello et al. 1971), mientras que el subhúmedo como bosques xerofíticos cerrados o semiabiertos de hasta 25 m de altura con quebracho blanco, quebracho colorado santiagueño y *Schinopsis balansae* (quebracho colorado chaqueño) entre sus especies arbóreas dominantes entremezcladas con pastizales (Torrella et al. 2011). En este trabajo se utilizó el término "bosque" para incluir una amplia variedad de condiciones estructurales, desde sabanas abiertas hasta formaciones leñosas densas.

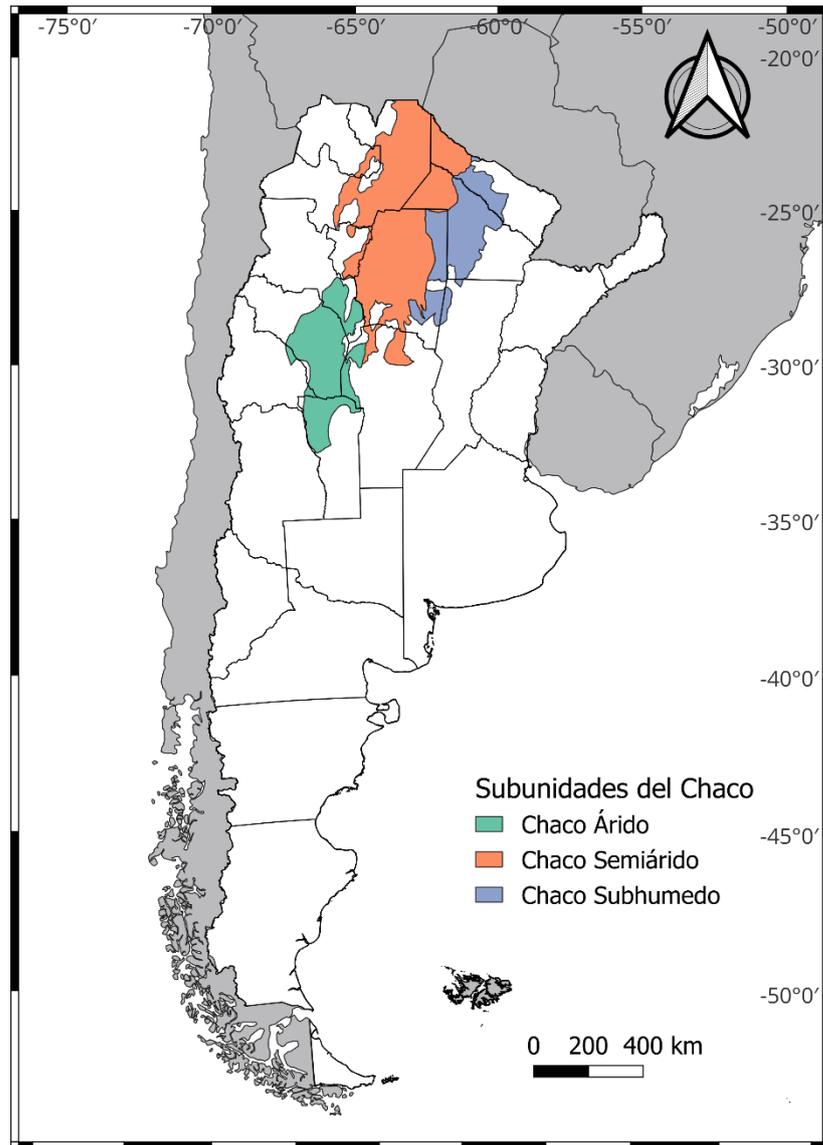


Figura 2.1. Subunidades de la ecorregión del Chaco argentino definidas por Oyarzabal et al. (2018).

Históricamente, los bosques chaqueños han sido intensamente alterados. En el siglo XVI, ya se distinguían 13 *naciones* o grupos étnicos según el primer mapa etnográfico reconocido del Chaco, realizada por Joaquín Camaño y Bazán. Estos habitantes eran nómades o seminómades, y sustentaban su vida a través de la caza, la pesca, la recolección de frutos silvestres y una agricultura rudimentaria y estacional en

los meses de lluvia (Tomasini & Braunstein, 2006). A ello se le agrega el uso de ciertas especies vegetales como la palma chaqueña y bromeliáceas para realizar hilados (Tomasini & Braunstein, 2006), y lo que es más importante, el uso del fuego, el cual probablemente era utilizado para crear espacios abiertos y adentrarse en los bosques densos (Coltorti et al. 2010). La mayor frecuencia e intensidad de los fuegos comparado a épocas posteriores al colonialismo mantenía el paisaje con mayores extensiones de pastizales al actual, ya que actuaba como control de la regeneración de especies leñosas (Bucher et al. 1998, Grau et al. 2015). Ya en el siglo XIX, los bosques fueron utilizados por los "criollos" para el pastoreo de ganado (Morello y Saravia - Toledo 1959), a partir de ca. 1880 para la extracción industrial de madera dura -principalmente del "Quebracho colorado chaqueño" (*Schinopsis balansae*) para la construcción de durmientes ferroviarios y la extracción de taninos (Morello et al. 2005b), y posteriormente, a mediados de siglo, para la producción de carbón vegetal y leña (Rueda et al. 2015). Entre principios de la década de 1970 y finales de 1990, la deforestación se intensificó debido a la expansión de la agricultura y al avance de la tecnología -cultivos transgénicos, maquinarias, agroquímicos (Gasparri & Grau, 2009). No existe información espacialmente explícita de los usos históricos de los bosques en la región chaqueña como sí la hay sobre la expansión de la agricultura, dado que esta actividad implica un cambio completo de uso del suelo más fácil de identificar que otros que degradan los bosques como la extracción de madera (Piquer-Rodríguez et al. 2015). Sin embargo, existen informes fragmentarios que describen las principales áreas afectadas por los usos históricos más importantes. Por ejemplo, la extracción de especies maderables para infraestructura (quebrachos y especies frondosas) y muebles (*Prosopis sp.*) se concentró

mayormente en el noroeste de la región, mientras que la actividad tánica se concentró mayormente en el noreste (Morello et al. 2012; Bolsi et al. 2009). Para la región del sur del Chaco, la información es aún más escasa.

La ganadería y la agricultura han sido consideradas en esta región como las principales causas de cambio de uso del suelo (Fehlenberg 2015). Además, fueron identificadas como las actividades de mayor impacto relativo (en función de su extensión geográfica, probabilidad de ocurrencia, severidad e irreversibilidad), incluso por encima de los incendios, las plantaciones forestales y otros usos (Nanni et al. 2020). Sin embargo, la actividad ganadera implica en muchas ocasiones incendios intencionados, el corte con rolado y la siembra de pastos exóticos altamente productivos como *P. maximum* cv *Gatton* (Gasparri & Baldi 2013; Kunst et al. 2012; Rueda et al. 2013; Zak et al. 2004). El cambio extensivo en el uso del suelo, así como las prácticas ganaderas mencionadas generan un cambio en el régimen de incendios (Bravo et al. 2001, Bravo et al. 2010, Grau et al. 2005). Particularmente la producción ganadera disminuye la cobertura de árboles y arbustos, y aumenta la biomasa de pastos, lo que genera más combustible fino que los pastizales naturales (Bravo et al. 2010), y así un aumento en la frecuencia de incendios. Los incendios ocurren generalmente durante la estación seca (abril a octubre) coincidiendo con la estación de vientos cálidos del norte y noreste (Kunst & Bravo 2003). No obstante, cabe señalar que la mayor frecuencia de incendios observada en la región chaqueña, especialmente a partir de 1950, también se vio favorecida debido al aumento de las precipitaciones como consecuencia de una mayor producción de combustible fino (Bravo et al. 2010).

2.3. Relevamiento de variables estructurales de los bosques

Para la estimación de las variables estructurales del bosque se utilizaron dos metodologías de relevamiento, una basada en el uso de un escáner láser terrestre (TLS, en inglés) y la otra en el uso de drones. A continuación, se detalla la descripción de los equipos y su funcionamiento, la selección de los sitios de muestreo, y el proceso para la adquisición de datos con estos equipos.

2.3.1. Descripción del Escáner Láser Terrestre

El TLS es un LiDAR (del inglés, Light Detection and Ranging) utilizado para recopilar información de alta resolución sobre la estructura y distribución de los objetos en el espacio (Kennaway et al. 2008). Este equipo portable consta principalmente de un espejo rotatorio y un generador de un haz láser e incluye también una cámara RGB, inclinómetro y brújula, todo montado en un trípode. Así, el TLS emite millones de pulsos de luz láser por segundo que el espejo redirecciona cubriendo 360° en el plano horizontal y 300° en el vertical. Cuando el haz láser es reflejado por un objeto, la señal vuelve al escáner y a partir de ésta y del valor del ángulo del espejo, el TLS calcula la distancia a la que se encuentra el objeto y registra las coordenadas en 3D (x,y,z) y el valor de reflectancia (fracción de la luz emitida reflejada por el objeto). Así, genera una nube de puntos que describe las posiciones de todo objeto presente, en este caso en el bosque, incluyendo suelo, pastos, arbustos y árboles que interactuó con el haz láser y genera un modelo 3D (Figura 2.2). Además, el escáner obtiene automáticamente una imagen 360° en color verdadero de cada sitio de escaneo, lo que permite luego mapear los puntos en la imagen asignándoles sus colores correspondientes.

Los TLS pueden clasificarse en la forma en que miden la distancia del objeto: escáneres de desplazamiento de fase o de tiempo de vuelo pulsado. En el primer caso, el TLS emite de manera constante un haz láser y la distancia del objeto con el cual interactuó el haz láser es medida según el desfase en las ondas de la luz infrarroja. Para ello, el TLS registra sólo el primer retorno del haz láser (Dassot et al. 2011). En el caso del tiempo de vuelo pulsado, la distancia se mide al registrar el tiempo que tarda en regresar la señal luego de interactuar con el objeto. Mientras que los TLS de desplazamiento de fase presentan una rápida toma de grandes cantidades de puntos, los de vuelo pulsado relevan a mayores distancias, pero con una velocidad de registro más lenta (Dassot et al. 2011). Por ello, los de desplazamiento de fase se recomiendan para relevar con muy alta precisión sitios de aprox. 100 m de distancia, y los de vuelo pulsado para sitios de mayor escala (más de 100 m).

La información que genera un TLS es una nube de puntos que, si se realizan múltiples escaneos desde posiciones diferentes es posible unirlos para generar una representación tridimensional de los objetos (árboles, arbustos, pastos etc.). A partir de ésta se puede identificar la forma de la vegetación (disposición y orientación de troncos y ramas) y sus dimensiones. En ecología se utiliza principalmente para obtener variables como el diámetro a la altura del pecho y altura de los árboles para inventarios forestales (Bienert et al. 2006, Maas et al. 2008, Murphy et al. 2010) ya que permite mapear árboles adultos con gran precisión (Thies & Spiecker, 2004; Fleck et al. 2011; Jung et al. 2011; Schilling et al. 2012; Poeschel et al. 2013). Sin embargo, su uso se extendió para la extracción de variables más complejas que son difíciles de medir manualmente como el volumen de fuste (Murphy et al. 2010), estructura de copa (Moorthy et al. 2011),

distribución del índice de área foliar (Béland et al. 2011) entre otras, ya que permite describir la vegetación y el ambiente circundante como los claros (espacios abiertos) (Zhao et al. 2012). El TLS una herramienta práctica que simplifica el esfuerzo a campo, sistematiza el relevamiento, y los datos obtenidos en los relevamientos sirven como verdad terrestre para calibrar y validar lo estimado mediante sensores remotos, y comparar resultados (Stovall & Shugart 2018; Dassot et al. 2011).

El TLS con el que trabajé fue un FARO Focus 3D X130 (Faro Technologies Inc., Florida, EE. UU.), y utiliza la tecnología de desplazamiento de fase para medir la distancia a los objetos. Su alcance es de 130 m, con un error de rango de ± 2 mm entre los 10 y 25 m utilizando los ajustes definidos de fábrica. Con el TLS se obtuvieron las nubes de puntos (datos tridimensionales) a partir de los cuales se extrajeron distintas variables estructurales de los bosques (ver 2.4.2. *Variables derivadas del*).

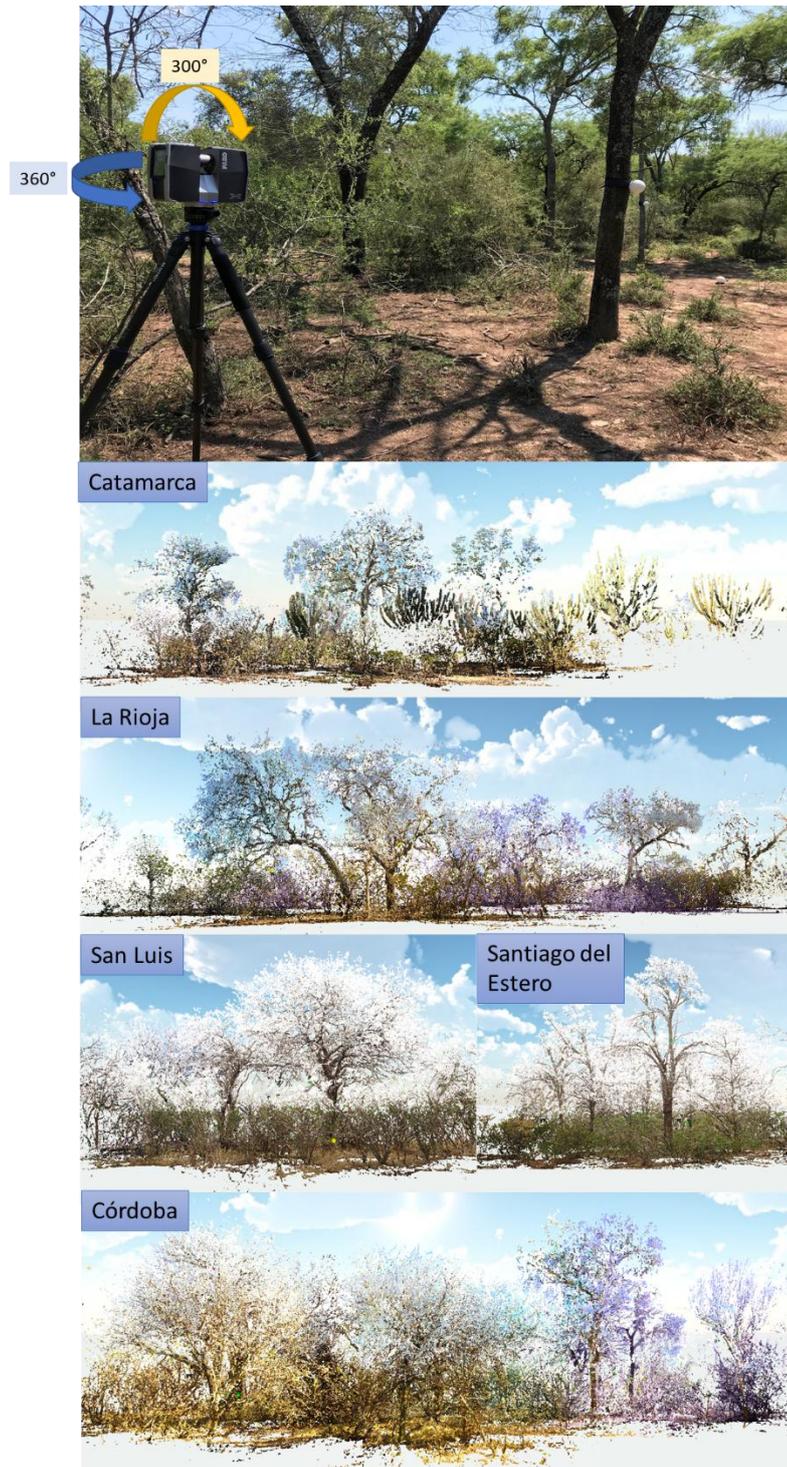


Figura 2.2. Escáner terrestre y ejemplos de nubes de puntos resultantes obtenidas a partir de realizar múltiples escaneos en parcelas de distintas provincias. Estos modelos 3D, abiertos en los softwares, se pueden girar, y observar desde cualquier ángulo.

2.3.2. Descripción de los drones

Los drones son aeronaves que pueden realizar vuelos, de manera manual o programada, sin tener un piloto humano a bordo. A éstos se le pueden montar distintos sensores para la recolección de variables de interés ecológico, como cámaras RGB (rojo, verde y azul, por su siglas en inglés), sensores multiespectrales y/o sensores LiDAR. Mediante el uso de las cámaras RGB, se pueden obtener variables estructurales de los bosques difíciles de obtener con mediciones manuales, como altura y cobertura de copas (Guerra-Hernandez et al. 2016), volumen (Cunliffe et al. 2016), fracción de claros (espacios abiertos) (Solano et al. 2022). Las principales ventajas del relevamiento con drones es que permite recolectar datos con alta/muy alta resolución espacial y temporal, de manera práctica, económica y rápida (Sun et al. 2021). Además, los recorridos de los vuelos pueden ser automatizados para mantener relativamente constante la altura, el ángulo de cámara, el solapamiento de las imágenes tomadas, entre otras configuraciones.

En este trabajo utilicé dos drones cuadricópteros (presentan 4 alas rotatorias): un Phantom 3 y un Phantom 4 (DJI, Figura 2.3). Estos drones presentan una autonomía (tiempo de vuelo) de aproximadamente 20 minutos y están equipados con una cámara RGB ensamblada que registra la radiación en la porción visible del espectro mediante un sensor CMOS (Semiconductor de óxido metálico complementario), de hasta 20 millones de píxeles efectivos. Con ellos, se obtuvieron fotografías con alto grado de solapamiento de los distintos bosques, a partir de las cuales, y mediante técnicas fotogramétricas se generaron modelos digitales de elevación, de los cuales se extrajeron distintas métricas estructurales (ver 4.2.1. *Estructura de la vegetación*).



Figura 2.3. Drones utilizados en el relevamiento (Phantom 3 – izquierda y Phantom 4 - derecha) y ejemplos de imágenes obtenidas.

2.3.3. Selección de sitios de muestreo

Para muestrear el amplio gradiente biofísico del bosque chaqueño, se seleccionaron parcelas de medición mediante el siguiente procedimiento (Figura 2.4). En el primer paso generé una grilla de 10.369 celdas cuadradas de 10 minutos de arco de lado (aprox. 18,5 km) que cubrían la región de estudio. Luego, a cada celda le calculé el promedio de 16 variables biofísicas (ej. temperatura, precipitación media anual) y de infraestructura (ej. distancia a rutas y áreas urbanas), en excepción de las variables de cobertura del suelo que fue calculado como porcentaje de píxeles de cobertura a nivel de celda (Cuadro Apéndice A1). A continuación, realicé un Análisis de Componentes Principales (ACP)

para reducir la dimensionalidad del conjunto de datos y muestrear su heterogeneidad seleccionando celdas representativas del espacio biofísico y de infraestructura. Los valores de las primeras dos dimensiones del ACP (D1 y D2), que explicaron el 57,2% de la variabilidad (38,3% y 18,9%, respectivamente), los clasifiqué al dividir en cinco intervalos iguales, y luego multipliqué las clases de ambas dimensiones. De cada una de las 25 clases resultantes, seleccioné al azar entre una y cuatro celdas en función de la abundancia de la clase. En el segundo paso, dentro de cada una de las celdas seleccionadas, determiné la ubicación de las parcelas de medición en función de la accesibilidad y de los permisos de los propietarios, al mismo tiempo que se intentó incluir bosques con diferentes intervenciones (p. ej., extracción de madera, pastoreo, conservados). En total se muestrearon 35 celdas pertenecientes a 18 clases biofísicas e infraestructurales distintas.

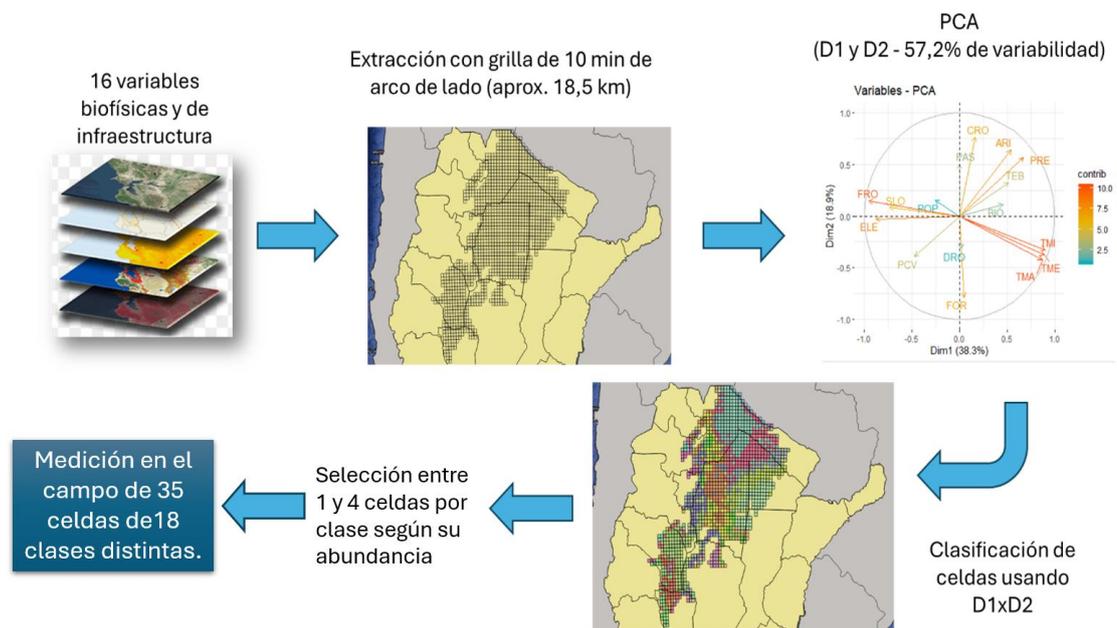


Figura 2.4. Esquema del proceso de selección de los sitios de muestreo.

Se realizaron cinco campañas de medición entre agosto del 2018 y noviembre del 2019 que representaron un total de 47 días. Como resultado, se relevaron 60 parcelas con TLS y se realizaron 194 vuelos de dron, 37 coincidiendo con los sitios de TLS y otros en bosques vecinos o cercanos. Dos parcelas (id 5 e id 46) fueron luego descartadas por presentar errores en su co-registración (ver 2.4.1. *Procesamiento de los datos del TLS*). La distribución final de los escaneos y vuelos se puede apreciar en la Figura 2.5. Los relevamientos cubrieron en gran medida las distintas ecorregiones y se concentraron principalmente a lo largo de la diagonal sudoeste-noreste de la región chaqueña, mientras que se realizaron una menor cantidad de relevamientos en el oeste del Chaco árido (San Juan) y el noroeste del Chaco semiárido (Salta). La cantidad y distribución final de las parcelas de TLS y drones utilizada para cada análisis se detallan en los correspondientes capítulos.

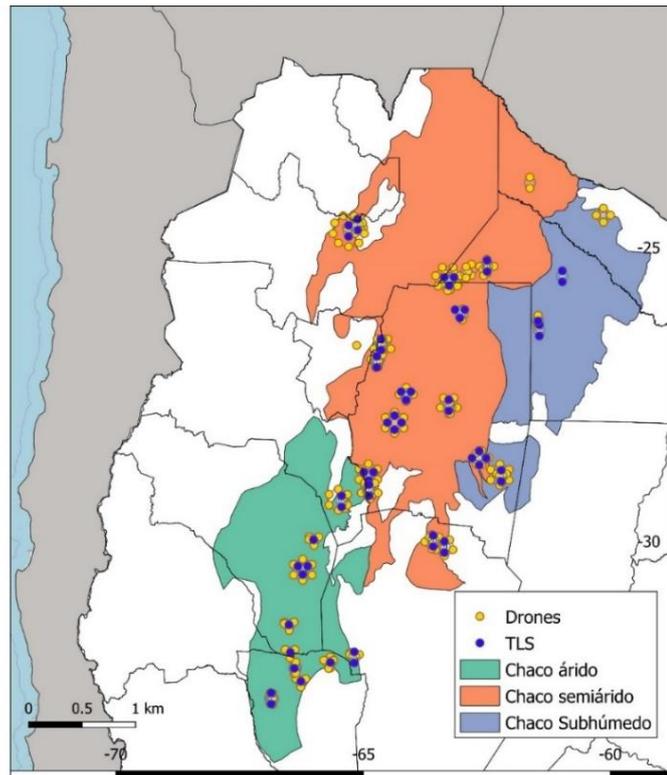


Figura 2.5. Mapa representando las ecorregiones (Oyarzabal et al. 2018) utilizadas para la selección de los sitios, y los sitios que fueron relevados con drones (círculos amarillos) y TLS (círculos azules). Debido a la superposición, algunos puntos se desplazaron gráficamente.

2.3.4. Adquisición de datos a campo

Se realizaron múltiples escaneos (4-7) por parcela montando el TLS a una altura de 1,6 m. En cada medición se realizaron barridos de 360° en el plano horizontal y 300° en el plano vertical. Para co-registrar (unir) los escaneos individuales, se posicionaron seis esferas reflectantes en la parcela. Cuando se observa la misma esfera en distintos escaneos se utiliza como “ancla” y facilita el co-registro de estos. El perfil de escaneo fue configurado basado en el ya preestablecido ("Exterior hasta 20 m"), con una resolución de 1/4 (250.000 puntos por segundo) y una precisión de 4 mm (a 10 m). La decisión de realizar muchos escaneos por parcela fue basada las recomendaciones de Hilker et al.

(2012) para minimizar la oclusión, en comparación con mediciones de escaneo simple (1 por parcela). Aunque el TLS se utiliza ampliamente para caracterizar la estructura de la vegetación en diferentes entornos, su aplicación en condiciones densas se ve dificultada por el efecto de oclusión, el cual se produce cuando el haz láser es bloqueado por la vegetación o cualquier otro objeto, limitando su rango de escaneo (Li et al. 2014; Lichti et al. 2002; Wilkes et al. 2017). El tamaño de las parcelas dependió del grado de oclusión y cantidad de escaneos, oscilando entre 897 y 53357 m².

En cuanto al relevamiento con drones, los vuelos se planificaron y automatizaron mediante el uso de las aplicaciones Pix4D Capture, Ctrl+DJI y DJI operadas desde teléfonos móviles. Esta planificación involucró la delimitación del área de interés sobre imágenes de alta resolución espacial de Google Earth (en los casos que se disponía de acceso a internet móvil), la especificación de la altura y la velocidad de vuelo. Los vuelos se realizaron a 50 m de altura, con un ángulo de observación de la cámara de 80° y a una velocidad constante, siguiendo un patrón de doble grilla para maximizar la probabilidad de obtener múltiples observaciones de cada elemento. Las múltiples observaciones de los mismos elementos son relevantes para generar un modelo DEM de mayor precisión. El tamaño aproximado de las parcelas fue de 120x120 m -dependiendo de las condiciones del viento y la temperatura-, con una duración igual al tiempo máximo de autonomía de vuelo (aproximadamente 20 minutos). Durante los vuelos se tomaron imágenes de forma automática con un solapamiento del 80%, obteniéndose aproximadamente entre 320 y 400 imágenes por vuelo.

2.4. Procesamiento de datos y variables generadas

2.4.1. Procesamiento de los datos del TLS

Primero, se importaron los datos del TLS sin procesar al programa Scene (Scene 2018) y se colorearon las nubes de puntos y aplicaron filtros de distancia y puntos de dispersión a cada escaneo. Luego co-registré las nubes de puntos individuales (Figura 2.6). El co-registro implicó la fusión de las nubes de puntos individuales en una sola nube de puntos para cada parcela de TLS, y para ello fue necesario identificar las esferas reflectantes objetivo. En principio, la detección de las esferas es automática, sin embargo, en los casos que se encontraron ocluidas por material vegetal, la identificación y co-registración de las nubes de puntos individuales fue manual. Las nubes de puntos fueron verificadas visualmente para constatar que la co-registración no tenga errores notables. La nube de salida se guardó y se modificó su formato en Cloud Compare (de *.xyz* a *.las*) (<http://cloudcompare.org/>).

Luego se utilizó el paquete de funciones LASTools (Isenburg, 2015) para el procesamiento automático de las nubes que consistió en los siguientes pasos. Primero se filtraron las nubes de puntos a partir de una grilla de 1 cm para reducir la densidad de puntos y reducir el peso de los archivos, y luego se removieron los puntos de las nubes considerados error (grupos aislados de 1500 puntos o menos) a partir de una grilla tridimensional de 3x3x3 m. Debido al gran tamaño de la nube de puntos, ésta se segmentó en celdas de 5x5 m con buffers de 2 m para hacer más eficiente su procesamiento. Después, se clasificaron los puntos en suelo-no suelo, con el supuesto que todos los puntos “no suelo” fueron vegetación, usando la función *lasground* basada en la metodología de Axelsson (2000) la cual utiliza un algoritmo para identificar los puntos

más bajos y clasificarlos. Esta clasificación fue utilizada para normalizar las nubes de puntos, que consistió en transformar la altura relativa de los objetos en relación con la posición de escaneo, a la altura de cada punto respecto a un plano de referencia (en este caso el suelo). Una vez terminado estos procesos, las celdas de nubes de puntos se volvieron a ensamblar y se exportaron para su posterior procesamiento.

2.4.2. Variables derivadas del TLS

Para caracterizar la estructura del bosque, calculé cinco variables estructurales, todas con excepción de la altura, independientes del tamaño de la parcela y el número de escaneos por parcela (Figura 2.6).

1. La altura del canopy se estimó como el percentil 99 de los modelos de altura de la vegetación (MAV) (García et al. 2011). Los MAV se generaron rasterizando las nubes de puntos con una resolución espacial de 0,5 m con el paquete lidR en R, donde cada píxel se caracterizó por la altura máxima encontrada (

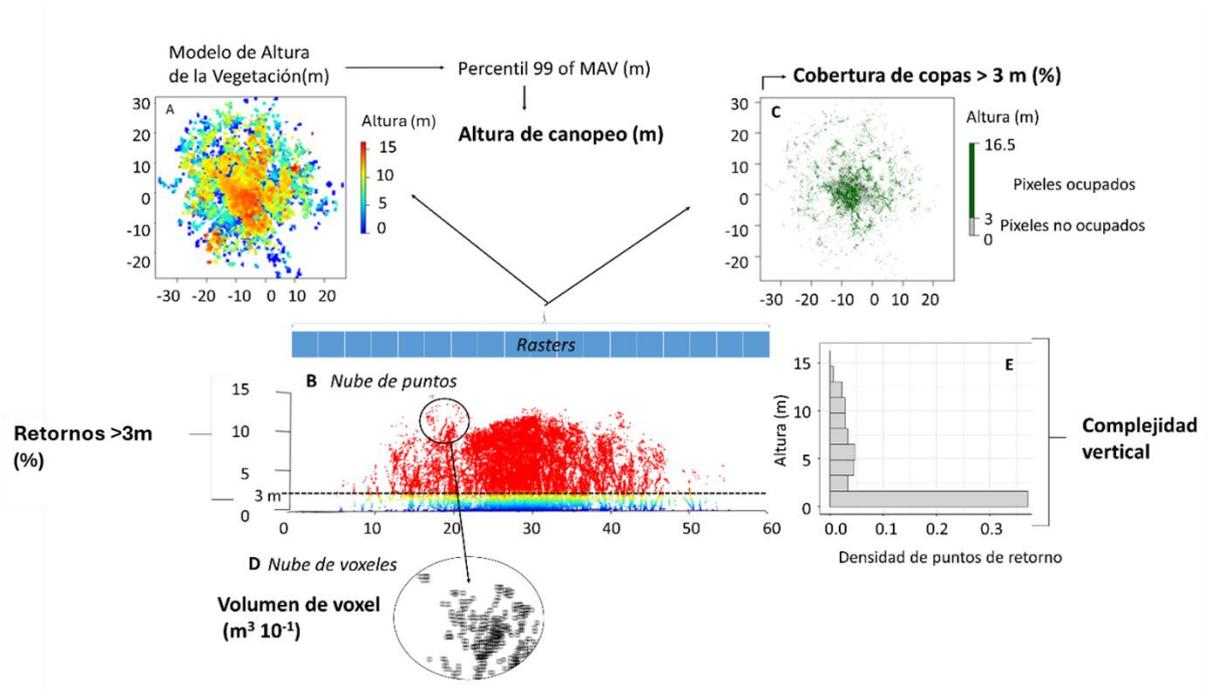


Figura 2.8-A) (R Core Team 2019; Roussel et al.2020). El uso del percentil 99 derivado del MAV en lugar del valor máximo absoluto evita representar la altura del canopeo a partir de posibles valores atípicos y disminuye el error (García et al. 2011).

2. La cobertura de copas, medida de la distribución horizontal de la vegetación proyectada en un plano, se representó mediante un ráster. En este caso, se generó un MAV de 0,05 m de resolución donde los píxeles con retornos del TLS (es decir, puntos) solo por debajo de 3 m se consideraron "no ocupados" y los píxeles con retornos por encima del umbral de 3 m se consideraron "ocupados". La cuadrícula binaria resultante me permitió calcular el porcentaje de píxeles ocupados por árboles por parcela (Figura 2.8-B). La altura de corte de 3 m se eligió en función de la altura de los arbustos más grandes y los árboles más pequeños observados en el campo, y debido a que las definiciones de "bosque" en su mayoría requieren que la vegetación presente una altura mínima de 3

metros, como es en el caso de la definición establecida en la Ley de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos.

3. Se calculó la proporción de retornos por encima de 3 m, con el paquete lidR, a partir de las nubes de puntos derivadas de LAStools para describir el espacio tridimensional ocupado por árboles (Figura 2.7 y Figura 2.8-C). La diferencia de esta variable con respecto a la cobertura de copas es que la proporción de retornos es una medida de distribución vertical de la vegetación. Aunque ambas variables están asociadas positivamente a la densidad de árboles o arbustos mayores a 3 m, una mayor proporción de retornos no necesariamente está asociada a una mayor cobertura de copas ya que, por ejemplo, la densidad de retornos podría estar concentrada en un sector y el resto de la parcela no presentar retornos (cobertura baja y proporción de retornos alta).

4. El volumen de voxel es una medida del volumen de vegetación leñosa (Bienert et al. 2014; Lecigne et al. 2018; Lefsky & McHale 2008). Los voxeles son píxeles en 3 dimensiones, como cubos, que dividen el espacio. Para obtener esta variable primero se transformó la nube de puntos en una de voxeles de 0,02 m de lado (Olsoy et al. 2014) (Figura 2.7-abajo). Para calcular el volumen de voxel de cada parcela, se usaron las mismas nubes de puntos derivadas de LASTools y se descartaron los voxeles por debajo de un metro para evitar puntos de tierra, pastos y arbustos bajos. Para hacer la métrica comparable entre parcelas de distintos tamaños, se calculó la densidad del volumen de voxel por hectárea (m^3ha^{-1}) -denominado de aquí en adelante volumen de voxel.

5. Se calculó el Índice de Complejidad Vertical (van Ewijk et al. 2011) de la parcela:

$$\text{Índice de Complejidad Vertical} = \left(- \sum_{i=1}^{HB} \frac{(p_i * \ln(p_i))}{\ln(HB)} \right) \quad (1)$$

donde p_i es la abundancia proporcional de retornos en el intervalo de altura i , y HB el número total de intervalos de altura. Se modificó el cálculo original fijando el número de intervalos de altura para normalizar el efecto de la altura en el Índice de Complejidad Vertical entre parcelas -denominado de aquí en adelante complejidad vertical. Por lo tanto, al usar un HB constante (es decir, 10), las variaciones en la complejidad vertical son atribuibles a diferencias en p_i . El cálculo se realizó utilizando la función "VCI" del paquete lidR. Los valores bajos de la complejidad vertical se pueden interpretar como un marcado dominio de un intervalo de altura dado. Por el contrario, los valores elevados se pueden interpretar como una densidad similar de puntos por intervalo de altura, es decir, una distribución vertical más equitativa de la biomasa.

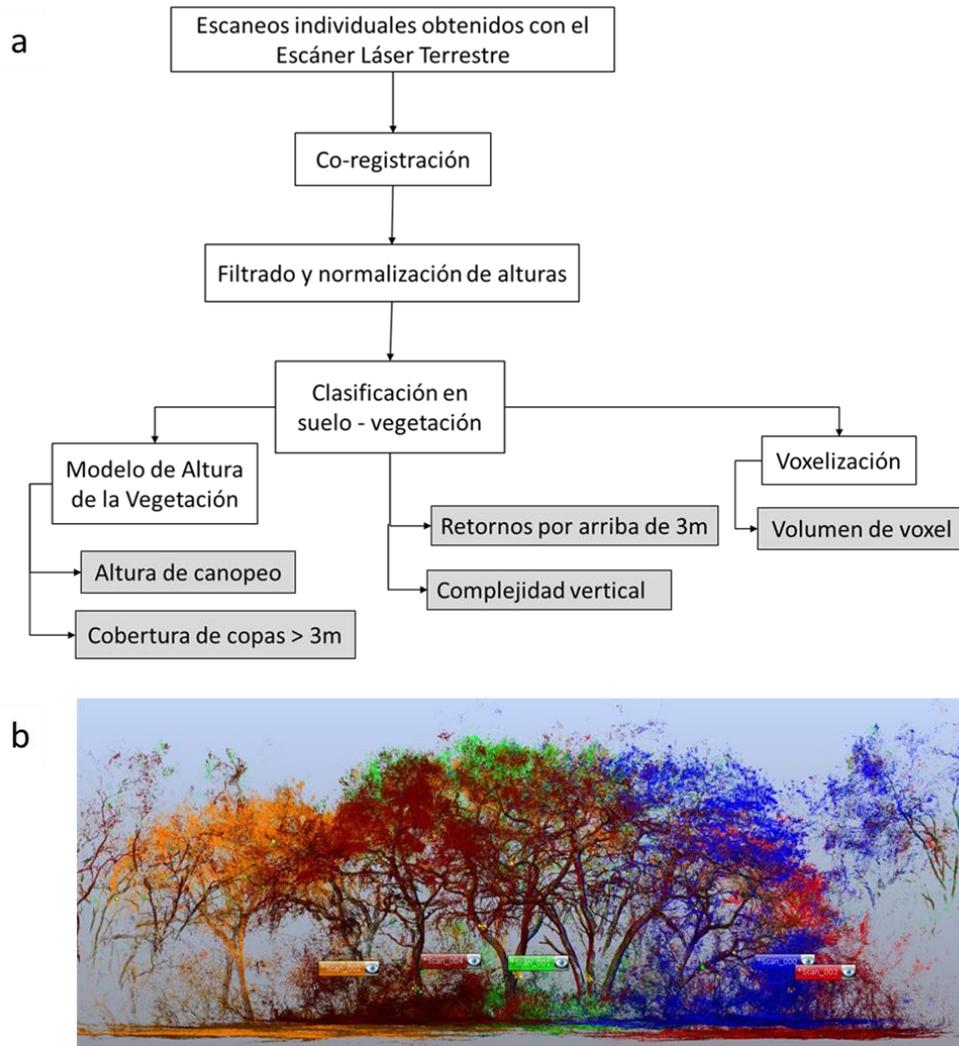


Figura 2.6. a. Diagrama del flujo de trabajo para el cálculo de las cinco variables estructurales (sombreado en gris). Acrónimo TLS, Escaneo láser terrestre; MAV, modelo de altura de la vegetación. b. Ejemplo del resultado de la co-registración: las nubes de puntos generadas por distintos escaneos (en diferentes colores) en la misma parcela son unidas (i.e. co-registradas).

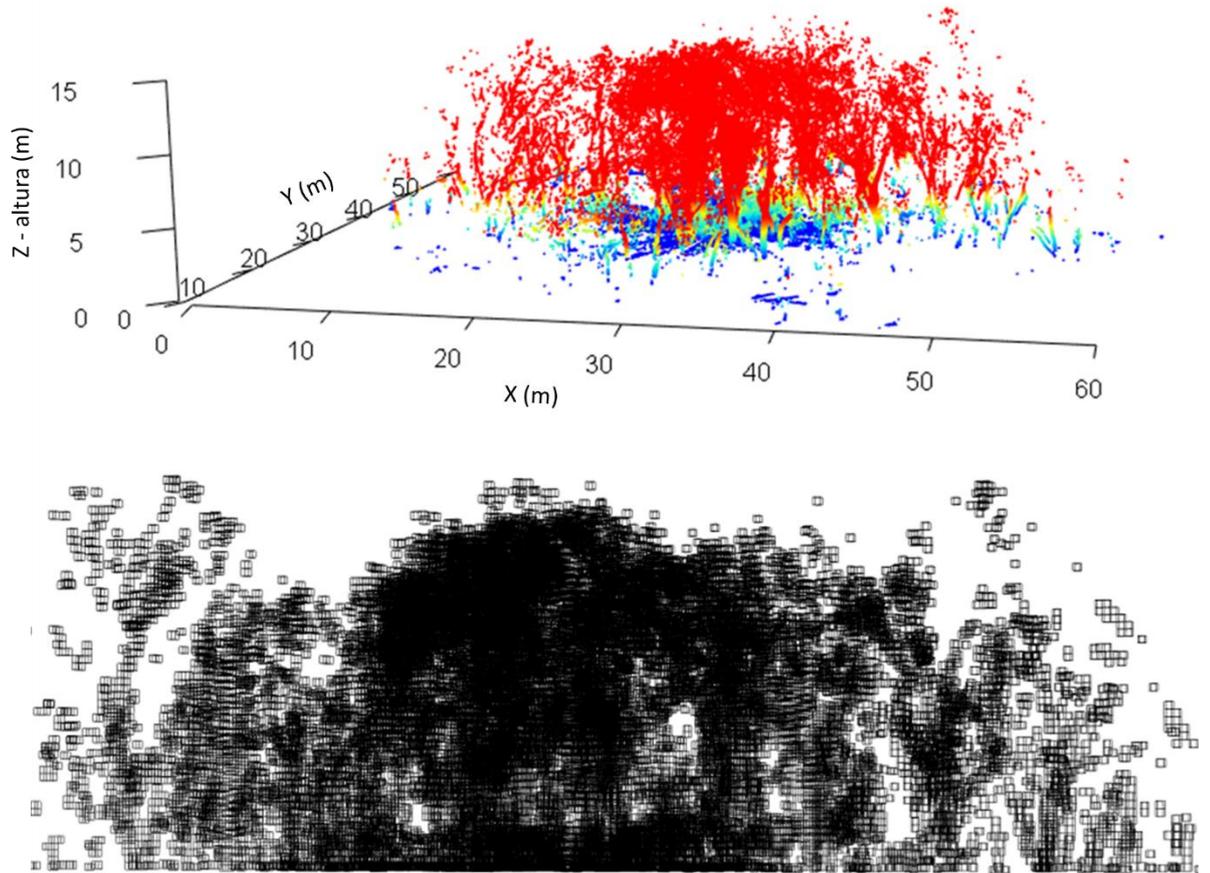


Figura 2.7. Ejemplo de una nube de puntos (arriba) obtenida con el TLS y utilizada para realizar el MAV y calcular la cobertura de copas por encima de los 3 m (en rojo), y para obtener la nube de voxeles (abajo) utilizada para calcular el volumen. Cada cuadrado pequeño es un voxel.

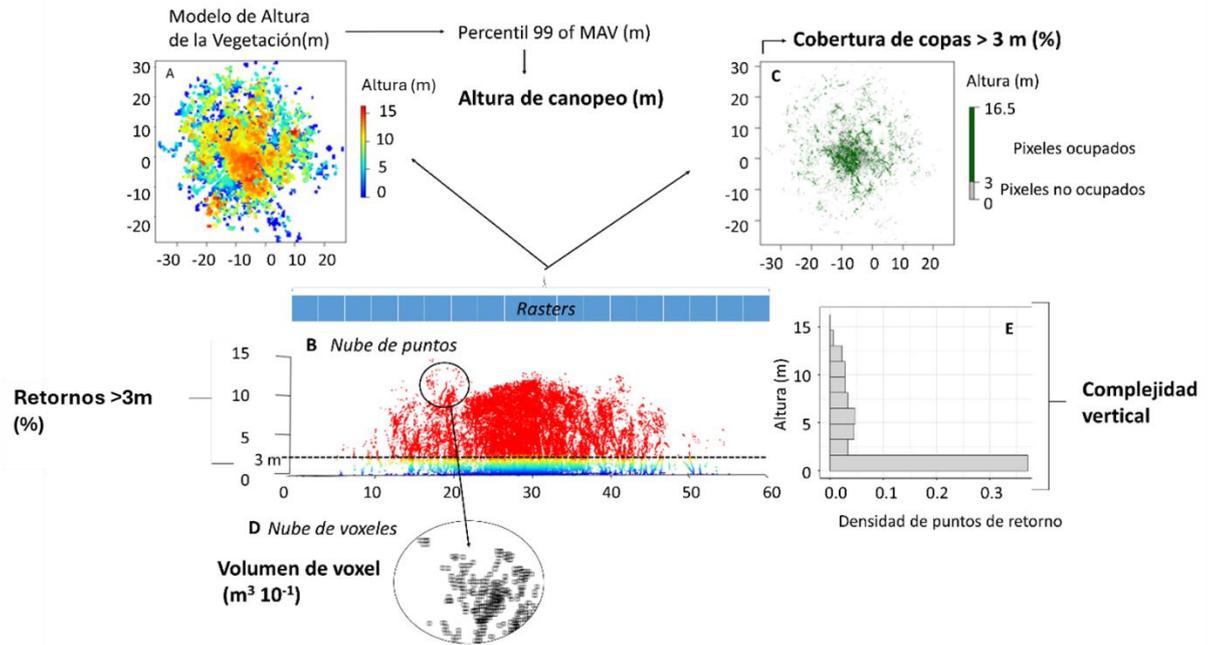


Figura 2.8. Ejemplos de una parcela de: A. Modelo de altura de la vegetación con resolución espacial de 0,5 m utilizado para calcular la altura del percentil 99, B. la nube de puntos utilizada para calcular la proporción de retornos por encima de tres metros (en rojo), C. ráster de píxeles "ocupados" y "no ocupados" que se utiliza para calcular el porcentaje de cobertura de copas por encima de los tres metros, D. ejemplo de cómo se vería la nube de puntos si fuera transformada a voxeles, E. densidad de puntos por intervalo de altura, utilizado para calcular la complejidad vertical.

Debido a la variabilidad en el tamaño de las parcelas y a que la altura podría variar con relación a ello, se realizó un análisis de sensibilidad entre la proporción del área considerada de las parcelas del TLS y la altura máxima observada. La mayoría de las parcelas no mostraron cambios en su altura máxima al considerar diferentes proporciones de superficie; sin embargo, ocho parcelas sí experimentaron modificaciones. En general, las alturas en las proporciones 50, 75 y 100% fueron iguales, por lo que las diferencias observadas en altura (aumentos entre 2 a 7 m) se observaron entre las proporciones de 10 a 25 o de 25 a 50% (ver Apéndice A).

2.4.3. Procesamiento de las imágenes obtenidas con drones

La caracterización de la estructura de los bosques a partir de los drones se realizó mediante la técnica fotogramétrica estereoscópica Structure from Motion (SfM, Westoby et al. 2012). Mediante esta técnica se puede generar un Modelo Digital de Superficie (MDS), un Modelo Digital del Terreno (MDT), y un ortomosaico a partir de las imágenes obtenidas por los drones (entre 250 y 350 por vuelo). Esta técnica permite reconstruir una estructura 3D a partir de una serie de imágenes con alto grado de solapamiento (y no solo un par como en el caso de la estereoscopía) sin necesidad de conocer la posición y orientación de la cámara en cada momento (Westoby et al 2012). La secuencia de trabajo con SfM consiste en 1) detectar y asociar atributos correspondientes al mismo objeto observados en diferentes imágenes con solapamiento, 2) a partir de los atributos asociados encontrados generar una nube de puntos poco densa, 3) agrupar los puntos y 4) densificar la nube de puntos poco densa (Westoby et al 2012). Estos procesos se realizaron mediante el programa Agisoft Photoscan Professional (Versión 1.2.6). Previo al procesamiento con Agisoft se debieron revisar las imágenes de manera individual para detectar y eliminar aquellas inadecuadas. Esta condición por lo general involucra imágenes movidas, fuera de foco o que se encuentran fuera del área de estudio.

Al subconjunto de imágenes adecuadas primero se las alineó y a continuación, se generó una nube de puntos denominada “puntos de amarre” o “puntos claves” la cual es construida automáticamente por el software. Teóricamente, el proceso consiste en identificar los píxeles en una imagen (por color, textura, bordes, etc.) que pueden ser encontrados en otras imágenes, luego se genera la unión (amarre) de los puntos claves entre imágenes y se filtran aquellos no coincidentes. La nube de puntos claves muestra

solo aquellos puntos coincidentes entre imágenes, y mediante el registro de la posición de las cámaras, ubicar a los puntos claves en los planos x, y, z por trigonometría (Iglhaut et al. 2019). Esta nube se optimizó a partir de parámetros provistos por la cámara del dron, y luego se eliminaron manualmente los puntos anómalos, que suelen ser errores en la alineación. A partir de los puntos clave ya corregidos, se construyó una “nube densa de puntos”, proceso en el que se ubica el resto de los píxeles (no puntos claves) con coordenadas, y en la que se puede apreciar el modelo tridimensional con detalle.

A partir de la nube densa de puntos generada mediante Agisoft, se construyó el MDS que representa de manera bidimensional la altura de los objetos que se encuentran sobre el suelo y, en su ausencia, la altura del suelo. Posteriormente, se clasificó la nube en las clases “suelo”, “no suelo” y “error” mediante inspección visual modificando parámetros (i.e. *max angle*, *max distance*, *cell size*) en la aplicación. Esta clasificación permitió generar una nube clasificada la cual se utiliza para generar el MDT, ya que se construye interpolando entre los puntos del MDS clasificados como “suelo”. De la diferencia entre el MDS y el MDT se obtuvo el Modelo de la Altura de la Vegetación (MAV, Figura 2.9) para cada vuelo. Debido a que en los bordes suele producirse una deformación, ya que el modelo es construido con una cantidad menor de fotografías, a todos los MAV se le recortaron 50 m de borde para asegurar su precisión, y se los exportó con una resolución de 0,5 m.

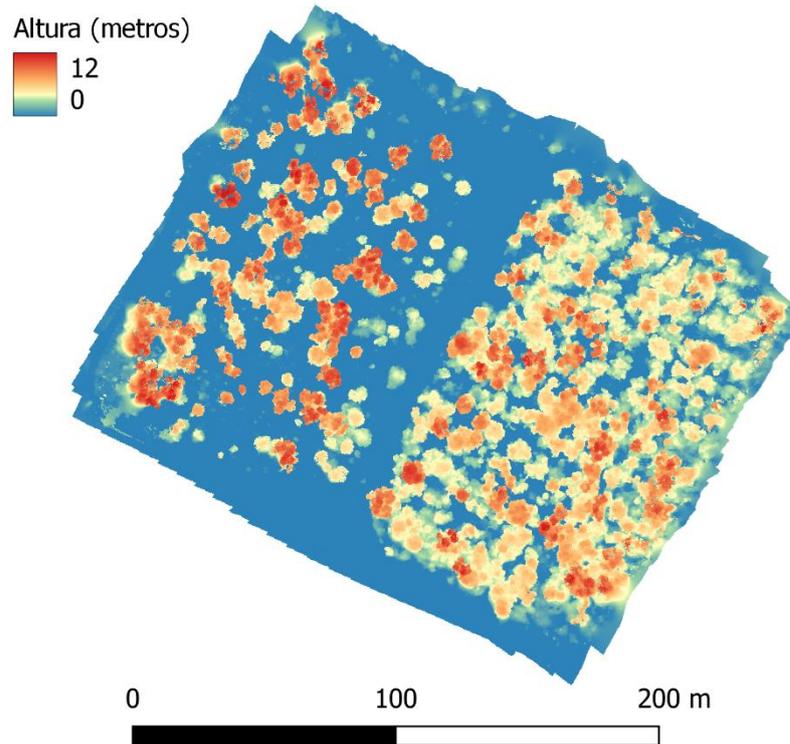


Figura 2.9. Modelo de Altura de la Vegetación generado con las imágenes tomadas con un dron. Este sitio presenta dos manejos: con rolado (parcela izquierda) y sin rolado (parcela derecha).

2.4.4. Variables derivadas de los drones

A partir de los MAV generados con las imágenes de los drones, se extrajeron distintas variables estructurales las cuales fueron utilizadas en el Capítulo 5 para modelar la biomasa de los bosques. A partir de una grilla con celdas de 10 m, a cada celda se le calculó a partir del MAV (0,5 m de resolución) la máxima, media, percentil 99, desvío estándar y coeficiente de variación de la altura del canopeo, y la cobertura de copas. La cobertura de copas de árboles se calculó como el porcentaje de los píxeles cuyo valor de altura fuese igual o mayor a 3 m. Además, se creó otra variable correspondiente a la

multiplicación de la cobertura de copas con el percentil 99 de altura. Para más detalles ver la metodología del Capítulo 5.

2.5. Vínculo entre las variables estructurales obtenidas y los capítulos de la tesis

Específicamente, en el Capítulo 3 se utilizaron las cinco variables obtenidas con el TLS (altura de canopy, cobertura de copas, complejidad vertical, proporción de retornos por encima de los 3 m, y volumen de voxel), en el Capítulo 4 se utilizaron estas mismas variables del TLS con excepción de “retornos por encima de 3 m”, la cual fue reemplazada por “retornos por encima de la altura media” (explicada en el Capítulo 4). Por último, en el Capítulo 5 se utilizó solamente una variable obtenida con el TLS (volumen de voxel) y todas aquellas obtenidas a partir de los drones (máxima, media, percentil 99, desvío estándar y coeficiente de variación de la altura del canopy, y la cobertura de copas).

*Capítulo 3 - Una mirada a los patrones y controles
de la estructura de los bosques de la región
chaqueña argentina.*

3.1. Introducción

La variabilidad de los atributos estructurales es una característica omnipresente de los bosques nativos y con frecuencia se ve exacerbada por el tipo de uso del suelo, que se manifiesta como un estado degradado. La tala, el pastoreo, la producción de carbón vegetal, la extracción de combustible de madera y los incendios antropogénicos tienen profundas consecuencias en la estructura de los bosques. La estructura se refiere a la cantidad y la disposición del material vegetal en un espacio tridimensional (Parker, 1995), a menudo caracterizado por rasgos como la biomasa, la altura de la vegetación, la densidad de los tallos o la cobertura de las copas. La estructura del bosque afecta a los procesos del ecosistema, ya que determina las condiciones micrometeorológicas, el entorno lumínico, así como la cantidad y el patrón espaciotemporal de los recursos del suelo; que a su vez modifican la estructura al afectar a los procesos de producción primaria y mortalidad (Navarro et al. 2011, Shugart et al. 2010, Walter 1971). En consecuencia, los cambios en la estructura de los bosques asociados a la degradación pueden tener consecuencias negativas en diversos servicios ecosistémicos. Estos incluyen el secuestro de carbono (Calders et al., 2015; Gasparri et al., 2010), la regulación del agua (Dietz et al., 2006; Fitzjarrald y Moore, 1990), el hábitat para la biodiversidad (Bradbury et al., 2005; Codesido y Bilenca, 2004) y el control de la salinización del suelo (Jobbágy et al., 2008). Sin embargo, es importante señalar que algunos servicios, como la productividad de pastos más accesibles para el ganado, pueden verse potenciados como resultado de estos cambios. Cabe aclarar que el término “degradado” es general y subjetivo, por lo que su significado puede diferir según el contexto o el sistema de referencia considerado. En esta tesis, el término degradado se utiliza para referirse a un

bosque caracterizado por una menor altura y cobertura de copas, una complejidad estructural inferior, y estructuralmente distinto en comparación a un bosque conservado (nada o poco intervenido por el humano). Aunque la comprensión de la variabilidad espacial de la estructura de los bosques y su relación con las perturbaciones antropogénicas ha mejorado significativamente en las últimas décadas, aún está limitada debido a la dificultad para medir de manera exacta y extendida atributos estructurales de la vegetación (Calders et al. 2020).

En el caso de los bosques tropicales, Murphy y Lugo (1986) destacaron que la cantidad y estacionalidad de las precipitaciones y la temperatura son factores importantes que determinan el funcionamiento y la estructura, mientras que, a nivel global, Tao et al. (2016) mostraron que la disponibilidad de agua es un buen predictor de la altura de los bosques. Sobrepuesto a estos patrones climáticos a gran escala, un conjunto de usos del suelo locales, difusos y heterogéneos, que van desde la tala selectiva hasta el fuego, alteran la estructura del bosque (Gillespie et al. 2000). El impacto de estas intervenciones en la estructura del bosque es difícil de analizar, ya que varían enormemente en intensidad, frecuencia, extensión y duración, y nuestra capacidad para registrarlas es limitada, ya que no es posible registrar todas las intervenciones realizadas en cada parcela de un territorio tan amplio. Además, no se sabe cómo estas intervenciones, al interactuar con las variables biofísicas, se traducen en una modificación de la distribución vertical y horizontal de la biomasa vegetal y, en particular, del funcionamiento del estrato del sotobosque (Landuyt et al. 2019). La medida en que el uso del suelo puede enmascarar los patrones a gran escala de las características estructurales sigue siendo una cuestión abierta (Groen et al. 2011, Baldi et al. 2013), especialmente en el caso de los bosques

subtropicales secos, donde la información a nivel regional sigue siendo incompleta (Pennington et al. 2000).

La mayoría de las caracterizaciones de la estructura del bosque chaqueño y sus controles se basaron en descripciones fisonómicas de la vegetación y la composición florística a partir de observaciones de campo tradicionales (Araujo et al. 2008, Grau et al. 2010, Lewis et al. 1991, Torrela et al. 2011). Algunos de estos estudios indicaron que la altura de los árboles y la cobertura de copas aumentaban siguiendo el gradiente de precipitación media anual (Cabido et al. 1993; Iglesias et al. 2012). Otros utilizaron técnicas de teledetección complementadas con observaciones de campo para calibrar y validar modelos, o mediciones indirectas utilizando imágenes de muy alta resolución para permitir estudios a gran escala de variables estructurales como la cobertura de copas, o la biomasa sobre el suelo (Baumann et al. 2018). Estos estudios también mostraron que la biomasa sobre el suelo mostraba un patrón de precipitación oeste-este y una relación positiva con la temperatura del mes más frío (es decir, julio) (Gasparri et al. 2010, Gasparri & Baldi 2013). Además, la cobertura arbórea y arbustiva se vio disminuida en áreas con mayor número de puestos (áreas de pastoreo, y extracción de leña y carbón vegetal) así como a menores distancias de rutas y cultivos, lo que indica una asociación negativa entre las actividades humanas y la estructura de los bosques a nivel de paisaje, y que los controles que operan en otros niveles espaciales se borrarían si la presencia humana fuera ubicua (Gasparri et al. 2010; Gasparri & Baldi 2013; Baumann et al. 2018).

En este capítulo el objetivo fue evaluar cuantitativamente la estructura de diferentes atributos estructurales de la vegetación leñosa del bosque chaqueño y analizar su asociación con los gradientes climáticos y usos del suelo. (Capítulo 2). Para abordarlo,

lleve a cabo un análisis regional de métricas estructurales derivadas del TLS a lo largo de gradientes climáticos que incorporan gradientes biofísicos, de infraestructura y de uso del suelo, y modelé las respuestas medias y potenciales de las métricas a la precipitación y la temperatura utilizando regresiones cuantílicas. Finalmente, propongo una hipótesis a posteriori sobre la importancia relativa de los usos del suelo en el condicionamiento de la estructura del bosque chaqueño.

3.2. Metodología

3.2.1. Caracterización estructural de la vegetación

En este capítulo se utilizaron las cinco variables estructurales obtenidas con el TLS en 58 parcelas (metodología descrita en el Capítulo 2): altura del canopy, cobertura de copas a 3 m, proporción de retornos por encima de 3 m, volumen de voxel y complejidad vertical.

3.2.2. Variables climáticas

Caractericé el gradiente ambiental utilizando las siguientes tres variables climáticas: precipitación media anual (PMA), temperatura media anual (TMA) y temperatura media de julio -mes más frío- (TMJ) (ver distribución de parcelas a lo largo de los gradientes climáticos – Figura Apéndice B1). Esta última variable fue incluida ya que existe evidencia de que la biomasa leñosa de la región chaqueña está relacionada principalmente con la temperatura promedio del mes más frío del año (Gasparri & Baldi 2013). Los datos de PMA se obtuvieron del Multi-Source Weighted-Ensemble Precipitation (Beck et al.

2017, período 1986-2015, 0,1 grados de resolución espacial- 11 km aprox.) y los del TMA y TMJ utilizando la temperatura del aire a 2 m de la superficie del WATCH Forcing Data ERA-Interim (WFDEI) (Weedon et al. 2014, período 1986-2015, 0,5 grados de resolución espacial- 55 km aprox). La selección del conjunto de datos de WFDEI se basó en un análisis realizado por Propato et al. (2021) donde se compararon seis conjuntos de datos con datos independientes provenientes de estaciones meteorológicas de Argentina. Los datos climáticos para cada sitio del TLS pueden observarse en el Cuadro Apéndice B2.

3.2.3. Datos sobre el uso del suelo

Los datos sobre el uso del suelo se recopilaron durante las visitas al terreno. Se preguntó a los propietarios de las tierras y a la población local sobre el uso actual y pasado del bosque, y sobre la frecuencia y el último acontecimiento de perturbaciones como el corte con rolado y los incendios. Esta información se complementó con observaciones de campo: presencia/ausencia de tocones, estiércol de ganado e indicadores de corte con rolado e incendios. Estos datos permitieron clasificar los lugares en tres grupos de bosques: conservados, de pastoreo y rolado y de pastoreo sin rolar. La clase de bosques conservados correspondía a los que no tenían tocones, ni signos de pastoreo de ganado, ni evidencias rolado, y los propietarios especificaban que eran reservas o zonas cerradas, al menos en ese momento. La clase de pastoreo y rolado incluía los bosques en los que los arbustos y los árboles pequeños se cortaron o aplastaron con rolado, independientemente de la siembra de pastos exóticas. En cambio, los bosques sin

intervención mecánica (como el rolado o la siembra de pastura) se asignaron a la clase de pastoreo sin rolar. Los bosques de pastoreo y rolado y sin rolar también podían ser objeto de extracción de madera. En la mayoría de los casos, estos datos eran generales y probablemente incompletos, lo que impidió una caracterización precisa del historial de uso y las perturbaciones de cada bosque medido. Sin embargo, esta fue la mejor información disponible que se pudo obtener para agrupar los bosques en amplias clases de uso.

3.2.4. Análisis estadístico

En primer lugar, se exploró la asociación por pares de las cinco variables derivadas del TLS para evaluar si proporcionaban información diferente de la estructura del bosque. Por lo tanto, apliqué una prueba de correlación no paramétrica de Kendall, que se recomienda incluso cuando los datos no están distribuidos normalmente (Kendall, 1938), y un análisis de agrupación jerárquica (Figura 3.1). El test de Kendall se utiliza para medir la asociación entre dos variables continuas u ordinales, y su coeficiente (tau) puede tomar valores entre 0-1, donde 0 es ausencia de asociación entre las variables (independencia total) y 1 es asociación total.

A continuación, se resumieron las variables derivadas del TLS por subunidad biogeográfica y clases de uso del suelo para describir los patrones estructurales regionales de los bosques. Se generaron gráficos de violín, que muestran la distribución de los datos como una combinación de gráficos de caja y bigotes con un gráfico de densidad del núcleo. Esto es especialmente útil cuando se compara la distribución numérica de

diferentes grupos de datos. Para probar si existían diferencias significativas entre las subunidades del Chaco y entre las clases de uso del suelo se realizó una prueba de diferencia honestamente significativa (HSD, en inglés) de Tukey.

Finalmente, se exploró la relación de las cinco variables dependientes con las tres variables climáticas mediante regresiones por cuantiles (Cade & Noon 2003, Koenker & Basset 1978). Cabe señalar que los cuantiles se refieren a los diferentes rangos de las variables dependientes. Se eligió este enfoque para aprovechar la variación desigual de los datos para diferentes rangos de la estructura de la vegetación, ya que esto puede dar una pista sobre controles potenciales no considerados (Cade & Noon 2003). La mediana (q50) representa la tendencia central de los datos, mientras que los cuantiles 10 (q10) y 90 (q90), los modelos extremos. Se asumió que los modelos q10 representan las condiciones estructurales del bosque que se asocian a una menor altura, cobertura, complejidad y volumen y que se podrían interpretar como las situaciones más intervenidas, ya que se suelen remover los individuos más voluminosos y altos para la producción de carbón y de madera, como también se remueve gran parte de la vegetación leñosa para abrir el dosel en sistemas silvopastoriles. Por el contrario, los modelos q90 representan el máximo alcanzable por parte de la estructura del bosque, posiblemente con mínimas intervenciones humanas.

Para cada una de las relaciones evaluadas, se seleccionó el modelo más parsimonioso de entre un conjunto de diferentes tipos de regresión (es decir, lineal, exponencial, semi-logarítmica y monofásica), según el criterio de información de Akaike (Akaike 1974). Todos los análisis estadísticos se realizaron y trazaron en R con los paquetes "quantreg", "nlme" y "ggplot2" (Koenker 2009; Pinheiro et al. 2019; Wickham

2016). Se evaluó la bondad de ajuste de los modelos de regresión por cuantiles seleccionados utilizando la pseudo- R^2 siguiendo a Koenker y Machado (1999).

3.3. Resultados

3.3.1. Asociación entre variables estructurales

Las variables más positivamente correlacionadas fueron la cobertura de copas y los retornos por encima de los 3 m (tau de Kendall= 0,63), mientras que las más negativamente correlacionadas fueron la altura del canopeo y la complejidad vertical (tau de Kendall= -0,14). Además, se distinguieron dos agrupamientos principales, uno compuesto por la cobertura de copas y los retornos, y el otro por un subagrupamiento de complejidad vertical y volumen de voxel con la variable altura del canopeo (Figura 3.1). Aunque algunas variables se observaron moderadamente colineales, aun así, se contemplaron para los análisis siguientes ya que se consideró que proporcionaban información complementaria.

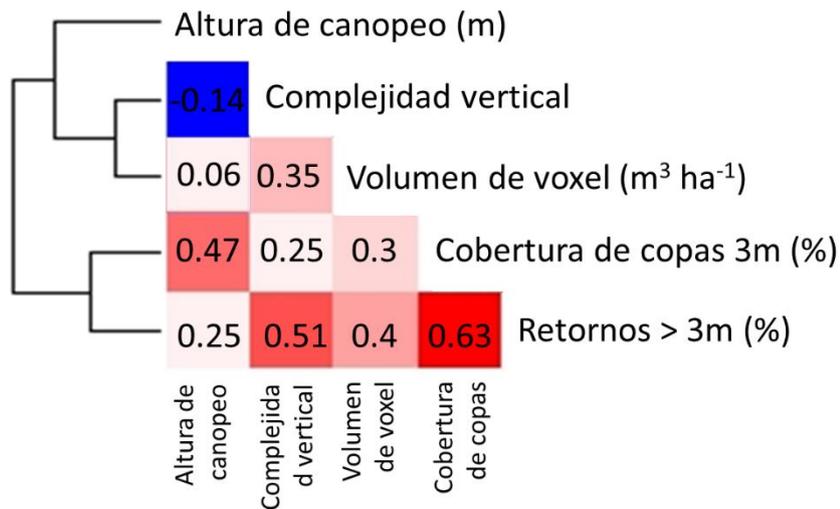


Figura 3.1. Matriz de correlación entre las cinco variables derivadas del TLS. Los colores indican la magnitud de los valores de correlación de Kendall: en rojo los positivos, en azul los negativos. Los valores cercanos a cero son más blancos. Los dendrogramas explican la familiaridad de las variables o grupos de variables y la longitud de las ramas representa la distancia entre ellas.

3.3.2. La estructura del bosque

Se encontró que los bosques pueden alcanzar una marcada heterogeneidad estructural a lo largo de los gradientes biofísicos. El volumen de voxel fue el que más varió, oscilando entre 0,15 y 139 m³ ha⁻¹, y la cobertura de copas mostró una variación de 11 veces, entre el 6,1 y el 80,7%. Mientras que los valores de complejidad vertical oscilaron entre 0,15-0,82, la altura del canopy varió entre 4,76-18,7 m y los retornos variaron entre 0,9-47,9%. El Chaco árido tuvo una altura media del canopy (7,6 m) y una cobertura (36,9%), significativamente menores que el Chaco semiárido (10,9 m y 63,7%) y subhúmedo (12,1 m y 61,1%). Estas diferencias entre el Chaco árido y el Chaco semiárido y subhúmedo fueron de 3,3 y 4,5 m de altura del canopy y 26,8 y 24,3% de cobertura de

copas, respectivamente (Figura 3.2- A y C). También se observaron diferencias significativas con respecto a la proporción de retornos en el Chaco árido (14,9%), en comparación con las subunidades semiárida (26,7%) y subhúmeda (29,2%) (Figura 3.2- B). La media del volumen de voxel en el Chaco subhúmedo fue visiblemente mayor que en las otras subunidades (árido: 31,5, semiárido: 46,2 y subhúmedo: 67 m³ ha⁻¹) pero no presentó diferencias estadísticamente significativas debido a la gran variabilidad interna evidenciada en las largas curvas de densidad de las parcelas de violín (Figura 3.2- D). En cambio, la complejidad vertical tuvo valores medios muy similares entre subunidades (árido: 0,52, semiárido: 0,58 y subhúmedo: 0,53; Figura 3.2- E).

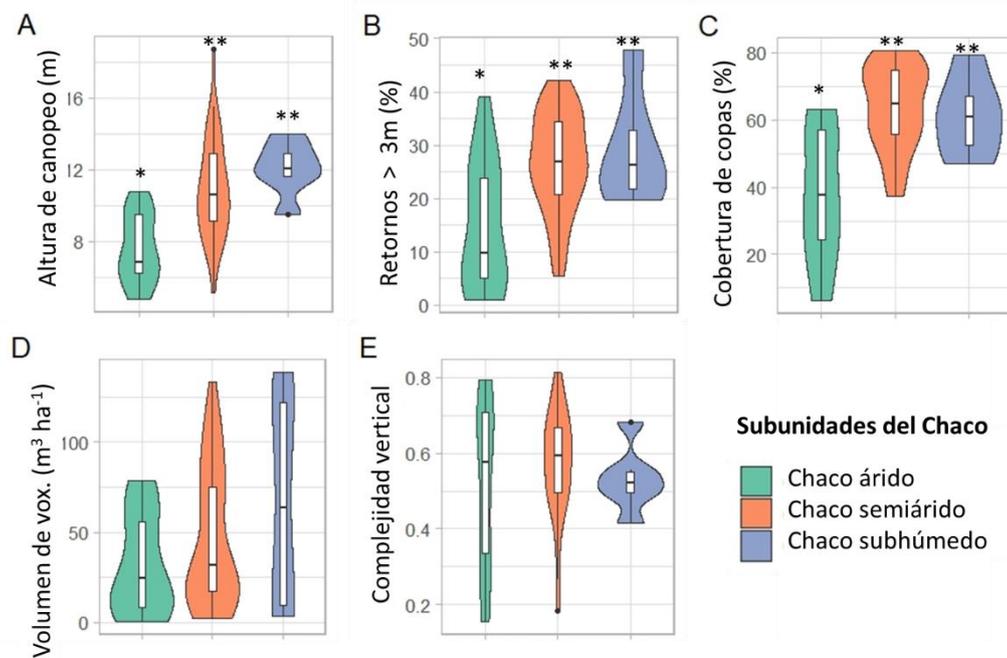


Figura 3.2. Estructura de la vegetación de las subunidades fisionómicas-florísticas de los bosques de la región chaqueña. * Diferencias significativas (valor de $p < 0,05$) obtenidas con las pruebas de Tukey.

3.3.3. Controles climáticos de la estructura del bosque

En general, la mayoría de las variables estructurales se asociaron positivamente con la precipitación y la temperatura, aunque más fuertemente con la primera (Figura 3.3). De hecho, la bondad de ajuste media para todas las variables estructurales fue mayor para el PMA que para el TMJ y el TMA (pseudo- $R^2 = 0,08, 0,06, 0,04$; respectivamente). Estas diferencias se maximizaron al promediar el q90 (pseudo- $R^2 = 0,07, 0,02, 0,01$, respectivamente). Dado que las relaciones entre las variables estructurales y el TMA fueron similares y más débiles que con el TMJ, aquí me refiero sólo a este último.

La altura del canopy tuvo asociaciones más fuertes con el gradiente TMJ que con el PMA para los tres modelos de regresión por cuantiles considerados, destacando que las alturas media, mínima y máxima del canopy están relacionadas principalmente con la temperatura media del mes más frío (Figura 3.3-A). En el caso de la cobertura de copas y los retornos, dos variables correlacionadas (Figura 3.2), todas las regresiones por cuantiles tuvieron una pendiente positiva con una respuesta similar para el gradiente del PMA. La cobertura de copas también mostró una tendencia similar para todos los cuantiles con TMJ. En cambio, los retornos q90 no tuvieron casi ninguna asociación con TMJ, indicando que la PMA puede estar limitando el máximo de los retornos (Figura 3.3-B).

El volumen de voxel y la complejidad vertical mostraron distintas asociaciones con TMJ y PMA. La mediana del volumen de voxel y el q90 tuvieron respuestas fuertes y positivas con la PMA, la primera mostrando una relación logarítmica y la segunda una lineal (pseudo- $R^2 = 0,13$ y $0,28$, respectivamente - Figura 3.3-D). El fuerte incremento de estos cuantiles sugirió que la PMA es un factor de control relevante de la métrica del

volumen de voxel. Por el contrario, las relaciones de los cuantiles con el gradiente TMJ fueron todas más débiles. La complejidad vertical tuvo respuestas similares con ambos gradientes climáticos, mostrando la mediana y el q90 pendientes negativas, mientras que el modelo de regresión q10 mostró pendientes positivas, siendo mayor en PMA que en el gradiente TMJ, y tuvo los mejores ajustes ($\text{pseudo-R}^2 = 0,19$ y $0,12$, respectivamente - Figura 3.3-E).

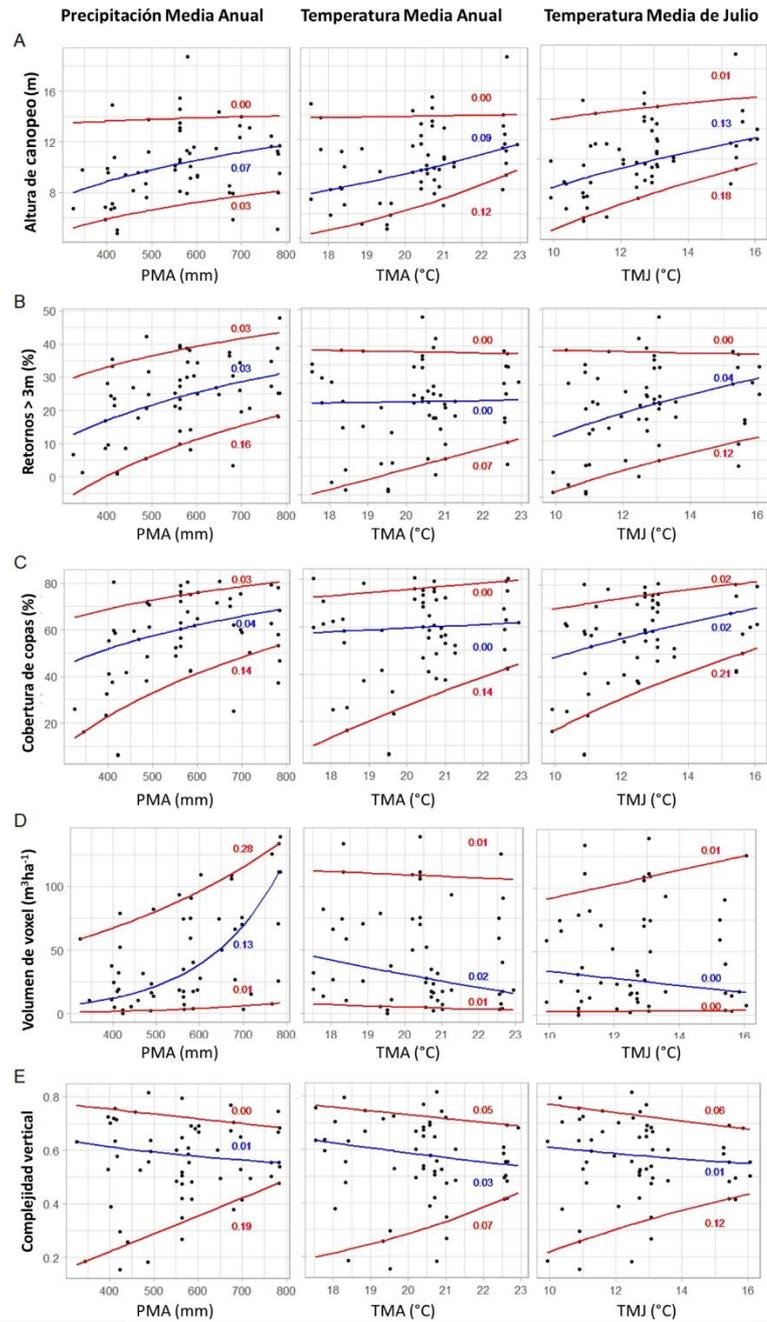


Figura 3.3. Modelos de regresión por cuantiles para las cinco métricas estructurales derivadas del TLS frente a la precipitación media anual (PMA), la temperatura media anual (TMA) y la temperatura media de julio (TMJ). La línea superior roja corresponde al cuantil 90, las líneas azules al cuantil 50 y las líneas rojas inferiores al cuantil 10. A: Altura del canopy (m). B: Retornos por encima de los 3 metros (%). C: Cobertura de copas a 3 metros (%). D: Volumen de voxel ($m^3 ha^{-1}$). E: Complejidad vertical. Los números en colores se refieren a la pseudo- R^2 para cada modelo de regresión por cuantiles.

3.3.4. Control del uso del suelo en la estructura de los bosques

En un contexto de variabilidad, el volumen de voxel fue sustancialmente menor en los bosques de pastoreo y rolado en comparación con los de pastoreo sin rolar o los bosques conservados (Figura 3.4). Los bosques de pastoreo y rolado presentaron una media de 11,7 m³/ha, mientras que el volumen de voxel medio de los bosques de pastoreo sin rolar y de los bosques conservados fue de 58 y 58,5 m³/ha, respectivamente (Figura 3.4-D). Además, los bosques de pastoreo y rolado tuvieron un 16,6 y un 9,3% menos de retornos por encima de los 3 m y mostraron una menor complejidad vertical (0,19 frente a 0,26) que los bosques de pastoreo sin rolar y los conservados (Figura 3.4-B y E). También los bosques de pastoreo y rolado tendieron a tener una menor cobertura de copas que los bosques de pastoreo sin rolar o los conservados ($p < 0,1$). Finalmente, no se encontraron diferencias significativas en la altura del canopy en los bosques sometidos a diferentes usos del suelo (Figura 3.4-C y A).

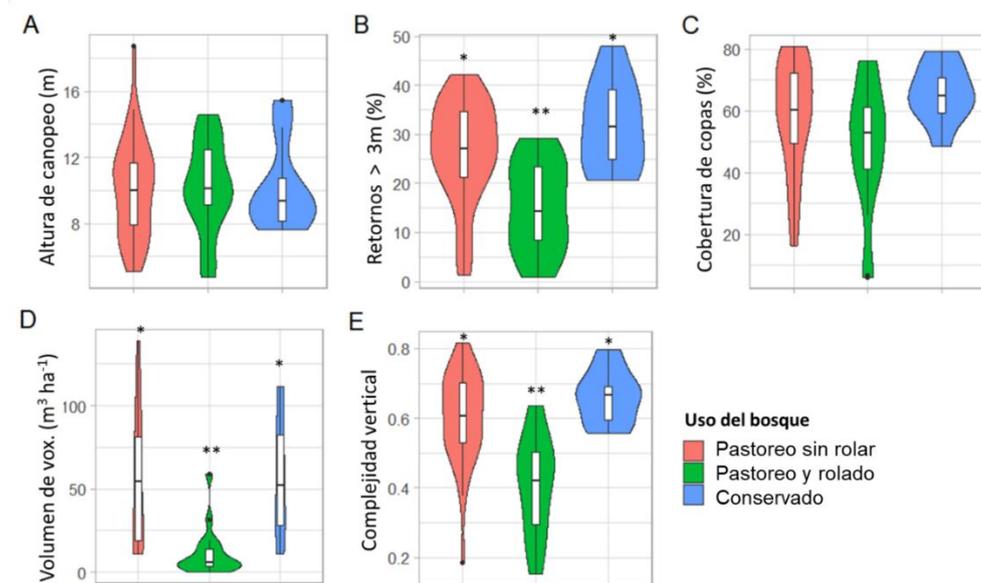


Figura 3.4. Estructura de la vegetación de los bosques con diferentes usos del bosque.
 * Diferencias significativas (valor $p < 0.05$) obtenidas con las pruebas de Tukey.

3.4. Discusión

3.4.1. Comparación estructural entre subunidades biogeográficas

Tradicionalmente, las caracterizaciones regionales de la vegetación se han basado principalmente en los rasgos de las formas de crecimiento, la hoja, los rasgos fenológicos y los tipos funcionales (Beard 1978, Woodward & Diament 1991). Éstas han contribuido significativamente a la comprensión de la diversidad de los ecosistemas terrestres y su transformación a lo largo del tiempo (Cabido et al. 1993, Loto & Bravo 2020). Sin embargo, la descripción de otros rasgos importantes de la vegetación es todavía un esfuerzo en curso. Estos resultados mostraron que las diferentes subunidades biogeográficas del Chaco no necesariamente pueden traducirse en diferencias en la estructura de la vegetación. Por ejemplo, los bosques chaqueños semiáridos y subhúmedos fueron similares en términos de los cinco atributos estructurales evaluados y sólo los bosques chaqueños áridos fueron más bajos, teniendo una menor cobertura de copas y biomasa que las otras dos subunidades. A su vez, la gran variabilidad en los atributos estructurales dentro de cada subunidad (Figura 3.2) mostró que se podían encontrar áreas boscosas con similar cobertura de copas, disposición de la vegetación de complejidad vertical, cantidad de vegetación y, en menor medida, altura del canopy, independientemente de las subunidades biogeográficas.

En comparación con otros sistemas naturales y seminaturales bajo condiciones biofísicas similares (específicamente, con limitaciones hídricas y térmicas), la región del Chaco parece albergar bosques que alcanzan una importante complejidad estructural.

Sankaran et al. (2005) encontraron que bajo condiciones semiáridas (<400 mm) la vegetación leñosa alcanza potencialmente una cobertura máxima del 40%, un valor 30% menor que en la región de estudio. En concordancia con este resultado, Baldi et al. (2013) compararon la región chaqueña con otros bosques secos del mundo con condiciones climáticas y topográficas similares, encontrando que el 78% de las muestras del Chaco tenían una cobertura de copas superior al 75%, mientras que las muestras australianas, sudafricanas, del sur de Asia y norteamericanas eran inferiores (~30%, ~32%, ~35%, ~45%, respectivamente). Además, en este estudio, la región del Chaco mostró una mayor altura del canopeo (media de todas las subunidades 10,2 m -máximo de 18,7 m) en comparación con los bosques secos tropicales de Florida (7,4 m), (Gillespie et al. 2006), menor que las sabanas de Cerrado brasileñas (14,3 m) (Zimbres et al. 2020), y similar a los bosques de Miombo de Sudáfrica (10,5 m) (Næsset et al. 2020). Estos resultados coinciden con otros estudios que concluyen que la región del Chaco tiene una productividad primaria más alta y estable que otros bosques secos con niveles de precipitación similares (Baldi & Jobbágy 2012, Baldi et al. 2016).

3.4.2. Comparación estructural entre usos del suelo

La estructura de la vegetación fue evaluada entre los diferentes usos del suelo y las subunidades del Chaco, y se observó que, en general, aunque los bosques eran estructuralmente muy heterogéneos entre los usos del suelo, aquellos con pastoreo y rolado eran en promedio los más simples verticalmente, con la menor cantidad de volumen, retornos por encima de los 3 metros y cobertura de copas (Figura 3.4). Estas

diferencias podrían explicarse por el hecho de que el pastoreo con rolado modifica drásticamente la estructura de los bosques. Stenaiker et al. (2006) encontraron que con el rolado la cobertura de copas disminuyó del 20 al 2% y no se recuperó en un periodo de 3 años, mientras que la cobertura arbustiva disminuyó del 80 al 26% en el primer año y en el tercero recuperaron casi el 70% de su cobertura original. Además, si no se realiza una gestión de la regeneración de los árboles, podría producirse el agotamiento de estos y la invasión de los arbustos (Fernández et al. 2020). Por el contrario, no se encontraron diferencias entre el pastoreo sin rolar y los bosques conservados, sin embargo, también mostraron una gran heterogeneidad estructural. Estos resultados concuerdan con otro estudio de la región del Chaco que muestra que la estructura del bosque talado/pastoreado era similar a la del bosque primario, ya que tenían un área basal y una densidad de plantas adultas similares (Tálamo & Caziani, 2003).

Parte de la heterogeneidad estructural encontrada dentro de cada uso del suelo puede estar asociada a la diferente composición vegetal entre las subunidades del Chaco (Figura Apéndice B2). Se encontró un incremento en la altura y el volumen del canopy a lo largo del gradiente de precipitación en los bosques de pastoreo y rolado, y el mismo patrón en la altura y volumen en los bosques de pastoreo sin rolar. En el caso de los bosques conservados, parece que la altura fue similar en las tres subunidades, y la cobertura de copas fue menor en las subunidades áridas que en las otras, así como con el resto de los usos de los bosques (Figura Apéndice B2). Este aparente patrón de cambio estructural a lo largo de un amplio gradiente abiótico podría señalar el papel de la precipitación sobre los usos del suelo focales e intensos. Sin embargo, estos resultados del uso del suelo entre las subunidades del Chaco deben ser tomados con precaución ya

que los tamaños de las muestras fueron menores que en el resto del análisis y no fueron balanceados.

3.4.3. Control climático de la estructura de los bosques

Las relaciones entre los atributos estructurales y las variables abióticas sugieren que la precipitación y, en menor medida, la temperatura, son importantes impulsores de la altura del canopy, la cobertura de copas, el volumen de la vegetación y la complejidad vertical. La relación positiva de la altura del canopy con el PMA está en concordancia con otros estudios de la región chaqueña que utilizaron un mapa global de la altura del canopy del bosque (Powell et al. 2018) y de bosques secos similares (Gillespie et al. 2006), aunque, estos estudios mostraron una relación negativa con la TMA, al contrario de los resultados de esta tesis. En el caso de la cobertura, el incremento con el gradiente de PMA está en línea con los hallazgos previos de los datos de campo (Iglesias et al. 2012).

Varios estudios han demostrado que la altura de los árboles es un buen indicador de la calidad ambiental de los bosques (Goetz et al. 2010, Hill & Hinsley 2015, Hinsley et al. 2002). En la región del Chaco, donde la evapotranspiración es mucho mayor que la precipitación (Jobbágy et al. 2009), el aumento de la precipitación debería disminuir el estrés de la vegetación y, por tanto, podría traducirse en árboles más altos con copas más grandes. Sin embargo, este aparente control de la precipitación sobre los atributos estructurales fue débil para la altura del canopy, lo que puede deberse al hecho de que algunas especies arbóreas de raíces profundas pueden alcanzar el nivel freático y su

crecimiento ser independiente de las precipitaciones (Giménez et al. 2016, Jobbágy et al. 2008).

En efecto, si suponemos que los modelos de regresión para los cuantiles (q) 90 y 10 representan situaciones extremas de los usos del suelo (el primero, ligeramente o no intervenido; el segundo, intensamente intervenido), la diferencia entre ambos modelos de regresión (Δq) podría interpretarse como una medida del impacto absoluto de los usos del suelo, mientras que el Δq normalizado por la mediana podría representar su impacto relativo. Si esta suposición se mantiene, se puede hipotetizar que el impacto relativo de los usos del suelo en el bosque chaqueño disminuye a lo largo del gradiente de precipitación, ya que la falta de agua puede limitar la recuperación de la vegetación. Esta hipótesis es importante para las discusiones actuales sobre si los bosques secos o húmedos tienen una tasa de recuperación más rápida después de una perturbación (Quesada et al. 2009; Williams-Linera et al. 2011, Lebrija-Trejos et al. 2008), ya que los bosques secos tienen una estructura de vegetación más simple (Ewel 1977; Murphy & Lugo 1986). Aquí, se identificó que en el extremo árido del gradiente el impacto del uso del suelo es mayor para todas las métricas estructurales (Figura 3.5). Esto también es cierto para el volumen de voxel, aunque tuvo un patrón de impacto absoluto diferente, aumentando con la precipitación media anual. Futuros estudios podrían poner a prueba la hipótesis propuesta tras una cuidadosa selección de parcelas de muestreo con una descripción detallada de la gestión a largo plazo y la información ambiental localizada a lo largo del gradiente de precipitación.

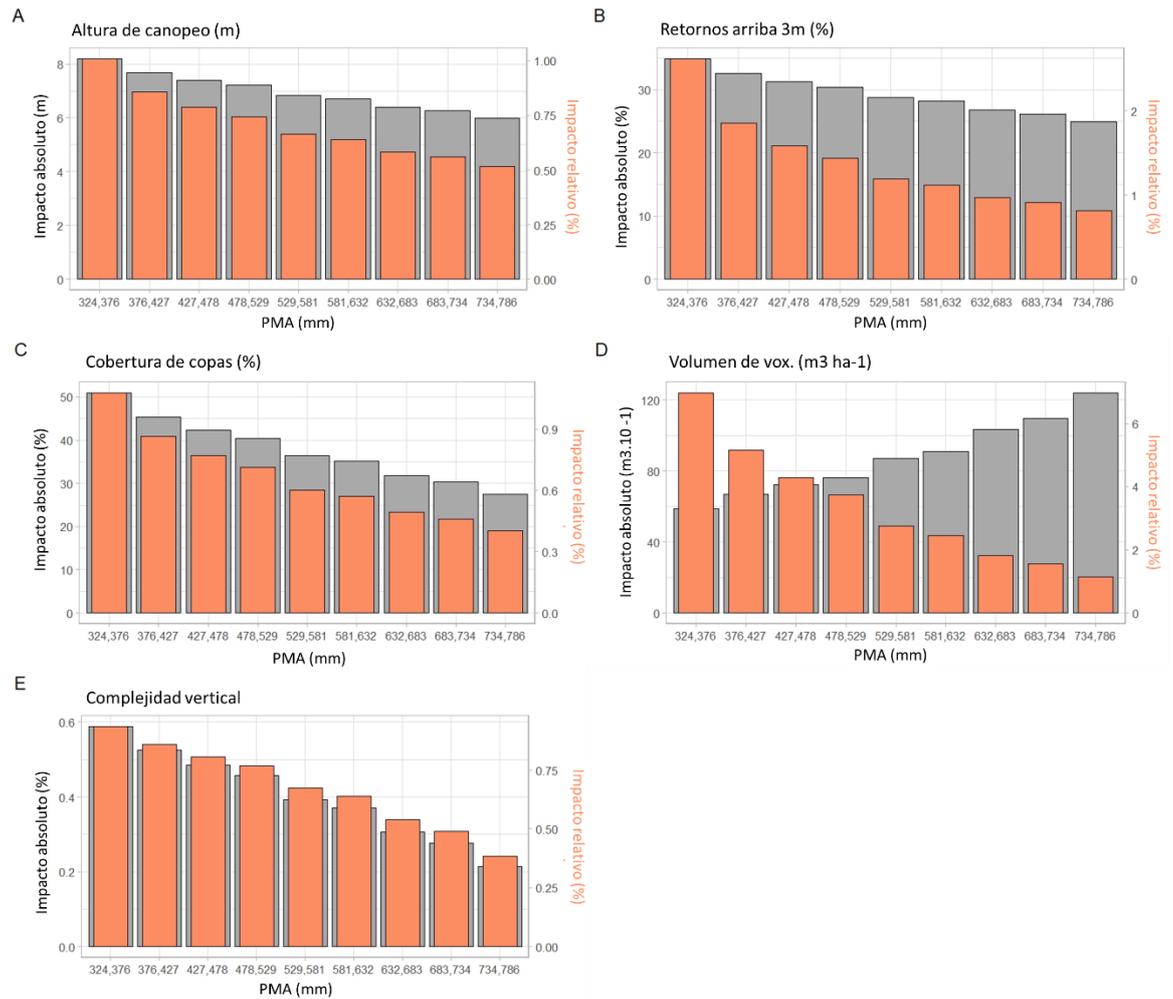


Figura 3.5. Impacto absoluto (Δq) e impacto relativo ($\Delta q q_{50}^{-1}$) de las variables estructurales como una aproximación de la intervención humana a lo largo del gradiente PMA en barras grises y naranjas, respectivamente.

Hay que tener en cuenta algunas consideraciones metodológicas. En primer lugar, las mediciones de datos TLS no han sido validadas; sin embargo, en general, se supone que los datos LiDAR tienen mayor precisión que las mediciones manuales, que a veces son difíciles o imposibles de obtener. En segundo lugar, la oclusión podría estar correlacionada con la cantidad de biomasa forestal, sesgando las conclusiones hacia una subestimación de todas las variables estructurales consideradas. Se han hecho esfuerzos

para reducir este error mediante la realización de exploraciones múltiples y la metodología de co-registro, pero, aun así, el error no es nulo ya que los bosques del Chaco tienen típicamente un sotobosque denso. En tercer lugar, mi clasificación del uso de los bosques se basó en la información proporcionada por los agricultores o la población local y las observaciones de campo, que podrían no caracterizar adecuadamente las prácticas de gestión histórica o las perturbaciones. Por último, deliberadamente se muestrearon unidades de manejo de bosques contrastantes, por lo que estos resultados describen la variabilidad entre los tipos de manejo, pero no permiten sacar conclusiones sobre la prevalencia de ciertos tipos estructurales en el paisaje del Chaco.

3.4.4. Otros controles de la estructura del bosque

La estructura del bosque del Chaco también puede variar debido al uso histórico de la tierra y a los incendios. Existe evidencia de que el uso y las perturbaciones pasadas modifican la estructura del bosque al cambiar la composición y abundancia de las especies (Loto & Bravo 2020; Tálamo & Caziani 2003). Por ejemplo, en la región del Chaco, Loto et al. (2020) encontraron que los promedios de diámetro y altura de los árboles eran menores en un bosque con una larga historia de uso del suelo que en un bosque protegido, mientras que otro trabajo mostró que los bosques talados tenían un mayor número de renovales que los bosques conservados, pero de especies intolerantes a la sombra, y de individuos más pequeños (Tálamo & Caziani 2003). Además, en las zonas de "puestos" con más de 30 años de uso ganadero, situadas en el borde de los bosques, aparecieron nuevos ecosistemas llamados "peladares" (Morello et al. 2005a). Estos ecosistemas,

debido al sobrepastoreo, tienen una mayor abundancia de arbustos y cactus, y una estructura y composición fisicoquímica del suelo diferente a la de los bosques no perturbados (Morello et al. 2005a). Así, en estos resultados, los patrones regionales de uso histórico de los bosques (mayor historia de ganadería en el oeste: Bolsín et al. 2009; Denis 1987, Natenzon et al. 1994) pueden solaparse parcialmente con los gradientes climáticos, que también van del SO al NE. Sin embargo, esto es difícil de analizar ya que otros usos (como la extracción de madera) fueron muy intensivos en toda la región.

En cuanto al fuego, se analizó la relación entre las variables de estructura del bosque y la frecuencia de los incendios (2001-2019) utilizando un proxy de fuego obtenido a partir de dos productos MODIS (Incendios activos -MOD14A2- a 1 km de resolución, y Área quemada -MCD64A1- a 500 m de resolución) (ver Métodos en la Información de apoyo). El producto de área quemada integra las imágenes de reflectancia de la superficie junto con las observaciones de incendios activos, y un índice de vegetación sensible a las quemaduras (Giglio et al. 2016) para detectar las áreas en las que se ha eliminado o alterado la vegetación y se ha depositado carbón vegetal y cenizas. Cuando se utilizó el producto de área quemada, solo 9 de las 58 parcelas medidas se encontraban dentro de píxeles de 500 m que experimentaron un evento de fuego (frecuencia de fuego = 1) durante el periodo de estudio. Este subconjunto de parcelas, potencialmente afectadas por los incendios, no mostró diferencias importantes en ninguna de las cinco variables estructurales consideradas en comparación con las 47 parcelas en las que no se observaron eventos de fuego (Figura Apéndice B3). En cambio, cuando se utilizó el producto Active fire, se observó que 17 parcelas se encontraban dentro de píxeles de 1 km donde se registraron de 1 a 5 incendios activos entre 2001 y 2019. Un

análisis directo revela que los volúmenes máximos disminuyeron con una mayor frecuencia de incendios, así como los retornos por encima de los tres metros (Figura Apéndice B3). Futuros estudios podrían abordar si estos resultados son robustos - considerando un mayor gradiente de intensidad de incendios-. En cualquier caso, interpreté estos resultados como evidencia de que la relación entre la estructura de los bosques del Chaco y la precipitación, la temperatura y el uso del suelo documentada aquí no fue impulsada por la ocurrencia de incendios.

3.5. Conclusiones

En este estudio me propuse caracterizar la estructura del bosque chaqueño a lo largo de gradientes climáticos y capturar las diferencias estructurales entre subunidades y diferentes usos del suelo. Utilicé un TLS por primera vez en la región para estimar con precisión variables estructurales para las cuales la medición es especialmente difícil (por ejemplo, la altura del canopeo, la cobertura de copas). Además, se trata de variables relevantes, ya que suelen utilizarse para la definición de los tipos de bosque y la degradación forestal (Sasaki & Putz, 2009).

Los resultados mostraron que la mayoría de las variables de estructura parecen estar controladas en gran medida por la precipitación, mientras que la altura del canopeo principalmente por la temperatura. Dentro de las subunidades del Chaco, sólo se encontraron diferencias entre las subunidades áridas y las semiáridas y subhúmedas, ya que las primeras fueron más bajas, con menor cobertura de copas y retornos que el resto. Dentro de los usos del suelo considerados, el pastoreo con rolado fue la práctica con mayor impacto en la estructura del bosque, disminuyendo principalmente el volumen, la

complejidad vertical y los retornos por encima de los 3 m. Esto es relevante en el contexto del Chaco, donde la práctica del rolado es ampliamente utilizada, y parece ser un importante estresor en la estructura del bosque. Aunque no se encontraron diferencias entre los bosques de pastoreo sin rolar y los conservados, la información utilizada para la clasificación era incompleta, y unos datos mejores sobre el uso real y pasado de los bosques probablemente permitirían desentrañar las señales del clima y del uso del suelo con mayor claridad.

La hipótesis propuesta es que el impacto relativo del uso del suelo en la estructura de los bosques disminuye con el aumento de las precipitaciones, ya que la falta de agua puede limitar la recuperación de la estructura de la vegetación. Aunque se evaluó el cambio en el impacto relativo del uso del suelo, queda por comprobar experimentalmente la limitación en la recuperación de la vegetación de las zonas secas. Por un lado, los resultados obtenidos son importantes para la gestión del territorio, ya que el uso del bosque árido debería replantearse considerando la duración en el tiempo del impacto estructural generado. Por otro lado, la evaluación de la hipótesis propuesta sería útil para profundizar los conocimientos con respecto a las tasas y mecanismos de recuperación de distintos bosques luego de una intervención humana, y a partir de estos resultados, establecer las acciones más apropiadas a aplicar en proyectos de restauración.

Capítulo 4 - La importancia relativa del clima y la estructura de la vegetación para el funcionamiento de los bosques en el extremo seco y húmedo de la región chaqueña.

4.1. Introducción

La relación entre las variables ambientales (condiciones físicas y climáticas), y los atributos estructurales del bosque con el funcionamiento se han estudiado generalmente de manera separada, aunque se encuentran estrechamente vinculadas. Nuevos estudios utilizan la metodología de Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM, en inglés) para analizar simultáneamente la relación ambiente-estructura-funcionamiento (Ali y Yan, 2017; Ali 2019a; Ali et al. 2019b). Su principal ventaja es que pueden modelar varias relaciones simultáneamente, donde cada variable puede ser un predictor y una respuesta al mismo tiempo, lo que permite estimar efectos directos e indirectos entre variables y efectos en cascada (Lefcheck, 2016). Un estudio reciente en bosques tropicales estudió la relación ambiente-estructura-funcionamiento, y observó que el clima y los suelos no presentaron efectos directos importantes sobre la biomasa aérea, y en cambio, los efectos fueron mayormente indirectos a través de afectar la complejidad estructural del bosque (Ali et al. 2019b). Otros estudios también evidenciaron efectos indirectos del clima sobre la productividad a través de la diversidad o la estructura de la vegetación (Ali y Yan, 2017; Michaletz et al. 2018). Sin embargo, hasta donde sabemos, no hay estudios similares realizados en las regiones chaqueñas ni en otros bosques semejantes. Es relevante aclarar que, en lo que refiere a este capítulo, se utiliza el término “efecto” y sus derivados (“efectos directos” y “efectos indirectos”) como parte de la terminología específica de los análisis SEM, pero en ningún caso asumiendo causalidad entre las variables. En esta tesis no se realizó ninguna atribución de causa-efecto entre las variables estudiadas.

La estructura del bosque modifica su funcionamiento ya que determina en gran parte las condiciones micro-meteorológicas (por ejemplo, la disponibilidad de luz, el patrón de los recursos del suelo), que tiene implicancia sobre procesos como la competencia por recursos, la dinámica de *gaps*, y la resistencia a la invasión, que, a su vez, modifican la productividad y la fenología de la vegetación (Shugart et al. 2010). La evidencia muestra que generalmente mayores valores de atributos estructurales como el área basal, diámetro de los árboles y altura del canopy aumentan atributos del funcionamiento, especialmente la productividad de la vegetación (Guo et al. 2021, Durán et al. 2015, Ali et al. 2019b, Bordin et al. 2021) así como su estabilidad (Wang et al. 2024).

Como se mencionó en el Capítulo 1, la estructura modifica los procesos biofísicos como la interceptación de la radiación y agua, la rugosidad del canopy, el albedo y la tasa de evapotranspiración. La altura del canopy, la cobertura de copas y la complejidad vertical alteran la temperatura local y contribuyen o contrarrestan el calentamiento global (Bonan 2008a, Jackson et al. 2008). Se ha observado en diferentes tipos de bosque del mundo que el albedo en general presentó una relación negativa con la cobertura arbórea, aunque su relación con otras métricas estructurales varió según las ubicaciones geográficas (Alibakhshi et al. 2020). Para la región del Chaco, sólo un estudio analizó el albedo y su relación con la estructura del bosque. Marchesini et al. (2015) mostraron que en el Chaco árido los bosques severamente perturbados presentaban mayor albedo y temperatura, y menor productividad que los bosques no perturbados (en 15 sitios de 60 a 300 ha en el centro de San Luis, 33.5° S; 66.5° W). Sin embargo, aún se desconoce si estas relaciones se mantienen constantes a lo largo del gradiente de precipitación.

Además de los efectos de las variables estructurales sobre el funcionamiento, los factores ambientales como las condiciones del suelo, precipitación y temperatura afectan a ambos (estructura y funcionamiento), ya que determinan la cantidad de recursos disponibles y su distribución temporal (Pan et al. 2013). En la región del Chaco, el agua es un recurso limitante y se observan variaciones en la fisonomía de las plantas, la complejidad estructural (Boetto, 2011; Cabido et al. 1993) y el tipo de vegetación (Daly & Mitchell, 2000) a lo largo del gradiente de precipitación. Varios estudios encontraron una mayor cobertura de copas, volumen (Ferraina et al. 2022), biomasa sobre el suelo (Gasparri et al. 2010) y altura (Cabido et al. 1993) en el este -mayor precipitación- que en el oeste -menor precipitación- de la región. Otros estudios observaron una mayor altura del canopy y de biomasa en áreas con mayores temperaturas invernales (Gasparri & Baldi 2013, Ferraina et al. 2020). Debido a que los factores climáticos y condiciones del suelo afectan tanto a la estructura como al funcionamiento, resulta importante analizar estos factores simultáneamente en el análisis de la relación estructura-funcionamiento.

En este capítulo, utilicé los datos del TLS para caracterizar la estructura del bosque, e imágenes satelitales para describir al ambiente (precipitación, temperatura y condición del suelo) y estimar el funcionamiento de los bosques de la región chaqueña. Para describir el funcionamiento en su conjunto, se seleccionaron seis variables funcionales, cuatro de ellas relacionadas a la productividad de la vegetación (IVN promedio, mínimo, máximo y su amplitud), una relacionada al balance de energía (albedo) y una última que resume el resultado del balance de energía (temperatura superficial). Los objetivos de este capítulo fueron (1) analizar los efectos de la estructura y del ambiente sobre las variables del funcionamiento del bosque en la región del Chaco,

y (2) evaluar si esta interacción tripartita (ambiente-estructura-funcionamiento) cambia en bosques con condiciones hídricas contrastantes.

4.2. Métodos

4.2.1. Estructura de la vegetación

Para caracterizar la estructura de los bosques, se utilizaron cuatro de las variables obtenidas con los datos del TLS: altura del canopy, cobertura de copas por encima de los 3 metros, volumen y complejidad vertical. Además, se calculó la variable “retornos por encima de la altura media”, utilizada en reemplazo de “retornos por encima de 3 m”. Con este reemplazo se buscó resaltar la heterogeneidad estructural incluyendo a la vegetación menor a 3 m. La altura media de la parcela se calculó como el percentil 99 de los píxeles del MAV dividido por dos, y la proporción de retornos del TLS por encima de la altura media se calculó con el paquete lidR, a partir de las nubes de puntos derivadas de LAStools.

Se utilizaron finalmente 56 de las 58 parcelas de bosque relevadas con el TLS, ya que dos escaneos fueron descartados debido a su baja cobertura (~6%).

4.2.2. Variables ambientales

El ambiente físico fue caracterizado por la PMA, la TMJ (ver metodología en sección 3.2.2. Variables climáticas) y el Índice de Productividad del Suelo (IPS). El IPS se obtuvo del Atlas de Suelos de la República Argentina (INTA, 1990) para cada bosque relevado

con TLS. El IPS es un índice paramétrico basado en la metodología de Riquier et al. (1970) adaptado a las condiciones de Argentina que indica con valores de 1 a 100 la capacidad productiva de las tierras, como proporción del rendimiento máximo potencial de los cultivos más comunes de la región. De esta manera, mediante el IPS se pueden comparar las capacidades productivas de tierras de diferentes regiones (INTA, 1990). Este índice se calcula a partir de las siguientes variables climáticas y edáficas: condición climática, drenaje, profundidad efectiva, textura del horizonte superficial, textura del horizonte subsuperficial, salinidad, alcalinidad, materia orgánica, pendiente, pedregosidad, capacidad de intercambio catiónico y erosión. A cada uno de estos parámetros se les asigna un valor entre 0.01 y 1 según su incidencia en la producción (según tablas ad hoc), y se los multiplica (Cruzate et al. 2023).

4.2.3. Funcionamiento de la vegetación

Se caracterizó el funcionamiento de los bosques chaqueños mediante seis variables estimadas a partir de imágenes satelitales desde enero de 2017 hasta diciembre de 2020. La variación estacional (fenología) se describió mediante la media, el máximo, el mínimo y la amplitud anual del IVN (Índice de Vegetación Normalizado, Rouse et al. 1984) ($IVN = (Infrarrojo - Rojo) / (Infrarrojo + Rojo)$). El IVN es uno de los índices de vegetación más utilizados en teledetección ya que estudios detectaron relaciones directas entre el IVN y la PPNA (Prince 1991, Paruelo et al. 1997), y la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el canopy (Oesterheld et al. 2014). Además, se calculó el albedo medio anual y la temperatura de la superficie terrestre (TS). En todos los casos se

consideró un área circular de 50 m de radio desde el centro de las parcelas del TLS. En los párrafos siguientes se detallan los sensores, resoluciones espaciales utilizadas, y los cálculos de cada variable.

Para obtener las variables fenológicas, primero se extrajo una serie temporal de IVN de Landsat-8 y luego se ajustó un modelo de regresión armónica para rellenar los datos que faltaban (Roerink et al. 2000). Con la serie temporal modelizada, se identificaron los máximos y mínimos de IVN para cada estación de crecimiento y se calcularon sus medias. Además, se estimó la amplitud para cada estación de crecimiento (Figura 4.1-D) como la diferencia entre el valor máximo de IVN (Figura 4.1-b) de la estación de crecimiento i y la media de los valores de IVN mínimos anteriores y posteriores (Figura 4.1-a y c), y se calculó la amplitud media de todas las estaciones de crecimiento. Por último, se calculó el IVN medio como la media del IVN integrado sobre los mínimos de las tres estaciones de crecimiento (Figura 4.1, en verde). Todos los análisis se realizaron con el software R.

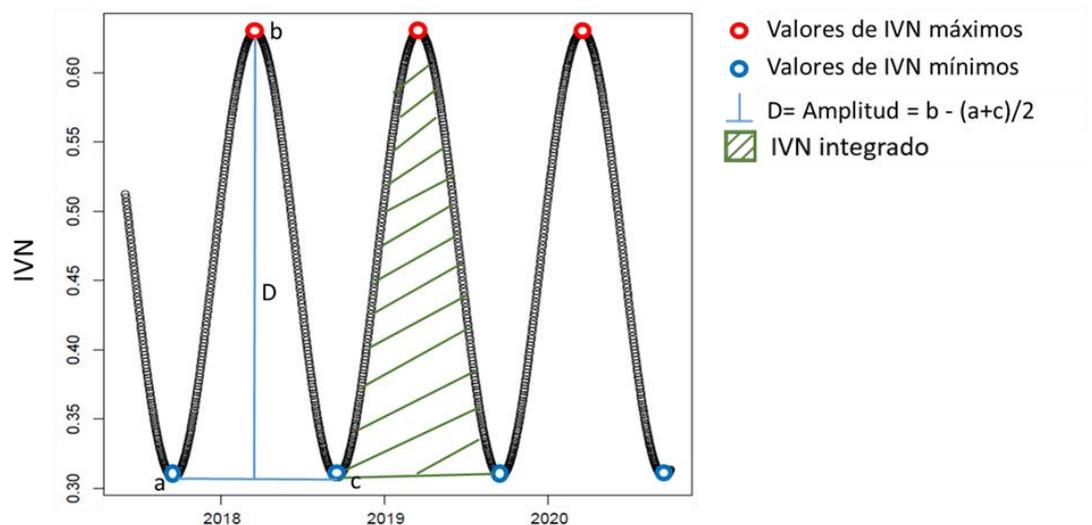


Figura 4.1. Ejemplo de datos de series temporales de IVN modelizados para el periodo 2017-2020 y los parámetros fenológicos estimados para cada estación de crecimiento. Se

calculó la media de los máximos (en rojo), los mínimos (en azul), las amplitudes (D) y el IVN medio para caracterizar las parcelas forestales.

Para calcular el albedo medio anual, se utilizó la fórmula de albedo de banda ancha de Liang (2000) que utiliza las bandas 2, 4, 5, 6 y 7 de Landsat. Esta fórmula se basa en Landsat 5 o 7, pero también se ha utilizado con éxito con Landsat 8 (Naegeli et al. 2017, Traversa et al. 2021). Se aplicó la fórmula utilizando las bandas correspondientes de Landsat 8 y manteniendo los coeficientes de Liang. La temperatura de la superficie terrestre se estimó a partir de la banda 10 del sensor infrarrojo térmico (TIRS). Se sabe que las dos bandas térmicas (banda 10 y 11) tienen artefactos de luz causados por la radiancia fuera de campo (Montanaro, 2014). Sin embargo, la banda 11 fue la más afectada y, por lo tanto, la estimación de la temperatura a partir de la banda 10 se utiliza ampliamente (Barsi et al. 2014, Jiménez-Muñoz et al. 2014). Se calculó la temperatura de la superficie terrestre como,

$$TS = \left(\frac{B10}{1 + \lambda \times (B10/C) \times \ln(\varepsilon)} \right) - 273.15 \quad (1)$$

λ = longitud de onda media de la radiación emitida (10.895 μm , ya que B10: 10.6-11.19 μm),

$C = h \cdot c / s = 14388 \mu\text{m K}$ { h = constante de Planck (6.626×10^{-34} J s),

c = velocidad de la luz (2.998×10^8 m/s),

s = constante de Boltzmann (1.38×10^{-23} J/K) }

ε = emisividad = $m \cdot V_f + n$

m = valor de emisividad de la vegetación (0.004)

n = valor de emisividad del suelo (0.986) (Saunders 1968)

$V_f = \text{fracción con vegetación} = (IVN - IVN_{\min_i}) / (IVN_{\max_i} - IVN_{\min_i})$, donde i es cada imagen.

No fue necesario ningún otro procesamiento, ya que el objetivo principal era comparar la temperatura de la superficie terrestre en bosques con diferente estructura, y no el valor absoluto en sí mismo.

4.2.5. Análisis estadístico

En primer lugar, se realizó la prueba de correlación no paramétrica de Kendall (Kendall, 1938) para identificar multicolinealidad entre las variables estructurales independientes, y se decidió descartar los retornos por encima de la altura media ya que mostraban una alta correlación (0,52) con la CV. A continuación, para comparar los sitios con distintas condiciones hídricas, se separó el conjunto de 56 parcelas en "sitios áridos" (26 parcelas) y "sitios húmedos" (30 parcelas), en función de si su PMA era inferior o superior al promedio de todas las parcelas (563,24 mm), respectivamente (Figura 4.2).

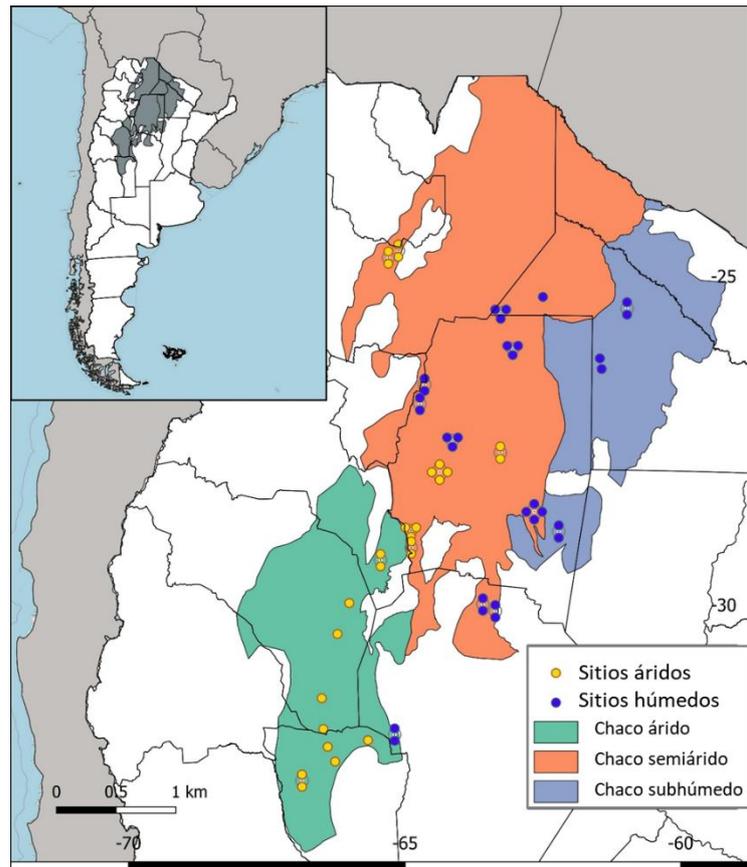


Figura 4.2. Distribución espacial de las parcelas de estudio del TLS (puntos), a lo largo de la región del Chaco (gris oscuro) en Argentina (blanco). Los colores de los puntos se refieren a la clasificación del sitio en Árido (amarillo) o Húmedo (azul). Debido a la superposición, algunos puntos fueron desplazados.

En segundo lugar, para evaluar las interacciones y los efectos de las variables ambientales y estructurales en el funcionamiento del bosque, se utilizó el Modelo de Ecuaciones Estructurales (SEM) por partes (Lefcheck, 2016). Se realizó un SEM para todos los sitios y para el grupo de sitios áridos y húmedos por separado considerando cada uno de los seis atributos funcionales como variable de respuesta. Todos los SEMs se construyeron utilizando ecuaciones lineales multivariantes. Para cumplir con los supuestos estadísticos de la regresión lineal multivariante (linealidad, normalidad multivariante y ausencia de multicolinealidad) se comprobó que los valores del Factor de

Inflación de la Varianza (VIF) fueran menores de 4, valor generalmente utilizado como línea de corte (Fox 2015), y se transformó logarítmicamente el volumen (una variable estructural) en el modelo de los sitios áridos para adaptar su distribución a una distribución normal. Todos los análisis se llevaron a cabo en el software R (R Core Team, 2018) utilizando el paquete *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2016).

Para estimar la importancia relativa de las variables explicativas sobre las variables dependientes (es decir, explicar la influencia relativa de una variable sobre la media de la respuesta), se calcularon los efectos totales utilizando coeficientes de trayectoria estandarizados. Los coeficientes de trayectoria representan en las flechas bidireccionales (doble flecha) los coeficientes de correlación, mientras que, en las flechas direccionales, los coeficientes de regresión o los llamados efectos directos. Los efectos indirectos aparecen cuando una variable afecta a otra afectando a otras variables intermedias (constituidas por varias flechas/trayectos), y se estimaron multiplicando los coeficientes de trayectoria. Se calcularon los efectos totales sumando los efectos directos e indirectos siguiendo las reglas de seguimiento de Wright (1934). Wright afirmó que la correlación de dos variables cualquiera en un diagrama de ruta es igual a la suma de las rutas que las conectan, mientras que las rutas se estiman multiplicando los coeficientes de trayectoria que las componen. También determinó algunas reglas para trazar una ruta 1) no se permite cortarla, por lo que la ruta no puede pasar dos veces por la misma variable, 2) sólo se permite una flecha curva de doble punta (correlación) por ruta, 3) una ruta no puede ir hacia delante y hacia atrás (Wright, 1934). Los efectos indirectos del ambiente sobre el funcionamiento incluyen aquellas rutas con variables intermediarias tanto estructurales como ambientales. Para poder analizar el rol intermediario de la

estructura, se sumaron los efectos ambientales indirectos intermediados por variables ambientales de manera separada a aquellos intermediados por variables estructurales. Ver Figura 4.3 como ejemplo de cálculo de efectos directos e indirectos.

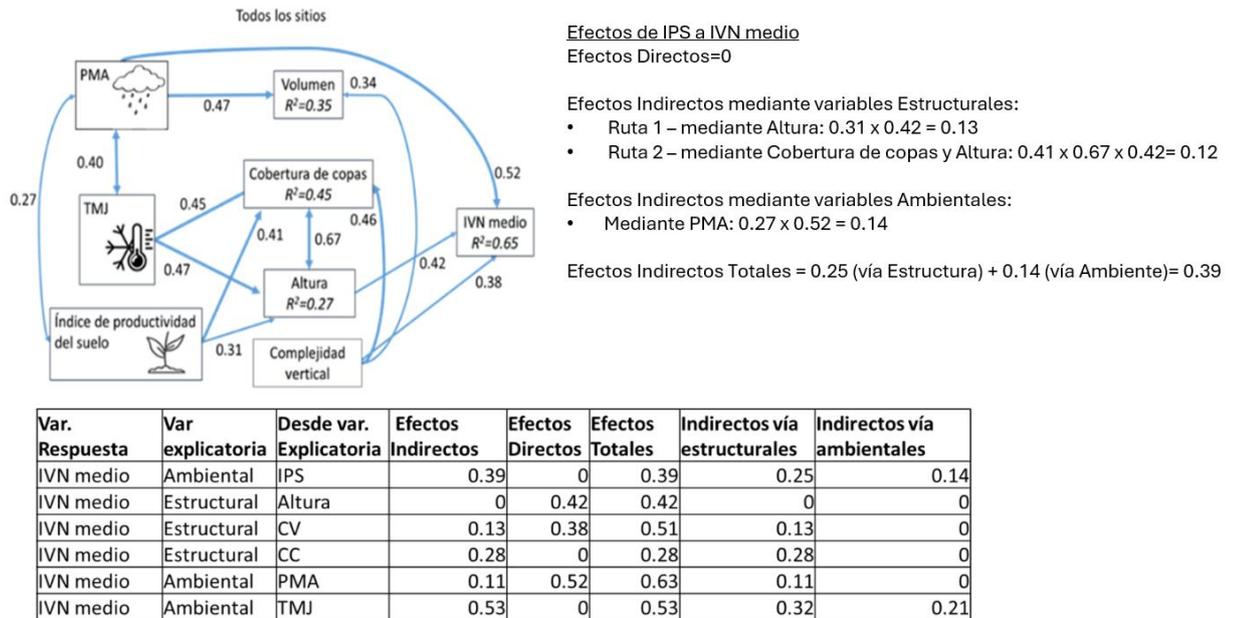


Figura 4.3. Ejemplo del cálculo de efectos totales, directos, indirectos (vía variables ambientales y estructurales) del IPS sobre el IVN medio usando el modelo de todos los sitios. Las flechas representan trayectorias causales, los anchos representan la magnitud de los efectos, y los colores indican relaciones positivas (azul) o negativas (rojo) si las hubiere. Nótese que, en los efectos indirectos vía variables ambientales, sólo aparece la ruta mediante PMA, ya que la ruta de IPS mediante PMA y luego TMJ no se debe tener en cuenta ya que las reglas de Wright (1934) para el cálculo de los efectos no permiten más de una doble flecha por ruta.

Finalmente, para tener un panorama más simple de las relaciones entre las variables que permita la comparación con los resultados obtenidos en los SEMs se emplearon matrices de correlación Kendall, y para corroborar la robustez de los modelos SEMs se realizó un análisis de sensibilidad mediante un muestreo aleatorio y repetido de

la muestra original (bootstrap). La metodología y resultados detallados de ese análisis se presentan en el Apéndice C.

4.3. Resultados

4.3.1. Efectos directos de las variables ambientales y estructurales sobre las variables de funcionamiento de los bosques

En todos los sitios los SEMs con mejor ajuste explicaron el 65%, 58%, 54%, 52% y 31% de la variación del IVN medio, TS, IVN máximo, IVN mínimo y albedo respectivamente (Cuadro Apéndice C3-a). Por un lado, estos SEMs mostraron que las variables relacionadas con el IVN, excepto la amplitud cuyo modelo tuvo un mal ajuste, fueron afectadas directa y positivamente principalmente por la estructura del bosque y la PMA (por ejemplo, el IVN medio en la Figura 4.4). Por otro lado, la TS mostró relaciones tanto con las variables estructurales como con las ambientales -principalmente PMA y TMJ (Figura 4.5-a). En el caso de la asociación de la TS con la PMA y las variables estructurales fue negativa. Finalmente, el albedo sólo mostró una asociación directa y negativa con la complejidad vertical (Cuadro Apéndice C3-a).

En los sitios áridos, los SEMs mejor ajustados explicaron el 62%, 59%, 53%, 39%, 33%, y 30% de la variación en TS, IVN máximo, IVN medio, albedo, IVN mínimo, y en la amplitud del IVN (Cuadro Apéndice C3-b). Estos modelos mostraron que sólo la altura del canopy y la complejidad vertical estaban significativamente -y positivamente- relacionadas con las métricas fenológicas (Figura 4.5-b). En cuanto a las variables relacionadas con el balance energético (albedo y TS), casi no hubo relaciones directas entre el ambiente y las variables de funcionamiento, excepto por la asociación positiva de

TS con la TMJ. Por el contrario, la TS se vio afectada negativamente por la altura del canopeo y la complejidad vertical (Figura 4.5-a). En el caso del albedo, éste mostró la misma asociación negativa con la complejidad vertical que en el SEM de todos los sitios.

Por último, en los sitios húmedos, los SEMs seleccionadas con mejor ajuste explicaron el 72%, 69%, 67%, 47%, 22% y 22% de la variación del IVN mínimo, TS, IVN medio, amplitud, IVN máximo y albedo (Cuadro Apéndice C3-c). En estos casos, las dos variables más importantes que explican la variación de las variables relacionadas con el IVN fueron PMA y TMJ, siempre asociadas positivamente. Una excepción es la amplitud, que fue afectada negativamente por PMA y la complejidad vertical y no fue afectada por TMJ, ya que estas variables mostraron efectos más fuertes en el IVN mínimo que en el IVN máximo (Figura 4.5-c). En el caso de TS, también se asoció con PMA (negativamente) y TMJ (positivamente) (Figura 4.5-c). Al igual que en el otro grupo de sitios, el albedo se vio afectado negativamente de manera directa por la complejidad vertical, mientras que las variables ambientales no mostraron ningún efecto sobre éste.

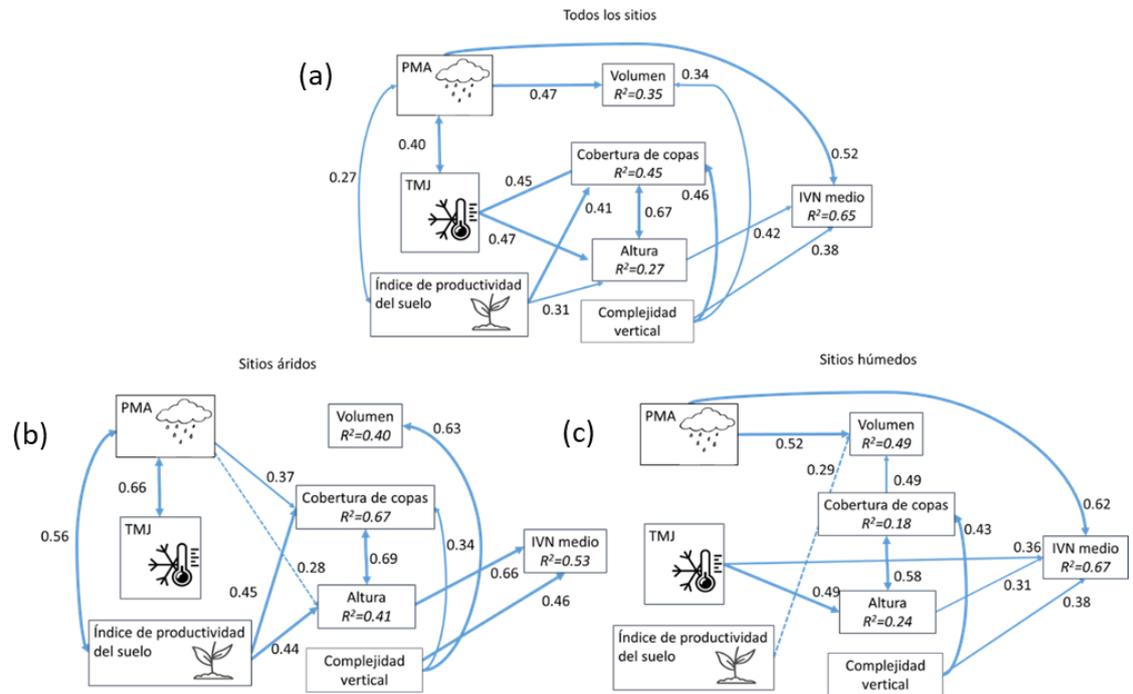
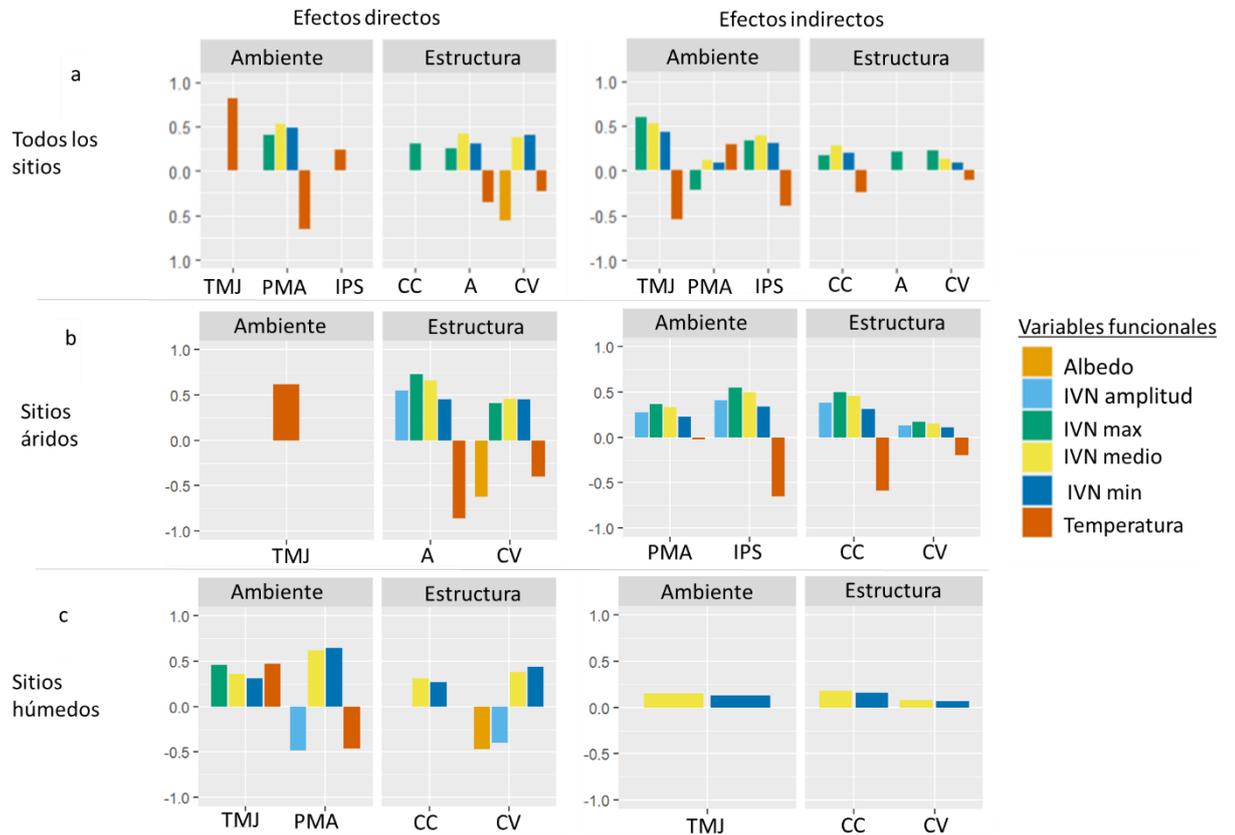


Figura 4.4. Análisis SEM para (a) todos los sitios, (b) sitios áridos y (c) sitios húmedos, para el IVN medio. Los valores mostrados son los coeficientes de trayectoria estandarizados, que se corresponden con la anchura de las flechas. Las flechas de una punta representan trayectorias causales, mientras que las flechas de dos puntas representan trayectorias de correlación. Las líneas continuas indican efectos significativos, y las líneas discontinuas, efectos no significativos. Los colores indican relaciones positivas (azul) o negativas (rojo). El R^2 ajustado para cada variable modelada se presenta en los recuadros de las variables.

Algunos patrones interesantes surgieron al comparar los SEM de los diferentes grupos de sitios. En primer lugar, en los tres grupos de sitios, casi todas las relaciones significativas entre las variables ambientales y estructurales con las variables relacionadas con el IVN fueron positivas (Figura 4.5 y Cuadro Apéndice C3-c). En segundo lugar, en los sitios áridos, no hubo relaciones significativas entre las variables ambientales y las variables relacionadas con el IVN, mientras que en los sitios húmedos la PMA y la TMJ tuvieron efectos importantes en la mayoría de ellas (Cuadro Apéndice C3-b-c). En tercer lugar, el volumen no tuvo efecto (directo o indirecto) sobre el funcionamiento del bosque

en ninguno de los grupos de sitios. Por el contrario, la altura del canopeo y la complejidad vertical fueron las variables estructurales con mayores efectos sobre el IVN medio y el IVN mínimo, en todos los grupos de sitios.



4.3.2. Efectos totales (directos + indirectos) en el funcionamiento de los bosques

En todos los sitios, la suma de los efectos directos e indirectos (i.e., efecto total) de las variables ambientales sobre las variables de funcionamiento del bosque fueron mayores que los de la estructura (66,8% vs. 33,2% respectivamente) (Cuadro 4.1). Tanto los efectos ambientales como estructurales del bosque tuvieron similares porcentajes de efectos directos e indirectos (48,7 y 51,3% (ambientales), y 48,9 y 51,1% (estructurales), respectivamente). Para las variables ambientales, los efectos indirectos también tuvieron similar proporción vía variables estructurales como ambientales. En los sitios áridos, la estructura explicó el 52% del total de los efectos sobre el funcionamiento (en su mayoría directos, 56%), mientras que el 48% restante fue explicado por las variables ambientales, en su mayoría indirectos (79%) (Cuadro 4.1). Asimismo, la mayoría de estos efectos indirectos fueron mediante la intermediación de variables estructurales (82%). En los sitios Húmedos ocurrió lo contrario, ya que las variables ambientales tuvieron la mayoría de los efectos sobre el funcionamiento (68,4%) y en su mayoría directos (87%), mientras que el resto correspondió a los efectos estructurales (principalmente por la complejidad vertical). Sin embargo, al igual que en los sitios áridos, los efectos indirectos ambientales fueron preponderantemente vía variables estructurales.

Cuadro 4.1. Efectos totales, directos e indirectos de las variables ambientales y estructurales sobre el funcionamiento de los bosques en los sitios Todos, áridos y húmedos obtenidos de los SEMs. Los efectos indirectos del ambiente se encuentran a su vez diferenciados en indirectos vía variables estructurales, y vía variables ambientales.

Grupo de sitios	Clase de var. explicatorias	Efectos parciales	Efectos directos	Efectos indirectos	Efectos totales	% Ef. Parciales	% Ef. parciales directos	% Ef. parciales indirectos	Efectos indirectos (vía var. estructurales)	Efectos indirectos (vía var. ambientales)
Todos	Ambiente	3.74	1.82	1.92	5.6 (100%)	66.8%	48.7%	51.3%	1.02 (52.5%)	0.9 (48.9%)
	Estructura	1.86	0.91	0.95		33.2%	48.9%	51.1%	-	-
Áridos	Ambiente	2.96	0.62	2.34	6.21 (100%)	47.7%	20.9%	79.1%	1.93 (82.5%)	0.41 (17.5%)
	Estructura	3.25	1.83	1.42		52.3%	56.3%	43.7%	-	-
Húmedos	Ambiente	2.21	1.93	0.28	3.23 (100%)	68.4%	87.3%	12.7%	0.28 (100%)	0 (0%)
	Estructura	1.02	0.53	0.49		31.6%	52%	48%	-	-

4.3.3. Relaciones entre el ambiente y la estructura del bosque

Todas las relaciones significativas encontradas entre las variables ambientales y estructurales fueron positivas en los tres grupos de sitios (Figura 4.4). Las variables estructurales fueron mejor predichas en los sitios áridos con el 67%, 41% y 40% de la variación explicada en CC, altura y volumen (Figura 4.4-b). La PMA mostró en todos los grupos de sitios al menos un efecto significativo sobre la estructura del bosque, mientras que la TMJ no presentó ninguna asociación directa en el SEM Árido, así como el IPS en el SEM Húmedo. En todos los grupos de sitios, CC y altura presentaron correlaciones fuertes y positivas, y también se encontraron correlaciones positivas entre PMA-IPS y PMA-TMJ en los modelos de todos los sitios y de los sitios áridos.

4.3.4. Matrices de correlación entre las variables ambientales, estructurales y funcionales para los distintos grupos de sitios

Con relación al conjunto de datos de todos los sitios, las variables estructurales altura, CC y proporción de retornos presentaron correlaciones positivas con todas las

variables ambientales (PMA, TMJ e IPS), mientras que el volumen solo presentó correlación positiva con PMA y la CV negativas con la TMJ y el IPS (Figura 4.6). Con respecto a las variables funcionales, se observó que el IVN medio, mínimo y máximo se correlacionaron positivamente con la PMA, la TMJ y con todas las variables estructurales. En cambio, para la amplitud del IVN se observó que las correlaciones fueron más débiles, y aquellas más importantes fueron la correlación positiva con el IPS y la negativa con la CV. En cuanto al albedo, este presentó las mayores correlaciones con las variables estructurales CV, volumen y proporción de retornos de manera negativa. Por último, la TS presentó correlaciones altas y negativas con PMA, CV y volumen, y positivas con TMJ.

Entre los sitios áridos y húmedos se observaron algunas diferencias en las matrices. Primero, en los sitios áridos las correlaciones entre las variables estructurales y las ambientales fueron positivas y mayores que en el grupo de todos los sitios, mientras que en los sitios húmedos éstas fueron menores (principalmente con PMA e IPS). Segundo, con respecto a las variables relacionadas al IVN, en los sitios húmedos estuvieron menos correlacionadas con las variables estructurales que en los áridos, y en el caso de la amplitud la relación con las variables estructurales y la PMA cambiaron de signo (se observaron correlaciones negativas mientras que en los sitios áridos fueron positivas). Esto apoya los resultados observados en los SEMs donde en los sitios áridos la estructura explicó más el funcionamiento que las variables ambientales, mientras que en los sitios húmedos ocurrió lo contrario.

Aunque los resultados no son idénticos al comparar estas matrices de correlación con los resultados obtenidos en los SEMs, se puede observar un alto grado de

coincidencia. Por ejemplo, en el caso del IVN medio, en los SEMs se vio afectado de manera directa por la PMA en todos los sitios y en los sitios húmedos, pero no en los áridos. Esto coincide en la menor correlación observada del IVN medio con la PMA para los sitios áridos (corr. en todos los sitios= 0.5, corr. en húmedos= 0.4, y corr. en áridos= 0.3). En el caso del albedo, en todos los modelos SEMs fue afectado negativamente por la CV, y en las matrices se puede observar que esta correlación (en todos los casos = - 0.3) fue la más alta en comparación con el resto de las variables. Con respecto a la TS, al analizar todos los sitios, se puede observar tanto en el SEM como en las matrices que la relación con la PMA fue negativa, al igual que en los sitios húmedos. En cuanto a los sitios áridos, la PMA no mostró efectos importantes sobre la TS en el SEM y en la matriz no se mostró asociada (correlación cercana a cero), mientras que las variables estructurales fueron más relevantes en ambos análisis, a diferencia de en los otros grupos de sitios.

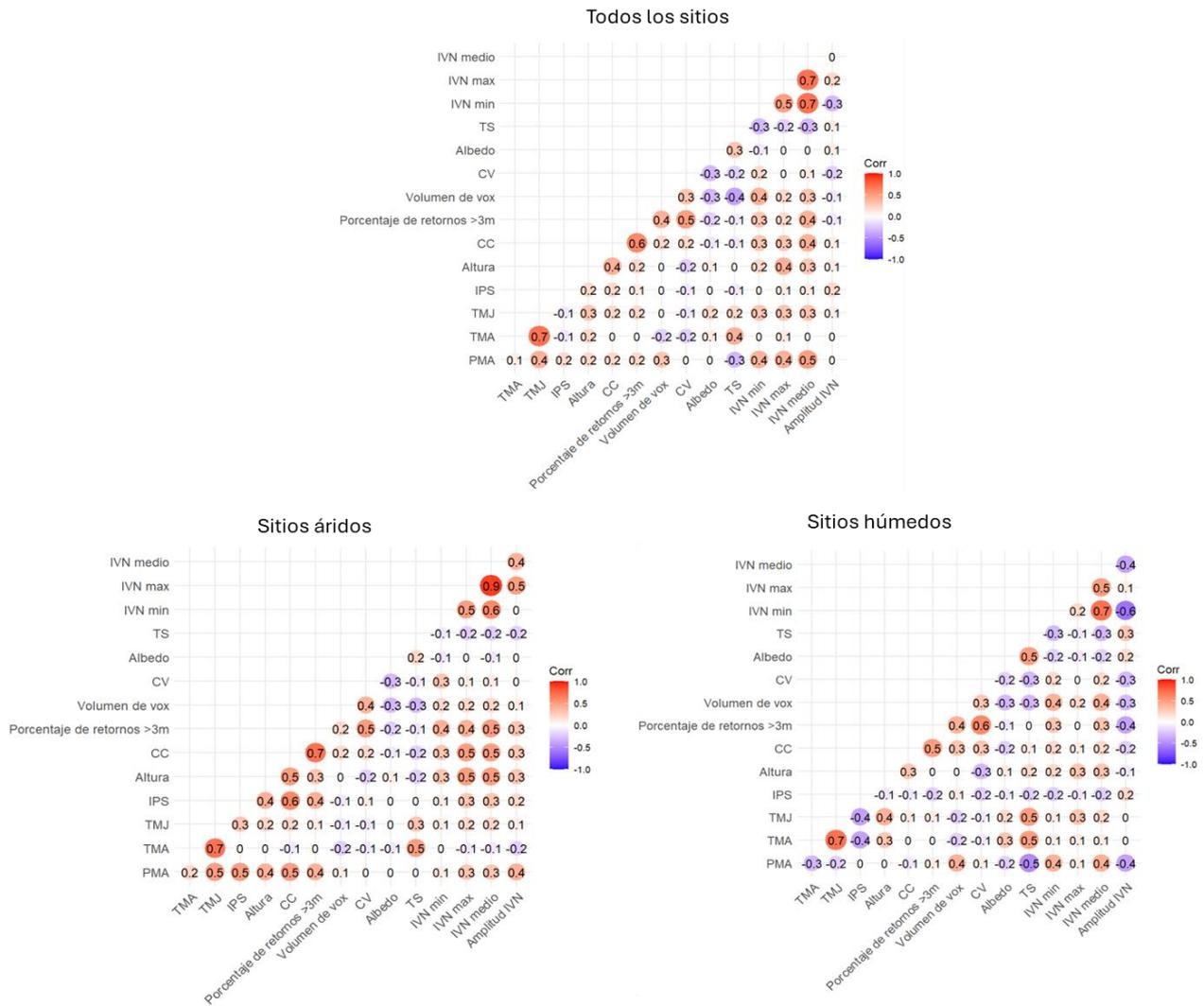


Figura 4.6. Matrices de correlación entre todas las variables (ambientales, estructurales y funcionales) para cada grupo de sitios.

4.4. Discusión

Los resultados derivados de los modelos de ecuaciones estructurales utilizados en este capítulo sugieren que la relación entre el funcionamiento, la estructura y el ambiente climático y edáfico de los bosques chaqueños varía según el atributo funcional analizado y el rango del gradiente ambiental considerado. Así, el IVN de los bosques áridos,

semiáridos y subhúmedos estuvo asociado de manera directa tanto a la dotación de recursos ambientales, como a la estructura del bosque. Sin embargo, para el IVN del conjunto de sitios con menor disponibilidad de agua las características estructurales de los bosques fueron más importantes que la dotación de recursos mientras que en los sitios húmedos ocurrió lo contrario (ambiente más importante que estructura). Con respecto a los otros dos atributos funcionales analizados, el albedo se asoció exclusivamente a la estructura, independientemente de la porción del gradiente de disponibilidad de agua considerado, mientras que la temperatura superficial se asoció principalmente al ambiente, salvo en los bosques áridos donde se asoció más a la estructura. Si bien por un lado la complejidad de estos resultados dificulta la generalización de las conclusiones, permite proponer hipótesis que contribuyan a avanzar con el conocimiento de la relación entre la estructura y el funcionamiento de los bosques chaqueños.

4.4.1. IVN

La disponibilidad de agua fue el principal control ambiental del IVN medio, máximo y mínimo con efectos directos entre 0,40-0,65, mientras que, en general, la temperatura media de julio y las condiciones edáficas ejercieron su control de manera indirecta a través de la estructura del bosque. Estos hallazgos coinciden con estudios previos donde se observó que sitios con mayor PMA presentaban valores de IVN más altos. Por ejemplo, en investigaciones llevadas a cabo en áreas protegidas de Argentina, que incluyeron la región chaqueña, se reportó una relación positiva entre la PMA y el promedio anual del IVN (Garbulsky & Paruelo, 2004). De manera similar, diversos estudios realizados en

África encontraron una relación lineal analizando espacialmente el promedio anual del IVN y la PMA entre los 200 y 600 mm anuales, con una posterior saturación a mayores precipitaciones (Martiny et al., 2007; Farrar et al., 1994; Fuller & Prince, 1996). En un análisis reciente sobre ecosistemas tropicales secos a nivel mundial, se observó también una relación positiva entre el promedio anual del IVN del 2005 al 2016 y la PMA ($R^2 = 0,71$) (de la Peña-Domene et al. 2022). A diferencia de los resultados presentados en esta tesis, el estudio de de la Peña-Domene et al. (2022) encontró una correlación negativa entre el promedio anual del IVN y la temperatura mínima promedio del mes más frío ($R^2 = 0,47$). Los autores explicaron esta relación negativa por la inclusión de vastas áreas tropicales donde las temperaturas son cercanas al óptimo para el crecimiento vegetal, y por lo tanto no son un factor limitante. En estas zonas, temperaturas más altas pueden provocar estrés hídrico, afectando negativamente el IVN (Huang et al., 2019). En contraposición, en la región chaqueña, la vegetación sí está limitada por la temperatura, ya que se ha observado una relación positiva entre la temperatura del mes más frío con la acumulación de biomasa (Gasparri y Baldi 2013). Por otra parte, las relaciones entre el IVN y la temperatura promedio pueden variar según la especie, lo que sugiere que las características fisiológicas y estructurales de éstas influyen en la respuesta observada (Piedallu et al., 2018; Charru et al., 2017). Esto coincide con lo observado en la tesis, donde la temperatura mostró efectos indirectos sobre el IVN, mediado principalmente por características estructurales de la vegetación (i.e. altura y cobertura de copas).

Al considerar por separado los sitios con distinta condición hídrica, se observó que la temperatura de julio tuvo efectos positivos sobre el IVN sólo en los bosques húmedos ($PMA > 600$ mm). La falta de efectos de la TMJ sobre el IVN en los bosques

áridos ($PMA < 600$ mm) podría explicarse por la alta y positiva correlación entre la TMJ y la PMA (0,66), siendo esta última la que mostró efectos en la estructura y subsecuentemente en el IVN. La combinación precipitación-temperatura es fundamental para la vegetación ya que determina la disponibilidad de agua y la cantidad de radiación incidente, factores esenciales para la fotosíntesis. Mayores temperaturas aumentan la demanda atmosférica y la evapotranspiración potencial, lo que aumenta la demanda de agua por parte de las plantas. En el caso que la precipitación satisfaga la mayor demanda de agua asociada al aumento de la temperatura, la productividad primaria, y probablemente el IVN, sería mayor. En ese caso, aspectos poblacionales y/o de la comunidad (por ejemplo, identidad de especies, disponibilidad de propágulos, etc.) pasarían a tener una mayor importancia relativa en la determinación de la productividad primaria (Taylor et al. 2017).

En los bosques áridos (< 600 mm) el IVN no estuvo asociado de manera directa a las variables ambientales, sino a la estructura de la vegetación. La precipitación y el índice de productividad del suelo afectaron al IVN de manera indirecta, a través de la estructura (altura y cobertura del bosque). Esto podría estar relacionado con la hipótesis del efecto inverso de la textura que plantea que en sitios áridos y semiáridos la textura del suelo determina la productividad primaria (Noy-Meir, 1973). Esta hipótesis propone que la vegetación en zonas áridas que crece en suelos de textura gruesa experimenta menor estrés hídrico que aquella que crece en suelos de textura fina, ya los suelos de textura gruesa favorecen la infiltración y disminuye la pérdida por evaporación directa. En los resultados de este capítulo se observó que el índice de productividad del suelo tuvo efectos positivos sobre el IVN, lo cual resulta lógico ya que las condiciones edáficas

determinan la conductividad hidráulica, y la proporción de agua que se verá infiltrada (y la profundidad de infiltración), evaporada, escurrida y/o retenida por el suelo. Los efectos positivos del suelo sobre el IVN fueron mayores en los bosques áridos que en los húmedos, lo que es coherente ya que la calidad/textura del suelo es más relevante en sitios con poca disponibilidad de agua que en sitios donde ésta abunda (Zhu et al. 2022, Zhu et al. 2023). Además, árboles más altos y con mayor volumen presentan raíces de mayor profundidad, pudiendo tener acceso al agua acumulada de precipitaciones anteriores, mientras que la vegetación herbácea y leñosa de menor porte con raíces más superficiales dependen de los pulsos de precipitaciones (Gasparri et al. 2010). Esto se observó en los bosques subtropicales, donde la biomasa leñosa explicó un 15% la variabilidad estacional de la vegetación, y específicamente en los bosques chaqueños se asoció a un inicio más temprano y a una mayor duración de la estación de crecimiento (Blundo et al. 2018). Por otro lado, los bosques altos y con mayores coberturas de copas presentan una mayor heterogeneidad estructural, y por lo tanto una mayor captación y eficiencia en el uso de los recursos, lo que resulta relevante en condiciones de baja disponibilidad de agua (Hardiman et al. 2011, LaRue et al. 2023, Gough et al. 2020).

La asociación positiva entre las variables ambientales y el IVN también se observó en los bosques húmedos ($PMA > 600$ mm), sin embargo, las variables ambientales, especialmente las climáticas, tuvieron mayores efectos que la estructura del bosque. Esto sugiere que en bosques húmedos el ambiente limita más al IVN que la estructura. Una posible explicación de esta diferencia entre los bosques áridos y los húmedos la proveen los mecanismos de complementariedad de nichos y competencia. La complementariedad de nichos establece que un mayor número de especies resulta en una mayor productividad

del ecosistema debido a un mayor uso de los recursos, la reducción de la competencia y/o aumento de relaciones de facilitación (Tilman 1999). Aunque esta teoría refiere a la diversidad de especies, también se podría aplicar a la heterogeneidad vertical de la vegetación (Ali et al. 2019b, Park et al. 2019). Cabe aclarar que la heterogeneidad estructural está correlacionada con la diversidad de especies (distintas especies presentan distintas características estructurales y aumentan la heterogeneidad estructural) y con las condiciones ambientales, estado de desarrollo de las plantas, edad, disturbios, o historia de uso (es decir, misma/o pocas especies de diferente altura, profundidad de raíces, cantidad de follaje, estado de salud) (Ehbrecht et al. 2021, Perles-García et al. 2021). Varios estudios han observado que la complejidad o heterogeneidad estructural de los bosques aumentó la productividad (Hardiman et al. 2011) y presentó mayores stocks de carbono (van der Sande et al. 2017), y aún más que la diversidad de especies (Ali et al. 2016; Park et al. 2019; Fotis et al. 2018). En este sentido, se podría hipotetizar que en los bosques áridos la estructura juega un rol más importante como intermediaria del efecto de las variables ambientales sobre la productividad debido a que en estos bosques existe una mayor complementariedad de “nicho estructural” que en los bosques húmedos, donde probablemente exista una mayor competencia o solapamiento de “nicho estructural”. Aunque ambos mecanismos ocurren en simultáneo (Cavanaugh et al. 2014), algunos estudios observaron que la complementariedad de nichos es un mecanismo más fuerte en ambientes estresantes, inestables o poco productivos (Paquette & Messier 2011, Ruiz-Jaen & Potvin, 2011). Es posible que en los bosques húmedos la capacidad de la vegetación leñosa para utilizar el agua precipitada esté saturada por una mayor competencia, independientemente de la estructura del bosque. Si fuera así, el IVN podría

aumentar con mayores precipitaciones durante la estación de crecimiento, lo que podría explicar por qué las precipitaciones fueron el control principal del IVN y sus efectos no fueron mediados por variables estructurales. Para poner a prueba esta hipótesis sería necesario evaluar en condiciones controladas la relación entre la diversidad de especie de los bosques, sus atributos estructurales y su impacto en el IVN.

4.4.2. Albedo y temperatura superficial

El albedo estuvo asociado solamente y de manera negativa a la complejidad vertical de la vegetación. Este resultado podría deberse a que mayores complejidades verticales también se asociaron a una mayor cobertura de copas y a un mayor volumen de la vegetación. Tanto el aumento de la cobertura de copas como el volumen suelen presentar un efecto negativo sobre el albedo debido a que absorben una mayor proporción de radiación que otras coberturas del suelo como vegetación herbácea o suelo desnudo (Alibakhshi et al. 2020, Kempes et al. 2011, Hovi et al. 2016, Kuusinen et al. 2016). En el caso de la temperatura superficial local, existieron diferencias según el rango de precipitación estudiado. En los bosques áridos la TS fue afectada principalmente por las variables estructurales, ya que bosques más altos, complejos y con mayores coberturas presentaron menores temperaturas superficiales, lo que coincide con lo observado en otros bosques del mundo (Frey et al. 2016, Klein et al. 2015). Con respecto a los controles ambientales, sólo la temperatura del aire de julio mostró una asociación positiva con la temperatura superficial local, mientras que la precipitación y el IPS tuvieron efectos negativos indirectos a partir del aumento en el valor de las variables estructurales. Por

otro lado, en los bosques húmedos se observó lo contrario, ya que la estructura de la vegetación no estuvo asociada a la TS mientras que si se observó un efecto negativo de la precipitación y positivo de la temperatura del aire de julio. Las asociaciones observadas entre la TMJ y la TS son coherentes, ya que sitios con mayor temperatura promedio del aire en el mes más frío es muy probable que presenten una temperatura media mayor de la superficie, aun cuando el rango temporal abarcado sea distinto.

El hecho de que la estructura sea más relevante que el ambiente en los bosques áridos y lo contrario ocurra en los bosques húmedos, coincide con lo observado en los modelos de IVN. Esto podría explicarse a partir de que las variables (ambientales y estructurales) que aumentaron el IVN medio, en consecuencia, podrían haber también aumentado la evapotranspiración del bosque, y por eso se observó una disminución de la temperatura superficial local. La asociación positiva entre la productividad de la vegetación con la ET ha sido observada en otros estudios (Marchesini et al. 2015, Marchesini et al. 2020), así como la asociación negativa entre la productividad de los bosques con la temperatura (Deng et al. 2018, Lee & Park 2020, Abdulmana et al. 2021). Lo llamativo fue que en los bosques húmedos la altura y la complejidad vertical (que aumentaron el IVN), no hayan tenido efectos negativos significativos sobre la temperatura superficial. Una posible razón o hipótesis a ello es que la ET de los bosques chaqueños esté determinada en mayor medida por el IVN máximo más que por su promedio, ya que las variables que afectaron al IVN máximo fueron las mismas que afectaron a la TS. Esto se basa en que tanto la ET como del IVN están asociados positivamente con el crecimiento de la vegetación, mayores precipitaciones, y mayores temperaturas del aire (Nosetto et al. 2020, Marchesini et al. 2020, Gao et al. 2023). Por ello es esperable que aquellos sitios que presenten una

mayor productividad también presenten mayor ET y mayor reducción en la TS. En ese caso, en los bosques húmedos, donde la altura y la complejidad vertical no tuvieron efectos significativos sobre el IVN máximo, no habrían aumentado lo suficiente la ET como para generar una disminución en la TS.

Al analizar los efectos combinados del albedo y la TS, en los bosques áridos se puede observar que, a pesar de que la complejidad vertical redujo el albedo (incrementando la captura de energía en el sistema), la temperatura superficial del bosque disminuyó. Varios estudios han documentado que los bosques más altos, con mayor biomasa, más cobertura y complejidad generan un enfriamiento local por un aumento de la energía utilizada para la evapotranspiración (Li et al. 2015, Bonan 2008^a, Marchesini et al. 2015, Klein et al. 2015). Por otro lado, también pueden hacerlo a partir del sombreado, ya que mediante la absorción y reflexión de la radiación en el canopy superior, mantiene a la vegetación inferior y suelo sombreados con menores temperaturas (Richter et al. 2022). Esto permite mantener la humedad del suelo (Speak et al. 2020, Martens et al. 2000), disminuir la velocidad del viento y presentar mayores eficiencias termodinámicas, lo que puede resultar en una amortiguación de los extremos de temperatura -temperaturas mínimas más altas y temperaturas máximas más bajas (Norris et al. 2012, Kovács et al. 2017). Un reciente estudio sugiere que en sitios áridos o estaciones secas el principal mecanismo de enfriamiento de los bosques se debe al sombreado del follaje (Ritcher et al. 2022). Por lo tanto, estos resultados sugieren que, en los bosques áridos, el efecto negativo de las variables estructurales sobre la TS pudo deberse al efecto combinado de una mayor evapotranspiración y un mayor sombreado, los cuales superaron el efecto de calentamiento por la disminución del albedo. Para poder desentramar estos procesos sería

necesario evaluar conjuntamente la radiación incidente debajo del canopeo y las tasas de evapotranspiración de los bosques.

Los resultados del modelo general, que combina los bosques áridos con los húmedos, mostraron que mayores precipitaciones y mayor índice de productividad del suelo beneficiaron las variables estructurales consideradas, y que el efecto final de las condiciones ambientales y estructurales sobre la temperatura superficial local fue de enfriamiento.

4.4.3. Integración de los resultados

Los resultados de este capítulo muestran que existen diferencias en la manera que se relacionan el ambiente, la estructura y el funcionamiento de los bosques chaqueños dependiendo de sus condiciones hídricas. Esto tiene implicancias tanto en el manejo de los bosques como en las consecuencias de los disturbios naturales, como el fuego, que provocan cambios estructurales en la vegetación. Además, es relevante para el estudio de los efectos del cambio climático sobre el funcionamiento del bosque debido a las modificaciones en las condiciones ambientales.

En general, en todos los bosques de la región chaqueña a menor complejidad, menor altura, menor cobertura, y menor volumen, menor será el IVN y mayor será el albedo. Sin embargo, la magnitud de estos cambios dependerá del rango hídrico considerado en el caso del IVN, mientras que para el albedo el efecto sería el mismo. Por ejemplo, la misma modificación estructural (debido por ejemplo a un rolado, tala, etc.) en los bosques áridos generarán una mayor caída de la productividad que en los bosques húmedos, mientras que la disminución en el albedo probablemente sea similar en ambos

casos. Esto sugiere que los bosques áridos son más sensibles a disturbios o intervenciones humanas que la de los bosques húmedos donde el IVN depende en menor medida de la estructura. Por otro lado, aumentos en las precipitaciones en la región debido al cambio climático (Ferrero y Villalba, 2019) no solo aumentaría la productividad de los bosques chaqueños, sino también disminuiría la sensibilidad de la productividad de los bosques áridos a cambios en su estructura (i.e. futuros disturbios). No obstante, en el escenario mencionado de aumento de la precipitación los bosques áridos podrían ser más disturbados por el hombre, ya que la mayoría de los disturbios en los bosques remanentes de la región chaqueña ocurren en bosques con precipitaciones mayores a 500 mm anuales, mientras que menos del 4% ocurren en bosques con menores precipitaciones (De Marzo et al. 2021).

Con respecto a la temperatura superficial, en los bosques áridos las intervenciones o disturbios generarían un aumento de la temperatura, mientras que en los bosques húmedos el efecto final no es evidente, ya que la relación estructura-temperatura no fue significativa. A pesar de estas incertezas, el modelo general (utilizando todos los sitios de la región chaqueña) indica que reducciones en la altura del bosque y su complejidad vertical generan un aumento en la temperatura superficial. Esto sugiere que, en el contexto de cambio climático, sería prudente contar con bosques con altas complejidad vertical y altura para poder mitigar el futuro calentamiento global. Aun así, sería necesario analizar todas las relaciones y retroalimentaciones que existen entre el cambio climático y la vegetación, ya que, por ejemplo, el aumento del CO₂ en la atmósfera puede aumentar la eficiencia en el uso del agua por parte de la vegetación y reducir la evapotranspiración

(Keenan et al. 2013). Además, el cambio climático está aumentando la frecuencia de incendios como ya se ha observado en la región chaqueña (Bravo et al. 2010).

4.4.4. Consideraciones metodológicas

Los resultados presentados en este capítulo deben analizarse con precaución debido a una serie de supuestos y consideraciones metodológicas. En primer lugar, la distribución de parcelas no incluyó el sector más al norte de la región chaqueña (Formosa, norte de Salta), es decir, las conclusiones son válidas para los sectores centro y sur de la región chaqueña. En segundo lugar, se supuso que una serie temporal de tres años del IVN, albedo y temperatura es suficiente para caracterizar el funcionamiento de los bosques chaqueños. A su vez para la caracterización estructural de los bosques se han utilizado mediciones indirectas obtenidos durante el transcurso de dos años. Si bien los cambios estructurales relacionados al crecimiento del bosque son más lentos que los funcionales (Paruelo, 2008; Basualdo, 2019), no puedo descartar que en esos tres años no hayan ocurrido cambios estructurales debido a disturbios naturales o intervenciones humanas. Para robustecer estos resultados sería conveniente realizar un estudio a largo plazo donde además se controle la estabilidad de las variables estructurales del bosque (que no sea intervenido, sufra de incendios, etc.). En este capítulo, se optó por considerar un plazo funcional más corto para minimizar el supuesto de la estabilidad de las variables estructurales del bosque ya que no contaba con situaciones controladas.

Otra consideración es que la estructura del bosque fue definida a partir de variables que describen la vegetación leñosa, sin embargo, las variables funcionales estimadas no diferencian entre los distintos tipos de vegetación. Es decir, el IVN

estudiado corresponde a píxeles donde hay de manera mezclada tanto vegetación leñosa (arbustos y árboles) como herbáceas. Por lo tanto, los resultados aquí descritos integran la contribución al funcionamiento ecosistémico tanto de la vegetación leñosa como de la vegetación herbácea. Siguiendo este razonamiento, como en los sitios húmedos se observaron valores similares de IVN independientemente de la estructura de la vegetación leñosa, la vegetación herbácea podría haber compensado el efecto del cambio en la estructura de la vegetación leñosa sobre las variables de funcionamiento. De esta manera, los impactos directos del clima sobre el funcionamiento (no intermediados por la estructura de la vegetación leñosa) podrían ser indirectos a través de los pastos, no contemplados en el modelo. De ser así, de esta interpretación se desprende la hipótesis de que la importancia de la vegetación leñosa para determinar el IVN del ecosistema es menor en los sitios húmedos que en los áridos, ya que ésta puede ser compensada y reemplazada por la de las especies herbáceas.

En este capítulo se utilizaron algunas variables funcionales de relevancia ecológica para analizar un momento temporal específico a escala regional. No obstante, sería relevante contemplar en futuros estudios variables relacionadas a la composición de especies (diversidad, grupos funcionales) para evaluar la hipótesis propuesta en relación con el IVN (en bosques áridos existe una mayor complementariedad de nichos que en bosques húmedos donde probablemente exista una mayor competencia o solapamiento de nichos). Además, en el ámbito académico existe una discusión referida a los principales determinantes del funcionamiento de los bosques, si la diversidad o la estructura de la vegetación (Ali et al. 2019b). Los resultados de este capítulo aportan a

ese debate al proveer información estructural y funcional de los bosques chaqueños, un sistema particular y poco estudiado.

*Capítulo 5 - Impacto de la cobertura de copas sobre
el balance de energía de los bosques de la región
chaqueña*

5.1. Introducción

El calentamiento global es la principal consecuencia del cambio climático, y algunos de sus impactos son evidentes en la actualidad, tal como el derretimiento de los glaciares (Dussailant et al. 2019) o el aumento en la frecuencia de fuegos en bosques boreales (Hayes et al. 2011). Si bien el clima determina la existencia, el funcionamiento y la estructura de la vegetación (Murphy y Lugo 1986, Tao et al. 2016, Cabido et al. 1993), ésta también regula el clima a partir de dos mecanismos conocidos como la vía biogeoquímica y la vía biofísica (Jackson et al. 2008, Bonan 2008a). La vía biogeoquímica está relacionada a las modificaciones en el ciclo del carbono del ecosistema por parte de la vegetación terrestre, mientras que la vía biofísica a las modificaciones en el balance de energía del ecosistema debido a cambios en las propiedades de la superficie terrestre.

Por un lado, la vegetación puede tener influir en el calentamiento o enfriamiento mediante la vía biogeoquímica dependiendo de si el balance de carbono del ecosistema es positivo (libera carbono) o negativo (secuestra carbono), respectivamente. Por ejemplo, el aumento de la biomasa vegetal representa un caso de balance negativo ya que el carbono (C) atmosférico es fijado a los tejidos vegetales mediante el proceso de fotosíntesis mientras que su disminución constituye un caso de balance positivo debido a la liberación de C a la atmósfera a partir de los procesos de descomposición, herbívora o combustión. La importancia de la vía biogeoquímica radica en que el dióxido de carbono (CO₂) es un gas con efecto invernadero, es decir, absorbe y reemite la radiación infrarroja proveniente de la superficie de la tierra, las nubes y la atmósfera, aumentando la temperatura de la superficie y de la atmósfera baja (IPCC, 2014). La concentración actual

de CO₂ en la atmósfera es 49% mayor a la época preindustrial (416 ppm, <https://www.noaa.gov/>; 1850 ~ 280 ppm respectivamente), lo que genera el calentamiento global. El secuestro de C por parte de la vegetación, y en particular la leñosa, implica una menor concentración de este gas en la atmósfera, lo que genera un efecto de enfriamiento el cual es relevante en el contexto de cambio climático (Bonan 2008a). Por lo tanto, cambios en la vegetación terrestre, ya sea por disturbios naturales, intervenciones humanas o cambios en el uso del suelo, tienen impactos en el ciclo de carbono y la vía biogeoquímica, lo que podría resultar en una mitigación (balance negativo) o contribución (balance positivo) al calentamiento global.

La radiación que llega a la superficie de la tierra puede hacerlo como radiación de onda corta y onda larga. La diferencia entre la energía entrante y saliente del ecosistema se denomina radiación neta (R_n) y se calcula como la diferencia entre las entradas y salidas de las radiaciones de onda corta y larga (Ecuación 3).

$$R_n = R_{OC}^{\downarrow} - R_{OC}^{\uparrow} + R_{OL}^{\downarrow} - R_{OL}^{\uparrow} \quad (3)$$

donde R_{OC}^{\downarrow} es la radiación de onda corta entrante y R_{OC}^{\uparrow} la saliente, y R_{OL}^{\downarrow} y R_{OL}^{\uparrow} la radiación de onda larga entrante y saliente respectivamente.

El balance de energía de cualquier superficie u objeto es dinámico y tiende a buscar el equilibrio. Lo que mantiene este balance en equilibrio es la temperatura superficial (TS) (Bonan 2008b; Bright et al. 2015), ya que la energía emitida por un objeto depende de su temperatura. Según la Ley de Stefan-Boltzmann, la energía que emite un cuerpo negro, es decir, un objeto ideal que absorbe y emite toda la radiación incidente (y en todas las longitudes de onda), es proporcional a la cuarta potencia de su temperatura.

Así, por ejemplo, el aumento en la temperatura global debido al aumento en la concentración de CO₂ en la atmósfera y la consecuente mayor cantidad de energía retenida en el sistema planetario, a su vez aumentará la emisión de radiación del planeta, restableciendo el equilibrio a una temperatura mayor a la registrada previo al aumento del CO₂.

Mientras que la radiación de onda corta depende del *albedo* (proporción de energía reflejada por una superficie), siguiendo la Ley de Stefan-Boltzmann, la radiación de onda larga entrante depende de la temperatura del aire (Ecuación 4), y la saliente de la temperatura de la superficie terrestre (Ecuación 5), donde ϵ_a y ϵ_s son la emisividad del aire y superficie respectivamente, T_a y T_s la temperatura del aire y superficie respectivamente, y σ la constante de Stefan-Boltzmann. Así, el balance de energía también puede describirse como en la Ecuación 6. Cabe aclarar que tanto el albedo como la emisividad de la superficie (ϵ_s) dependen de las características de la superficie, siendo el albedo el más variable.

$$R_{OL}^{\uparrow} = \epsilon_a \times \sigma \times T_a^4 \quad (4)$$

$$R_{OL}^{\downarrow} = \epsilon_s \times \sigma \times T_s^4 \quad (5)$$

$$R_n = R_{OC}^{\downarrow} \times (1 - \text{albedo}) + \sigma (\epsilon_a \times T_a^4 + \epsilon_s \times T_s^4) \quad (6)$$

Además, la R_n puede ser particionada a nivel de superficie. Cuando la radiación (energía) llega a la superficie se transmite a capas inferiores del suelo por medio del flujo de calor en el suelo (G), calienta el aire por medio del flujo de calor sensible (H) y

transforma el agua líquida del suelo a vapor por medio de la evapotranspiración (flujo de calor latente, L) (Ecuación 7). Debido a que el balance de energía tiende al equilibrio, la magnitud de la radiación neta de una superficie terrestre tiende a ser equivalente a las magnitudes de H , L y G (Bright et al. 2015).

$$R_n = G + H + L (ET) \quad (7)$$

Sin embargo, existen forzamientos radiativos (diferencias entre energía absorbida por la superficie y la energía de onda larga devuelta al espacio) que generan un desbalance de energía y obligan a que se encuentre un nuevo balance, pero a distinta temperatura. Por ejemplo, los gases con efecto invernadero generan un forzamiento (o desbalance) radiativo ya que aumentan la energía que es reemitida a la tierra que proviene de la superficie terrestre. Esto significa que es mayor la energía que entra al sistema que la que sale, y en consecuencia aumenta la temperatura de la tierra. Aunque la magnitud del desbalance total (de distintos forzamientos radiativos) es muy pequeño, el aumento de energía $-R_n-$ que queda en la tierra está aumentando y generando el calentamiento global. Se estima que un 90% del exceso de energía se acumula en los océanos, aumentando su temperatura (Bindoff et al. 2007).

Una de las propiedades biofísicas más importantes es el albedo ya que describe la cantidad de energía que es absorbida por el ecosistema (R_n) y puede tener efectos en el clima local y regional (Dickinson, 1983). Los bosques, por ejemplo, suelen presentar valores bajos de albedo, lo que implica una mayor absorción de energía que otras coberturas del suelo (ej. cultivos, herbáceas, suelo desnudo, Henderson-Sellers y Wilson 1983), y podrían generar un aumento en la temperatura de la atmósfera cercana a la

superficie (Kueppers et al. 2007; Anderson-Teixeira et al. 2012; Claussen et al. 2001). Sin embargo, los bosques también pueden enfriar ya que suelen tener una mayor ET (aumento de L) debido a que presentan raíces más profundas, lo que les permite una mayor captación de agua que las herbáceas (Jackson et al. 2008, Bonan 2008a). Además, estudios han observado que los bosques tienen una mayor rugosidad que los arbustales y la vegetación no leñosa (pastizales, cultivos), lo cual les confiere una mayor eficiencia de la convección térmica, facilitando la remoción del calor y el consecuente enfriamiento de la superficie (Zhao y Jackson 2014, Rotenberg y Yakir 2010, Lee et al. 2011). Debido a ello, el reemplazo de bosques por vegetación herbácea está asociado, por lo general, a una disminución en la transpiración promedio anual (Leblanc et al. 2008, Noretto et al. 2012) y a un aumento en la proporción de suelo descubierto con alto albedo y baja rugosidad (Jackson et al. 2008, Houspanossian et al. 2017), que resultará en un enfriamiento o calentamiento según si el efecto del albedo con respecto a la ET es menor o mayor respectivamente.

La vía biogeoquímica y la biofísica ocurren a distintas escalas espacio-temporales. La vía biogeoquímica opera a escala global ya que el CO₂ emitido se mezcla de manera homogénea en la atmósfera, y sus impactos son a largo plazo debido a que el CO₂ se acumula mientras que sus flujos de entrada a la atmósfera sean más altos que los flujos de salida de ésta (Anderson-Teixeira et al. 2012). Por el contrario, los impactos de la vía biofísica son principalmente locales y se mantendrán en el tiempo mientras perduren los cambios en la ET, rugosidad y albedo asociados a cada cobertura del suelo (Anderson-Teixeira et al. 2012, Zhao y Jackson, 2014). A pesar de que estas vías actúan a diferente escala espacio-temporal (Bonan 2008a), ocurren en simultáneo y se encuentran

interconectados por relaciones de retroalimentación positivas y negativas. Por ejemplo, en zonas tropicales, una disminución importante de la ET debido a la deforestación de los bosques puede evitar la formación natural de nubes bajas, lo que podría aumentar la radiación incidente y las precipitaciones locales, afectando también el ciclo del carbono (Shukla et al. 1990, Dickinson y Kennedy 1992, Werth y Avissar, 2002). En cambio, en los bosques boreales la disminución en la cobertura de copas resulta en un enfriamiento local muy importante debido al aumento del albedo, el cual puede intensificarse si el suelo estuviese cubierto por nieve (alto albedo), y a su vez, promueve la expansión del hielo marino, lo que también enfría al ambiente (Bonan et al. 1992; Claussen et al. 2001). Por lo tanto, los efectos netos de ambas vías sobre la temperatura local y global pueden ser tanto de enfriamiento como de calentamiento dependiendo de las características específicas de la vegetación de cobertura y de las condiciones climáticas de la zona (Duveiller et al. 2018). Por ello, un mismo cambio en la estructura de la vegetación, como por ejemplo en la cobertura de copas, puede tener resultados distintos según la zona geográfica (latitud, presencia de nieve, etc.) (Claussen et al. 2001). Sin embargo, los acuerdos y organizaciones internacionales suelen contemplar únicamente la vía biogeoquímica (emisiones y secuestro de CO₂), mientras que la vía biofísica no ha recibido la misma atención (Jackson et al. 2008, Zhao y Jackson 2014). Esto resalta la relevancia de estudiar ambas vías para tener una visión más completa de los impactos humanos sobre el clima.

En este estudio decidí utilizar la cobertura de copas como la variable estructural de los bosques ya que tiene implicancias en ambas vías estudiadas (en el stock de C y balance de energía). La cobertura de copas determina la cantidad de radiación

interceptada y agua transpirada por el estrato más alto de la vegetación, razón por lo cual su estimación es relevante para estudiar el balance de energía (Grimmond et al. 1996, Duveiller et al. 2018, Brovkin et al. 2013). Además, la cuantificación de la cobertura de copas permite identificar la ocurrencia de disturbios e intervenciones humanas que generalmente se asocian a una disminución en la cobertura, como se observó en los resultados del Capítulo 3. De esta manera, la caracterización de la relación de la cobertura de copas con los cambios en los componentes de la vía biofísica y biogeoquímica resulta relevante para estudiar de manera continua el impacto del cambio en la cobertura del suelo debido a intervenciones humanas sobre el clima.

En el caso de la vía biogeoquímica (del carbono), existen numerosos estudios que estimaron la biomasa de los bosques en la región chaqueña, sin embargo, estas estimaciones corresponden a distintas escalas y diferentes áreas de la región (Bonino 2006, Gasparri et al. 2010, Gasparri & Baldi 2013, Powel et al. 2018, Baumann et al. 2018, Fernández et al. 2020). Recientemente, un trabajo estimó que en los bosques de la región chaqueña argentina existen 2.4 Gton (± 0.53) de biomasa aérea (Pötzschner et al. 2022). Sin embargo, hasta donde tengo conocimiento, ninguno ha estudiado aún la contribución al calentamiento global debido a la disminución del stock de C, relacionado a la pérdida de cobertura de copas de los bosques en la región chaqueña.

En el caso de la vía biofísica, son muy pocos los estudios realizados en la región chaqueña, y en su mayoría se encuentran enfocados a los impactos causados por los cambios discretos en la cobertura/uso del suelo (Beltrán-Przekurat et al. 2012, Noretto et al. 2012, Houspanossian et al. 2013, Houspanossian et al. 2017, Marchesini et al. 2015). Por ejemplo, Beltrán-Przekurat et al. (2012) evaluaron los posibles efectos por el cambio

del uso y cobertura del suelo (de bosque nativo a cultivo de soja) a partir de un modelo climático regional atmosférico-biosférico acoplado y se observó una disminución en la rugosidad, en la profundidad alcanzada por las raíces y en el índice de área foliar, y un aumento en la temperatura superficial. Sólo un trabajo (el ya mencionado estudio de Marchesini et al. 2015) ha analizado los impactos en el balance de energía debido a modificaciones estructurales de la vegetación y mostró que la remoción de arbustos por la técnica silvopastoril del rolado generó disminuciones del 30% de la ET y entre el 15-20% de la productividad de la vegetación, y aumentos significativos del albedo y temperatura, en 15 sitios de la provincia de San Luis. Sin embargo, aún no se conoce la magnitud de estos impactos, estudiados de manera continua, a lo largo del gradiente de cobertura de copas (0-100%) y si pueden generalizarse a toda la región chaqueña.

El objetivo general de este capítulo fue analizar la relación de la cobertura de copas de los bosques chaqueños con el balance de energía y la temperatura local abarcando el amplio gradiente ambiental. Específicamente busqué: 1. caracterizar la relación entre la cobertura de copas y el albedo, ET y stock de C, 2. comparar la contribución de estos componentes al balance de energía total, y 3. analizar la relación de la cobertura de copas con la temperatura superficial y su asociación a los componentes del balance de energía. Para ello, se utilizó una metodología que combina el uso de drones, datos obtenidos con un escáner láser terrestre, y sensores remotos satelitales contemplando la variabilidad ambiental de la región chaqueña.

5.2. Metodología

5.2.1. Relevamiento de variables estructurales

Para la estimación de las variables estructurales del bosque se utilizaron los datos obtenidos a campo mediante drones y TLS (Capítulo 2). Se utilizaron todas las variables derivadas de los drones, es decir: la máxima, media, percentil 99, desvío estándar y coeficiente de variación de la altura del canopeo, y la cobertura de copas; mientras que, de las derivadas con el TLS, sólo se utilizó el volumen de voxel. En las Figuras 5.1 y 5.4 se pueden observar la distribución de los sitios relevados utilizados en este Capítulo.

5.2.2. Estimación de carbono

La estimación del stock de C del compartimiento aéreo de la vegetación -sin distinción de estado (vivo o muerto)- se realizó mediante la estimación del volumen leñoso a partir del volumen de voxel derivado de las nubes de puntos obtenidas con el TLS (Capítulo 2). El carbono total (ton C/ha) de cada parcela medida se calculó de la siguiente manera:

$$C_i = [(Vol_i \times D_i) \times R \times FC] \quad (8)$$

donde

C_i : es la densidad de C total (aéreo y subterráneo) de la vegetación de la parcela i , expresado en ton C/ha.

Vol_i : es el volumen del componente leñoso (vivo o muerto) de la parte aérea de la vegetación de la parcela i estimado con el TLS (volumen de voxel >1m), expresado en m^3/ha .

D_i : es la densidad de la madera estimada para la parcela i , expresada en ton/m^3 .

R : es un factor de conversión de biomasa aérea a biomasa total que tiene en cuenta la relación biomasa subterránea: biomasa aérea de 0,28 sugerida por IPCC para el bosque chaqueño (2006). En este caso $R = 1,28$.

FC : es la fracción de C presente en la biomasa vegetal. Siguiendo las sugerencias del IPCC (2006), el FC utilizado fue de 0,48.

Para estimar la densidad de la madera de cada sitio relevado, fue necesario estimar qué especies se encuentran presentes en las zonas de los sitios de TLS y de dron. Para ello, se asociaron los sitios a las parcelas del Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN) del 2021 más cercanas utilizando un buffer de 0.5 grados (~ 55 km) de los puntos de TLS y del centroide de las parcelas de dron (SAyDS, 2021). Una vez identificadas las parcelas del INBN que se correspondían a los sitios relevados, seguí la siguiente secuencia de pasos para la estimación de la densidad promedio para cada sitio de dron y TLS. Primero, a cada especie observada en las parcelas del INBN se le asignó su correspondiente densidad de madera (g/cm^3) obtenida de diversas fuentes (INTI 2003; Zanne et al. 2009). En los casos que no se encontró la densidad de la especie correspondiente en la bibliografía, se utilizó la densidad de madera de una especie similar (de la misma familia), y en los casos que la especie no estaba especificada en el inventario se le asignó la densidad promedio de todas las especies. Segundo, se calculó el promedio ponderado de las densidades de madera por la abundancia relativa de las especies en cada parcela del INBN. Por último, se estimó la densidad de madera promedio para cada sitio

de TLS y parcela de dron a partir de promediar la densidad relativa promedio de las parcelas del inventario que se encontraban dentro de los correspondientes buffers.

5.2.3. Estimación del stock de C de la vegetación relevada con drones

Para estimar el stock de C en las parcelas voladas con los drones, se utilizó un modelo que relaciona un conjunto de variables estructurales obtenidas a partir del SfM y el volumen de la biomasa aérea calculados a partir de los datos de TLS. Para generar dicho modelo se utilizaron los sitios en los cuales se contaba con mediciones de TLS y vuelos de drones (n=35) ya que se descartaron los vuelos 57 y 43 debido a problemas en su procesamiento (Figura 5.1).

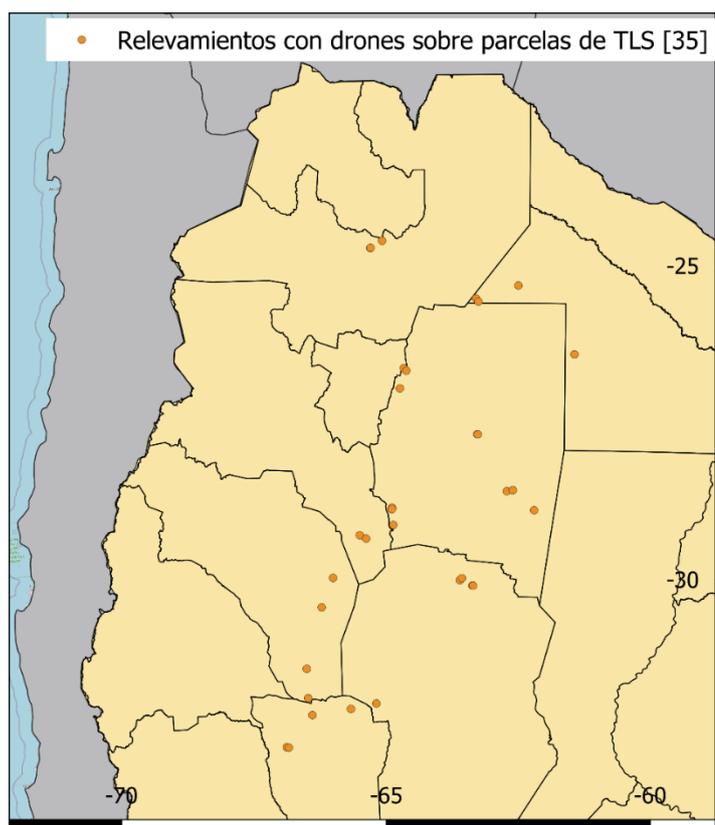


Figura 5.1. Distribución de las parcelas utilizadas para generar el modelo de carbono mediante el uso de datos de TLS y drones (n=35).

Esquemáticamente el desarrollo del modelo involucró:

1- Obtención de las variables independientes

Las variables comúnmente utilizadas para la estimación de biomasa leñosa a nivel regional son principalmente la cobertura de copas y diferentes métricas de altura de canopeo (Conti et al. 2013, Pearce et al. 2010, Rodriguez et al. 2021, Vega et al. 2022, Pötzschner et al. 2022). Un trabajo reciente utilizando drones observó que la cobertura de copas fue la mejor variable predictora de la biomasa aérea en los bosques del norte de la región chaqueña (Gobbi et al. 2020). En este trabajo la variable dependiente utilizada fue el volumen de voxel, la cual se encuentra estrechamente vinculada con la biomasa (Bienert et al. 2014; Demol et al. 2022), y las variables estructurales predictoras calculadas a partir de los Modelos de Altura de la Vegetación (MAV) fueron: máxima, media, percentil 99, desvío estándar y coeficiente de variación de la altura del canopeo, y la cobertura de copas. Estas variables se calcularon sobre el área circular de 10 m de radio desde el centro de la parcela medida por el TLS (y para la cual se contaba con la variable dependiente, es decir el volumen de la biomasa aérea). En todos los casos se utilizaron los vuelos que cubrían en su totalidad el buffer del TLS. Dado que los MAV fueron generados con una resolución espacial de 0.5 m, la cobertura de copas de árboles se calculó como el porcentaje de los píxeles dentro del área circular cuyo valor de altura fuese igual o mayor a 3 m.

2- Generación del modelo

Dado que la variable dependiente (volumen de voxel) se relacionó de manera no lineal con la mayoría de las variables independientes se realizó la transformación logarítmica a la variable dependiente para aproximar simetría y heterocedasticidad en los residuos del modelo. Luego se dividió el conjunto de datos totales (n=35) en entrenamiento (n=25) y validación (n=10). A partir de los datos de entrenamiento se generaron distintos modelos para predecir el volumen de voxel a partir de las variables predictoras (máxima, media, percentil 99, desvío estándar y coeficiente de variación de la altura del canopeo, y la cobertura de copas). El mejor conjunto de variables predictoras fue aquel que minimizó el RMSE estimado usando los datos de validación. El modelo seleccionado obtuvo un ajuste (R^2) de 0.57, incluyó como variables independientes el coeficiente de variación de la altura y el percentil 99 de altura, y cumplió con todos los supuestos (normalidad multivariada, no-multicolinealidad entre las variables, asimetría Skewness y de Curtosis, y heterocedasticidad) (Ecuación 9).

$$\log(\text{Volumen de voxel (m}^3\text{/Ha)}) = Cvar_Alt + Alt_p99 \quad (9)$$

Para comparar los valores de volumen de voxel predichos con los drones contra los observados con el TLS, y así cuantificar el error, se volvió a transformar la variable dependiente a sus valores originales mediante la inversa del logaritmo (Figura 5.2). El RMSE de entrenamiento fue 16.62% mientras que el de validación fue de 18.85%, valores que se encuentran en el rango de los valores documentados en la bibliografía (Gasparri & Baldi 2013; Ferraz et al. 2016).

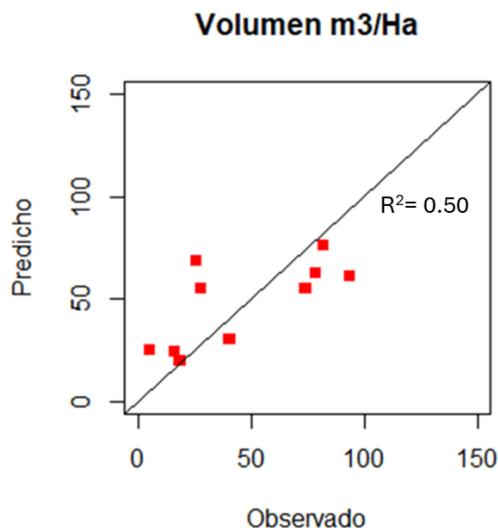


Figura 5.2. Ajuste de la estimación del volumen modelado (m^3/ha , predicho) a partir de las variables estructurales obtenidas de los drones y el volumen estimado a partir de las mediciones con TLS (observado) para las muestras de validación.

3- Estimación del stock de C en todas las áreas voladas con Drones

El modelo generado en el punto anterior se utilizó para calcular el volumen de la biomasa por hectárea en todas las áreas voladas. Para ellos se procesaron 155 vuelos de los 194 totales ya que el resto fueron descartados por distintas causas (errores de procesamiento, fotografías movidas por viento, solapamiento con otro vuelo de mejor calidad). Se generó una grilla con celdas de 10 m sobre los MAVs, y a cada celda se le calcularon las mismas métricas utilizadas en el modelo (coeficiente de variación de la altura, percentil 99 de altura) y la cobertura de copas. Para pasar las estimaciones de volumen a estimación de stock de C por celda, se utilizó la misma ecuación que para el TLS (Ecuación 2). El volumen estimado se multiplicó por la densidad de madera correspondiente a cada parcela de dron, por el factor de conversión de biomasa aérea a

biomasa total ($R=1,28$) y, por último, por la fracción de C de la biomasa vegetal ($FC=0,48$), de manera de obtener la densidad de C total en ton/ha. Se estimó el stock de C para un total de 20886 celdas de 10x10 m con diferentes coberturas de copas (Figura 5.3).

Los valores de stock de C obtenidos para cada celda de todas las áreas voladas fueron transformados a un formato raster para poder superponer esta información con las variables de albedo, ET y TS.

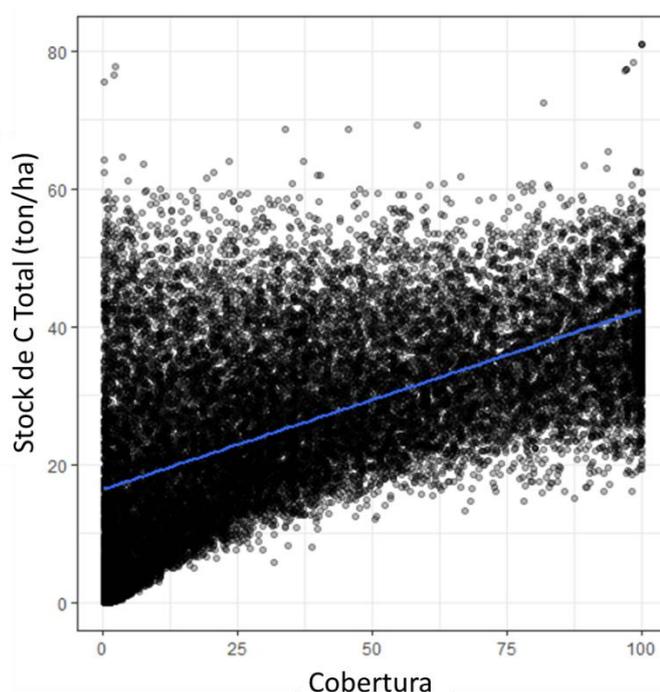


Figura 5.3. Stock de C (ton C/ha) estimado a partir de la información relevada por los drones a lo largo del gradiente de cobertura de copas. Cada punto representa una celda de 10 m de las parcelas voladas. La línea azul representa el ajuste de un modelo de regresión lineal simple.

5.2.4. Estimación de albedo, evapotranspiración y temperatura

Las tres variables en cuestión fueron calculadas de manera mensual para el período enero 2017 – diciembre 2019 a partir de imágenes Landsat 8, de 30 m de resolución espacial

(ver párrafos a continuación). Las series de tiempo presentaron entre 0 y 21 observaciones faltantes (promedio 7.9, mediana 9) de un total de 36 (12 observaciones x 3 años). Por ello, se decidió no utilizar aquellos vuelos que presentaron menos de 24 observaciones mensuales de Landsat 8 en los tres años considerados. Para el resto de los vuelos con más de 24 observaciones, se le ajustó a cada variable un modelo de regresión armónica de grado uno para completar las fechas sin observaciones, método que también es útil para eliminar valores atípicos (Roerink et al. 2000). Con la serie de tiempo modelada, se realizó el promedio de TS y albedo, y la sumatoria de ET de todos los meses para cada año, y finalmente se realizó el promedio del período 2017-2019 para cada variable. Finalmente, para los análisis se utilizaron 100 de los 155 vuelos ya que el resto se descartaron por presentar pocas observaciones (n=27) o problemas de co-registración con las imágenes Landsat (n=28). Como se puede observar en el mapa final de vuelos utilizados, la región norte quedó sub-muestreada en relación con el mapa inicial (Figura 5.4), debido a que ninguno de los vuelos realizados en Formosa pudo ser utilizado. En resumen, de los originalmente 1995 píxeles de 10 m de resolución, se utilizaron 1397, cubriendo una superficie de 13,97 has.

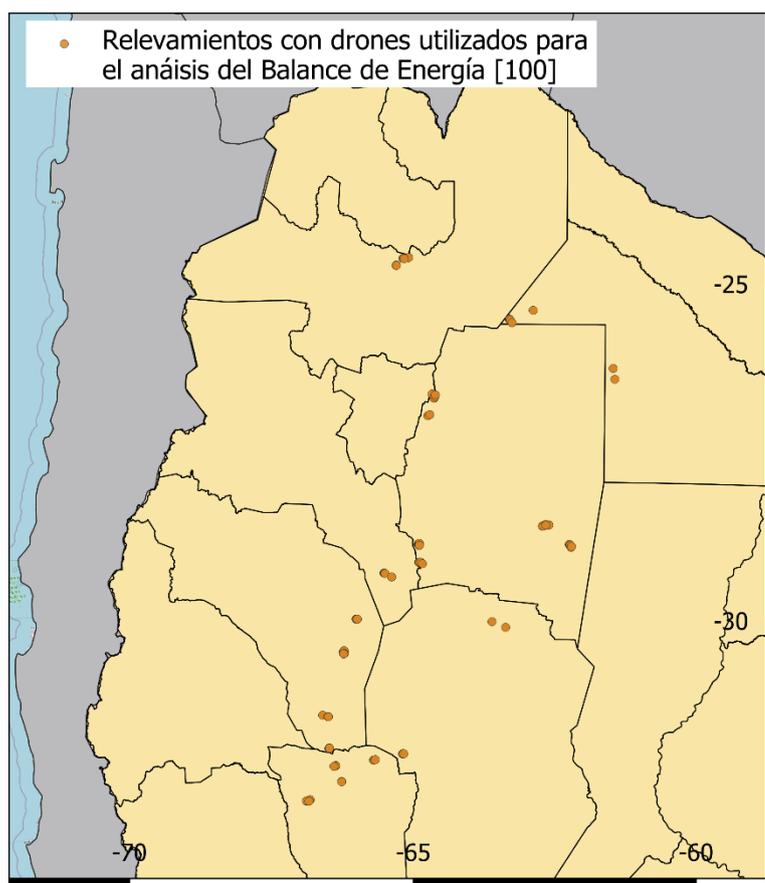


Figura 5.4. Distribución de las parcelas relevadas con drones y utilizadas para el análisis del balance de energía (n=100).

La TS mensual fue estimada con la misma metodología del Capítulo 4, a partir del uso de la banda térmica 10 de Landsat 8 (Barsi et al. 2014, Jiménez-Muñoz et al. 2014), y luego se calculó para cada sitio la TS media anual. Dado que en este trabajo se consideró un amplio gradiente ambiental (de precipitación y temperatura), también se analizó la relación entre la cobertura de copas y la temperatura del aire a 2 m de la superficie histórica media anual (TMA) obtenida de WFDEI (para más detalles ver sección 5.2.6. Análisis de datos).

Para estimar el albedo y la ET, utilicé el código abierto SEBALIGEE que utiliza imágenes provistas por el sensor OLI a bordo del satélite Landsat 8 para estimar estas variables con 30 metros de resolución espacial y 1 mes de resolución temporal (Mhawej & Faour, 2020) para el período considerado (enero 2017 – diciembre 2019). Este código pertenece a un conjunto de métodos que estiman ET basados en el Balance de Energía de la Tierra, llamados SEB por sus siglas en inglés (Mhawej et al. 2020), ya que la ET es calculada como el residual de la ecuación del balance de energía (Ecuación 9). Si se despeja LE en la Ecuación 6, la evapotranspiración puede ser estimada como el residual de la siguiente manera:

$$LE = Rn - H - G \quad (10)$$

SEBALIGEE utiliza distintas capas de información de libre acceso para obtener las variables requeridas para las ecuaciones, como las climáticas (ej. temperatura, humedad relativa y velocidad del viento- ERA5), de elevación y pendiente de la superficie terrestre (ej. SRTM), y clasificaciones del uso del suelo (ej. MODIS-MDC12Q1). Estas variables son utilizadas junto con información proveniente de bandas espectrales y térmicas de Landsat 8 para la estimación de la ET. Su cálculo además requiere estimar distintos productos intermedios como el IVN, el albedo, la TS, el índice de área foliar y el flujo de calor sensible (H). La expresión genérica del flujo de calor sensible es

$$H = \rho_a \times C_p \left(\frac{T_o - T_a}{rah} \right) \quad (11)$$

donde ρ_a es la densidad del aire (kg m^{-3}), C_p es el calor específico del aire a presión constante ($\sim 1,004 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$), rah (s m^{-1}) la resistencia aerodinámica a la transferencia de

calor, T_o la temperatura aerodinámica cerca de la superficie y T_a la temperatura del aire ($^{\circ}$ C) (Liou & Kar 2014). Es decir, el flujo de calor sensible que emite una superficie es directamente proporcional al gradiente de temperatura e inversamente proporcional a la resistencia. Dada la complejidad de obtener T_o , los modelos SEB estiman el delta de temperatura ($T_o - T_a = dT$) suponiendo una relación lineal del dT con la temperatura radiométrica de la superficie (estimada con sensores remotos a partir de la intensidad de la señal del infrarrojo). Además, utilizan una selección de píxeles fríos y calientes para la estimación de dT y consecuentemente de H . Los píxeles fríos y calientes corresponden a superficies de baja y alta temperatura respectivamente, y tienen como supuesto que en los píxeles fríos la energía es utilizada mayoritariamente por ET (y H mínima), mientras que en los píxeles calientes la energía será mayoritariamente de H (y ET mínimo) (Liou & Kar 2014).

SEBALIGEE selecciona píxeles fríos y calientes según su alto y bajo IVN respectivamente, y también utiliza los cuerpos de agua como píxeles fríos, ya que su capacidad de evapotranspirar es máxima (proveniente de evaporación, siendo la transpiración nula) (Mhaweji et al. 2020). Esto lo hace a partir de identificar los cuerpos de agua mediante la clasificación de la cobertura de suelo de MODIS. Sin embargo, dado que en la región chaqueña se observaron varios errores (otras coberturas del suelo eran clasificadas como agua), para este estudio se utilizó un polígono seleccionado en forma manual en la laguna de Mar Chiquita. Además, en la búsqueda automática de los píxeles fríos y calientes, agregué las clases de bosques, arbustales y sabanas, que originalmente estaban excluidas del código.

El albedo de la superficie es calculado en SEBALIGEE a partir del método PySEBAL (Pareeth, 2020; comunicación personal Mario Mhaweji) que utiliza las bandas de Landsat 8 (B) a partir de la siguiente ecuación:

$$\begin{aligned} \text{Albedo} = & 0.254 \times B2 + 0.149 \times B3 + 0.147 \times B4 + 0.311 \times B5 \\ & + 0.103 \times B6 + 0.036 \times B7 \times 0.0001 \end{aligned} \quad (12)$$

Para calcular el albedo con un paso mensual, primero se generó una imagen de la mediana de cada banda utilizando todas las imágenes Landsat existentes en el mes, y luego se calculó el albedo a cada píxel utilizando la mediana de cada banda.

5.2.5. Estimación del Balance de energía

Para calcular el impacto de las distintas coberturas de copas sobre el balance de energía y la TS local, se calculó el delta del Balance de Energía (dBE) para las áreas voladas. Esta variable caracteriza el desbalance energético debido a la contribución de los tres componentes bajo estudio (stock de C, albedo y ET). Su cálculo fue el siguiente:

$$dBE = -SW_{ref} - LE + FRc \quad (13)$$

donde SW_{ref} es la energía de onda corta reflejada a la atmosfera, LE es la energía utilizada (para evaporar agua) por la ET promedio anual (calor latente) y FRc es el forzamiento radiativo del stock de C. El término forzamiento radiativo (FR) es definido como “el cambio neto en el balance energético del sistema terrestre debido a alguna perturbación impuesta” (Myhre et al. 2013). El FR es muy utilizado ya que permite comparar, utilizando una misma métrica, los efectos en el calentamiento global a partir de distintos forzamientos (gases de efecto invernadero, cambios en el uso del suelo). En

este estudio el forzamiento considerado fue la disminución del stock de C, y se utilizó la fórmula del FR para estimar la energía que queda atrapada en el sistema debido a esa liberación del C a la atmósfera. El término de FRc aparece sumando ya que un aumento de éste significa una mayor cantidad de CO₂ en la atmósfera y de esta manera una mayor cantidad de energía queda atrapada en el sistema con el consecuente calentamiento global. Por el contrario, SWref y LE aparecen restando ya que su aumento genera una pérdida de energía y por ende el enfriamiento del planeta.

El FRc fue estimado utilizando la siguiente fórmula (Myhre et al. 1998):

$$FRc (W/m^2) = 5.35 \times \ln \left(\frac{1 + d[C]}{[C_0]} \right) \times 510 \times 10^{12} \quad (14)$$

donde d[C] es el cambio en la concentración de CO₂ atmosférico adjudicado al cambio de cobertura de cada píxel (en ppm) y [C₀] es la concentración de CO₂ actual (se utilizó 390 ppm), multiplicado por la cantidad de m² de la superficie de la tierra.

Para la estimación de d[C] primero se calculó para cada píxel el delta stock de C (dC) como la diferencia entre el percentil 99 del stock de C del área volada y el stock de C estimado del píxel (ton C/ha), dividido por 10.000 para llevarlo a ton C/m². Luego el dC se convirtió a ppm considerando que 1 ppm de concentración de CO₂ en la atmósfera corresponde a 2.123 Gt C (Joos et al. 1996), de modo que:

$$d[C](ppm) = \frac{dC}{2.123 \times 10^9} \quad (15)$$

La SWref (30 m de resolución espacial) fue estimada como el promedio anual del albedo estimado (30 m) multiplicado por el promedio anual de radiación incidente (2017-2019, imágenes del Global Land Data Assimilation System (GLDAS) con resolución

espacial de 27,83 km) correspondiente a la celda de 27,83 km que contenía el pixel analizado.

La LE se calculó considerando que 1 MJ m⁻² día⁻¹ tiene la capacidad de evaporar 0.408 mm día⁻¹ de agua y que 1 W/m² equivale a 0.0864 MJ m⁻² día⁻¹ (Allen et al. 1998).

Entonces:

$$LE (W/m^2) = \left(\frac{\left(\frac{ET \text{ mm}}{365 \text{ días}} \right)}{0.408 \text{ mm día}^{-1}} \right) / 0.0864 \text{ MJ m}^2 \text{ día}^{-1} \quad (16)$$

Para combinar la información proveniente de las capas de albedo, ET y TS (30 m) con la del stock de C (10 m) se realizó una grilla de 30 m a partir de la capa de albedo, y se extrajo para cada celda los valores de cobertura, stock de C, dC y FRc de los píxeles de 10 m que solapaban y su “ponderación”. La ponderación fue estimada como la proporción del píxel de 10 m dentro de la celda de 30 m. Aquellas celdas que no apoyaban totalmente con la capa de stock de C (10 m) (y por lo tanto presentaban menos información que el resto de las celdas) fueron descartadas. Todas las variables extraídas fueron multiplicadas por su ponderación y luego a cada celda se le calculó la suma de cada variable.

5.2.6. Análisis de datos

Una vez estimadas las variables de la vía biofísica (albedo, ET), de la vía biogeoquímica (stock C), balance de energía (dBE) y la TS, se exploró la relación de éstas a lo largo del gradiente de copas que presentaron los píxeles. Estas relaciones fueron analizadas a dos

niveles: 1. por vuelo, donde se utilizaron los valores promedios del conjunto de píxeles volados para cada una de las variables analizadas y, 2. a nivel de píxel, donde se utilizaron todos los píxeles y todos los vuelos juntos. Para analizar la relación de las variables dependientes con la cobertura de copas, se utilizó un modelo de regresión segmentada implementado mediante el paquete “segmented” de R. Este paquete permite identificar posibles umbrales en las relaciones estudiadas, donde los cambios en la pendiente del modelo indican puntos de quiebre que marcan transiciones en el comportamiento de las variables. La selección del número de puntos de quiebre o umbrales se realizó utilizando la prueba secuencial de hipótesis la cual puede estar basada en el Score Test o en el Davies Test, tal como se describe en el estudio de Muggeo (2020). Este enfoque permite identificar de manera óptima el número de puntos de quiebre (entre 0 y 2), evaluando si los modelos segmentados ofrecen una mejora significativa respecto a un modelo lineal simple. Se realizaron las pruebas con ambos tests (Score y Davies) y se utilizó el modelo con el menor BIC (Bayesian Information Criterion) para los casos donde diferían sus resultados.

Se utilizó la TMA histórica (WFDEI 1986-2015, ver Metodología en sección 3.2.2) para comprobar si había correlación entre la temperatura de los sitios y la cobertura de copas. Si la correlación existiese, habría efectos confundidos, ya que las diferencias en temperatura estarían explicadas por los sitios donde fueron realizados los vuelos en vez de por la cobertura de copas observada. En el análisis se observó una gran variabilidad de cobertura de copas para cada temperatura (Figura 5.), y el coeficiente de correlación de Pearson fue de -0,085. Esto permite concluir que las diferencias en la TS observadas no

estarán relacionadas a que las mayores coberturas de copas se encuentran en sitios más calientes y las menores en sitios más fríos, o viceversa.

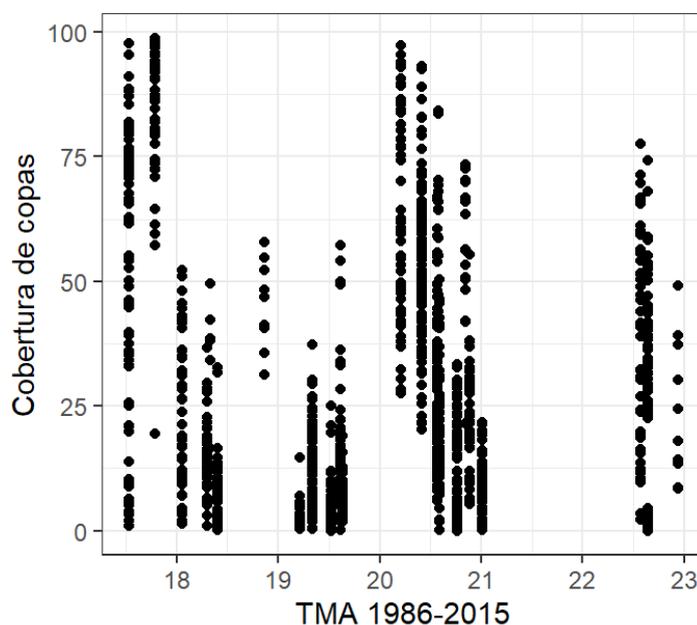


Figura 5.5. Relación entre la cobertura de copas (%) y la temperatura media anual histórica (1986-2015). Cada punto corresponde a un píxel de 30 m.

Para analizar la relación entre la TS y los distintos componentes del balance de energía se realizaron regresiones lineares simples entre la temperatura de años recientes (TS, 2017-2019) y el albedo, ET, stock de C, albedo.IR, eET y FRc, y se calcularon los valores de bondad de ajuste (R^2 ajustado).

5.3. Resultados

5.3.1. Respuestas del albedo, evapotranspiración y stocks de carbono al gradiente de cobertura de copas

Los patrones generales de los análisis mostraron respuestas similares tanto a nivel promedio de cada vuelo como a nivel de píxel (Figura 5.6). Se puede observar, a grandes

rasgos, que el aumento de la cobertura de copas estuvo acompañado por una disminución no lineal del albedo y a aumentos no lineales de la ET y stock de C.

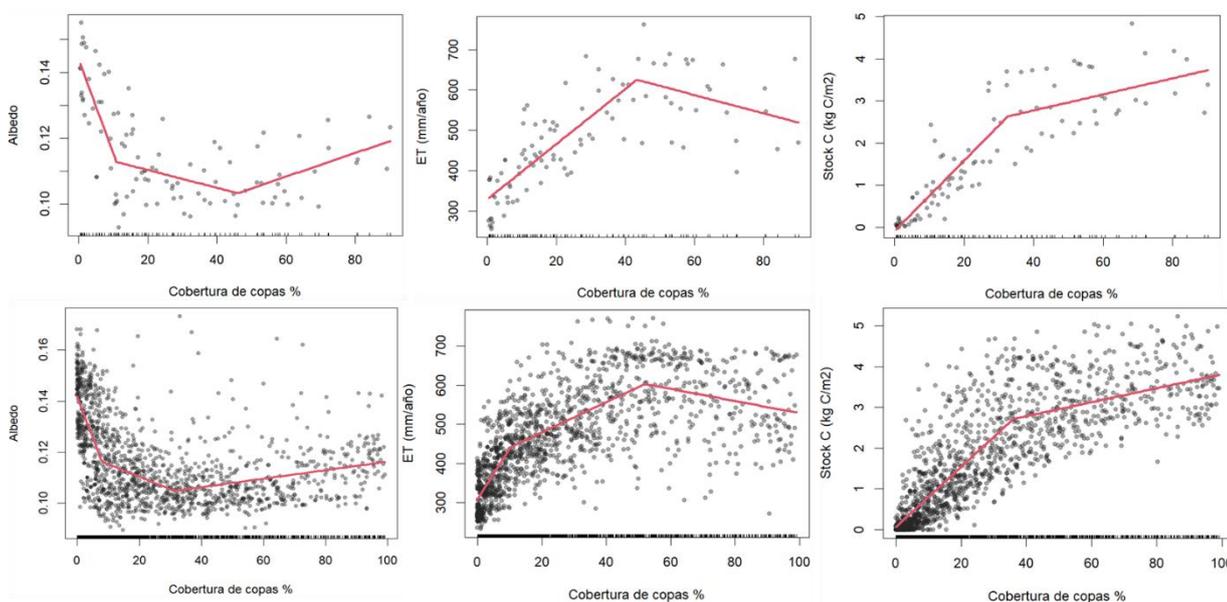


Figura 5.6. Arriba: Respuesta del (a) albedo (sin unidades), (b) evapotranspiración (ET - en mm/año), y (c) stock de carbono (kg C/m²) a lo largo del gradiente de cobertura de copas estimado con drones y modelado mediante regresiones segmentadas utilizando la prueba secuencial de hipótesis. Cada punto representa el promedio de estas variables por sitios (vuelo) $n = 96$. Abajo: lo mismo pero cada punto representa un píxel de 30 m, $n = 1397$. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado.

El albedo estimado para todos los píxeles varió dentro del rango de 0,09 a 0,17 y se observaron dos valores umbrales correspondientes al 10,8 y 45,9% de cobertura de copas en el análisis por vuelo, y a 7,7 y 31,2% en el análisis por píxel. En ambos análisis se observó que en los primeros dos segmentos (de 0 al segundo umbral) el albedo presentó una relación negativa con la cobertura de copas, la cual fue de mayor pendiente en el primer segmento (de 0 al primer umbral). En estos segmentos se observó una caída del albedo de 0,168 con 1% de cobertura a valores cercanos a 0,11 de albedo a 30% de cobertura. A partir del segundo umbral de cobertura de copas el albedo aumentó en

promedio hasta 0,12 aproximadamente (Figura 5.6). Los R^2 de estos modelos segmentados fueron de 0,57 en el análisis por vuelo y 0,44 en el análisis por píxel.

En el caso de la ET, se observó en el análisis por vuelo un solo umbral (43,3%), mientras en el análisis por píxel se observaron dos (10,2 y 52% de cobertura de copas). Sin embargo, los patrones fueron similares, ya que se observó en ambos una respuesta positiva de la ET al aumento de la cobertura de copas hasta un 43,3% y un 52% de cobertura en los análisis por vuelo y por píxel respectivamente, donde se puede observar que el promedio de la ET de los píxeles incrementó marcadamente de 300 hasta 600 mm/año (Figura 5.6). Por encima de estos umbrales de cobertura, la ET mostró un leve decrecimiento (media 550 mm/año, pendiente= -1,5 mm/cobertura aprox.). Los R^2 de estos modelos segmentados fueron de 0,64 en el análisis por vuelo y 0,58 en el análisis por píxel.

El stock de C presentó una variación de 0-5,2 kg C/m² a lo largo del gradiente de cobertura de copas y en ambos análisis (por vuelo y por píxel) se observó un valor umbral. La respuesta del stock de C y la cobertura fue positiva, con una pendiente pronunciada, mostrando un incremento promedio hasta aproximadamente 2,7 kg C/m² entre 0 y el 32,5% de cobertura en el análisis por vuelo, y hasta el 36% en el análisis por píxel. A partir de estos umbrales, el aumento se desaceleró, alcanzando un valor cercano a 3,8 kg C/m² con el 100% de cobertura (Figura 5.6). Los R^2 de estos modelos segmentados fueron de 0,80 en el análisis por vuelo y 0,74 en el análisis por píxel.

5.3.2. Respuestas del balance de energía y sus componentes al gradiente de cobertura de copas

El balance de energía (dBE) varió entre -77,68 y -39,81 (W/m²) entre 0 y 100% de cobertura de copas, y su media general fue de -56,58 W/m² (Figura 5.7). La relación del dBE con la cobertura de copas fue descendiente y de mayor pendiente hasta el umbral de 51,4% de cobertura de copas (pendiente= -0,3 W x m²/%cobertura). Superado este umbral la respuesta del dBE se mantuvo relativamente constante en valores cercanos a -65 W/m². El R² del modelo segmentado fue de 0,46. Este patrón es explicado principalmente por la contribución de la energía perdida por ET, la cual superó en magnitud a la absorbida por el albedo y FRc juntos.

El patrón de dBE fue similar al de la energía utilizada por la ET (eET, media -36,39 W/m²) la cual también disminuyó en los primeros 52% de cobertura (desde -20 a -45 W/m² aproximadamente), y a partir de este umbral presentó con un leve aumento (Figura Apéndice-D1). En el caso de la energía correspondiente al albedo (albedo.IR), ésta varió entre -38,4 y -17,5 con una media de -25,16 W/m², y presentó un aumento entre el 0 y el umbral de 53,3% de cobertura de copas, luego del cual descendió levemente (Figura Apéndice-D1). Por último, la energía correspondiente al FRc por la pérdida de biomasa leñosa (valores positivos) presentó valores en un rango de 0-14,6 y una media de 5 W/m², muy pequeños en comparación a los de eET y albedo.IR, por lo que no tuvo un mayor impacto en el dBE (Figura Apéndice-D1).

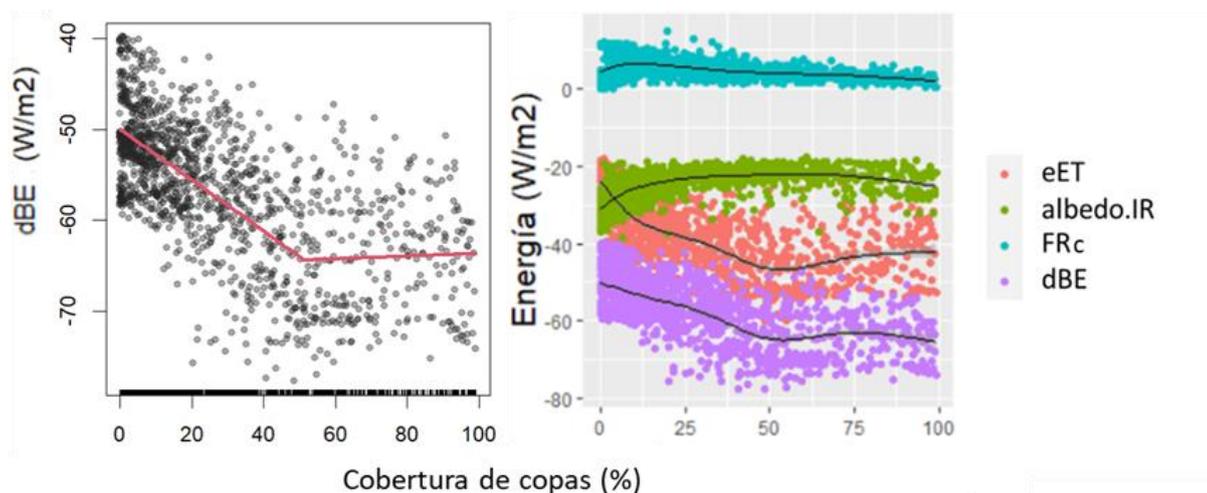


Figura 5.7. Izquierda: Balance de energía (W/m^2) a lo largo del gradiente de cobertura de copas. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado. Derecha: Energía (W/m^2) que pierde (valores negativos) y gana (valores positivos) el bosque a distintas coberturas de copa por distintos componentes del balance de energía (eET(rosa): energía utilizada para la evapotranspiración, albedo.IR (verde): reflejada hacia el espacio por el albedo, FRc (celeste): emitida debido a la disminución de la cobertura de copas). En violeta (dBE) se puede observar el balance de energía total (ampliado en figura de la izquierda).

5.3.3. Respuestas de la temperatura al gradiente de cobertura de copas y su asociación a los componentes del balance de energía

La TS presentó una media de $24,9^\circ\text{C}$, varió entre los $22,4$ y 28°C , y presentó una tendencia negativa con el aumento de la cobertura de copas a lo largo de todo el gradiente tanto a nivel de promedio por vuelo como a nivel de píxel (Figura 5.8). Sin embargo, en el modelo a nivel promedio de vuelo no se observó ningún punto de quiebre, mientras que en el análisis a nivel de píxel se observó uno al 5% de cobertura de copas. En este modelo el primer segmento presentó una pendiente pronunciada donde de 0 a 5% de cobertura la TS mostró una disminución en promedio de más de 1°C . A partir de este valor umbral la pendiente se suavizó y de 5% a 100% de cobertura la temperatura

disminuyó en promedio aproximadamente $1,5^{\circ}$. Los R^2 fueron 0,23 en ambos modelos (Figura 5.8).

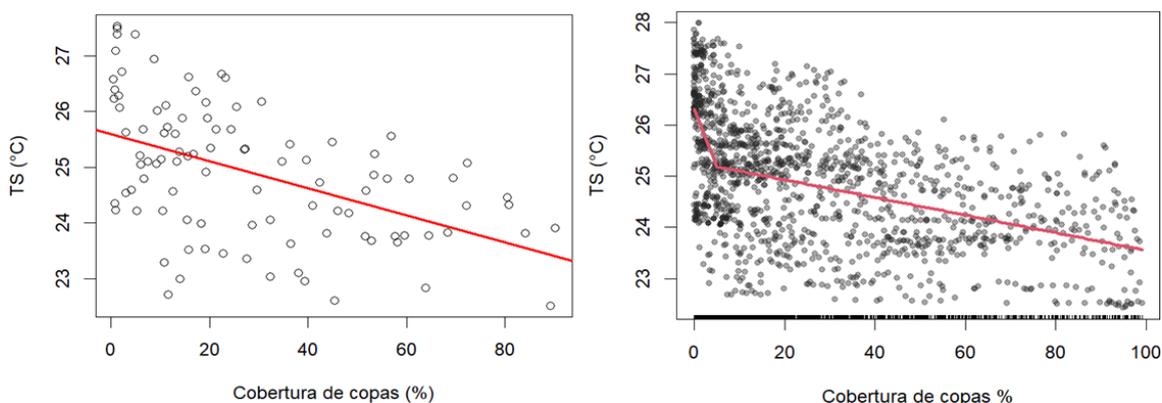


Figura 5.8. Relación entre la temperatura superficial (TS – en $^{\circ}\text{C}$) y la cobertura de copas estimado con drones, donde en la figura de la izquierda cada punto representa el promedio de TS por sitios (vuelo), y en la de la derecha cada punto representa un píxel de 30 m. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado, donde en la figura de la izquierda se trata de un modelo lineal simple ya que no se observaron puntos de quiebre.

La TS estuvo determinada principalmente por la evapotranspiración, la cual explicó un 59% de la varianza de la temperatura, y en segundo lugar por el albedo y el stock de carbono con menores ajustes (Figura 5.9). La temperatura superficial disminuyó de manera lineal con el aumento de la ET y el stock de C, mientras que aumentó con el albedo.

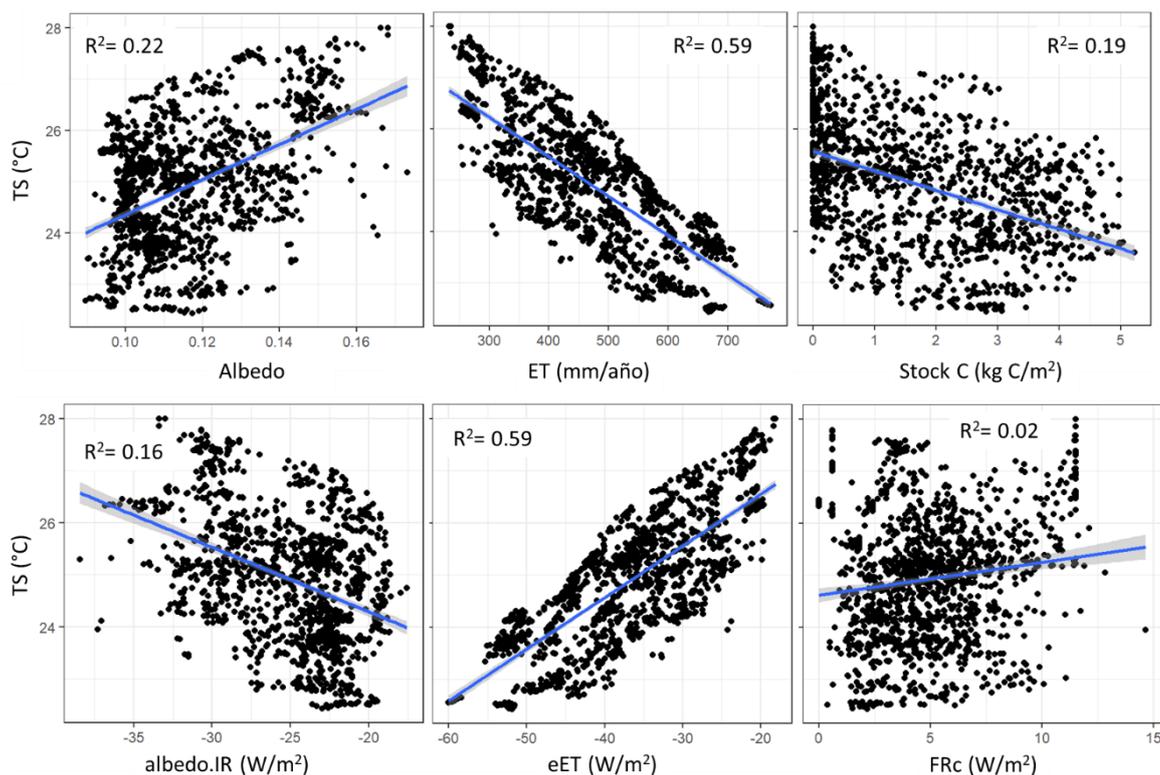


Figura 5.9. Relación de la temperatura superficial (TS – en °C) con, arriba: albedo (sin unidades), ET (mm/año) y Stock de C (kg C/m²), abajo: albedo.IR, eET y FRc, todos en W/m². Cada punto representa un píxel de 30 m. Las líneas azules representan el ajuste de las regresiones lineales simples, también mostrado a partir del R² ajustado, y las áreas grises los intervalos de confianza (95%).

Para simplificar la comparación en los extremos del gradiente de cobertura de copas, se compararon los píxeles con coberturas extremas: entre 0-5% y entre 95-100%. Se observó que a simple vista aquellos píxeles con menor cobertura de copas presentaron una media más alta que los píxeles de mayor cobertura tanto del dBE, como de la eET y FRc, y menor en el caso de la energía reflejada por el albedo (diferencias de 15.73, 17.07, 3.06, -4.4 W/m², respectivamente. Figura 5.10). Además, la variación de los datos, analizada como el rango intercuantil 25-75, fue más grande en los píxeles de alta

cobertura de copas para la eET, albedo.IR, y dBE, mientras que lo contrario ocurrió con el FRc (mayores rangos IC: 14.49, 5.2, 9.74, -4.88 W/m², respectivamente).

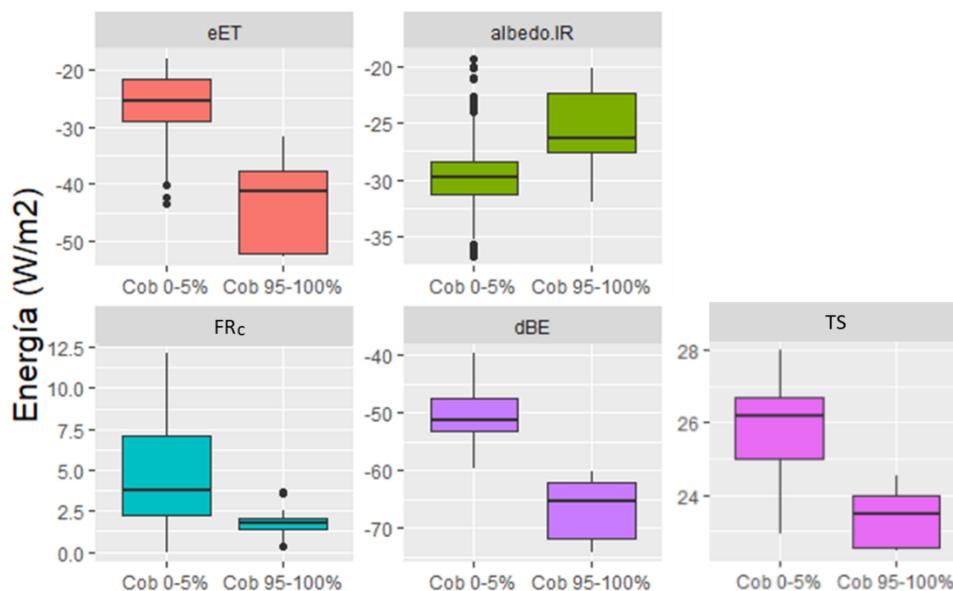


Figura 5.10. Comparación de los componentes del balance de energía, delta del balance de energía, y TS en los píxeles con valores extremos de cobertura (<5% y >95%).

5.4. Discusión

Las intervenciones humanas modifican la estructura de los bosques chaqueños (Capítulo 2), y de esta manera también afectan su funcionamiento (Capítulo 3). En este capítulo se observó que la disminución de la cobertura de copas de los bosques de la región chaqueña presentó relaciones no lineales con los distintos componentes del balance de energía. En general, la disminución entre 100% y 50% de cobertura de copas estuvo asociada a un aumento de la ET y una reducción del albedo. Aunque se observaron distintos valores umbrales, en general el 50% de cobertura de copas resultó un valor umbral del cambio en

las variables de respuesta. A su vez, el forzamiento radiativo del carbono disminuyó a lo largo de todo el gradiente de aumento de cobertura sin mostrar respuesta umbral. Además, se observó una disminución de la temperatura a lo largo de todo el gradiente de copas. El mecanismo principal de enfriamiento local de los bosques fue la vía biofísica, especialmente mediante el aumento de la ET, mientras que la vía biogeoquímica prácticamente no influyó a la temperatura.

En los siguientes párrafos propongo algunas hipótesis que potencialmente podrían contribuir a mejorar el entendimiento de los mecanismos involucrados en los patrones observados. Además, se discutirá el impacto de los bosques templados de la región chaqueña sobre la temperatura superficial local y la contribución de los distintos componentes del balance de energía.

5.4.1. Relación del albedo, evapotranspiración y stock de carbono con la cobertura de copas

La caracterización de las variables funcionales a lo largo de un gradiente continuo de cobertura de copas permitió describir los tipos de respuesta de los componentes del balance de energía a la ocurrencia de estrés o perturbaciones de los bosques secos del Chaco. La aproximación utilizada en este capítulo permitió la detección de umbrales y la cuantificación de los cambios en la sensibilidad del albedo, evapotranspiración, stock de carbono y temperatura superficial a cambios en la cobertura de copas, que no hubiese sido posible a partir de diseños pareados del tipo “bosque – no bosque” por ejemplo. Uno de los resultados más relevantes fue que la disminución de la cobertura de copas no tuvo un

comportamiento constante sobre el funcionamiento, sino que dependió del nivel de cobertura de copas del bosque. Esto indica que si se produce una modificación en la cobertura de un bosque debido a un disturbio natural o a un manejo específico (por ej. tala o rolado), los impactos en su funcionamiento pueden ser diferentes y de distinta magnitud dependiendo si el bosque originalmente tiene una alta cobertura o una baja cobertura.

El albedo disminuyó a lo largo del gradiente de coberturas hasta el umbral de 30% de cobertura aproximadamente, y a partir de allí mostró un pequeño aumento. Aunque la mayoría de estudios observaron relaciones negativas entre el albedo y variables estructurales (cobertura, LAI, altura, densidad de árboles), algunos observaron patrones crecientes del albedo con la cobertura de copas (Kuusinen et al. 2016 en bosques latifoliados, Yan et al. 2021 en bosques en su pico de crecimiento), y patrones similares al de este capítulo con una relación negativa del albedo hasta cierta cobertura y luego un leve aumento (Lukeš et al. 2014, al 50% de cobertura, en bosques de Píceas; Alibakhshi et al. 2020, al 70% de cobertura). En los bosques el albedo está determinado principalmente por la estructura de la vegetación, las especies presentes (tanto de árboles como del sotobosque) y el color del suelo (Zhang et al. 2022). Por ejemplo, las especies latifoliadas suelen presentar un mayor albedo que las coníferas (Lukeš et al. 2014), ya que las últimas presentan una estructura muy agrupada que hace que la radiación quede atrapada en el follaje (Rautiainen & Stenberg, 2005). En otros estudios observaron que el sotobosque y el suelo pueden contribuir hasta un 75% y hasta un 50% en la respuesta del albedo respectivamente (Hovi et al. 2016, Li et al. 2023). Sin embargo, un reciente estudio observó un aumento del albedo de los bosques con la cobertura de copas en la estación

de crecimiento (cuando las hojas reverdecen), y los resultados de su modelo indicaron que este aumento se debió al aumento de follaje (ya que las hojas son más claras que las ramas y troncos), y a la reducción de los espacios sombreados (Yan et al. 2021). Estos resultados también fueron observados en los resultados de modelos de albedo y vegetación globales (Li et al. 2022). Basado en esto, una hipótesis que explica el aumento observado del albedo en el rango 30-100% de cobertura de copas en este capítulo es que a partir del umbral, mayores coberturas de copas presentan una mayor proporción de follaje verde que de material leñoso expuesto y menor superficie sombreada, lo que resulta en un incremento del albedo. Para poner a prueba esta hipótesis se debería estudiar el albedo en distintas estaciones, y la cobertura de copas y áreas sombreadas. Una posible metodología para obtener la superficie sombreada y con materiales oscuros (leñosos), y aquella con materia brillante (follaje verde), sería a través de un análisis de segmentación de los ortomosaicos generados por los drones. Hasta donde tengo conocimiento no existen estudios que hayan analizado la respuesta del albedo ante la proporción de material leñoso/verde y área sombreada en la región chaqueña o bosques similares, por lo que su estudio en el futuro generaría un importante aporte al entendimiento del comportamiento del albedo y la radiación incidente en los bosques de la región.

Con respecto a la evapotranspiración, se observó un aumento a lo largo del gradiente de cobertura, desde 0% hasta aproximadamente 50%. A partir de este umbral, se observó una ligera disminución hasta alcanzar el 100% de cobertura. El aumento de la evapotranspiración con una mayor cobertura de copas coincide con lo observado para otros bosques del mundo (Alibakhshi et al. 2020). Aunque no existen estudios similares que analicen todo el gradiente de cobertura de copas en los bosques de la región chaqueña,

coincide con estudios que observaron que la evapotranspiración en el bosque nativo fue mayor que en bosques rolados con menor cobertura (Marchesini et al. 2015), así como en otros usos del suelo, como cultivos (Rodríguez et al. 2020), pastizales (Nosetto et al. 2021), y pasturas (Nosetto et al. 2020). El aumento de evapotranspiración en los bosques nativos con respecto a otras coberturas está relacionado a la mayor capacidad de los árboles de obtener agua por la profundidad de exploración de las raíces, su alto índice de área foliar (IAF) y la mayor rugosidad de los bosques, que aumenta el mezclado turbulento del aire y facilita la evapotranspiración (Lee et al. 2011, Breil et al. 2021).

Por otro lado, la leve disminución de la evapotranspiración a partir del valor umbral de cobertura de copas se puede hipotetizar que se debe a la disminución de la rugosidad de los bosques chaqueños a mayores coberturas. A partir de los modelos de altura de vegetación obtenidos con los drones se analizó un índice de rugosidad, el cual disminuyó a lo largo del gradiente de coberturas de copas (ver detalles y Figura Apéndice-D2). Ello puede estar relacionado a que los bosques densos pueden resultar más uniformes con respecto a la circulación del aire que aquellos de menor cobertura, menos densos, entremezclados con parche de pastos y que presentan cambios bruscos en la altura de la vegetación (Gao et al. 2021, Bannister et al. 2022, Bohrer et al. 2009). Bohrer et al. (2009) observaron como resultado de una simulación que el bosque con parches de pastos (menor cobertura de copas) presentó una mayor rugosidad que el bosque con mayor cobertura, manteniendo en ambos el mismo valor del índice de área foliar y altura. Por lo tanto, recomiendan tener en cuenta la heterogeneidad horizontal de los bosques en las estimaciones de rugosidad.

Con el fin de poner a prueba estas hipótesis, es fundamental estimar la rugosidad de los bosques con diferentes porcentajes de cobertura de copas. Para ello sería necesario realizar estimaciones a campo que podrían realizarse mediante mediciones del perfil vertical del viento, o utilizando datos recopilados por torres de covarianza de Eddy (Meier et al. 2022). Este análisis proporcionaría nuevos conocimientos en el campo de estudio, ya que hasta el momento no he encontrado ninguna investigación que aborde esta cuestión contemplando un gradiente continuo de cobertura de copas.

En el caso del stock de carbono, éste aumentó de a lo largo de todo el gradiente de cobertura de copas desacelerándose alrededor del 36% de cobertura. En otros bosques se ha observado que la curva sigue aumentando hasta un 100% de cobertura (Soenen et al. 2010), mientras que para la región chaqueña solo un estudio ha analizado el gradiente de cobertura, pero éste comprendió coberturas entre 0-60% y donde la respuesta de la biomasa fue un incremento lineal como se observó también en los resultados de este capítulo para este rango de coberturas (Gobbi et al. 2020). Es posible que la desaceleración de la respuesta del carbono a la cobertura de copas que se ha observado en este trabajo se deba a la altura elegida para considerar la cobertura. En el caso de los bosques dispersos, resulta lógico pensar que una mayor cobertura de copas se observe con una mayor cantidad de árboles y por lo tanto de carbono. En cambio, en bosques más cerrados, con mayor solapamiento de copas, es posible que si se hubiera utilizado una altura de corte más alta que 3 m (por ejemplo 5 m), se observe un mayor desacople de la curva (que el carbono siga aumentando a mayores coberturas). Sin embargo, se trataría de una situación de compromiso, ya que se perderían de vista aquellos árboles y arbustos más bajos para la estimación de carbono. Una discusión similar fue tenida en cuenta en

un trabajo donde observaron que la inclusión de la variable cobertura de copas en altura (a 27 m) en el modelo mejoró la estimación de carbono significativamente, aunque ésta fue estimada a mucha mayor altura ya que era un bosque tropical (Jucker et al. 2018).

La detección del umbral de cobertura para las respuestas funcionales del bosque tiene implicancias para el manejo y para las leyes que rigen los usos y manejos de los bosques chaqueños, ya que permite predecir y evaluar la magnitud y sentido de los impactos de diferentes intervenciones. La actividad más extendida actualmente en la región chaqueña argentina es el uso silvopastoril, donde se combinan especies arbóreas y herbáceas con animales para la utilización económica principalmente ganadera, y forestal (MAyDS, 2016). Los sistemas silvopastoriles comúnmente utilizan el rolado para la destrucción de la biomasa arbustiva y leñosa de menor porte, y la posterior siembra de pasturas; manejos que modifican la estructura de los bosques. En este contexto, la magnitud del impacto del rolado sobre el albedo y la ET será diferente a distintas coberturas de copas. Según un estudio la mayoría de los productores silvopastoriles dejan en pie una cobertura entre 25-40% (Kunst et al. 2008), lo que coincide con el 20-40% que indican a conservar los Ordenamientos Territoriales de Bosques Nativos en la mayoría de las provincias de la región chaqueña (Ley Nacional N° 26.331) (Ginzburg et al. 2022). Esto sugiere que, si originalmente el bosque cuenta con una cobertura mayor al 50% y luego pasa a 20% por manejos silvopastoriles, existiría una disminución aproximada 0,01 del albedo y de 100 mm/año de la ET. Caso contrario, si el bosque presenta originalmente una cobertura menor a 50%, presentaría un leve aumento del albedo y una disminución de ET de 150 mm/año. En general, una intervención que disminuya la cobertura de copas tendrá un mayor impacto sobre las variables funcionales y generará un mayor

calentamiento si sucede en bosques con coberturas entre 0-50% (aumento del albedo, disminución de la ET, y el consecuente aumento de la TS local) que si sucede en bosques con mayores coberturas.

5.4.2. Relación de la temperatura y balance de energía con la cobertura de copas

La temperatura superficial disminuyó a lo largo del gradiente de cobertura de copas, observándose un cambio de temperatura de aprox. de 2,5°C entre bosques con muy baja y muy alta cobertura. Estos resultados son novedosos ya que, hasta donde tengo conocimiento, no hay trabajos que hayan realizado un relevamiento para analizar esta relación de manera continua. Aquellos que lo hicieron suelen ser estudios urbanos, por lo que el contexto es diferente, especialmente por las diferencias entre suelo y superficies impermeables (Greene & Kedron 2018, Ziter et al. 2019). En cambio, la mayoría de los trabajos han estudiado el cambio de temperatura debido a la pérdida del bosque por el cambio de uso del suelo, usualmente al ser reemplazado por pasturas o cultivos. Éstos han observado que en los bosques tropicales la alta tasa de evapotranspiración y secuestro de carbono del bosque resultan en un enfriamiento; mientras que en los bosques boreales la baja ET y el bajo albedo comparado a la nieve de la superficie resulta en un calentamiento por parte de los bosques (Jackson et al. 2008, Swann et al. 2012, Snyder et al. 2004). Para el caso de los bosques templados, sin embargo, existe una mayor incerteza en la literatura, debido a que presentan una situación intermedia a éstos (Bonan 2008a, Jackson et al. 2008). A estas incertezas, se le agrega la complejidad de que los bosques de la región chaqueña se encuentran limitados por agua, ya que la flora nativa puede

utilizar la totalidad de las lluvias recibidas (Contreras et al. 2013, Santoni et al. 2010), y que la aridez puede modificar el balance de energía y la temperatura local. En zonas tropicales Feldman et al. (2023) observaron que, aunque en el 81% de la superficie vegetada la cobertura de vegetación generó un enfriamiento, en aquellas regiones más áridas (con 400 mm de precipitación anual y una dominancia de pastos y arbustos) también se observó un calentamiento (3%) debido a una reducción en la evapotranspiración. A pesar de ello, en este capítulo se observó una disminución de la temperatura debido a los bosques templados de la región chaqueña, y la disminución fue mayor a mayor cobertura de copas.

Los resultados sugieren que el enfriamiento de la vegetación por el aumento en la ET fue más importante que el calentamiento por la disminución del albedo, por lo que el impacto final de la cobertura de copas fue de disminución de la temperatura. El aumento en la ET se encuentra estrechamente vinculada a un mayor índice de área foliar, mayor profundidad de las raíces, y a la mayor rugosidad que presentan los árboles, lo que resulta además en un aumento del mezclado turbulento (Chen et al. 2020). El mayor impacto de la ET que del albedo concuerda con lo esperado para bosques templados y sub-tropicales, donde el aumento de energía absorbido por la cobertura boscosa y la consecuente disminución en el albedo se ve contrarrestada por la ET, y resulta en una disminución de la TS local (Rotenberg & Yakir, 2010, Prevedello et al, 2019). A diferencia de las variables de la vía biofísica (ET y albedo), la vía biogeoquímica, representada por el forzamiento radiativo del carbono, no contribuyó de manera significativa en el balance de energía, y por lo tanto tampoco tuvo grandes implicancias en la temperatura. Esto se condice a medias con un estudio reciente de Lawrence et al. (2022) que estimaron los

cambios en el albedo, ET, y TS debido a deforestaciones a escala global. Por una parte, contradice su conclusión de que en los bosques dentro de las latitudes 20° y 30° (en donde se encuentra la región chaqueña) los efectos de las vías biogeoquímicas y biofísicas se cancelaban, por lo que el efecto neto sobre la temperatura sería cercano a cero; ya que aquí la temperatura se vio disminuida a mayores coberturas. Pero, por otra parte, coincide en que el efecto de la vía biogeoquímica (FRc) en estas regiones es marginal, e insignificante al compararla con el efecto de las variables biofísicas.

Estos mismos resultados evaluados desde el balance de energía sugieren que el enfriamiento en los bosques de mayor cobertura (> 95%), en comparación a aquellos más dispersos (<5%), se debió a una diferencia energética de aproximadamente 15 W/m², presentando los últimos mayor energía en el sistema (mayor temperatura). Específicamente el albedo, mostró diferencias de 4 W/m² entre los extremos de cobertura de copas, generando un aumento de energía en aquellos con mayor cobertura. Este valor es similar a los 3 W/m² observados para los bosques templados y mucho menor al de los bosques boreales (20 W/m²) (Betts, 2000). Esto se debe a que los bosques boreales generan un mayor calentamiento que otros tipos de bosque debido a que la superficie se encuentra cubierta por nieve o hielo (muy alto albedo), y por lo tanto la contribución del albedo en el contraste bosque-no bosque es mucho mayor. En el caso de la región chaqueña, un estudio ha observado un cambio de 14 W/m² en la transición bosque-cultivo (teniendo en cuenta el balance de onda corta -albedo- y larga), por lo que la contribución del albedo cuantificada en este capítulo a lo largo del gradiente de cobertura de copas no parece tan importante con respecto a los casos que involucran transiciones de bosque a cultivos (Houspanossian et al. 2013). Sin embargo, tanto en ese estudio como en este

capítulo los sitios de menor cobertura de bosques resultaron en un aumento de la temperatura local promedio de 2,5°C. La menor temperatura que observaron en los bosques fue explicada por un posible aumento en la ET (Houspanossian et al. 2013), proceso que fue observado en esta tesis y que generó una salida de energía del sistema de 17 W/m². Además, se pudo observar que los mayores cambios en el balance de energía al pasar de bosques con baja cobertura a alta cobertura ocurrieron en el gradiente de 0-50% de cobertura de copas. Esto sugiere que los bosques en este rango de cobertura (0-50%) resultan críticos para regular la temperatura de los bosques chaqueños.

5.4.3. Consideraciones metodológicas

Cabe mencionar luego de lo expuesto, algunas consideraciones para tener en cuenta. En primer lugar, no se registró la composición florística de los sitios relevados. Por lo tanto, el stock de C se calculó utilizando valores de densidad de madera obtenidos en parcelas de censos forestales próximos que pueden no coincidir con el elenco de especies presente en los bosques relevados. En segundo lugar, se observó una dispersión en el stock de C para una misma cobertura, la cual puede deberse a diferentes abundancias de arbustos, ya que la cobertura de copas fue estimada a 3 m de altura mientras que para estimar el stock de carbono se utilizó el volumen por encima de 1 m (Figura 5.6). De esta manera, los arbustos entre 1-3 m de altura fueron tenidos en cuenta en la estimación del stock de C, pero no en la cobertura del bosque, lo que podría resultar en que pixeles con igual cobertura de copas presenten distintos valores de stock de C explicado por diferentes abundancias de arbustos. En tercer lugar, y con relación a lo explicado anteriormente, es

posible que las respuestas observadas entre las variables funcionales y la cobertura de copas presenten algún efecto confundido con respecto al sotobosque ya que puede ocurrir que sitios con alta cobertura de copas (de árboles) hayan tenido menor densidad de arbustos que sitios con medianas coberturas, o viceversa. Varios estudios han encontrado patrones de albedo contrarios a lo esperado en distintos tipos de bosques, lo que fue explicado por la variabilidad del sotobosque (Alibakhshi et al. 2019, Alibakhshi et al. 2020, Li et al. 2022). Estas consideraciones son importantes para estudios futuros, ya que podrían analizarse las mismas relaciones utilizando, por ejemplo, distintas alturas de corte para definir la cobertura del bosque.

Capítulo 6 - Discusión general

6.1. Introducción

En gran parte esta tesis surgió con la intención de caracterizar cuantitativamente diferentes atributos estructurales de los bosques chaqueños, y generar una base de datos que pueda ser utilizada en investigaciones futuras. Para ello se utilizaron un TLS y drones, por primera vez en la región chaqueña, que permiten la estimación de variables estructurales desde un nuevo enfoque, permitiendo relevar de manera más precisa variables difíciles de medir a campo (como la cobertura, altura) y habilitando el cálculo de nuevas variables tridimensionales como el número de retornos en altura, complejidad vertical, retornos por estratos. Con ello se describió a nivel regional la estructura del bosque chaqueño y sus controles climáticos y humanos (Capítulo 3), su interrelación con el ambiente y el funcionamiento en ambientes húmedos y áridos (Capítulo 4), y la relación de la cobertura de copas, variable estructural ecológicamente relevante, con el balance de energía (Capítulo 5).

Los resultados obtenidos representan un avance en la caracterización de la estructura de los bosques chaqueños, descritos aquí con nuevas variables tridimensionales. Además, en nuestra comprensión de los controles ambientales y humanos de la estructura de los bosques y sus consecuencias funcionales, ya que permitió estudiar los gradientes estructurales de manera continua. En este capítulo responderé las preguntas específicas de cada capítulo, analizaré los aportes novedosos con relación al conocimiento actual de la ecología de bosques nativos de la región chaqueña y algunas de sus implicancias teóricas y prácticas. Con perspectivas a futuro, integré las hipótesis propuestas en los capítulos precedentes y describí los vacíos de información encontrados con el fin de proponer nuevos estudios de investigación.

6.2. Respuestas a las preguntas y aportes novedosos de la tesis

Objetivo 1.

Pregunta 1. ¿Cómo es la estructura (i.e. altura del canopy, la cobertura de copas, la complejidad vertical, la densidad de puntos, la biomasa) de los bosques chaqueños? ¿Existe una correlación entre la clasificación fisonómica de las ecorregiones y la cantidad de biomasa y su distribución tridimensional?

En el Capítulo 3 se observó que la estructura de los bosques chaqueños es heterogénea: la altura varió entre 4,7-19 m, la cobertura entre 6-81%, la complejidad vertical entre 0,15-0,8, el volumen de voxel entre 0,15 y 139 m³ ha⁻¹, y los retornos variaron entre 0,9-49%. Uno de los principales resultados fue que el bosque chaqueño se encuentra tan intervenido que las unidades fisonómicas tal como las conocemos no representan unidades homogéneas desde el punto de vista estructural. Sólo el bosque del chaco árido fue más bajo y con menor cobertura que el semiárido y subhúmedo, como era esperable, aunque no presentó un volumen ni complejidad significativamente menores a los otras subregiones.

Pregunta 2. ¿Cómo cambian las variables estructurales a lo largo de gradientes de temperatura y precipitación?

La mayoría de las variables estructurales se asociaron positivamente a la precipitación y en menor medida a la temperatura. En el caso de la altura del bosque, ésta presentó una relación positiva con la temperatura de julio, aún más importante que con la precipitación, lo cual no ha sido observada en otros estudios. Sí se ha observado un aumento de la

biomasa del bosque a mayores temperaturas de julio, por lo que los hallazgos de esta tesis serían coherentes con esta observación previa (Gasparri & Baldi 2013).

Pregunta 3. ¿La estructura de los bosques chaqueños se ve igualmente alterada bajo un sistema silvopastoril con o sin uso del rolado?

El uso de pastoreo y rolado disminuyó la complejidad vertical, el volumen y los retornos por arriba de los 3 m de manera significativa. Sin embargo, sorprendentemente, no se vieron diferencias significativas en la cobertura de copas y altura de bosques con diferentes usos debido a la gran heterogeneidad observada, aunque sí aquellos bosques pastoreados y rolados presentaron menores mínimas de cobertura y altura.

Objetivo 2:

Pregunta 1. ¿El funcionamiento de los bosques chaqueños está mayormente controlado por su estructura o por las condiciones ambientales?

En el Capítulo 4 se observó que, considerando todos los sitios relevados, el funcionamiento de los bosques chaqueños se vio mayormente controlado por las condiciones ambientales (PMA, TMJ e IPS) que por su estructura.

Pregunta 2. ¿Dicha importancia relativa cambia a lo largo de un gradiente de disponibilidad de humedad?

En bosques áridos y húmedos de la región chaqueña la estructura la vegetación leñosa jugó roles distintos, siendo más importante en la determinación del funcionamiento en sitios áridos que en húmedos. Estos resultados son relevantes ya que indican que, en los planes de gestión de territorio y proyectos de conservación se debería priorizar la conservación, restauración y buen uso de los bosques áridos en busca de mantener su

estructura, ya que de ésta depende su funcionamiento, en mayor medida que la de los húmedos. La falta de regulación del aprovechamiento y la degradación de las variables estructurales de los bosques áridos tendrían como consecuencia impactos no deseados en el funcionamiento, como la disminución del IVN y un aumento de la temperatura superficial. Esto a su vez podría traer aparejado otros impactos (no evaluados en esta tesis) como una mayor exposición del suelo a la erosión hídrica (Pereyra et al. 2020) y la disminución del carbono orgánico del suelo (Abril & Bucher 2001; Conti et al. 2014).

Objetivo 3:

Pregunta 1. ¿Cómo y cuánto se altera la temperatura local del bosque con distinta cobertura de copas?

En el Capítulo 5 se observó que la temperatura superficial disminuyó a lo largo del gradiente de cobertura de copas, observándose un cambio de temperatura de aprox. 2,5°C entre bosques con muy baja y muy alta cobertura.

Pregunta 2- ¿Cómo se modifican las distintas variables relacionadas a la temperatura local del bosque (ET, albedo, stock de carbono) a lo largo del gradiente de cobertura de copas?

En general se observaron disminuciones en el albedo, aumentos en la ET y en el stock de C con aumentos en la cobertura de copas. Sin embargo, como se estudiaron de manera continua las variables estructurales y su funcionamiento, se observaron umbrales no esperados en estas respuestas: aumentos del albedo a partir del umbral de 31% de CC, y disminuciones en la ET a partir del umbral del 52% de CC. En el caso del stock de C

también se observó un umbral (36% de CC) por diferencias en la pendiente, pero sin cambio de sentido (siempre positivo a lo largo del gradiente de CC).

Pregunta 3. ¿Cuánto se modifica el balance de energía total en el gradiente de cobertura de copas? ¿Mediante qué vía (biofísica o geoquímica) se modifica principalmente?

El dBE presentó una disminución promedio de 15 W/m² en aquellos bosques de mayor cobertura. Este enfriamiento a mayores coberturas es explicado por el aumento en la ET, ya que fue más importante que el calentamiento por la disminución del albedo. Se concluye de los resultados obtenidos que la vía biofísica tuvo mayores contribuciones al balance de energía que la geoquímica en determinar la temperatura local de los bosques chaqueños. Los resultados de este Capítulo indican que por más que los bosques oscurecen la superficie (debido al menor albedo que presentan), su resultado final es de enfriamiento. Además, resulta relevante que se necesita una proporción mínima de cobertura de copas para disminuir la temperatura superficial. De confirmarse en estudios dedicados, estos resultados podrían ser fácilmente aplicables para mitigar los efectos del cambio climático, ya que permitirían regular la práctica del rolado y la implementación de los sistemas pastoriles en función de los umbrales observados de la proporción de cobertura de copas.

6.3. Perspectivas futuras

De los resultados de esta tesis se desprenden nuevos interrogantes e hipótesis a poner prueba. En el Capítulo 3 se hipotetizó que el impacto relativo del uso en la estructura de los bosques disminuye con el aumento de las precipitaciones debido a que la falta de agua limita la recuperación de la estructura de la vegetación (en los sitios áridos). En el

Capítulo 4 se hipotetizó que la estructura juega un rol más importante en sitios áridos que en los húmedos, debido a que en los primeros existe una mayor complementariedad de “nicho estructural” que en los segundos donde probablemente exista una mayor competencia o solapamiento de “nicho estructural”. Estas hipótesis, aunque se desprenden de distintos análisis, apuntan en la misma dirección en la que se destaca la susceptibilidad de los bosques áridos. En los bosques áridos la estructura de la vegetación mayor a 3 m de altura fue determinante para su funcionamiento (Capítulo 4), sin embargo, el impacto que genera el uso humano en su estructura es mayor que en los sitios húmedos (Capítulo 3), lo que amenaza el mantenimiento del funcionamiento en el futuro. Estas hipótesis se podrían poner a prueba a partir de establecer un experimento a largo plazo. Por ejemplo, a partir de seleccionar bosques a lo largo del gradiente de precipitación (precipitación media anual baja, media, alta), que presenten distintos niveles de heterogeneidad estructural (baja, media, alta) y se le apliquen dos tipos de uso (clausura vs rolado). De esta manera se podría hacer un seguimiento de un conjunto de variables estructurales, funcionales y de diversidad de especies en el tiempo, y analizar 1) el impacto inmediato del rolado sobre la estructura de los bosques con distinta precipitación, 2) el tiempo de recuperación de la estructura en bosques con distinta precipitación, 3) cómo se ve afectado el funcionamiento del bosque por la distinta heterogeneidad vertical y diversidad de especies en los diferentes niveles de precipitación (análisis SEM), 4) qué relación presenta la heterogeneidad vertical con la diversidad de especies. Los primeros dos puntos permitirían poner a prueba la hipótesis del Capítulo 3, mientras los puntos 3 y 4 los del Capítulo 4. Estos estudios permitirían definir los manejos más adecuados para cada ambiente, orientados a la sostenibilidad del bosque, lo que resulta aún más relevante

teniendo en cuenta el contexto de cambio climático y de degradación de los bosques en la actualidad.

En el Capítulo 5 se plantearon una serie de hipótesis relacionadas a los umbrales de cobertura de copas, a partir de los cuales la reducción de albedo y el aumento de evapotranspiración con mayores coberturas de copas se vieron modificados. En el caso del albedo se hipotetizó que su aumento a partir del umbral de 30% de coberturas correspondió a que bosques de mayor cobertura presentan una mayor proporción de follaje verde que de material leñoso. En el caso de la ET, se propuso una hipótesis que plantea que la disminución a partir del umbral del 50% de coberturas está relacionado a la disminución en la rugosidad de los bosques con altas coberturas. La evaluación de la hipótesis permitiría comprender el rol de la estructura del bosque en el impacto neto sobre el cambio climático y, en consecuencia, a determinar los manejos más apropiados para su mitigación. Según los resultados obtenidos, la temperatura superficial disminuyó continuamente desde 0 hasta 100% de cobertura del bosque. Sin embargo, el balance de energía y las estimaciones de albedo y ET mostraron que una misma modificación del porcentaje de cobertura de copas de un bosque chaqueño (por ej. 10%), tendrá un mayor impacto indeseado (aumento de la retención de energía del ecosistema por disminución de ET y aumento de albedo) cuando ocurre en el rango de 0-50% de cobertura que si sucediera en el rango de 50-100%. Basada en esta información, se podría determinar la intensidad del rolado en los sistemas silvopastoriles que mantenga una cobertura óptima del 50% con el objetivo de evitar el aumento de temperatura del bosque. Mantener la cobertura óptima no sólo mitigaría el cambio climático, sino que también conservaría el suelo, ya que aumentos en su temperatura aceleran la descomposición de la materia

orgánica. De ocurrir esto, se reduciría el carbono orgánico del suelo, clave para la mantención de la estructura y microorganismos del suelo (Alvarez & Lavado et al. 1998; Villarino et al. 2017).

Durante la realización de la tesis se observaron vacíos de información, por ejemplo, que hasta donde tengo conocimiento, no existen mapas de altura de los bosques de la región chaqueña que no provengan de modelos globales. Los modelos globales suelen estar calibrados con series de datos obtenidas en distintos bosques del mundo, y buscan un buen ajuste general o por tipo de bosque (ej. bosques subtropicales). La generación de modelos calibrados con datos locales permitiría tener una estimación más precisa para los bosques de la región chaqueña, pudiéndose generar modelos específicos para las subregiones del chaco o los distintos tipos de bosques locales. La espacialización (generación de mapas) con alta resolución espacial de distintas variables estructurales de manera cuantitativa es posible a partir de la generación de modelos utilizando datos de TLS y dron en combinación con datos satelitales LiDAR como la nueva misión Global Ecosystem Dynamics Investigation (GEDI), ópticos y radar. Así también, podrían mapearse otras variables como el volumen de biomasa, la densidad por estratos, la complejidad vertical, especies y diversidad de árboles (Calders et al. 2015, Schiefer et al. 2020). La generación de esta información espacial podría mejorar la identificación de los bosques, según la definición establecida en la Ley 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos, como “todos los ecosistemas forestales naturales en distinto estado de desarrollo, de origen primario o secundario, que presentan una cobertura arbórea de especies nativas mayor o igual al 20% con árboles que alcanzan una altura mínima de 3 metros y una ocupación continua mayor a 0,5 ha, incluyendo

palmares.”, o mismo para el refinamiento de esta definición. Además, es aplicable para controlar la correcta aplicación de la ley, para la generación de mapas de degradación, el monitoreo de zonas conservadas, y la selección de sitios importantes para la conservación de la diversidad.

Por último, quisiera mencionar una advertencia en mi interpretación de los datos. En esta tesis, consideré a las variables estructurales como indicadores del estado de conservación. Eso quiere decir, que por ejemplo un bosque con mayor complejidad vertical, altura, cobertura, retornos por encima de los 3 m y volumen, lo interpreté como más conservado que uno con valores más bajos. Aunque este supuesto está basado en bibliografía, en la realidad existen excepciones. En el Capítulo 3 se observó, afirmativamente, que una mayor complejidad vertical, volumen y retornos por encima de 3 m relevados con TLS estaban asociadas con los sitios conservados y con usos menos intensivos, mientras que la altura y cobertura de copas no mostraron diferencias significativas. Sin embargo, el proceso que puede generar confusión, ya que puede aumentar la cobertura de copas y volumen pero que está vinculado a la degradación, es la arbustización. Debido a la tala de árboles y al pastoreo continuo, el paisaje original de parches de bosques intercalados con pastos se convierte en un matorral, denso en arbustos en su mayoría de crecimiento rápido, espinosos y no comestibles por el ganado (Pengue et al. 2009). El rolado, por otro lado, puede agravar la situación ya que los arbustos al ser aplastados germinan por nuevas yemas y generan una mayor densidad de renovales. La arbustización es un problema por el que los productores consultaron en las salidas a campo que realice en el marco de esta tesis, y que era tangible ya que cada vez necesitaban rolar más seguido para remover los arbustos. Existen diversos estudios que analizaron

este proceso de densificación de los arbustos en sistemas silvopastoriles, y que evaluaron sus impactos a nivel de diversidad, secuestro de carbono, estructura y productividad del ganado (Kunst et al. 2016; Fernández et al. 2020; Fernández et al. 2023; Rejžek et al. 2017; Guzmán et al. 2023). En lo que refiere a este capítulo, quería aclarar que, aunque el supuesto de que mayores valores de las variables estructurales es probable que se relacione a mejor estado de conservación, puede confundirse con un paisaje degradado a partir de una mayor densidad de especies leñosas. Aunque esto es especialmente cierto para el volumen y la complejidad vertical, para el resto de las variables (cobertura de copas, la altura y los retornos) el efecto fue atenuado, ya que éstas fueron calculadas a partir de los 3 metros de altura.

6.4. Punteo de conclusiones más importantes

Capítulo 3:

- Se caracterizó la estructura de los bosques nativos del Chaco utilizando por primera vez en esta región el TLS -una tecnología novedosa y de alta precisión.
- Las subunidades de la región chaqueña fueron estructuralmente muy variables.
- Las diferentes subunidades fisionómicas del Chaco no necesariamente se tradujeron en diferencias en la estructura.
- Los bosques del Chaco Semiárido y Subhúmedo fueron similares.
- Los bosques del Chaco Árido fueron más bajos, con menor cobertura de copas y proporción de retornos que el de las otras subunidades.
- La precipitación y, en menor medida, la temperatura, fueron impulsores importantes de las variables estructurales consideradas.

- El rolado disminuyó la complejidad vertical, el volumen y los retornos por arriba de los 3 m de manera significativa.
- Se propuso la hipótesis de que el impacto relativo de los usos del suelo en el bosque chaqueño disminuye a lo largo del gradiente de precipitación, ya que la falta de agua puede limitar la recuperación de la vegetación en los bosques más áridos.

Capítulo 4:

- El funcionamiento de los bosques chaqueños fue mayormente controlado por las condiciones ambientales que por su estructura. El mismo resultado se observó para el conjunto de sitios Húmedos.
- Por el contrario, en los sitios Áridos la estructura fue más relevante que las condiciones ambientales para determinar el funcionamiento.
- Se propuso la hipótesis que en los bosques áridos la estructura juega un rol más importante como intermediaria del efecto de las variables ambientales sobre la productividad debido a que en estos bosques existe una mayor complementariedad de nicho estructural que en los bosques húmedos, donde probablemente exista una mayor competencia o solapamiento de nicho estructural.

Capítulo 5:

- Se logró el modelado del stock de C a partir de datos de drones utilizando datos de TLS para su calibración.

- Se observaron umbrales en la respuesta del albedo y ET con la cobertura de copas: el albedo disminuyó con la cobertura de copas hasta el valor umbral de 31% de CC, a partir del cual aumentó; la ET aumentó con la cobertura de copas hasta el valor umbral de 52% de CC, a partir del cual disminuyó.
- Basado en estos resultados se propusieron las siguientes hipótesis:
 - que el aumento observado del albedo en el rango 30-100% de cobertura de copas se debe a que, a partir del umbral, mayores coberturas de copas presentan una mayor proporción de follaje verde que de material leñoso expuesto y menor superficie sombreada, lo que resulta en un incremento del albedo.
 - que la leve disminución de la evapotranspiración a partir un 50% de cobertura de copas se debe a la disminución de la rugosidad de los bosques chaqueños a mayores coberturas, ya que los bosques densos pueden resultar más uniformes con respecto a la circulación del aire que aquellos de menor cobertura, menos densos, entremezclados con parche de pastos y con cambios bruscos en la altura de la vegetación.
- La temperatura local disminuyó 2,5°C entre bosques con muy baja y muy alta cobertura.
- El enfriamiento, dado por la reducción en la energía del sistema, fue mayormente controlado por la ET.
- La vía biofísica fue más importante que la geoquímica en términos de contribuciones al balance de energía y en determinar la temperatura local de los bosques chaqueños.

REFERENCIAS

- Abdulmana, S., Lim, A., Wongsai, S., & Wongsai, N. (2021). Land surface temperature and vegetation cover changes and their relationships in Taiwan from 2000 to 2020. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 24, 100636.
- Aber, J. D. (1979). Foliage-height profiles and succession in northern hardwood forests. *Ecology*, 60(1), 18-23.
- Abril, A., & Bucher, E. H. (2001). Overgrazing and soil carbon dynamics in the western Chaco of Argentina. *Applied Soil Ecology*, 16(3), 243-249.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Ali, A. (2019a). Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. *Ecological Indicators*, 98, 665-677.
- Ali, A., & Yan, E. R. (2017). The forest strata-dependent relationship between biodiversity and aboveground biomass within a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 401, 125-134.
- Ali, A., Lin, S. L., He, J. K., Kong, F. M., Yu, J. H., & Jiang, H. S. (2019b). Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 432, 823-831.
- Ali, A., Yan, E. R., Chen, H. Y., Chang, S. X., Zhao, Y. T., Yang, X. D., & Xu, M. S. (2016). Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 13(16), 4627-4635.
- Alibakhshi, S., Hovi, A., & Rautiainen, M. (2019). Temporal dynamics of albedo and climate in the sparse forests of Zagros. *Science of the Total Environment*, 663, 596-609.
- Alibakhshi, S., Naimi, B., Hovi, A., Crowther, T. W., & Rautiainen, M. (2020). Quantitative analysis of the links between forest structure and land surface albedo on a global scale. *Remote Sensing of Environment*, 246, 111854.
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. *Fao, Rome*, 300(9), D05109.
- Alvarez, R., & Lavado, R. S. (1998). Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina. *Geoderma*, 83(1-2), 127-141.
- Anderson-Teixeira, K. J., Snyder, P. K., Twine, T. E., Cuadra, S. V., Costa, M. H., & DeLucia, E. H. (2012). Climate-regulation services of natural and agricultural ecoregions of the Americas. *Nature Climate Change*, 2(3), 177-181.
- Araujo, P., Iturre, M. C., Acosta, V. H., & Renolfi, R. F. (2008). Estructura del bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (16), 5-19. Available: <https://www.redalyc.org/pdf/481/48112952001.pdf>

- Armenteras, D., Espelta, J. M., Rodríguez, N., & Retana, J. (2017). Deforestation dynamics and drivers in different forest types in Latin America: Three decades of studies (1980–2010). *Global Environmental Change*, 46, 139-147.
- Asner, G. P. (2009). Tropical forest carbon assessment: integrating satellite and airborne mapping approaches. *Environmental Research Letters*, 4(3), 034009.
- Asner, G. P., Keller, M., & Silva, J. N. (2004). Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology*, 10(5), 765-783.
- Baldi, G., & Jobbágy, E. G. (2012). Land use in the dry subtropics: Vegetation composition and production across contrasting human contexts. *Journal of Arid Environments*, 76, 115-127. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.08.016>
- Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology and Society*, 13(2).
- Baldi, G., Texeira, M., Murray, F., & Jobbágy, E. G. (2016). Vegetation productivity in natural vs. cultivated systems along water availability gradients in the dry subtropics. *PloS one*, 11(12), e0168168. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168168>
- Baldi, G., Verón, S. R., & Jobbágy, E. G. (2013). The imprint of humans on landscape patterns and vegetation functioning in the dry subtropics. *Global Change Biology*, 19, 441–458. <https://doi.org/10.1111/gcb.12060>
- Bannister, E. J., MacKenzie, A. R., & Cai, X. M. (2022). Realistic Forests and the Modeling of Forest-Atmosphere Exchange. *Reviews of Geophysics*, 60(1), e2021RG000746.
- Barral, M. P., Villarino, S., Levers, C., Baumann, M., Kuemmerle, T., & Mastrangelo, M. (2020). Widespread and major losses in multiple ecosystem services as a result of agricultural expansion in the Argentine Chaco. *Journal of Applied Ecology*, 57(12), 2485-2498.
- Barsi, J. A., Schott, J. R., Hook, S. J., Raqueno, N. G., Markham, B. L., & Radocinski, R. G. (2014). Landsat-8 thermal infrared sensor (TIRS) vicarious radiometric calibration. *Remote Sensing*, 6(11), 11607-11626. <https://doi.org/10.3390/rs6111607>.
- Basualdo M. (2019). Tesis de doctorado. Recuperación estructural y funcional durante la sucesión secundaria post-agrícola de bosques del Chaco Semiárido.
- Baumann, M., Levers, C., Macchi, L., Bluhm, H., Waske, B., Gasparri, N. I., & Kuemmerle, T. (2018). Mapping continuous fields of tree and shrub cover across the Gran Chaco using Landsat 8 and Sentinel-1 data. *Remote Sensing of Environment*, 216, 201-211. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.06.044>
- Beard, J.S. (1978). The Physiognomic Approach. In *Classification of Plant Communities*; Whittaker, R.H., Ed.; Springer, pp. 33–64. ISBN 978-94-009-9183-5. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_2
- Beck, H. E., Vergopolan, N., Pan, M., Levizzani, V., Van Dijk, A. I., Weedon, G. P., ... & Wood, E. F. (2017). Global-scale evaluation of 22 precipitation datasets using gauge

- observations and hydrological modeling. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21(12), 6201-6217. <https://doi.org/10.5194/hess-21-6201-2017>
- Béland, M., Widlowski, J. L., Fournier, R. A., Côté, J. F., & Verstraete, M. M. (2011). Estimating leaf area distribution in savanna trees from terrestrial LiDAR measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(9), 1252-1266.
- Beltrán-Przekurat, A., Pielke Sr, R. A., Eastman, J. L., & Coughenour, M. B. (2012). Modelling the effects of land-use/land-cover changes on the near-surface atmosphere in southern South America. *International Journal of Climatology*, 32(8), 1206-1225.
- Bergen, K. M., Gilboy, A. M., & Brown, D. G. (2007). Multi-dimensional vegetation structure in modeling avian habitat. *Ecological Informatics*, 2(1), 9-22.
- Betts, R. A. (2000). Offset of the potential carbon sink from boreal forestation by decreases in surface albedo. *Nature*, 408(6809), 187-190.
- Bienert, A., Hess, C., Maas, H. G., & Von Oheimb, G. (2014). A voxel-based technique to estimate the volume of trees from terrestrial laser scanner data. *The International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 40(5), 101. <https://doi.org/10.5194/isprsarchives-xl-5-101-2014>
- Bienert, A., Scheller, S., Keane, E., Mullooly, G., & Mohan, F. (2006). Application of terrestrial laser scanners for the determination of forest inventory parameters. *International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 36(5), 1-5.
- Bindoff, N. L., Willebrand, J., Artale, V., Cazenave, A., Gregory, J. M., Gulev, S., ... & Woodworth, P (2007): Observations: Oceanic climate change and sea level. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*, S. Solomon et al., Eds., Cambridge University Press, 385-432
- Blundo, C., Gasparri, N. I., Malizia, A., Clark, M., Gatti, G., Campanello, P. I., ... & Goldstein, G. (2018). Relationships among phenology, climate and biomass across subtropical forests in Argentina. *Journal of Tropical Ecology*, 34(2), 93-107.
- Boetto, M. N. (2011). Mecanismos de regeneración y supervivencia de especies arbóreas nativas y el papel ecológico de las leñosas en un gradiente de déficit hídrico en la zona semiárida-árida Argentina.
- Bohrer, G., Katul, G. G., Walko, R. L., & Avissar, R. (2009). Exploring the effects of microscale structural heterogeneity of forest canopies using large-eddy simulations. *Boundary-layer meteorology*, 132, 351-382.
- Boletta, P. E., Ravelo, A. C., Planchuelo, A. M., & Grilli, M. (2006). Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228(1-3), 108-114.
- Boletta, P.E. (2001). Utilización de información agrometeorológica y satelital para la evaluación de la desertificación en el Chaco Seco—Departamento Moreno, Santiago del Estero. *Master thesis, Univ. Nac. de Córdoba, Argentina*, 119 pp.
www.fcf.unse.edu.ar/publicaciones_en_venta.htm

- Bolsi, A., Longhi, F., Meichtry, N., & Paolasso, P. (2009). *Ámbito regional: Interrogantes y conjeturas. El territorio del Norte Grande Argentino como contexto de la pobreza. Geografía de la Pobreza en el Norte Grande Argentino. San Miguel de Tucumán: UNT-CONICET-PNUD.*
- Bonan, G. (2008b). Surface energy fluxes. In *Ecological Climatology: Concepts and Applications* (pp. 192-204). Cambridge: Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511805530.014>
- Bonan, G. B. (2008a). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449.
- Bonan, G. B., Pollard, D., & Thompson, S. L. (1992). Effects of boreal forest vegetation on global climate. *Nature*, 359(6397), 716-718.
- Bonino, E. E. (2006). Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest ecology and management*, 223(1-3), 183-189.
- Bordin, K. M., Esquivel-Muelbert, A., Bergamin, R. S., Klipel, J., Picolotto, R. C., Frangipani, M. A., ... & Müller, S. C. (2021). Climate and large-sized trees, but not diversity, drive above-ground biomass in subtropical forests. *Forest Ecology and Management*, 490, 119126.
- Bradbury, R. B., Hill, R. A., Mason, D. C., Hinsley, S. A., Wilson, J. D., Balzter, H., ... & Bellamy, P. E. (2005). Modelling relationships between birds and vegetation structure using airborne LiDAR data: a review with case studies from agricultural and woodland environments. *Ibis*, 147(3), 443-452. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2005.00438.x>
- Bravo, S., Kunst, C., Gimenez, A., & Moglia, G. (2001). Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire*, 10(1), 65-72.
- Bravo, S., Kunst, C., Grau, R., Aráoz, E., (2010). Fire-rainfall relationship in Argentine Chaco savannas. *J. Arid Environ.* 74, 1319–1323.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.04.010>
- Breil, M., Davin, E. L., & Rechid, D. (2021). What determines the sign of the evapotranspiration response to afforestation in European summer?. *Biogeosciences*, 18(4), 1499-1510.
- Bright, R. M., Zhao, K., Jackson, R. B., & Cherubini, F. (2015). Quantifying surface albedo and other direct biogeophysical climate forcings of forestry activities. *Global Change Biology*, 21(9), 3246-3266.
- Brovkin, V., Boysen, L., Raddatz, T., Gayler, V., Loew, A., & Claussen, M. (2013). Evaluation of vegetation cover and land-surface albedo in MPI-ESM CMIP5 simulations. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 5(1), 48-57.
- Cabido, M., González, C., Acosta, A., & Díaz, S. (1993). Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetation*, 109(1), 5-14.
<https://doi.org/10.1007/BF00149541>

- Cabido, M., Manzur, A., Carranza, L., & González Albarracín, C. (1994). La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia*, 24(1), 423-460. <https://doi.org/10.1127/phyto/24/1994/423>
- Cabrera A.L. (1971) Sociedad Argentina de Botánica. *Boletín De La Sociedad Argentina De Botánica*, 14, 1-2.
- Cabrera A.L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, 2, 1-85.
- Cade, B. S., & Noon, B. R. (2003). A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(8), 412-420. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0412:AGITQR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0412:AGITQR]2.0.CO;2)
- Calders, K., Adams, J., Armston, J., Bartholomeus, H., Bauwens, S., Bentley, L. P., ... & Verbeeck, H. (2020). *Terrestrial laser scanning in forest ecology: Expanding the horizon. Remote Sensing of Environment*, 251, 112102. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112102>
- Calders, K., Newnham, G., Burt, A., Murphy, S., Raumonon, P., Herold, M., ... & Kaasalainen, M. (2015). Nondestructive estimates of above-ground biomass using terrestrial laser scanning. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(2), 198-208. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12301>
- Chambers, J. Q., Asner, G. P., Morton, D. C., Anderson, L. O., Saatchi, S. S., Espírito-Santo, F. D., ... & Souza, C. (2007). *Trends in Ecology & Evolution*, 22(8), 414-423. *Change*, 1(2), 105-109.
- Charru, M., Seynave, I., Hervé, J. C., Bertrand, R., & Bontemps, J. D. (2017). Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. *Annals of Forest Science*, 74, 1-34.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., Brancalion, P. H., Laestadius, L., Bennett-Curry, A., Buckingham, K., Kumar, C., ... & Wilson, S. J. (2016). When is a forest a forest? Forest concepts and definitions in the era of forest and landscape restoration. *Ambio*, 45(5), 538-550.
- Chen, C., Li, D., Li, Y., Piao, S., Wang, X., Huang, M., Gentine, P., Nemani, R. R., & Myneni, R. B. (2020). Biophysical impacts of earth greening largely controlled by aerodynamic resistance. *Science Advances*, 6, 1-9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb1981>
- Claussen, M., Brovkin, V., & Ganopolski, A. (2001). Biogeophysical versus biogeochemical feedbacks of large-scale land cover change. *Geophysical research letters*, 28(6), 1011-1014.
- Cochrane, M. A., & Schulze, M. D. (1999). Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern amazon: effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica*, 31(1), 2-16.

- Codesido, M., & Bilenca, D. (2004). Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica*, 36(4), 544-554. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00349.x>
- Coltorti, M., Della Fazia, J., Rios, F. P., & Tito, G. (2010). The Ñuagapua alluvial fan sequence: Early and Late Holocene human-induced changes in the Bolivian Chaco?. *Proceedings of the Geologists' Association*, 121(2), 218-228.
- Conti, G., Enrico, L., Casanoves, F., & Díaz, S. (2013). Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: a contribution to the quantification of an underrated carbon stock. *Annals of Forest Science*, 70(5), 515-524.
- Conti, G., Pérez-Harguindeguy, N., Quètier, F., Gorné, L. D., Jaureguiberry, P., Bertone, G. A., ... & Díaz, S. (2014). Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, ecosystems & environment*, 197, 68-76.
- Contreras, S., Santoni, C. S., & Jobbágy, E. G. (2013). Abrupt watercourse formation in a semiarid sedimentary landscape of central Argentina: the roles of forest clearing, rainfall variability and seismic activity. *Ecohydrology*, 6(5), 794-805.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & Van Den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253-260.
- Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F. I., Prentice, I. C., Betts, R. A., Brovkin, V., ... & Kucharik, C. (2001). *Global change biology*, 7(4), 357-373.
- Cruzate, G. A., Morras, H. J. M., Pizarro, M. J. y Gómez, L. A. (2023). Argentina físico-natural: Suelos. ANIDA. Atlas Nacional Interactivo de Argentina. Instituto Geográfico Nacional. https://static.ign.gob.ar/anida/fasciculos/fasc_suelos.pdf
- Cunliffe AM, Brazier RE, Anderson K (2016) Ultra-fine grain landscape-scale quantification of dryland vegetation structure with drone-acquired structure-from-motion photogrammetry. *Remote Sens Environ* 183:129–143
- Daly, D. C., & Mitchell, J. D. (2000). Lowland vegetation of tropical South America: An overview. *Imperfect balance: landscape transformations in the pre-Columbian Americas*, 391-454.
- Dandois, J. P., & Ellis, E. C. (2010). Remote sensing of vegetation structure using computer vision. *Remote sensing*, 2(4), 1157-1176.
- Dassot, M., Constant, T., & Fournier, M. (2011). The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. *Annals of Forest Science*, 68(5), 959–974. doi:10.1007/s13595-011-0102-2
- De La Barreda-Bautista, B., López-Caloca, A. A., Couturier, S., & Silván-Cárdenas, J. L. (2011). Tropical dry forests in the global picture: the challenge of remote sensing-based change detection in tropical dry environments. *Planet earth*, 231-256.
- de la Peña-Domene, M., Tapia, G. R., Mesa-Sierra, N., Rivero-Villar, A., Giardina, C. P., Johnson, N. G., & Campo, J. (2022). Climatic and edaphic-based predictors of

- normalized difference vegetation index in tropical dry landscapes: a pantropical analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 31(9), 1850-1863.
- Demol, M., Verbeeck, H., Gielen, B., Armston, J., Burt, A., Disney, M., ... & Calders, K. (2022). Estimating forest above-ground biomass with terrestrial laser scanning: Current status and future directions. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(8), 1628-1639.
- Deng, Y., Wang, S., Bai, X., Tian, Y., Wu, L., Xiao, J., ... & Qian, Q. (2018). Relationship among land surface temperature and LUCC, NDVI in typical karst area. *Scientific reports*, 8(1), 1-12.
- Denis, P., (1987). La valoración del país. La República Argentina – 1920. Ed. Solar, Buenos Aires.
- Dickinson, R. E. (1983). Land surface processes and climate—Surface albedos and energy balance. In *Advances in geophysics (Vol. 25, pp. 305-353)*. Elsevier.
- Dickinson, R. E., & Kennedy, P. (1992). Impacts on regional climate of Amazon deforestation. *Geophysical Research Letters*, 19(19), 1947-1950.
- Dietz, J., Hölscher, D., Leuschner, C., (2006). Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stands in Central Sulawesi, Indonesia. *For. Ecol. Manage.* 237 (1), 170–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.044>
- Durán, S. M., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2015). Liana effects on carbon storage and uptake in mature and secondary tropical forests. In *Biodiversity of lianas* (pp. 43-55). Springer, Cham.
- Dussailant, I., Berthier, E., Brun, F., Masiokas, M., Hugonnet, R., Favier, V., ... & Ruiz, L. (2019). Two decades of glacier mass loss along the Andes. *Nature Geoscience*, 12(10), 802-808
- Duveiller, G., Hooker, J., & Cescatti, A. (2018). The mark of vegetation change on Earth's surface energy balance. *Nature communications*, 9(1), 1-12.
- Ehbrecht, M., Seidel, D., Annighöfer, P., Kreft, H., Köhler, M., Zemp, D. C., ... & Ammer, C. (2021). Global patterns and climatic controls of forest structural complexity. *Nature communications*, 12(1), 1-12.
- Ewel, J. J. (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo Eco Trop*, 1(2), 103-117. Available: <https://people.clas.ufl.edu/jackewel/files/Ewel-GeoEcoTrop-1977.pdf>
- FAO (2009). State of the World's Forests. FAO, Roma, Italia., p. 168. Available: <http://www.fao.org/3/i0350e/i0350e00.htm>
- FAO (2016). El estado de los bosques del mundo. *FAO, Roma*.
- Farrar, T. J., Nicholson, S. E., & Lare, A. R. (1994). The influence of soil type on the relationships between NDVI, rainfall, and soil moisture in semiarid Botswana. II. NDVI response to soil moisture. *Remote sensing of Environment*, 50(2), 121-133.
- Fehlenberg, V. (2015). Understanding proximate drivers of deforestation in the Gran Chaco: Soybean expansion versus cattle ranching. MSc-Thesis (p. 51). Berlin: Geography Department, Humboldt-University Berlin.

- Feldman, A. F., Short Gianotti, D. J., Dong, J., Trigo, I. F., Salvucci, G. D., & Entekhabi, D. (2023). Tropical surface temperature response to vegetation cover changes and the role of drylands. *Global Change Biology*, 29, 110–125. <https://doi.org/10.1111/gcb.16455>
- Fernández, P. D., de Waroux, Y. L. P., Jobbágy, E. G., Loto, D. E., & Gasparri, N. I. (2020). A hard-to-keep promise: Vegetation use and aboveground carbon storage in silvopastures of the Dry Chaco. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 303, 107117.
- Fernández, P., Gasparri, I., Rojas, T., Banegas, N., Nasca, J., Jobbágy, E., & Kuemmerle, T. Silvopastoral (2023) Management for Lowering Trade-Offs between Beef Production and Carbon Storage in Tropical Dry Woodlands. Available at SSRN 4486716.
- Ferraz, A., Saatchi, S., Mallet, C., Jacquemoud, S., Gonçalves, G., Silva, C. A., ... & Pereira, L. (2016). Airborne lidar estimation of aboveground forest biomass in the absence of field inventory. *Remote Sensing*, 8(8), 653.
- Ferrero, M. E., & Villalba, R. (2019). Interannual and long-term precipitation variability along the subtropical mountains and adjacent Chaco (22–29 S) in Argentina. *Frontiers in Earth Science*, 7, 148.
- Fitzjarrald, D. R., & Moore, K. E. (1990). Mechanisms of nocturnal exchange between the rain forest and the atmosphere. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 95(D10), 16839-16850. <https://doi.org/10.1029/JD095iD10p16839>
- Fleck, S., Mölder, I., Jacob, M., Gebauer, T., Jungkunst, H. F., & Leuschner, C. (2011). Comparison of conventional eight-point crown projections with LIDAR-based virtual crown projections in a temperate old-growth forest. *Annals of forest science*, 68(7), 1173-1185.
- Fotis, A. T., Murphy, S. J., Ricart, R. D., Krishnadas, M., Whitacre, J., Wenzel, J. W., ... & Comita, L. S. (2018). Above-ground biomass is driven by mass-ratio effects and stand structural attributes in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 106(2), 561-570.
- Fox, J. (2015). Applied regression analysis and generalized linear models. 3rd ed. Los Angeles: Sage Publications.
- Franklin, J. F., Cromack, K. J., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., ... & Juday, G. (1981). Ecological attributes of old-growth Douglas-fir forests. *USDA Forest Service General Technical Report PNW*, 118.
- Fuller, D. O., & Prince, S. D. (1996). Rainfall and foliar dynamics in tropical southern Africa: Potential impacts of global climatic change on savanna vegetation. *Climatic Change*, 33(1), 69-96.
- Galetto, L., Aguilar, R., Musicante, M., Astegiano, J., Ferreras, A., Jausoro, M., ... & Eynard, C. (2007). Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología austral*, 17(1), 67-80.
- Gamon, J. A., Field, C. B., Goulden, M. L., Griffin, K. L., Hartley, A. E., Joel, G., ... & Valentini, R. (1995). Relationships between NDVI, canopy structure, and

- photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological applications*, 5(1), 28-41.
- Gao, Q., & Yu, M. (2021). Canopy density and roughness differentiate resistance of a tropical dry forest to major hurricane damage. *Remote Sensing*, 13(12), 2262.
- Gao, X., Zhang, J., Cai, J., Pei, S., Liu, L., Meng, P., & Huang, H. (2023). Surface energy partitioning and evapotranspiration in a *Pinus tabuliformis* plantation in Northeast China. *Frontiers in Plant Science*, 14.
- Garbulsky, M. F., & Paruelo, J. M. (2004). Remote sensing of protected areas to derive baseline vegetation functioning characteristics. *Journal of Vegetation Science*, 15(5), 711-720.
- García, M., Danson, F. M., Riano, D., Chuvieco, E., Ramirez, F. A., & Bandugula, V. (2011). Terrestrial laser scanning to estimate plot-level forest canopy fuel properties. *International journal of applied earth observation and geoinformation*, 13(4), 636-645. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2011.03.006>
- 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(6), 1131-1144. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0422-x>
- Gasparri, N. I., Parmuchi, M. G., Bono, J., Karszenbaum, H., & Montenegro, C. L. (2010). Assessing multi-temporal Landsat 7 ETM+ images for estimating above-ground biomass in subtropical dry forests of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 74(10), 1262-1270. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.04.007>
- Gasparri, N.I., Grau H.R., Manghi E. (2008). *Ecosystems* 11,8: 1247–1261.
- Giambelluca, T. W., Scholz, F. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., Goldstein, G., Hoffmann, W. A., ... & Buchert, M. P. (2009). Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density. *Agricultural and forest meteorology*, 149(8), 1365-1376.
- Giglio, L., Boschetti, L., Roy, D., Hoffmann, A. A., Humber, M., & Hall, J. V. (2016). Collection 6 modis burned area product user's guide version 1.0. NASA EOSDIS Land Processes DAAC: Sioux Falls, SD, USA. Available: https://lpdaac.usgs.gov/documents/1006/MCD64_User_Guide_V61.pdf
- Gillespie, T. W., Grijalva, A., & Farris, C. N. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant ecology*, 147(1), 37-47. <https://doi.org/10.1023/A:1009848525399>
- Gillespie, T. W., Zutta, B. R., Early, M. K., & Saatchi, S. (2006). Predicting and quantifying the structure of tropical dry forests in South Florida and the Neotropics using spaceborne imagery. *Global Ecology and Biogeography*, 15(3), 225-236. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2005.00203.x>
- Giménez, R., Mercau, J., Nosoletto, M., Páez, R., & Jobbágy, E. (2016). The ecohydrological imprint of deforestation in the semiarid Chaco: insights from the last forest remnants of a highly cultivated landscape. *Hydrological Processes*, 30(15), 2603-2616. <https://doi.org/10.1002/hyp.10901>

- Ginzburg, R., & Torrella, S. (2022). Impacto de la ley nacional de bosques nativos sobre su conservación: Provincias de Chaco, Formosa, Salta y Santiago del Estero. *Proyección. Estudios Geográficos y de Ordenamiento Territorial*, 16(31), 127-158.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Ariza Espinar, L., .. & Cabido, M. (2011). *Kurtziana*, 36(1), 9-43.
- Gobbi, B., Van Rompaey, A., Loto, D., Gasparri, I., & Vanacker, V. (2020). Comparing forest structural attributes derived from UAV-based point clouds with conventional forest inventories in the dry chaco. *Remote Sensing*, 12(23), 4005.
- Goetz, S. J., Steinberg, D., Betts, M. G., Holmes, R. T., Doran, P. J., Dubayah, R., & Hofton, M. (2010). Lidar remote sensing variables predict breeding habitat of a Neotropical migrant bird. *Ecology*, 91(6), 1569-1576. <https://doi.org/10.1890/09-1670.1>
- Gonzalez, C. C., Studdert, G. A., Kunst, C., & Albanesi, A. (2001). Comportamiento de algunas propiedades del suelo en una sábana del Chaco Semiárido Occidental bajo distintas frecuencias de fuego. *Ciencia del Suelo*, 19(2), 92-100.
- Gough, C. M., Atkins, J. W., Fahey, R. T., Hardiman, B. S., & LaRue, E. A. (2020). Community and structural constraints on the complexity of eastern North American forests. *Global Ecology and Biogeography*, 29(12), 2107-2118.
- Grau, H. R., Gasparri, N. I., & Aide, T. M. (2008). Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Global Change Biology*, 14(5), 985-997. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01554.x>
- Grau, H. R., Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Marinero, S., & Macchi, L. (2015). Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, 123, 40-46.
- Grau, H., Gasparri, I., Aide, M., (2005). Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of NW Argentina. *Environ. Conserv.* 32 (2), 140–148. <https://doi.org/10.1017/S0376892905002092>
- Grau, J. B., Antón, J. M., Tarquis, A. M., Colombo, F., los Ríos, L. D., & Cisneros, J. M. (2010). An application of mathematical models to select the optimal alternative for an integral plan to desertification and erosion control (Chaco Area–Salta Province–Argentina). *Biogeosciences*, 7(11), 3421-3433. <https://doi.org/10.5194/bg-7-3421-2010>
- Greene, C. S., & Kedron, P. J. (2018). Beyond fractional coverage: A multilevel approach to analyzing the impact of urban tree canopy structure on surface urban heat islands. *Applied Geography*, 95, 45-53.
- Grimmond, C. S. B., Souch, C., & Hubble, M. D. (1996). Influence of tree cover on summertime surface energy balance fluxes, San Gabriel Valley, Los Angeles. *Climate research*, 6(1), 45-57.
- Groen, T. A., Van Langevelde, F., Van De Vijver, C. A. D. M., De Raad, A. L., De Leeuw, J., & Prins, H. H. T. (2011). A continental analysis of correlations between tree patterns in

- African savannas and human and environmental variables. *Journal of Arid Environments*, 75(8), 724-733. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.03.010>
- Guerra-Hernandez J, Gonzalez-Ferreiro E, Sarmiento A, et al. (2016) Using high resolution UAV imagery to estimate tree variables in Pinus pinea plantation in Portugal. *For Syst* 25:eSC09. <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2016252-08895>
- Guerschman, J. P., & Paruelo, J. M. (2005). Agricultural impacts on ecosystem functioning in temperate areas of North and South America. *Global and Planetary Change*, 47(2-4), 170-180.
- Guo, Z., Wang, X., & Fan, D. (2021). Ecosystem functioning and stability are mainly driven by stand structural attributes and biodiversity, respectively, in a tropical forest in Southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 481, 118696.
- Guzmán, L. M., Villagra, P. E., Quiroga, R. E., Pereyra, D. I., Pelliza, M. E., Ricarte, A. R., & Blanco, L. J. (2023). In search of sustainable livestock management in the Dry Chaco: effect of different shrub-removal practices on vegetation. *The Rangeland Journal*, 44(4), 193-202.
- Hämäläinen, A., Runnel, K., Ranius, T., & Strengbom, J. (2024). Diversity of forest structures important for biodiversity is determined by the combined effects of productivity, stand age, and management. *Ambio*, 53(5), 718-729.
- Hansen, M. C., DeFries, R. S., Townshend, J. R. G., Carroll, M., Dimiceli, C., & Sohlberg, R. A. (2003). Global percent tree cover at a spatial resolution of 500 meters: First results of the MODIS vegetation continuous fields algorithm. *Earth Interactions*, 7(10), 1-15.
- Hardiman, B. S., Bohrer, G., Gough, C. M., Vogel, C. S., & Curtis, P. S. (2011). The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, 92(9), 1818-1827.
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guegan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner, J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105-3117.
- Hayes, D.J., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Gurney, K.R., Burnside, T.J., and Melillo, J.M. (2011). Is the northern high-latitude land-based CO2 sink weakening? *Global Biogeochem. Cycles*, 25(3). <https://doi.org/10.1029/2010GB003813>
- Henderson-Sellers, A., & Wilson, M. F. (1983). Albedo observations of the earth's surface for climate research. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences*, 309(1508), 285-294.
- Hilker, T., Coops, N. C., Culvenor, D. S., Newnham, G., Wulder, M. A., Bater, C. W., & Siggins, A. (2012). A simple technique for co-registration of terrestrial LiDAR observations for forestry applications. *Remote sensing letters*, 3(3), 239-247. <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.565815>

- Hill, R. A., & Hinsley, S. A. (2015). Airborne lidar for woodland habitat quality monitoring: Exploring the significance of lidar data characteristics when modelling organism-habitat relationships. *Remote Sensing*, 7(4), 3446-3466. <https://doi.org/10.3390/rs70403446>
- Hinsley, S. A., Hill, R. A., Gaveau, D. L. A., & Bellamy, P. E. (2002). Quantifying woodland structure and habitat quality for birds using airborne laser scanning. *Functional Ecology*, 16(6), 851-857. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00697.x>
- Houspanossian, J., Giménez, R., Jobbágy, E., & Noretto, M. (2017). Surface albedo raise in the South American Chaco: Combined effects of deforestation and agricultural changes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, 118-127.
- Houspanossian, J., Noretto, M., & Jobbágy, E. G. (2013). Radiation budget changes with dry forest clearing in temperate Argentina. *Global change biology*, 19(4), 1211-1222.
- Hovi, A., Liang, J., Korhonen, L., Kobayashi, H., & Rautiainen, M. (2016). Quantifying the missing link between forest albedo and productivity in the boreal zone. *Biogeosciences*, 13(21), 6015-6030.
- Huang, M., Piao, S., Ciais, P., Peñuelas, J., Wang, X., Keenan, T. F., Peng, S., Berry, J. A., Wang, K., Mao, J., Alkama, R., Cescatti, A., Cuntz, M., De Deurwaerder, H., Gao, M., He, Y., Liu, Y., Luo, Y., Myneni, R. B., ... Janssens, I. A. (2019). Air temperature optima of vegetation productivity across global biomes. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 772-779.
- Iglesias, M.D.R., Barchuk, A., & Grilli, M. P. (2012). Carbon storage, community structure and canopy cover: A comparison along a precipitation gradient. *Forest ecology and management*, 265, 218-229. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.036>
- Iglhaut, J., Cabo, C., Puliti, S., Piermattei, L., O'Connor, J., & Rosette, J. (2019). Structure from motion photogrammetry in forestry: A review. *Current Forestry Reports*, 5, 155-168.
- Iriondo, M. (1993). Geomorphology and late quaternary of the Chaco (South America). *Geomorphology*, 7(4), 289-303.
- Isenburg M. (2015), "LAStools - efficient LiDAR processing software" (version 141017, unlicensed), obtained from <http://rapidlasso.com/LAStools>
- Isern, M. T. I., & Soler, J. C. (1998). El uso de hipótesis en la investigación científica. *Atención primaria: Publicación oficial de la Sociedad Española de Familia y Comunitaria*, 21(3), 172-178.
- Jackson, R. B., Jobbágy, E. G., Avissar, R., Roy, S. B., Barrett, D. J., Cook, C. W., ... & Murray, B. C. (2005). Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *science*, 310(5756), 1944-1947.
- Jackson, R. B., Randerson, J. T., Canadell, J. G., Anderson, R. G., Avissar, R., Baldocchi, D. D., ... & Pataki, D. E. (2008). Protecting climate with forests. *Environmental Research Letters*, 3(4), 044006.

- Jiménez-Muñoz, J. C., Sobrino, J. A., Skoković, D., Mattar, C., & Cristóbal, J. (2014). Land surface temperature retrieval methods from Landsat-8 thermal infrared sensor data. *IEEE Geoscience and remote sensing letters*, 11(10), 1840-1843.
- Jobbágy, E. G., Noretto, M. D., Santoni, C. S., & Baldi, G. (2008). El desafío ecohidrológico de las transiciones entre sistemas leñosos y herbáceos en la llanura Chaco-Pampeana. *Ecología austral*, 18(3), 305-322.
- Jobbágy, E.G., Noretto, M.D., Contreras, S., Jackson, R.B., Calderon, S. (2009). Evaporative groundwater discharge in humid plains: the role of climate, vegetation, and farmers. American Geophysical Union – Fall Meeting, US.
- Joos, F., Bruno, M., Fink, R., Siegenthaler, U., Stocker, T. F., Le Quere, C., & Sarmiento, J. L. (1996). An efficient and accurate representation of complex oceanic and biospheric models of anthropogenic carbon uptake. *Tellus B*, 48(3), 397-417.
- Jucker, T., Asner, G. P., Dalponte, M., Brodrick, P. G., Philipson, C. D., Vaughn, N. R., ... & Coomes, D. A. (2018). Estimating aboveground carbon density and its uncertainty in Borneo's structurally complex tropical forests using airborne laser scanning. *Biogeosciences*, 15(12), 3811-3830.
- Jung, S. E., Kwak, D. A., Park, T., Lee, W. K., & Yoo, S. (2011). Estimating crown variables of individual trees using airborne and terrestrial laser scanners. *Remote Sensing*, 3(11), 2346-2363.
- Keenan, T. F., Hollinger, D. Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J. W., Schmid, H. P., & Richardson, A. D. (2013). Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499(7458), 324-327.
- Kempes, C. P., West, G. B., Crowell, K., & Girvan, M. (2011). Predicting maximum tree heights and other traits from allometric scaling and resource limitations. *PLoS One*, 6(6), e20551.
- Kendall, M. G. (1938). A new measure of rank correlation. *Biometrika*, 30(1/2), 81-93. <https://doi.org/10.2307/2332226>
- Kennaway, T. A., Helmer, E. H., Lefsky, M. A., Brandeis, T. J., & Sherrill, K. R. (2008). Mapping land cover and estimating forest structure using satellite imagery and coarse resolution lidar in the Virgin Islands. *Journal of Applied Remote Sensing*, 2(1), 023551. <https://doi.org/10.1117/1.3063939>
- Klein, T., Randin, C., & Körner, C. (2015). Water availability predicts forest canopy height at the global scale. *Ecology letters*, 18(12), 1311-1320.
- Koenker, R. (2009). Quantreg: quantile regression. <http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>.
- Koenker, R., & Bassett Jr, G. (1978). Regression quantiles. *Econometrica: journal of the Econometric Society*, 33-50. <https://doi.org/10.2307/1913643>
- Koenker, R., & Machado, J. A. (1999). Goodness of fit and related inference processes for quantile regression. *Journal of the American Statistical Association*, 94(448), 1296-1310. Available: <https://ssrn.com/abstract=159084>

- Koltunov, A., Ustin, S. L., Asner, G. P., & Fung, I. (2009). Selective logging changes forest phenology in the Brazilian Amazon: Evidence from MODIS image time series analysis. *Remote Sensing of Environment*, *113*(11), 2431-2440.
- Kovács, B., Tinya, F., & Ódor, P. (2017). Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, *234*, 11-21.
- Kueppers, L. M., Snyder, M. A., & Sloan, L. C. (2007). Irrigation cooling effect: Regional climate forcing by land-use change. *Geophysical Research Letters*, *34*(3).
- Kunst C and Bravo S (2003) Ecología y régimen de fuego en la región chaqueña argentina. In: Kunst C, Bravo S, and Panigatti J (eds.) Fuego en los Ecosistemas Argentinos, pp. 109–118. Argentina: Ediciones INTA.
- Kunst C, Ledesma R, Bravo S, Albanesi A, Anriquez A, van Meer H, and Godoy J (2012). Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): Responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering* *42*: 42–53.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.01.025>
- Kunst, C. L., Navall, R., Cornacchione, M., Gómez, M., Albanesi, A., Anriquez, A. S. & Kunst, C. C. (2008). RBI Rolado Selectivo de Baja Intensidad. *INTA, Santiago del Estero, Argentina*, 139.
- Kunst, C., Navall, M., Ledesma, R., Silberman, J., Anríquez, A., Coria, D., ... & Godoy, J. (2016). Silvopastoral systems in the western Chaco region, Argentina. *Silvopastoral systems in southern South America*, 63-87.
- Kuusinen, N., Stenberg, P., Korhonen, L., Rautiainen, M., & Tomppo, E. (2016). Structural factors driving boreal forest albedo in Finland. *Remote sensing of environment*, *175*, 43-51.
- Landuyt, D., De Lombaerde, E., Perring, M. P., Hertzog, L. R., Ampoorter, E., Maes, S. L., ... & Verheyen, K. (2019). The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world. *Global Change Biology*, *25*(11), 3625-3641.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14756>
- LaRue, E. A., Fahey, R. T., Alvshere, B. C., Atkins, J. W., Bhatt, P., Buma, B., ... & Fei, S. (2023). A theoretical framework for the ecological role of three-dimensional structural diversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *21*(1), 4-13.
- Latifi, H. (2012). En: Remote Sensing-Advanced Techniques and Platforms. InTech.
Law, B. E., & Waring, R. H. (1994). *Ecological Applications*, *4*(2), 272-279.
- Lawrence, D., Coe, M., Walker, W., Verchot, L., & Vandecar, K. (2022). The unseen effects of deforestation: Biophysical effects on climate. *Frontiers in Forests and Global Change*, 49.
- Leblanc, M. J., Favreau, G., Massuel, S., Tweed, S. O., Loireau, M., & Cappelaere, B. (2008). Land clearance and hydrological change in the Sahel: SW Niger. *Global and Planetary Change*, *61*(3-4), 135-150.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., & Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting

- agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422-431. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>
- Lecigne, B., Delagrange, S., & Messier, C. (2018). Exploring trees in three dimensions: VoxR, a novel voxel-based R package dedicated to analysing the complex arrangement of tree crowns. *Annals of botany*, 121(4), 589-601. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx095>
- Lee, P. S. H., & Park, J. (2020). An effect of urban forest on urban thermal environment in Seoul, South Korea, based on landsat imagery analysis. *Forests*, 11(6), 630.
- Lee, X., Goulden, M. L., Hollinger, D. Y., Barr, A., Black, T. A., Bohrer, G., ... & Zhao, L. (2011). Observed increase in local cooling effect of deforestation at higher latitudes. *Nature*, 479(7373), 384-387.
- Lefcheck, J. S. (2016). PIECEWISE SEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573-579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Lefsky, M. A., & McHale, M. R. (2008). Volume estimates of trees with complex architecture from terrestrial laser scanning. *Journal of Applied Remote Sensing*, 2(1), 023521. <https://doi.org/10.1117/1.2939008>
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Acker, S. A., Parker, G. G., Spies, T. A., & Harding, D. (1999). Lidar remote sensing of the canopy structure and biophysical properties of Douglas-fir western hemlock forests. *Remote sensing of environment*, 70(3), 339-361.
- Lefsky, M. A., Cohen, W. B., Parker, G. G., & Harding, D. J. (2002). Lidar remote sensing for ecosystem studies: Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience*, 52(1), 19-30.
- Lewis, J. P. (1991). Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2(1), 125-130. <https://doi.org/10.2307/3235905>
- Lewis, J. P., Barberis, I. M., Pire, E. F., & Carnevale, N. J. (1999). *Actas XIX Reunión Argentina de Ecología. Tucumán Argentina*, 13.
- Ley Nacional Nro. 26331/2007. *Publicada en Boletín Oficial el 19-12-2007*
- Li, S., Yan, Q., Liu, Z., Wang, X., Yu, F., Teng, D., ... & Zhu, J. (2023). Seasonality of albedo and fraction of absorbed photosynthetically active radiation in the temperate secondary forest ecosystem: A comprehensive observation using Qingyuan Ker towers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 333, 109418.
- Li, X., Qu, Y., & Xiao, Z. (2022). Responses of Land Surface Albedo to Global Vegetation Greening: An Analysis Using GLASS Data. *Atmosphere*, 14(1), 31.
- Li, Y., Hess, C., von Wehrden, H., Härdtle, W., & von Oheimb, G. (2014). Assessing tree dendrometrics in young regenerating plantations using terrestrial laser scanning. *Annals of forest science*, 71(4), 453-462. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0358-4>

- Li, Y., Zhao, M., Motesharrei, S., Mu, Q., Kalnay, E., & Li, S. (2015). Local cooling and warming effects of forests based on satellite observations. *Nature communications*, 6(1), 1-8.
- Liang, X., Kankare, V., Hyypä, J., Wang, Y., Kukko, A., Haggrén, H., ... & Vastaranta, M. (2016). Terrestrial laser scanning in forest inventories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 115, 63-77.
<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2016.01.006>
- Lichti, D. D. (2002). Ground-based laser scanners: operation, systems and applications. *Geomatica*, 56(1), 21-33. <https://doi.org/10.5623/geomat-2002-0004>
- Liou, Y. A., & Kar, S. K. (2014). Evapotranspiration estimation with remote sensing and various surface energy balance algorithms—A review. *Energies*, 7(5), 2821-2849.
- Loarie, S. R., Lobell, D. B., Asner, G. P., Mu, Q., & Field, C. B. (2011). Nature Climate
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96(5), 1242-1252.
- Loto, D., & Bravo, S. (2020). Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecological Indicators*, 113, 106232. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106232>
- Lukeš, P., Rautiainen, M., Manninen, T., Stenberg, P., & Möttöus, M. (2014). Geographical gradients in boreal forest albedo and structure in Finland. *Remote Sensing of Environment*, 152, 526-535.
- Maas, H. G., Bienert, A., Scheller, S., & Keane, E. (2008). Automatic forest inventory parameter determination from terrestrial laser scanner data. *International journal of remote sensing*, 29(5), 1579-1593.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Majasalmi, T., & Rautiainen, M. (2020). The impact of tree canopy structure on understory variation in a boreal forest. *Forest ecology and management*, 466, 118100.

- Maldonado, P. (coord.) (2005). Atlas del Chaco Americano, Proyecto: Educación y Capacitación para el Desarrollo Sostenible del Gran Chaco Americano, GTZ Argentina
- Marchesini, V. A., Fernández, R. J., Reynolds, J. F., Sobrino, J. A., & Di Bella, C. M. (2015). Changes in evapotranspiration and phenology as consequences of shrub removal in dry forests of central Argentina. *Ecohydrology*, 8(7), 1304-1311.
- Marchesini, V. A., Noretto, M. D., Houspanossian, J., & Jobbágy, E. G. (2020). Contrasting hydrological seasonality with latitude in the South American Chaco: The roles of climate and vegetation activity. *Journal of Hydrology*, 587, 124933.
- Martens, S. N., Breshears, D. D., & Meyer, C. W. (2000). Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological modelling*, 126(1), 79-93.
- Martiny, N., Camberlin, P., Richard, Y., & Philippon, N. (2006). Compared regimes of NDVI and rainfall in semi-arid regions of Africa. *International Journal of Remote Sensing*, 27(23), 5201-5223.
- Marvin, D. C., Asner, G. P., Knapp, D. E., Anderson, C. B., Martin, R. E., Sinca, F., & Tupayachi, R. (2014). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(48).
- Mastrangelo, M. E., & Gavin, M. C. (2012). Trade-offs between cattle production and bird conservation in an agricultural frontier of the Gran Chaco of Argentina. *Conservation Biology*, 26(6), 1040-1051.
- Mastrangelo, M. E., & Gavin, M. C. (2014). Impacts of agricultural intensification on avian richness at multiple scales in Dry Chaco forests. *Biological conservation*, 179, 63-71.
- McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A., & Williams, K. J. (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341(6238), 142-144.
- Meier, R., Davin, E. L., Bonan, G. B., Lawrence, D. M., Hu, X., Duveiller, G., ... & Seneviratne, S. I. (2022). Impacts of a revised surface roughness parameterization in the Community Land Model 5.1. *Geoscientific Model Development*, 15(6), 2365-2393.
- Mhaweji, M., & Faour, G. (2020). Open-source Google Earth Engine 30-m evapotranspiration rates retrieval: The SEBALIGEE system. *Environmental Modelling & Software*, 133, 104845.
- Mhaweji, M., Caiserman, A., Nasrallah, A., Dawi, A., Bachour, R., & Faour, G. (2020). Automated evapotranspiration retrieval model with missing soil-related datasets: The proposal of SEBALI. *Agricultural Water Management*, 229, 105938.
- Michaletz, S. T., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2018). Drivers of terrestrial plant production across broad geographical gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 27(2), 166-174.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable (2016). Informe de estado de implementación 2010–2015. Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos y planes alcanzados por el Fondo Nacional para el Enriquecimiento y la Conservación de los Bosques Nativos.
- Montanaro, M.; Gerace, A.; Lunsford, A.; Reuter, D. Stray light artifacts in imagery from the landsat 8 thermal infrared sensor. *Remote Sens.* 2014, 6, 10435–10456

- Moorthy, I., Miller, J. R., Berni, J. A. J., Zarco-Tejada, P., Hu, B., & Chen, J. (2011). Field characterization of olive (*Olea europaea* L.) tree crown architecture using terrestrial laser scanning data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(2), 204-214.
- Morello J and Saravia Toledo C (1959) El bosque Chaqueño. La ganadería y El bosque en el oriente de Salta. *Revista Agronomica del Noroeste Argentino* 3: 209–258.
- Morello, J. H. (1958). La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 5-115.
- Morello, J. H., Crudeli, N. E., & Saraceno, M. (1971). Los vinalares de Formosa (Republica Argentina):(la colonizadora leñosa *Prosopis ruscifolia* Gris) (Vol. 581). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Morello, J., Matteucci, S. D., Rodríguez, A. F., Silva, M. E., Mesopotámica, P., & Llana, P. (2012). Ecorregiones y complejos Ecosistémicos de Argentina. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Morello, J., Pengue, W., & Rodríguez, A. (2005a). Un siglo de cambios de diseño del paisaje: el Chaco Argentino. *Primeras Jornadas Argentinas de Ecología del Paisaje*, 1-31.
- Morello, J., Pengue, W., & Rodríguez, A. F. (2005b). Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del Chaco. *Fronteras*, 4, 1-17. Available: http://repositorioubasibi.uba.ar/gsd/cgi-bin/library.cgi?a=d&c=fronteras&cl=CL1&d=4_html
- Muggeo, V. M. (2020). Selecting number of breakpoints in segmented regression: implementation in the R package segmented. *Technical report*.
- Murphy, Glen E., Mauricio A. Acuna, and Ian Dumbrell (2010). "Tree value and log product yield determination in radiata pine (*Pinus radiata*) plantations in Australia: comparisons of terrestrial laser scanning with a forest inventory system and manual measurements." *Canadian Journal of Forest Research* 40.11, 2223-2233.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 67-88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Myhre, G., D. Shindell, F.-M. Bréon, W. Collins, J. Fuglestedt, J. Huang, D. Koch, J.-F. Lamarque, D. Lee, B. Mendoza, T. Nakajima, A. Robock, G. Stephens, T. Takemura and H. Zhang (2013): Anthropogenic and Natural Radiative Forcing. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Myhre, G., Highwood, E. J., Shine, K. P., & Stordal, F. (1998). New estimates of radiative forcing due to well mixed greenhouse gases. *Geophysical research letters*, 25(14), 2715-2718
- Naegeli, K., Damm, A., Huss, M., Wulf, H., Schaepman, M., & Hoelzle, M. (2017). Cross-comparison of albedo products for glacier surfaces derived from airborne and satellite (Sentinel-2 and Landsat 8) optical data. *Remote Sensing*, 9(2), 110.

- Næsset, E., McRoberts, R. E., Pekkarinen, A., Saatchi, S., Santoro, M., Trier, Ø. D., ... & Gobakken, T. (2020). Use of local and global maps of forest canopy height and aboveground biomass to enhance local estimates of biomass in miombo woodlands in Tanzania. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 93, 102138. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2020.102138>
- Nanni, A. S., Piquer Rodríguez, M., Rodríguez, M. D., Núñez Regueiro, M. M., Periago, M. E., Aguiar, S., ... & Gasparri, N. I. (2020). Presiones sobre la conservación asociadas al uso de la tierra en las ecorregiones terrestres de la Argentina. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1056>
- Natenzon, C. E., & Olivera, G. (1994). La tala del bosque en los llanos de La Rioja (1900-1960). *Desarrollo Económico*, 263-284. <https://doi.org/10.2307/3467319>
- Naumann, M. & Madariaga, M. (2003). Atlas Argentino/Argentinien atlas. Programa de Acción Nacional de Lucha contra la Desertificación, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentables, Instituto Nacional de tecnología Agropecuaria, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit. 94pp. Buenos Aires
- Navarro, G., Molina, J. A., & Vega, S. (2011). Soil factors determining the change in forests between dry and wet Chacos. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(2), 136-143. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.09.002>
- Nave, L. E., DeLyser, K., Domke, G. M., Holub, S. M., Janowiak, M. K., Kittler, B., ... & Swanston, C. W. (2022). Disturbance and management effects on forest soil organic carbon stocks in the Pacific Northwest. *Ecological Applications*, 32(6), e2611.
- Nepstad, D., Carvalho, G., Barros, A. C., Alencar, A., Capobianco, J. P., Bishop, J., ... & Prins, E. (2001). Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. *Forest ecology and management*, 154(3), 395-407.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics*, 25-51.
- Nosetto, M. D., Jobbágy, E. G., Brizuela, A. B., & Jackson, R. B. (2012). The hydrologic consequences of land cover change in central Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 154, 2-11.
- Nosetto, M. D., Luna Toledo, E., Magliano, P. N., Figuerola, P., Blanco, L. J., & Jobbágy, E. G. (2020). Contrasting CO₂ and water vapour fluxes in dry forest and pasture sites of central Argentina. *Ecohydrology*, 13(8), e2244.
- nutrient return to the forest floor in Scots pine and Norway spruce stands in Finland.
- Oesterheld M., Oyarzabal M. & Paruelo J. (2014). Capítulo 12. En: Paruelo J.M, Di Bella C. y Milkovic M. *Editorial: Hemisferio sur. Argentina*.
- Olsoy, P. J., Glenn, N. F., Clark, P. E., & Derryberry, D. R. (2014). Aboveground total and green biomass of dryland shrub derived from terrestrial laser scanning. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 88, 166-173. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2013.12.006>

- Oyarzabal, M., Clavijo, J. R., Oakley, L. J., Biganzoli, F., Tognetti, P. M., Barberis, I. M., ... & Leon, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, *333*(6045), 988-993.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., & Jackson, R. B. (2013). The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *44*, 593-622.
- Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(1), 170-180.
- Pareeth, S. PySEBAL Documentation; IHE Delft Institute for Water Education: Delft, The Netherlands (2020). Available online: <https://pysebal-doc.readthedocs.io/en/version3.7.3/> (accessed on 20 January 2022).
- Park, J., Kim, H. S., Jo, H. K., & Jung, I. B. (2019). The influence of tree structural and species diversity on temperate forest productivity and stability in Korea. *Forests*, *10*(12), 1113.
- Parker, G. G. (1995). Structure and Microclimate of Forest Canopies. In: M. D. Lowman, & N. M. Nadkarni (Eds.), *Forest Canopies* (pp. 73-106). San Diego: Academic Press.
- Paruelo J.M, Guerschman J.P., Piñeiro G., Jobbágy E.G., Verón S.R., Baldi G. y Baeza S. (2006). *Agrociencia*. Vol. X N° 2 pág. 47 – 61
- Paruelo, J. M. (2008). La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas*, *17*(3).
- Paruelo, J. M., Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., & Burke, I. C. (1997). ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, *78*(3), 953-958.
- Paudel, E., Dossa, G. G., de Blécourt, M., Beckschäfer, P., Xu, J., & Harrison, R. D. (2015). Quantifying the factors affecting leaf litter decomposition across a tropical forest disturbance gradient. *Ecosphere*, *6*(12), 1-20.
- Pearce H G, Anderson W R, Fogarty L G, et al. (2010). Linear mixed-effects models for estimating biomass and fuel loads in shrublands. *Canadian Journal of Forest Research*, *40*(10): 2015–2026.
- Pengue, W., Morello, J., & Rodríguez, A. (2009). El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro.
- Pennington, T.R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, *27*(2), 261-273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pereyra, M. A., Fernández, D. S., Marcial, E. R., & Puchulu, M. E. (2020). Agricultural land degradation by piping erosion in Chaco Plain, Northwestern Argentina. *Catena*, *185*, 104295.

- Perles-Garcia, M. D., Kunz, M., Fichtner, A., Härdtle, W., & von Oheimb, G. (2021). Tree species richness promotes an early increase of stand structural complexity in young subtropical plantations. *Journal of Applied Ecology*, 58(10), 2305-2314.
- Piedallu, C., Cheret, V., Denux, J. P., Perez, V., Azcona, J. S., Seynave, I., & Gegout, J. C. (2019). Soil and climate differently impact NDVI patterns according to the season and the stand type. *Science of the Total Environment*, 651, 2874-2885.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. (2019). *_nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_*. R package version 3.1-140, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Piquer-Rodríguez, M., Torella, S., Gavier-Pizarro, G., Volante, J., Somma, D., Ginzburg, R., & Kuemmerle, T. (2015). Effects of past and future land conversions on forest connectivity in the Argentine Chaco. *Landscape Ecology*, 30(5), 817-833. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-014-0147-3>
- Pöttschner, F., Baumann, M., Gasparri, N. I., Conti, G., Loto, D., Piquer-Rodríguez, M., & 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., Názaro, M. G., Loto, D., Torres, R., & Gasparri, N. I. (2018). Characterization of forest carbon stocks at the landscape scale in the Argentine Dry Chaco. *Forest ecology and management*, 424, 21-27. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.033>
- Prevedello, J. A., Winck, G. R., Weber, M. M., Nichols, E., & Sinervo, B. (2019). Impacts of forestation and deforestation on local temperature across the globe. *PloS one*, 14(3), e0213368.
- Prince, S. D. (1991). Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of remote sensing*, 12(6), 1301-1311.
- Propato T. S., de Abelleira D., Semmartin M., Verón S.R. (2021). Differential sensitivities of electricity consumption to global warming across regions of Argentina. *Climatic Change*, 166, 25. <https://doi.org/10.1007/s10584-021-03129-6>
- Pueschel, P., Newnham, G., Rock, G., Udelhoven, T., Werner, W., & Hill, J. (2013). The influence of scan mode and circle fitting on tree stem detection, stem diameter and volume extraction from terrestrial laser scans. *ISPRS journal of photogrammetry and remote sensing*, 77, 44-56.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., ... & Sanchez-Montoya, G. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014-1024. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023>

- Rautiainen, M., & Stenberg, P. (2005). Application of photon recollision probability in coniferous canopy reflectance simulations. *Remote Sensing of Environment*, 96(1), 98-107.
- Raz-Yaseef, N., Rotenberg, E., & Yakir, D. (2010). Effects of spatial variations in soil evaporation caused by tree shading on water flux partitioning in a semi-arid pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150(3), 454-462.
- Rejžek, M., Coria, R. D., Kunst, C., Svatek, M., Kvasnica, J., Navall, M., ... & Matula, R. (2017). To chop or not to chop? Tackling shrub encroachment by roller-chopping preserves woody plant diversity and composition in a dry subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 402, 29-36.
- Richter, R., Ballasus, H., Engelmann, R. A., Zielhofer, C., Sanaei, A., & Wirth, C. (2022). Tree species matter for forest microclimate regulation during the drought year 2018: disentangling environmental drivers and biotic drivers. *Scientific Reports*, 12(1), 17559.
- Riquier, J., Bramao, D. L., & Cornet, J. P. (1970). A new system of soil appraisal in terms of actual and potential productivity (first approximation). Soil Resources, Development and Conservation service Land and water Development Division. FAO.
- Rodriguez, L. B., Torres Robles, S. S., Arturi, M. F., Zeberio, J. M., Grand, A. C., & Gasparri, N. I. (2021). Plant cover as an estimator of above-ground biomass in semi-arid woody vegetation in Northeast Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Land*, 13(9), 918-933.
- Rodriguez, P., Giménez, R., Noretto, M. D., Jobbágy, E. G., & Magliano, P. N. (2020). Changes in water fluxes partition related to the replacement of native dry forests by crops in the Dry Chaco. *Journal of Arid Environments*, 183, 104281.
- Roerink, G. J., Menenti, M., & Verhoef, W. (2000). Reconstructing cloud free NDVI composites using Fourier analysis of time series. *International Journal of Remote Sensing*, 21(9), 1911-1917.
- Rosenzweig, M. L. (1968). Net primary productivity of terrestrial environments: Predictions from climatological data. *The American Naturalist*, 102(923), 67-74.
- Rotenberg, E., & Yakir, D. (2010). Contribution of semi-arid forests to the climate system. *Science*, 327(5964), 451-454.
- Roussel J, Auty D, Coops NC, Tompalski P, Goodbody TR, Meador AS, Bourdon J, de Boissieu F, Achim A. (2020). "lidR: An R package for analysis of Airborne Laser Scanning (ALS) data." *Remote Sensing of Environment*, 251, 112061. ISSN 0034-4257. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112061>
- Rueda, C. V., Baldi, G., Gasparri, I., & Jobbágy, E. G. (2015). Charcoal production in the Argentine Dry Chaco: Where, how and who?. *Energy for Sustainable Development*, 27, 46-53. <https://doi.org/10.1016/j.esd.2015.04.006>
- Rueda, C. V., Baldi, G., Veron, S. R., & Jobbágy, E. G. (2013). Apropiación humana de la producción primaria en el Chaco Seco. Asociación Argentina de Ecología. Available: http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1191

- Ruiz-Jaen, M. C., & Potvin, C. (2011). Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytologist*, *189*(4), 978-987.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., ... & Zambatis, N. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, *438*(7069), 846-849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>
- Santoni, C. S., Jobbagy, E. G., & Contreras, S. (2010). Vadose zone transport in dry forests of central Argentina: role of land use. *Water Resources Research*, *46*(10).
- Sasaki, N., & Putz, F. E. (2009). Critical need for new definitions of “forest” and “forest degradation” in global climate change agreements. *Conservation Letters*, *2*(5), 226-232. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00067.x>
- SAyDS (2021). Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2). Buenos Aires.
- Scene (version 7) (2018). FARO Technologies Inc.
- Schiefer, F., Kattenborn, T., Frick, A., Frey, J., Schall, P., Koch, B., & Schmidlein, S. (2020). Mapping forest tree species in high resolution UAV-based RGB-imagery by means of convolutional neural networks. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *170*, 205-215.
- Schilling A, Schmidt A, Maas HG (2012). *Photogramm Eng Remote Sens* *78*:383–392
- Shaik, R. U., Jallu, S. B., & Doctor, K. (2023). Unveiling Temperature Patterns in Tree Canopies across Diverse Heights and Types. *Remote Sensing*, *15*(8), 2080.
- Shugart, H. H., Saatchi, S., & Hall, F. G. (2010). Importance of structure and its measurement in quantifying function of forest ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *115*(G2). <https://doi.org/10.1029/2009JG000993>
- Shukla, J., Nobre, C., & Sellers, P. (1990). Amazon deforestation and climate change. *Science*, *247*(4948), 1322-1325.
- Skinner, W. R., & Majorowicz, J. A. (1999). Regional climatic warming and associated twentieth century land-cover changes in north-western North America. *Climate Research*, *12*(1), 39-52.
- Snyder, P. K., Delire, C., & Foley, J. A. (2004). Evaluating the influence of different vegetation biomes on the global climate. *Climate Dynamics*, *23*(3), 279-302.
- Solano, F., Modica, G., Praticò, S., Box, O. F., & Piovesan, G. (2022). Unveiling the complex canopy spatial structure of a Mediterranean old-growth beech (*Fagus sylvatica* L.) forest from UAV observations. *Ecological Indicators*, *138*, 108807.
- Speak, A., Montagnani, L., Wellstein, C., & Zerbe, S. (2020). The influence of tree traits on urban ground surface shade cooling. *Landscape and Urban Planning*, *197*, 103748.
- Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire* *10*, 65e72. <https://doi.org/10.1071/WF01014>
- Stanimirova, R., Graesser, J., Olofsson, P., & Friedl, M. A. (2022). Widespread changes in 21st century vegetation cover in Argentina, Paraguay, and Uruguay. *Remote Sensing of Environment*, *282*, 113277.

- Stovall, A. E., & Shugart, H. H. (2018). Improved biomass calibration and validation with terrestrial LiDAR: implications for future LiDAR and SAR missions. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 11(10), 3527-3537.
- Sun, Z., Wang, X., Wang, Z., Yang, L., Xie, Y., & Huang, Y. (2021). UAVs as remote sensing platforms in plant ecology: review of applications and challenges. *Journal of Plant Ecology*, 14(6), 1003-1023.
- Swann, A. L., Fung, I. Y., & Chiang, J. C. (2012). Mid-latitude afforestation shifts general circulation and tropical precipitation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(3), 712-716.
- Táلامo, A., & 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.
- Tao, S., Guo, Q., Li, C., Wang, Z., & Fang, J. (2016). Global patterns and determinants of forest canopy height. *Ecology*, 97(12), 3265-3270. <https://doi.org/10.1002/ecy.1580>
- Taylor, P. G., Cleveland, C. C., Wieder, W. R., Sullivan, B. W., Doughty, C. E., Dobrowski, S. Z., & Townsend, A. R. (2017). Temperature and rainfall interact to control carbon cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, 20(6), 779-788.
- Terborgh J., Petren K. (1991) Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. *En: Bell S.S., McCoy E.D., Mushinsky H.R. (eds) Habitat Structure. Population and Community Biology Series, vol 8. Springer, Dordrecht.*
- Thies M., Spiecker H. (2004) *International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, v. xxxvi, 8/w2. Freiburg.
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles 101. *Ecology* 80, 1455–1474.
- Tomasini, A., & Braunstein, J. (2006). Geografía y sociedades tradicionales del Gran Chaco. *Folia Histórica del Nordeste*, (16), 173-185.
- Torrella, S. A., Oakley, L. J., Ginzburg, R. G., Adámoli, J. M., & Galetto, L. (2011). Estructura, composición y estado de conservación de la comunidad de plantas leñosas del bosque de tres quebrachos en el Chaco Subhúmedo Central. *Ecología austral*, 21(2), 179-188. Available: <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/92953>
- Traversa, G., Fugazza, D., Senese, A., & Frezzotti, M. (2021). Landsat 8 OLI Broadband Albedo Validation in Antarctica and Greenland. *Remote Sensing*, 13(4), 799.
- UMSEF (2007) <http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/UMSEF>
- Vallejos, M., Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Vale, L. M., Bustamante, M. L., & Paruelo, J. M. (2015). Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion: a plot level geo-database from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments*, 123, 3-11. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.11.009>
- van der Sande, M. T., Poorter, L., Kooistra, L., Balvanera, P., Thonicke, K., Thompson, J., ... & Peña-Claros, M. (2017). Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica*, 49(5), 593-603.

- van Ewijk, K. Y., Treitz, P. M., & Scott, N. A. (2011). Characterizing Forest Succession in Central Ontario using LAS-derived Indices. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 77(3), 261-269. <https://doi.org/10.14358/PERS.77.3.261>
- Varela, O., Rossi de Ceballos, E., Sidán, M., & Perera, T. (2002). Estructura, diversidad y relaciones florísticas de un bosque chaqueño serrano de Argentina. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. XIV. *Candollea* 57: 239-249.
- Vega, J. A., Arellano-Pérez, S., Álvarez-González, J. G., Fernández, C., Jiménez, E., Fernández-Alonso, J. M., ... & Ruiz-González, A. D. (2022). Modelling aboveground biomass and fuel load components at stand level in shrub communities in NW Spain. *Forest Ecology and Management*, 505, 119926.
- Villarino, S. H., Studdert, G. A., Baldassini, P., Cendoya, M. G., Ciuffoli, L., Mastrángelo, M., & Piñeiro, G. (2017). Deforestation impacts on soil organic carbon stocks in the Semiarid Chaco Region, Argentina. *Science of the total environment*, 575, 1056-1065.
- Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., & Law, D. J. (2010). Ecohydrological controls of soil evaporation in deciduous drylands: How the hierarchical effects of litter, patch and vegetation mosaic cover interact with phenology and season. *Journal of Arid Environments*, 74(5), 595-602.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Volante, J. N., Alcaraz-Segura, D., Mosciaro, M. J., Viglizzo, E. F., & Paruelo, J. M. (2012). Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 154, 12-22.
- Walle, I. V., Van Camp, N., Van de Castele, L., Verheyen, K., & Lemeur, R. (2007). Short-rotation forestry of birch, maple, poplar and willow in Flanders (Belgium) I—Biomass production after 4 years of tree growth. *Biomass and bioenergy*, 31(5), 267-275.
- Walter, H., & Burnett, J. H. (1971). *Ecology of tropical and subtropical vegetation* (Vol. 539). Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Wang, T., Dong, L., & Liu, Z. (2024). Stand structure is more important for forest productivity stability than tree, understory plant and soil biota species diversity. *Frontiers in Forests and Global Change*, 7, 1354508.
- Weedon, G. P., Balsamo, G., Bellouin, N., Gomes, S., Best, M. J., & Viterbo, P. (2014). The WFDEI meteorological forcing data set: WATCH Forcing Data methodology applied to ERA-Interim reanalysis data. *Water Resources Research*, 50(9), 7505-7514. <https://doi.org/10.1002/2014WR015638>
- Werth, D., & Avissar, R. (2002). The local and global effects of Amazon deforestation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D20), LBA-55.
- Wessman, C. A., & Asner, G. P. (1998). Ecosystems and problems of measurement at large spatial scales. En *Successes, Limitations, and Frontiers in Ecosystem Science* (pp. 346-371). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1724-4_14

- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279-338.
- Wickham H (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wilkes, P., Lau, A., Disney, M., Calders, K., Burt, A., de Tanago, J. G., ... & Herold, M. (2017). Data acquisition considerations for terrestrial laser scanning of forest plots. *Remote Sensing of Environment*, 196, 140-153. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.04.030>
- Williams-Linera, G., Alvarez-Aquino, C., Hernández-Ascención, E., & Toledo, M. (2011). Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New Forests*, 42(2), 131-148. <https://doi.org/10.1007/s11056-010-9242-8>
- Woodward, F. I., & Diament, A. D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology*, 202-212. <https://doi.org/10.2307/2389258>
- Wright, S. (1934). The method of path coefficients. *The annals of mathematical statistics*, 5(3), 161-215.
- Wulder, M. (1998). Optical remote-sensing techniques for the assessment of forest inventory and biophysical parameters. *Progress in physical Geography*, 22(4), 449-476.
- Yan, H., Wang, S., Dai, J., Wang, J., Chen, J., & Shugart, H. H. (2021). Forest greening increases land surface albedo during the main growing period between 2002 and 2019 in China. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 126(6), e2020JD033582.
- Zak M., Cabido M. & Hodgson J. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biol. Cons.*, 120:589-598 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.034>
- Zanne, Amy E. et al. (2009), Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum, Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zhang, X., Jiao, Z., Zhao, C., Qu, Y., Liu, Q., Zhang, H., ... & Cui, L. (2022). Review of Land Surface Albedo: Variance Characteristics, Climate Effect and Management Strategy. *Remote Sensing*, 14(6), 1382.
- Zhao, F., Strahler, A. H., Schaaf, C. L., Yao, T., Yang, X., Wang, Z., ... & Newnham, G. J. (2012). Measuring gap fraction, element clumping index and LAI in Sierra Forest stands using a full-waveform ground-based lidar. *Remote Sensing of Environment*, 125, 73-79.
- Zhao, K., & Jackson, R. B. (2014). Biophysical forcings of land-use changes from potential forestry activities in North America. *Ecological Monographs*, 84(2), 329-353.
- Zhu, X., Liu, H., Xu, C., Wu, L., Shi, L., & Liu, F. (2022). Soil coarsening alleviates precipitation constraint on vegetation growth in global drylands. *Environmental Research Letters*, 17(11), 114008.

- Zhu, X., Luo, X., & Liu, H. (2023). Greater soil contribution to vegetation growth in dry regions than in humid regions.
- Zimbres, B., Shimbo, J., Bustamante, M., Levick, S., Miranda, S., Roitman, I., ... & Alencar, A. (2020). Savanna vegetation structure in the Brazilian Cerrado allows for the accurate estimation of aboveground biomass using terrestrial laser scanning. *Forest Ecology and Management*, 458, 117798. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117798>
- Ziter, C. D., Pedersen, E. J., Kucharik, C. J., & Turner, M. G. (2019). Scale-dependent interactions between tree canopy cover and impervious surfaces reduce daytime urban heat during summer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(15), 7575-7580.

Apéndice A

Cuadro A1. Variables biofísicas y de infraestructura humana espacialmente explícitas utilizadas para caracterizar el contexto ambiental y clasificar las celdas de la región del Chaco para la selección de parcelas.

Variabes	Referencias
Índice de aridez	Trabucco, A., and Zomer, R.J. 2009. Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: http://www.csi.cgiar.org .
Precipitación Media Anual	New, M., et al. (2002). "A high-resolution data set of surface climate over global land areas." <i>Climate Research</i> 21(1): 1-25.
Estacionalidad de las precipitaciones	New, M., et al. (2002). "A high-resolution data set of surface climate over global land areas." <i>Climate Research</i> 21(1): 1-25.
Temperatura Media Anual	New, M., et al. (2002). "A high-resolution data set of surface climate over global land areas." <i>Climate Research</i> 21(1): 1-25.
Temperatura Máxima Promedio Anual	New, M., et al. (2002). "A high-resolution data set of surface climate over global land areas." <i>Climate Research</i> 21(1): 1-25.
Temperatura Mínima Promedio Anual	New, M., et al. (2002). "A high-resolution data set of surface climate over global land areas." <i>Climate Research</i> 21(1): 1-25.
Heladas anuales	New, M., et al. (2002). "A high-resolution data set of surface climate over global land areas." <i>Climate Research</i> 21(1): 1-25.
Materia orgánica del suelo	Batjes, N. H. (2006). ISRIC-WISE derived soil properties on a 5 by 5 global grid (Version 1.1). Report 2006/02, ISRIC – World Soil Information Wageningen, Netherlands.
Elevación	USGS (2004). SRTM Elevation Data. University of Maryland. College Park, USA, US Geological Survey.
Pendiente	USGS (2004). SRTM Elevation Data. University of Maryland. College Park, USA, US Geological Survey.
Distancia a principales rutas	Proyecto MAPEAR (2013). Proyecto MAPEAR: Mapas Electrónicos Argentinos.

Distancia a áreas urbanas	Proyecto MAPEAR (2013). Proyecto MAPEAR: Mapas Electrónicos Argentinos.
% Cobertura de pastos	Proyecto MapBiomias Chaco - Colección 1 de la Serie Anual de Mapas de Cobertura y Uso del Suelo del Chaco, adquirido el 24-06-2021 a través del enlace: https://chaco.mapbiomas.org/mapas-de-la-coleccion-1-1-1
% Cobertura de cultivos	Proyecto MapBiomias Chaco - Colección 1 de la Serie Anual de Mapas de Cobertura y Uso del Suelo del Chaco, adquirido el 24-06-2021 a través del enlace: https://chaco.mapbiomas.org/mapas-de-la-coleccion-1-1-1
% Cobertura de bosque	Proyecto MapBiomias Chaco - Colección 1 de la Serie Anual de Mapas de Cobertura y Uso del Suelo del Chaco, adquirido el 24-06-2021 a través del enlace: https://chaco.mapbiomas.org/mapas-de-la-coleccion-1-1-1
Biomasa	Gasparri, N. I. and G. Baldi (2013). "Regional patterns and controls of biomass in semiarid woodlands: lessons from the Northern Argentina Dry Chaco." <i>Regional Environmental Change</i> 13: 1131–1144.

Análisis de sensibilidad de la altura obtenida con el TLS y el tamaño de las parcelas

Las parcelas presentaron un área total entre 897 m² y 53357 m². El área de las parcelas de TLS se calculó como el número de celdas del ráster de altura con valores que no eran NA multiplicado por el área de los píxeles (0.5x0.5 m). Como se puede observar en la Figura A1, 45 parcelas (77.5%) presentaron áreas hasta 10.000 m², y 13 parcelas >10.000 m².

Se realizó un análisis de sensibilidad entre la proporción del área considerada de las parcelas del TLS y la altura máxima observada. Para ello se obtuvieron los centroides de las parcelas y se generaron buffers a partir de éstos que incluyan las siguientes proporciones: 10, 25, 50, 75 y 100% (Figura A2). Estos buffers fueron utilizados para recortar el área de la parcela y calcular la altura máxima (percentil 99) en cada caso.

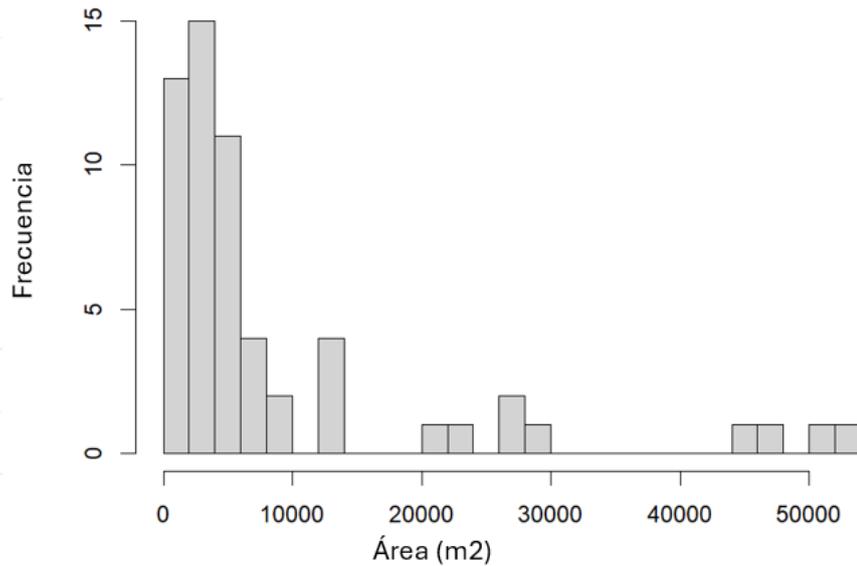


Figura A1. Histograma de las áreas de las parcelas del TLS.

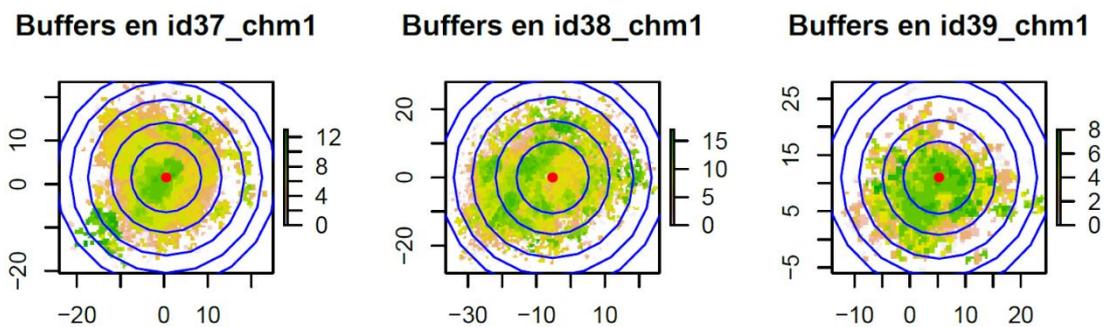


Figura A2. Ejemplo de centroide (punto rojo) y buffers concéntricos abarcando distinta proporción de la parcela, para parcelas id37, id38 e id39.

Como se puede observar en la Figura A3, la mayoría de las parcelas no vieron su altura máxima modificada considerando diferentes proporciones de las parcelas, salvo las parcelas: id7, id41, id5, id54, id56, id32, id38 e id38. Sin embargo, en todos los casos menos en la parcela id37 e id41, las alturas en las proporciones 50, 75 y 100% fueron iguales, por lo que las diferencias observadas en altura (aumentos entre 2 a 7 m) se observaron entre las proporciones de 10 a 25 o de 25 a 50%.

Apéndice B

Cuadro B1. Evaluación estadística de las métricas derivadas del TLS entre las tres subunidades del Chaco. Se analizaron con ANOVA y pruebas post-hoc de Tukey para comparar las medias de los grupos.

Métricas derivadas del TLS	ANOVA		Comparaciones múltiples de medias de Tukey Nivel de confianza del 95% por familias	
	Valor F	Valor p	Grupos comparativos	p adj.
Altura de canopeo (m)	11.45	6.95e-05 ***	Chaco Semiárido - Chaco Árido	0.0001711 ***
			Chaco Subhúmedo - Chaco Árido	0.0012792 **
			Chaco Subhúmedo - Chaco Semiárido	0.5354884
Retornos por encima de 3 m (%)	7.922	0.000947 ***	Chaco Semiárido - Chaco Árido	0.0012249 **
			Chaco Subhúmedo - Chaco Árido	0.0152535 *
			Chaco Subhúmedo - Chaco Semiárido	0.8436507
Cobertura de copas a 3 m (%)	18.08	9.24e-07 ***	Chaco Semiárido - Chaco Árido	0.0000006 ***
			Chaco Subhúmedo - Chaco Árido	0.0034547 **
			Chaco Subhúmedo - Chaco Semiárido	0.9151288
Volumen de voxel	1.86	0.165	Chaco Semiárido - Chaco Árido	0.4433129
			Chaco Subhúmedo - Chaco Árido	0.1535392
			Chaco Subhúmedo - Chaco Semiárido	0.4505956
Complejidad vertical	0.76	0.473	Chaco Semiárido - Chaco Árido	0.4748250
			Chaco Subhúmedo - Chaco Árido	0.9807952
			Chaco Subhúmedo - Chaco Semiárido	0.8157305

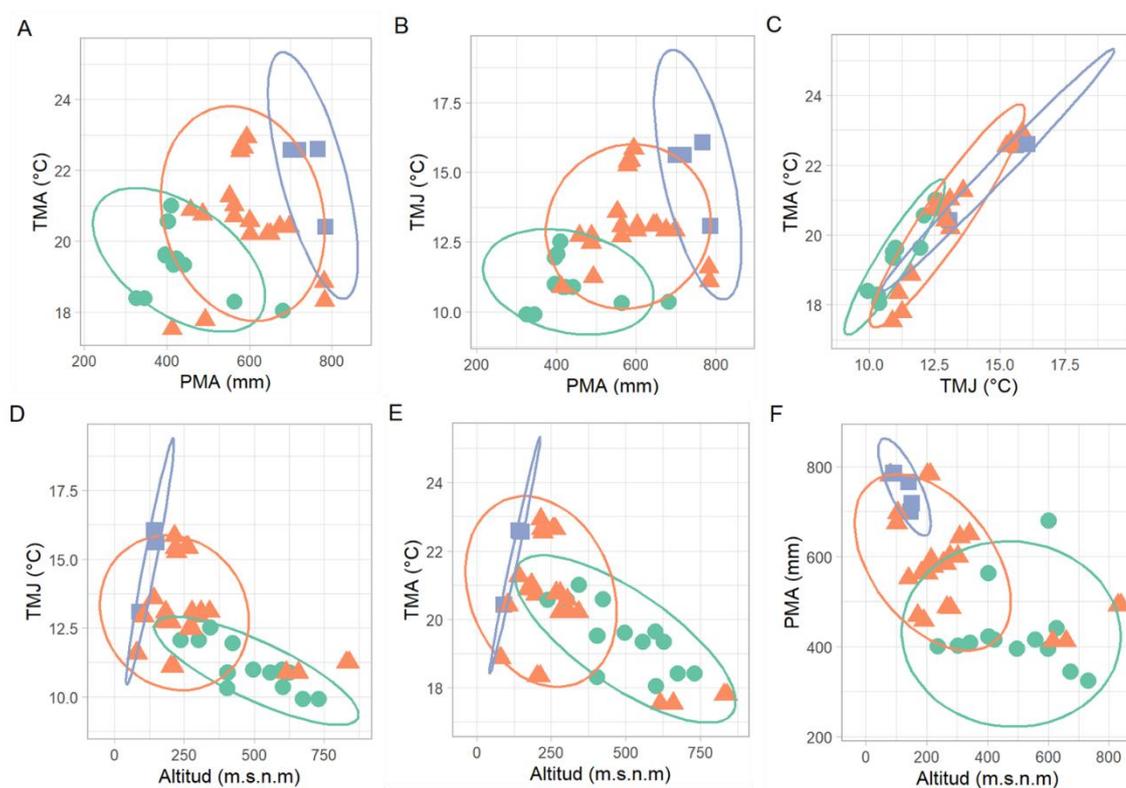
Cód. de significancias: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

Cuadro B2. Características climáticas de los sitios de TLS relevados. La altitud se extrajo del mapa digital de elevación de NASA con 30 m de resolución espacial.

ID	Provincia	Ecorregión	PMA (mm)	TMA (°C)	TMJ (°C)	Altitud (m.s.n.m.)
1	Santiago del Estero	Chaco Semiárido	563.12	20.7	12.7	197
2	Santiago del Estero	Chaco Semiárido	563.12	20.7	12.7	196
3	Santiago del Estero	Chaco Semiárido	563.12	20.7	12.7	198
4	Santiago del Estero	Chaco Semiárido	563.12	20.7	12.7	203
6	Chaco	Chaco Subhúmedo	699.92	22.6	15.6	147
7	Chaco	Chaco Subhúmedo	718.44	22.6	15.6	151
8	Santiago del Estero	Chaco Semiárido	563.24	21.0	13.1	182

9	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	563.24	21.0	13.1	182
10	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	563.24	21.0	13.1	184
11	Cordoba	Chaco Arido	681.16	18.1	10.4	601
12	Cordoba	Chaco Arido	681.16	18.1	10.4	601
13	San Luis	Chaco Arido	324.71	18.4	9.9	730
14	San Luis	Chaco Arido	345.04	18.4	9.9	673
15	San Luis	Chaco Arido	441.11	19.3	10.9	626
16	San Luis	Chaco Arido	416.03	19.3	10.9	556
17	San Luis	Chaco Arido	563.12	18.3	10.3	403
18	La Rioja	Chaco Arido	396.32	19.6	11.0	496
19	La Rioja	Chaco Arido	395.90	19.6	11.0	599
20	La Rioja	Chaco Arido	416.50	20.6	12.0	422
21	La Rioja	Chaco Arido	422.59	19.5	10.9	405
22	La Rioja	Chaco Arido	422.59	19.5	10.9	402
23	La Rioja	Chaco Arido	409.60	21.0	12.5	342
24	Cordoba	Chaco Semiarido	781.21	18.9	11.6	82
25	Cordoba	Chaco Semiarido	781.21	18.9	11.6	78
26	Cordoba	Chaco Semiarido	782.67	18.3	11.1	212
27	Cordoba	Chaco Semiarido	782.67	18.3	11.1	202
28	Catamarca	Chaco Arido	401.61	20.6	12.1	236
29	Catamarca	Chaco Arido	402.55	20.6	12.1	302
30	Catamarca	Chaco Semiarido	487.56	20.8	12.5	266
31	Catamarca	Chaco Semiarido	485.94	20.8	12.5	279
32	Catamarca	Chaco Semiarido	487.56	20.8	12.5	267
33	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	469.15	20.9	12.7	171
34	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	457.94	20.9	12.7	191
35	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	601.10	20.6	12.9	303
36	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	601.92	20.2	13.1	277
37	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	643.66	20.2	13.1	309
38	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	650.62	20.2	13.1	341
39	Salta	Chaco Semiarido	412.51	17.5	10.9	615
40	Salta	Chaco Semiarido	412.51	17.5	10.9	658
41	Salta	Chaco Semiarido	492.44	17.8	11.2	829
42	Salta	Chaco Semiarido	492.44	17.8	11.2	839
43	Chaco	Chaco Semiarido	585.54	22.6	15.4	255
44	Chaco	Chaco Semiarido	585.54	22.6	15.4	258
45	Chaco	Chaco Semiarido	584.07	22.6	15.4	264
47	Chaco	Chaco Semiarido	593.97	22.9	15.8	215
48	Santiago del Estero	Chaco Subhumedo	785.27	20.4	13.1	93
49	Santiago del Estero	Chaco Subhumedo	785.27	20.4	13.1	91
50	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	673.98	20.4	12.9	101
51	Santiago del Estero	Chaco Semiarido	673.98	20.4	12.9	103

52	Santiago del Estero	Chaco Semiario	697.03	20.4	12.9	105
53	Santiago del Estero	Chaco Semiario	697.03	20.4	12.9	106
54	Santiago del Estero	Chaco Semiario	551.92	21.3	13.6	140
55	Santiago del Estero	Chaco Semiario	551.92	21.3	13.6	141
56	Santiago del Estero	Chaco Semiario	579.33	22.7	15.4	218
57	Santiago del Estero	Chaco Semiario	578.03	22.5	15.3	221
58	Santiago del Estero	Chaco Semiario	578.03	22.5	15.3	222
59	Chaco	Chaco Subhmedo	766.34	22.6	16.1	141
60	Chaco	Chaco Subhmedo	766.34	22.6	16.1	142



Subunidades del Chaco

- Chaco Arido
- ▲— Chaco Semiario
- Chaco Subhmedo

Figura B1. Distribución de las parcelas relevadas a través de los gradientes del PMA, TMA, TMJ y altitud, y las elipses de concentración -suponiendo una distribución t multivariada- de las parcelas. Las parcelas de estudio y las elipses están coloreadas por la correspondiente subunidad del Chaco.

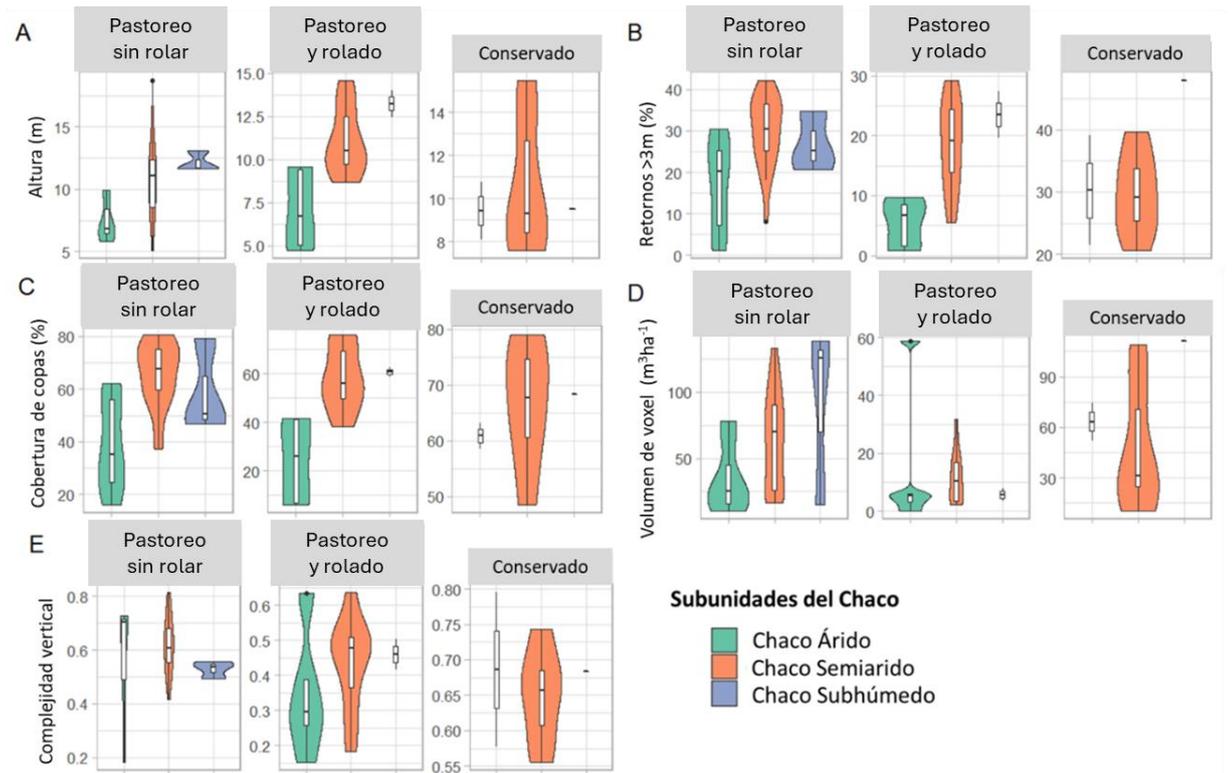


Figura B2. Estructura de la vegetación de los bosques con diferentes usos del suelo en las subunidades del Chaco.

Métodos para la frecuencia de incendios

Obtuve la frecuencia de incendios a partir de la colección MOD14A2 (Terra Thermal Anomalies & Fire 8-Day Global, resolución espacial de 1 km) y MCD64A1 (Burned Area Monthly Global, resolución espacial de 500 m) 6 para el periodo 2001- 2019 de la plataforma Google Earth Engine. El producto de incendios activos fue filtrado por los valores de confianza, ya que solo utilicé los incendios con confianza nominal y alta.

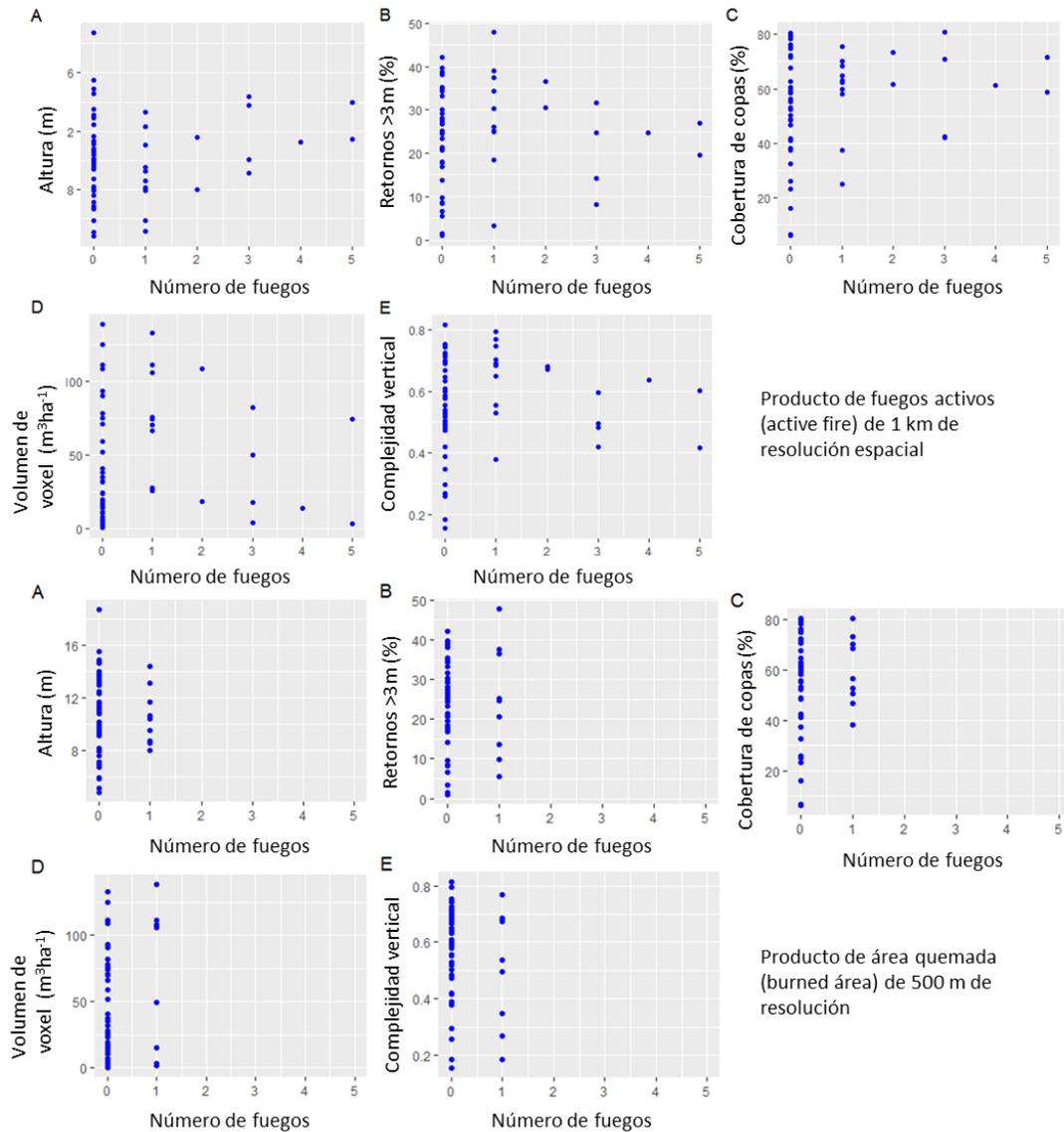


Figura B3. Estructura de la vegetación de los bosques con diferente frecuencia de incendios (2001-2019) estimada con los productos MODIS Active fire (MOD14A2, resolución espacial de 1 km) y Burned area (MCD64A1, resolución espacial de 500 m).

Apéndice C

Cuadro C1. Comparación de las variables ambientales, estructurales y funcionales entre grupos de sitios. Se analizaron con ANOVA y pruebas post-hoc de Tukey para comparar las medias de los grupos.

Tipo de variable	Variable	Grupo de sitios							
		Árido (<i>n</i> = 26)				Húmedo (<i>n</i> = 30)			
		Media	Err.E.	Min	Max	Media	Err.E.	Min	Max
Ambiental	PMA (mm) *	464.0	14.4	324.7	563.1	667.5	15.1	563.2	785.3
Ambiental	TMJ (°C) *	11.8	0.2	9.9	13.6	13.6	0.3	10.4	16.1
Ambiental	IPS	40.4	4.3	3.0	66.0	47.8	4.3	10.0	90.0
Estructural	Altura de canopeo (m)	9.9	0.5	5.9	15.5	10.7	0.5	5.1	18.7
Estructural	Cobertura de copas (%)*	53.5	3.4	16.2	80.4	62.4	2.5	25.1	80.7
Estructural	Volumen (m ³ /ha)*	30.9	5.1	2.2	93.4	59.2	8.1	3.2	138.9
Estructural	Complejidad Vertical	0.6	0.0	0.2	0.8	0.6	0.0	0.3	0.8
Funcional	IVN medio *	0.5	0.0	0.4	0.8	0.6	0.0	0.5	0.7
Funcional	IVN max *	0.7	0.0	0.5	0.9	0.7	0.0	0.7	0.8
Funcional	IVN min *	0.4	0.0	0.3	0.6	0.5	0.0	0.3	0.6
Funcional	Amplitud	0.3	0.0	0.1	0.4	0.3	0.0	0.2	0.5
Funcional	Albedo	0.116	0.003	0.099	0.160	0.118	0.002	0.104	0.146
Funcional	TS (°C)	25.7	0.2	22.5	28.8	25.2	0.2	23.7	27.6

* Diferencias significativas entre grupos de sitios a $p < 0,05$ (prueba ANOVA).

Cuadro C2. Bondad de ajuste global de los modelos piecewise-SEM. Se muestran el estadístico C de Fisher, los grados de libertad (gl) y el valor-p para el SEM de cada variable funcional en ambos grupos de centros.

Variable funcional	Grupo de sitios					
	Áridos ($n = 26$)			Húmedos ($n = 30$)		
	Fisher-C	gl	valor -p	Fisher-C	gl	valor -p
IVN medio	14.23	18	0.714	28.03	24	0.259
IVN max	16.38	18	0.566	30.57	28	0.336
IVN min	15.15	18	0.652	27.62	24	0.276
Amplitud	25.55	22	0.272	33.86	28	0.206
Albedo	23.65	20	0.258	38.82	30	0.130
Temperatura	32.65	24	0.112	26.01	26	0.463

Variable funcional	Todos los sitios ($n=56$)		
	Fisher-C	gl	valor -p
IVN medio	21.531	22	0.488
IVN max	21.973	22	0.461
IVN min	28.296	22	0.166
Albedo	28.846	26	0.318
Temperatura	21.588	18	0.251

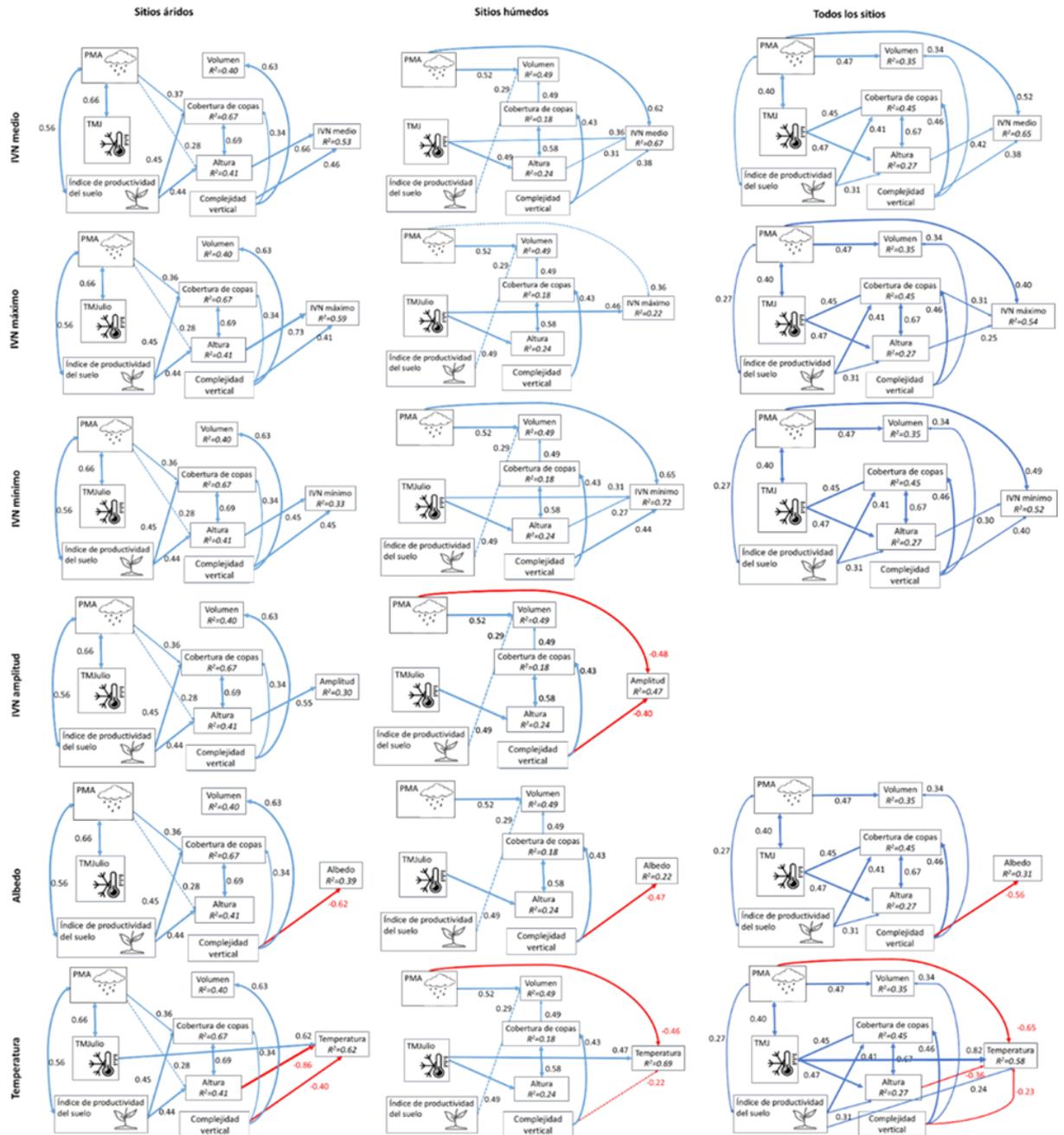


Figura C1. Análisis SEM para todos los sitios, sitios áridos y sitios húmedos (en columnas), para las distintas variables funcionales consideradas (en filas). Los valores mostrados son los coeficientes de trayectoria estandarizados, que se corresponden con la anchura de las flechas. Las flechas de una punta representan trayectorias causales, mientras que las flechas de dos puntas representan trayectorias de correlación. Las líneas continuas indican efectos significativos, y las líneas discontinuas, efectos no significativos. Los colores indican relaciones positivas (azul) o negativas (rojo). El R^2 ajustado para cada variable modelada se presenta en los recuadros de las variables. El modelo de amplitud de IVN para todos los sitios no se muestra ya que no presentó un buen ajuste.

Cuadro C3. Resultados del SEM para los tres grupos de sitios (a) todos los sitios, b) sitios áridos, c) sitios húmedos) y las seis variables funcionales consideradas. Efectos directos (es decir, coeficientes de regresión de la ruta) de las variables explicativas al funcionamiento (variables de respuesta) y R^2 ajustado. A= altura, CV= complejidad vertical, CC= cobertura de copas, V= volumen, PMA= precipitación media anual, TMJ= temperatura media de julio, IPS= índice de productividad del suelo.

Grupo de sitios	Variables funcionales	Variables predictoras	Efectos directos	R^2
a) Todos los sitios	IVN medio	A	0.42	0.65
		CV	0.38	
		PMA	0.52	
	IVN max	A	0.25	0.54
		CC	0.31	
		PMA	0.4	
	IVN min	A	0.3	0.52
		CV	0.4	
		PMA	0.49	
	Amplitud IVN	IPS	0.3	0.08
	Albedo	CV	-0.56	0.31
	Temperatura	PMA	-0.65	0.58
TMJ		0.82		
IPS		0.24		
CV		-0.23		
A		-0.36		
b) Sitios áridos	IVN medio	A	0.66	0.53
		CV	0.46	
	IVN max	A	0.73	0.59
		CV	0.41	
	IVN min	A	0.45	0.33
		CV	0.45	
	Amplitud IVN	A	0.55	0.3
	Albedo	CV	-0.62	0.39
	Temperatura	TMJ	0.62	0.62
CV		-0.4		
A		-0.86		
c) Sitios húmedos	IVN medio	PMA	0.62	0.67
		TMJ	0.36	
		CV	0.38	
		A	0.31	
	IVN max	TMJ	0.46	0.22
	IVN min	PMA	0.65	0.72
		TMJ	0.31	
		CV	0.44	
		A	0.27	
	Amplitud IVN	PMA	-0.48	0.47
		CV	-0.4	
Albedo	CV	-0.47	0.22	
Temperatura	PMA	-0.46	0.69	
	TMJ	0.47		

Análisis de sensibilidad de los modelos SEMs finales

Se realizó un análisis de sensibilidad a partir de realizar un bootstrap (n repeticiones= 1000) para cada modelo (cada variable funcional) utilizando todo el set de datos de TLS (“todos los sitios”) y los subconjuntos de datos “áridos” y “húmedos”. A partir de los resultados obtenidos se calcularon los intervalos de confianza y se comparó el valor original de los estimadores estandarizados de cada variable (“efectos”) con su intervalo de confianza (IC). Si el valor del modelo original cae dentro del IC, se puede considerar como una evidencia de robustez.

Los resultados pueden observarse en la Figura C2 donde cada variable resaltada en gris es la planteada como dependiente en el modelo SEM, y las que aparecen en sus filas son sus predictoras. Los intervalos se ilustran en negro mientras que en puntos azules los valores medios de los estimadores estandarizados obtenidos en las repeticiones de los modelos con el bootstrap. Las cruces rojas hacen referencia al valor original de los estimadores estandarizados utilizado en los modelos SEM. Como el bootstrap se realizó corriendo los modelos SEM para cada variable funcional (IVN promedio, máximo, mínimo, albedo, y temperatura) y dentro se encuentran también las regresiones de las variables estructurales, se puede observar en el gráfico que en el caso de las variables estructurales se observan múltiples IC y puntos azules, mientras que para las funcionales son únicos. Por ejemplo, la cobertura de copas (CC%) utilizando el set de datos “todos los sitios” está regresada con complejidad vertical (CV), temperatura media de julio (TMJ) y índice de productividad del suelo (IPS), y esta misma regresión (como todas las estructurales) se repiten para cada modelo SEM de cada variable funcional realizado con este mismo set de datos, por eso la repetición de IC y puntos azules.

Los resultados arrojados para el conjunto de datos “todos los sitios” fueron que en todos los casos el valor observado (cruz roja) cayó dentro de los intervalos de confianza construidos con el bootstrap, con excepción de la temperatura y su relación con la TMJ (temperatura media anual de julio). Utilizando el subconjunto de datos “áridos” y “húmedos” por separado, en todos los casos los valores utilizados cayeron dentro de los IC (Figura C2).

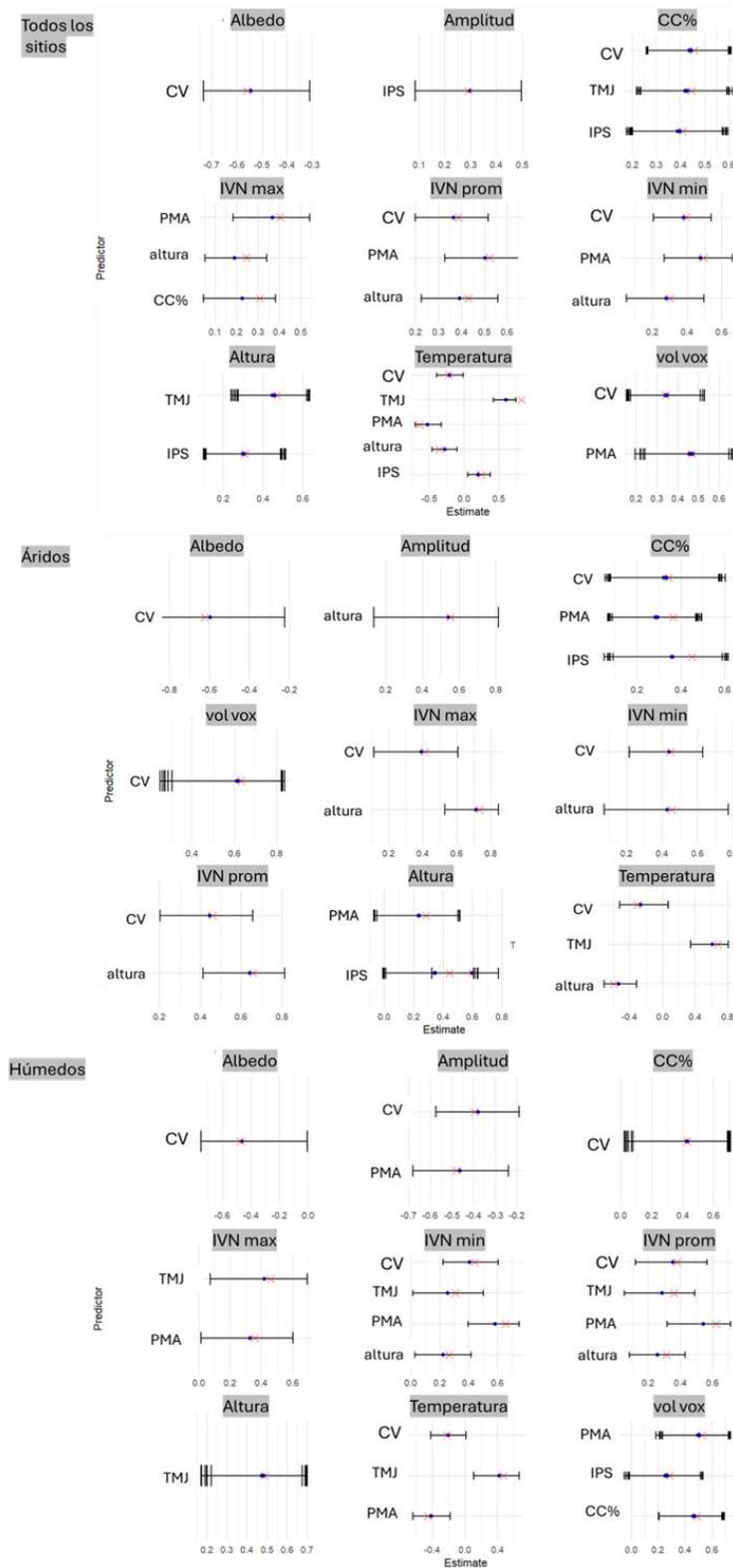


Figura C2. Resultados obtenidos con bootstrap. Las variables resaltadas en gris son las planteadas como dependientes en el modelo SEM, y las que aparecen en sus filas son sus

predictoras. Los intervalos de confianza se ilustran en negro mientras que en puntos azules los valores medios de los estimadores estandarizados obtenidos en las repeticiones de los modelos con el bootstrap. Las cruces rojas hacen referencia al valor original de los estimadores estandarizados utilizado en los modelos SEM (de la tesis). Como el bootstrap se realizó corriendo los modelos SEM para cada variable funcional (IVN promedio, máximo, mínimo, albedo, y temperatura) y dentro se encuentran también las regresiones de las variable estructurales, se puede observar en el gráfico que en el caso de las variables estructurales se observan múltiples IC y puntos azules, mientras que para las funcionales son únicos.

Otra manera de medir el grado de robustez es a partir de analizar la amplitud de los IC. Utilizando el set de datos “todos los sitios” los IC fueron en general más estrechos que con los sitios áridos y húmedos por separado, con un promedio de 0.36. En cambio, en los sitios áridos y húmedos los IC variaron entre 0.31-0.69 con valor promedio de 0.51 y 0.34-0.74 con valor promedio de 0.48 respectivamente (Figura C3).



Figura C3. Rango de los intervalos de confianza para los tres sets de datos (todos los sitios, áridos y húmedos). Cada columna hace referencia al modelo de la variable respuesta (debajo) y su variable explicatoria (arriba).

Apéndice D

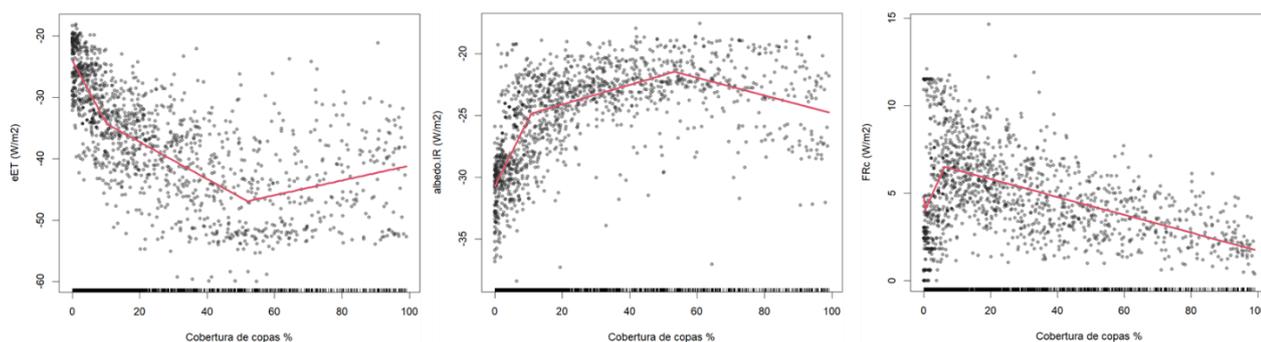


Figura D1. Energía (W/m^2) que pierde (valores negativos) y gana (valores positivos) el bosque a distintas coberturas de copa por distintos componentes del balance de energía. De izquierda a derecha: eET: energía utilizada para la evapotranspiración, albedo IR: reflejada hacia el espacio por el albedo, y FRc: emitida debido a la disminución de la cobertura de copas). Cada punto representa el promedio de estas variables por sitios (vuelo) $n = 96$. Las líneas rojas corresponden a las regresiones lineales del método segmentado utilizando la prueba secuencial de hipótesis.

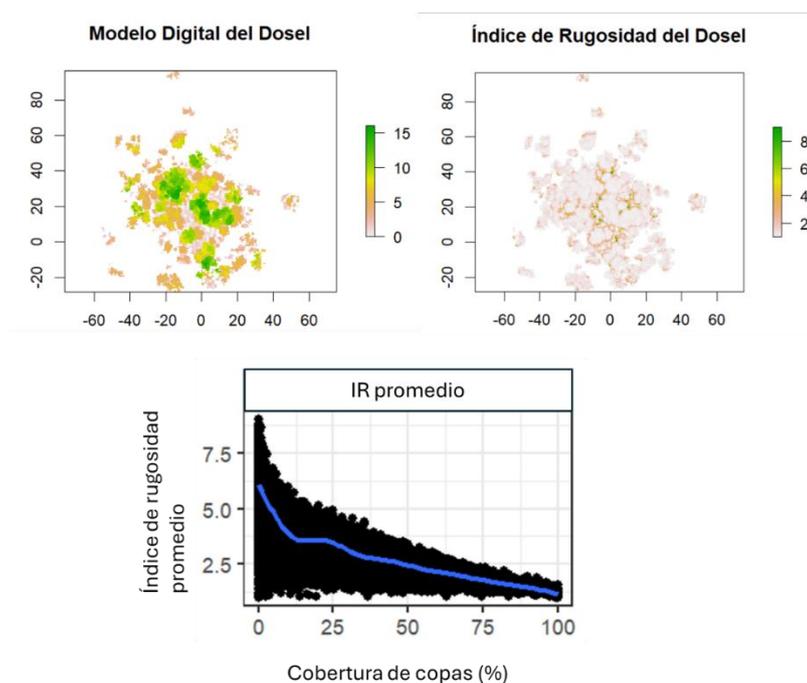


Figura D2. Arriba: ejemplo de modelo digital de altura de la vegetación y su índice de rugosidad (IR) correspondiente. Abajo: el índice de rugosidad promedio de cada píxel de 30 m proveniente de los modelos digitales de altura obtenidos con los drones. El IR fue calculado como la altura máxima dividido la altura media en una ventana móvil, para cada uno de los modelos de altura de la vegetación obtenidos con los drones.

Apéndice E

Cuadro E1. Número de vuelos y sitios de escaneo por fecha de campaña, provincia y departamento.

Campaña	Provincia	Departamentos	Nro. vuelos	Nro. sitios de escaneo
Agosto 2018	Santiago del Estero	INTA- La María	16	10
		Clodomira		
	Chaco	Río Muerto y Los Frentones		
Febrero 2019	Formosa	Las Lomitas	6	0
		INTA- Ing. Juárez		
Julio 2019	Córdoba	Río Seco y San Javier	87	24
	San Luis	Belgrano, Ayacucho y Junín		
	La Rioja	Chamical, Gral. San Marín, Rosario V. Peñalosa y Capital		
	Catamarca	La Paz		
	Santiago del Estero	Pellegrini		
Septiembre 2019	Santiago del Estero	Jiménez	59	13
	Salta	General Güemes y Anta		
	Chaco	Almirante Brown		
Octubre 2019	Santiago del Estero	Belgrano, General Taboada, Suncho Corral y Copo	27	13
	Chaco	General Güemes		